



**JOYCE DOS SANTOS**

**O PAPEL DE ABELHAS NATIVAS E INVASORA NA  
SELEÇÃO DIFERENCIAL DE NICHO E IMPORTÂNCIA EM  
UMA REDE MUTUALÍSTICA**

**LAVRAS - MG**

**2021**

**JOYCE DOS SANTOS**

**O PAPEL DE ABELHAS NATIVAS E INVASORA NA SELEÇÃO  
DIFERENCIAL DE NICHOS E IMPORTÂNCIA EM UMA REDE  
MUTUALÍSTICA.**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia área de concentração Biologia de Insetos, para a obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria

Orientador

Prof. Dr. Marcel Gustavo Hermes

Dra. Thais Giovannini Pellegrini

Coorientadores

**LAVRAS - MG**

**2021**

## FICHA CATALOGRÁFICA

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Santos, Joyce dos

o papel de abelhas nativas e invasora na seleção diferencial de nicho e importância em uma rede mutualística.- Joyce dos Santos- 2021

54p:

Orientador(a): Lucas Del Bianco Faria.

Coorientador(a): Thais Giovannini Pellegrini

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2021.

Bibliografia.

1. Espécies sociais e solitárias. 2.Network. 3. Polinização.

I. Faria, Lucas Del Bianco. II Pellegrini, Thais Giovannini. III. Hermes, Marcel Gustavo IV. Título

**JOYCE DOS SANTOS**

**O PAPEL DE ABELHAS NATIVAS E INVASORA NA SELEÇÃO  
DIFERENCIAL DE NICHOS E IMPORTÂNCIA EM UMA REDE  
MUTUALÍSTICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia área de concentração Biologia de Insetos, para a obtenção do título de Mestre.

**APROVADA em 31 de agosto de 2021**

**Dr. Marina Wolowski Torres – UNIFAL-MG**

**Dr. Julio Neil Cassa Louzada - UFLA- MG**

**Dr. Lucas Del Bianco Faria – UFLA- MG**

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria

Orientador

**LAVRAS - MG**

**2021**

*A todos aqueles que de alguma forma me apoiaram nessa grande jornada.*

*Dedico*

## AGRADECIMENTOS

Gratidão é o sentimento mais puro e sincero do mundo, sentimento esse, que nos torna menos egoístas, mais humanos. É uma forma de devolver ao outro aquilo que ele te deu, mesmo que o tenha dado sem intenção. Por isso agradeço:

Agradeço à Universidade Federal de Lavras que foi meu lar durante nove anos e ao Programa Pós Graduação em Ecologia aplicada. A FAPEMIG por ter possibilitado a realização desse projeto.

Agradeço também a todos os professores, aos colaboradores, as “tias” da limpeza (que sempre me cumprimentam com um sorriso sincero no rosto) e a todos que, de alguma forma, fazem a UFLA ser gigante como é. A minha vitória também é de vocês.

Ao amor (e talvez, para quem me conhece, pareça irônico) que foi o que me trouxe até aqui e por mais que pareça que não, me sustentou em todos os momentos dessa grande jornada, nas mais variadas formas, nos mais variados gestos e vindo de muitas pessoas que foram e são meu apoio.

Agradeço imensamente aos meus pais Ieda e Denilson, por mudarem seus caminhos para que eu siga o meu, à quem devo tudo o que sou, meu sincero muito obrigado! Aos meus irmãos, Juliana, Gisele e Matheus que tiveram paciência e de certa forma, mudaram seus caminhos para que eu pudesse seguir o meu. Aos meus sobrinhos, Gabriel e Arthur que sempre me enxergaram como um tipo de heroína (a ‘Super-Bióloga’) e que estiveram presentes nos meus pensamentos, sendo por vez, um dos motivos por eu não ter desistido.

À Dayse que me acolheu como mãe, me ensinou, me acompanhou, protegeu, teve paciência. Obrigada por ser um exemplo de pessoa e profissional, e se um dia eu conseguir ser um terço do que você é, já terei alcançado meu ápice.

Agradeço também aos meus colegas de laboratório Tamires, Tiago, Maria, Victor, Gabriela e Bruna, que por muitas vezes foram ombro pra servir de apoio, pelas experiências trocadas, as risadas e tudo que me proporcionaram.

Agradeço a meus amigos Rayssa, Ana Laura, Andressa, Leticia ,Gabi, Wouters e meu Morrisita pela amizade longa e verdadeira, por serem abrigo sempre que me senti sozinha e direção sempre que estive perdida. Pelo companheirismo, amor, pelas festas, pelas broncas, sinceridade e por essa amizade que parece vinda de outras vidas, de tão forte que se tornou.

Ao grupo de amigos mais diverso, amoroso e acolhedor, “Controle Biológico e Agre”, que existe graças a Vivian e que me trouxe risadas, discussões maravilhosas e alento em épocas tempestivas.

Ao meu orientador Lucas Del Bianco e minha coorientadora Thais Pellegrini que não soltaram minhas mãos nem quando eu já havia, e me mostraram que sou capaz. Ao meu coorientador Marcel Hermes, por ter cedido todo material estudado.

Agradeço também à aquele que foi bom pra durante dois anos, me incentivou, me deu amor e que apesar do fim, teve grande importância na minha vida.

Às profissionais de saúde que me acompanham e que salvam a minha vida. Por fim, agradeço à todos aqueles que não foram citados, mas que têm sua parte na minha história e um lugar guardado no meu coração, muito obrigado por dividirem esse momento comigo.

*“Assim como o pé de Ipê, todas as folhas perdi,  
ainda como o pé de ipê, depois de seco floresci” (J.S)*



## RESUMO

O declínio global da biodiversidade tem chamado atenção para as consequências da perda de espécies na manutenção do funcionamento do ecossistema. As ações antrópicas como redução de habitats naturais, intensificação do uso da terra, uso de agrotóxicos e a introdução de espécies exóticas têm efeitos adversos na diversidade de polinizadores. Tais processos juntamente com os efeitos das mudanças climáticas afetam o serviço de polinização. A inclusão de ferramentas que informem sobre as propriedades estruturais da biodiversidade, assim como de sua organização e de sua relação com processos e serviços ecossistêmicos, possibilitam um monitoramento mais completo de comunidades. A diversidade funcional pode ser utilizada com esse propósito. Esta pode ser representada pela riqueza de atributos em uma comunidade, pela quantidade de grupos funcionais e pelo volume de nicho ocupado pelas espécies. Hymenoptera é um grupo considerado hiperdiverso e abrange o maior número de polinizadores de áreas naturais e ecossistemas agrícolas. *Apis mellifera* tende a ser a espécie mais importante para o processo de polinização e muitas vezes espécies nativas são negligenciadas. Dessa forma, o objetivo desse trabalho foi verificar a existência de compartilhamento de nicho, quando comparamos abelhas sem ferrão sociais *Trigona spinipes* e *Trigona hialinata* e abelhas solitárias do gênero *Centris* com o nicho de *A. mellifera*, bem como a importância das espécies na estruturação da rede de interação com as plantas floridas. Para isso, levantamos a seguinte hipótese, independente de ser nativa ou invasora, espécies sociais apresentam maior grau de generalização e importância nas interações com seus recursos que espécies solitárias. Os resultados desse trabalho demonstraram que as duas espécies de *Trigona* sociais nativas têm uma maior sobreposição de nicho com *A. mellifera*. Enquanto as espécies de *Centris*, que são solitárias, tiveram um nicho diferenciado. Os resultados demonstram também que as espécies sociais são mais importantes na estruturação das interações e que a espécie social nativa *T. spinipes* destaca-se como a mais importante dentre as analisadas. Dessa forma, podemos inferir que apesar de *A. mellifera* ser não nativa, ela explora os recursos similarmente às nativas. Em geral, podemos afirmar que diferentes espécies de abelhas podem coexistir num mesmo habitat, independente de serem nativas ou invasoras. Além disso, a socialidade se apresenta como um importante traço mediando a importância das espécies na exploração dos recursos.

Palavras-chave: Espécies sociais e solitárias Network e Polinização

## ABSTRACT

The global decline in biodiversity has drawn attention to the consequences of species loss in maintaining ecosystem functioning. The anthropic processes of destruction of plant species, the intensification of land use, the use of agrochemicals and the introduction of exotic species have adverse effects on the diversity of pollinators. Such processes together with the effects of climate change affect the pollination service. The inclusion of tools that inform about the properties of biodiversity, as well as its organization and its relationship with ecosystem processes and services, enable a more complete monitoring of communities. Functional diversity can be used for this purpose. This can be represented by the richness of attributes in a community, the number of emitted groups and the volume of niche occupied by the species. Hymenoptera is a group considered hyperdiverse and comprises the largest number of pollinators from natural areas and agricultural ecosystems. *Apis mellifera* tends to be a more important species for the pollination process and often native species are neglected. Thus, the objective of this work is to verify the existence of niche sharing, when comparing social stingless bees *Trigona spinipes* and *Trigona hialinata* and solitary bees of the genus *Centris* with the niche of *A. mellifera*, as well as the importance of species in structuring the network interaction with flowering plants. For this we raise the following hypothesis, regardless of being native or invasive, social species present a greater degree of generalism and importance in their interactions with their resources than solitary species. The results of this work demonstrated that the two native social *Trigona* species have a greater niche overlap with *A. mellifera*. While the *Centris* species, which are solitary, have a different niche. The results also show that social species are more important in structuring interactions and that the native social species *T. spinipes* stands out as the most important among those analyzed. Thus, we can infer that although *A. mellifera* is non-native, it exploits resources similarly to native ones. In general, we can say that different bee species can coexist in the same habitat, regardless of whether they are native or invasive. Furthermore, sociality presents itself as an important trait mediating the importance of species in the exploitation of resources.

Keywords: Networks, Pollination, Social and solitary species

## SUMÁRIO

<b>PRIMEIRA PARTE.....</b>	<b>154</b>
<b>1. INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>15</b>
1.1 As abelhas .....	15
1.2 Redes de interação.....	17
1.4 Sobreposição de nicho .....	18
1.5 Espécies invasoras.....	19
1.6 Características das espécies florais.....	20
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>21</b>
<b>SEGUNDA PARTE - ARTIGO .....</b>	<b>27</b>
<b>ARTIGO 1 - O PAPEL DE ABELHAS NATIVAS E INVASORA NA SELEÇÃO DIFERENCIAL DE NICHOS E IMPORTÂNCIA EM UMA REDE MUTUALÍSTICA. ....</b>	<b>28</b>
<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>28</b>
<b>2. MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>30</b>
2.1 A área de estudo.....	30
<b>Figura 1: Localização da área de estudo. A- Mapa do Brasil com destaque para o estado de Minas Gerais. B- Mapa de Minas Gerais com destaque para a cidade de Lavras. C- Mapa da área de estudo destacando os transectos utilizados.....</b>	<b>30</b>
2.2 Coleta de dados.....	30
<b>Figura 2: Esquema de como foram realizadas as coletas mostrando graficamente como foram escolhidas as parcelas.....</b>	<b>31</b>
2.3 Atributos funcionais das plantas e escolha de espécies de abelhas.....	32
2.4 Análises estatísticas .....	32
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>34</b>
<b>Tabela 1. Abundância e riqueza de plantas das classes Liliopsida e Magnoliopsida floridas nos períodos chuvoso e seco Superdispersão (p = 0.75, p = 0.66 respectivamente).....</b>	<b>34</b>
<b>Figura 3. Abundância (A) e riqueza(B) de espécies de plantas floridas das classes Liliopsida e Magnoliopsida, nas temporadas chuvosa e seca. Letras diferentes representam significância nas análises de contraste. ....</b>	<b>35</b>

<b>Tabela 2. Frequências de visitantes florais nas espécies de plantas das classes Liliopsida e Magnoliopsida, nos períodos chuvoso e seco. Superdispersão não observada (<math>p = 0.98</math>).....</b>	<b>36</b>
<b>Figura 4. Frequências de visitantes florais nas espécies de plantas das classes Liliopsida e Magnoliopsida nos períodos chuvosos e secos. ....</b>	<b>37</b>
<b>Figura 5. Representações gráficas da análise de Outlying Marginality Index (OMI) no período chuvoso mostrando as preferências pelos atributos florais de cada espécie de abelha analisada (coloração da flor, tamanho da flor, tipo de floração, distância taxonômica da espécie de planta visitada e mês em que houve a observação da interação).....</b>	<b>38</b>
<b>Tabela 3. Resultados da análise de <i>Outlying Mean Index</i> (OMI) para as espécies <i>Apis mellifera</i>, <i>Trigona spinipes</i>, <i>Trigona hyalinata</i>, <i>Centris tarsata</i> e <i>Centris aenea</i> para as três áreas de estudo associadas à Reserva Ecológica Boqueirão da Nascente. Os resultados correspondem às observações feitas no período de chuva, que compreendem os meses de Outubro a Dezembro de 2015 e também de Janeiro a Março de 2016. O nicho foi estabelecido de acordo com os atributos físicos das plantas visitadas e também com relação ao mês em que ocorreu a interação. ....</b>	<b>38</b>
<b>Figura 6. Representações gráficas da análise de <i>Outlying Marginality Index</i> (OMI) no período de seca mostrando as preferências pelos atributos florais de cada espécie de abelha analisada (coloração da flor, tamanho da flor, tipo de floração, distância taxonômica da espécie de planta visitada e mês em que houve a observação da interação).....</b>	<b>40</b>
<b>Tabela 4. Resultados da análise de <i>Outlying Mean Index</i> (OMI) para as espécies <i>Apis mellifera</i>, <i>Trigona spinipes</i>, <i>Trigona hyalinata</i>, <i>Centris tarsata</i> e <i>Centris aenea</i> para as três áreas de estudo associadas à Reserva Ecológica Boqueirão da Nascente. Os resultados correspondem às observações feitas no período de seca, que compreendem os meses de Julho a Setembro de 2015 e também de Abril a Junho de 2016. O nicho foi estabelecido de acordo com os atributos físicos das plantas visitadas e também com relação ao mês em que ocorreu a interação. ....</b>	<b>40</b>
<b>Tabela 5. <i>Degree, betweenness, closeness</i> e autovalores de centralidade das espécies de visitantes florais em relação aos períodos chuvoso e seco.....</b>	<b>41</b>

**Figura 7. Rede de interação do período chuvoso em relação às espécies de abelhas. Os círculos vermelhos indicam as espécies de abelhas e os verdes as interações. 42**

**Figura 8. Rede de interação do período seco em relação às espécies de abelhas. Os círculos vermelhos indicam as espécies de abelhas e os verdes as interações. .... 42**

<b>4. DISCUSSÃO .....</b>	<b>43</b>
<b>5. CONCLUSÕES .....</b>	<b>47</b>
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>47</b>
<b>ANEXO A.....</b>	<b>54</b>

## **PRIMEIRA PARTE**

## 1. INTRODUÇÃO GERAL

Os insetos são organismos bem sucedidos que estão associados a diversos aspectos da vida do ser humano. Ecossistemas naturais e modificados, terrestres e aquáticos apresentam comunidades de insetos que possuem grande variedade de estilos de vida, formas e funções (GULLAN & CRANSTON 2017). A Entomologia é a ciência que os estuda sob todos os aspectos, estabelecendo as relações com os seres humanos, plantas e animais (RUPPERT *et al.* 2005). Para estudar essa ciência podemos usar a biologia e a ecologia, e esta última tem como um dos principais objetivos esclarecer os processos responsáveis pelos padrões de composição e estruturação das comunidades de espécies (WEIHER & KEDDY 1999). Os insetos, que possuem elevadas densidades populacionais, ocupam diversos habitats, toleram ampla variedade de dieta e respondem rapidamente à distúrbios ambientais. Dessa forma, o conhecimento detalhado sobre insetos associados às culturas agrícolas juntamente com estudos ecológicos, são importantes para que haja um melhor manejo e conservação dessas espécies (FERNANDES 2006).

### 1.1 As abelhas

Hymenoptera é um grupo considerado hiperdiverso (GULLAN & CARSTON 2017). Forbes e colaboradores (2018) afirmam que o grupo apresenta maior riqueza de espécies, superando Coleoptera. Abrange o maior número de polinizadores de áreas naturais e ecossistemas agrícolas (NEFF & SIMPSON 1993), destacando a importância de se estudar esse grupo. Dividem-se em dois subgrupos Symphyta, mais basais e Apocrita (BORROR 1992). Os Apocritas compreendem a maioria dos himenópteros e se dividem em Parasítica e a Aculeata do qual fazem parte os organismos mais conhecidos tais como formigas, vespas e abelhas. Dentro de Aculeata, temos a família Apidae e subfamília Apinae, que, por sua vez, possui 19 tribos (MICHENER 2000). Apini é formada por um único gênero *Apis*, que contém 11 espécies. É originária das regiões da África e da Ásia, mas hoje em dia encontra-se distribuída em todo o mundo pela introdução de espécies que ocorreram inicialmente de forma acidental e posteriormente com a intenção de produção de mel (SILVEIRA *et al.* 2002). *Apis mellifera* é uma espécie exótica invasora no Brasil, é bem estabelecida e reconhecida por ser um polinizador eficiente em várias culturas agrícolas (OLIVEIRA & RECH 2018). Porém, sua interação com abelhas nativas pode alterar o processo de polinização, uma vez que possuem padrões diferentes de comportamento (WOLOWSKI & FREITAS 2015).

Amplamente distribuída, a tribo Meliponini (MICHENER 2000) é formada pelas abelhas sociais nativas. Possuem o ferrão atrofiado, por isso recebem o nome “abelha sem-ferrão” (LOPES *et al.* 2005). Outras características também diferenciam essas abelhas sem ferrão das demais: construção de favos horizontais; ninhos feitos em troncos de árvores, em pedras ou no solo; deposição de pólen misturado ao mel; e expulsão do macho ou inutilização do mesmo após a fecundação (FABICHAK 1989). No Brasil, o gênero *Trigona* é um grande representante dessa tribo, este gênero se encontra em quase todo o território nacional, as espécies desse gênero podem utilizar vários substratos para construção de ninhos. *Trigona spinipes* FABRICIUS, 1793 e *T. hyalinata* LEPELETIER, 1836, segundo RASMUSSEN & CAMARGO (2008), constroem ninhos aéreos em locais geralmente pouco acessíveis. Além disso, enquanto a maioria das espécies coleta néctar e pólen como principais recursos alimentares (MATEUS & NOLL 2004), *T. spinipes* e *T. hyalianita* também coletam substâncias açucaradas secretada por ninfas de hemípteros herbívoros, que se encontram em muitas das angiospermas, em troca, as protegem contra predadores (ODA *et al.* 2009).

A tribo Centridini composta pelos gêneros *Centris* Fabricius, 1804 e *Epicharis* Klug, 1807, possuem espécies com comportamento solitário e estão presentes principalmente na América tropical (BOSSERT *et al.* 2019). O gênero *Centris* tem distribuição desde a Argentina e Bolívia até os Estados Unidos, possuem espécies de comportamento solitário e que nidificam no solo, sendo comum numerosas agregações (MOURE *et al.* 2007). Apesar do hábito solitário, essas espécies usam óleos florais misturados com outro material para a construção e proteção do ninho (VINSON *et al.* 2006). Na literatura, estudos sobre as preferências florais das espécies desse gênero (BARBOSA *et al.* 2003) e sobre essas espécies como visitantes florais são escassos (GIMENES & LOBÃO 2006). *Centris tarsata* AUTOR ANO é uma espécie bem conhecida em comparação às demais. Dados sobre abundância e arquitetura de ninho, sazonalidade e inimigos naturais são bem conhecidos (RÊGO, 2007). Porém, a utilização dessas abelhas em polinização de culturas é pouco conhecida (SANTOS MESQUITA 2009). *Centris aenea* Lepeletier, 1841 é uma espécie de tamanho médio, com ampla distribuição geográfica (MOURE 1969), presente principalmente no Cerrado (SILVEIRA & CAMPOS 1995). O comportamento social é uma estratégia de sucesso reprodutivo, defesa e também busca (forrageio) e armazenamento de recursos alimentares (ZABLOTNY 2009). Espécies sociais geralmente são polinizadores generalistas (WILLIAMS *et al.* 2010), enquanto espécies solitárias são mais frequentemente polinizadores especializados (MICHENER 2000). O desafio para a conservação da biodiversidade de



polinizadores e seus serviços torna-se cada dia mais importante, resultados científicos isoladamente não resolvem os problemas relacionados aos polinizadores. O conhecimento científico, integrado a ações sociais e métodos que busquem a proteção de polinizadores bem como o seu correto manejo, pode tornar mais harmoniosa a convivência entre polinizadores, plantas e seres humanos, resultando em benefícios mútuos (DA ROSA *et al.* 2019).

### 1.2 Redes de interação

Redes de interação possibilitam retratarmos processos que ocorrem em uma comunidade biológica já que representam as espécies (nós) e as interações entre elas (*links*) (BASCOMPTE & JORDANO 2014). Essas redes ecológicas podem ser classificadas como, tróficas, hospedeiro-parasitoides e mutualísticas. Nessa última categoria estão inclusas as interações nas quais indivíduos de espécies diferentes beneficiam-se mutuamente (INGS *et al.* 2009). Na Ecologia, o conhecimento de redes para abordar interações mutualísticas entre plantas-polinizadores, tem sido uma estratégia para descrever padrões das comunidades possibilitando investigações antes limitadas pela falta de ferramentas adequadas (HELENO *et al.* 2014). É comum as redes mutualísticas apresentarem um padrão de organização, onde as espécies que realizam um maior número de conexões nas redes são consideradas generalistas e formam um núcleo central ou core com as quais espécies que realizam poucas interações, ou especialistas tendem a se conectar. Assim, as espécies generalistas controlam boa parte das interações na rede, podendo gerar “rotas alternativas” em caso de desaparecimento de algumas espécies (BASCOMPTE & JORDANO 2014). Existem outras propriedades de redes ecológicas que podem ser estudadas, tanto no âmbito de comunidades quanto em nível de população. Por exemplo, a conectância, que é fornecida pela razão entre o número de interações interespecíficas existentes e o número total de interações possíveis, revela a coesão da rede, e quanto mais especializadas forem as interações, menor será a proporção de conexões realizadas e menor será o valor da conectância (JORDANO 1987). Há ainda uma propriedade que é relacionada as espécies que compõem a rede, a centralidade, que pode ser relacionada à posição ocupada por cada espécie na rede, resultado da soma das dependências das outras espécies que compõe a rede em relação à espécie em questão (DÁTTILO *et al.* 2016).

A polinização é um serviço ecossistêmico essencial para a manutenção da integridade do ecossistema e das suas interações. Junto a isso a polinização por insetos é de extrema importância para a agricultura mundial e segurança alimentar humana (FERREIRA *et al.*

2014). Desta maneira, conhecer mais sobre redes de interações polinizador-planta permite além de responder questões ecológicas, criar estratégias de conservação de espécies (MOREIRA *et al.* 2015). Geralmente, os estudos de redes de plantas-polinizadores são baseados em dados qualitativos binários – e.g., presença e ausência -, não distinguindo inclusive o grau de intensidade dessas relações (BLÜTHGEN *et al.* 2006), para esse problema, podemos utilizar propriedade quantitativas, as chamadas métricas, que tornam possível observar as mudanças de interação e como afetam a estrutura das comunidades ecológicas. Outra vantagem da análise quantitativa é conseguir obter informações por espécie, que são representadas pela quantidade de *links* e como as comunidades reagem a distúrbios com muita robustez (LANDI *et al.* 2018), índices de amplitude e sobreposição dos nichos, são uma alternativa que incluem a frequência e a intensidade de uso dos recursos pelas espécies (AGUIAR 2003; FRANCO *et al.* 2009). Além dos índices que analisam a sobreposição de nichos tróficos das espécies aos pares, a análise advinda da teoria de redes tem ajudado a verificar a sobreposição dos nichos na rede como um todo, abordando o compartilhamento de recursos em nível da comunidade (ARAÚJO *et al.* 2008).

#### *1.4 Sobreposição de nicho*

Os níveis de sobreposição de nichos são determinantes na estrutura e diversidade das comunidades naturais, de acordo com a Teoria de Partição (SCHOENER 1974), espécies buscam mecanismos que reduzam a competição por recursos e permitam a coexistência. Espera-se que espécies que utilizam recursos similares apresentem graus de sobreposição mais altos de nichos, enquanto espécies que utilizam recursos diferentes apresentam baixa sobreposição (LUDWIG & REYNOLDS 1988). Estes índices permitem conhecer mais sobre a utilização de recursos florais por abelhas (GOULSON & DARVILL 2004). Quando espécies que coexistem usam os recursos de forma semelhante, desenvolvem estratégias para explorar o ambiente de maneiras diferentes normalmente baixas sobreposição (SANTOS *et al.* 2013). A coexistência de espécie que usam recursos de modo semelhantes devido ao compartilhamento dos mesmos é comum em sistemas naturais. Este compartilhamento pode ser observado em escalas espaciais, temporais ou em modificações na amplitude de nicho das espécies (ODUM 2012; BLÜTHGEN & KLEIN 2011).

Processos baseados em nicho são influenciados pelos atributos das espécies, assim sendo, a correspondência dos atributos dos indivíduos é responsável pela interação de espécies na comunidade (JORDANO *et al.* 2002). Quanto maior for a heterogeneidade dos atributos funcionais maior probabilidade das comunidades serem estruturadas por processos

de nicho. Muitas vezes os atributos funcionais se traduzem em diferenças morfológicas entre as espécies que podem influenciar na partição de nicho e na estrutura das redes em que esses organismos interagem (MARUYAMA *et al.* 2019). Sabe-se que os processos baseados em nicho são fatores importantes para estruturação das redes de polinização (HIRAIWA & USHIMARU 2017), entretanto pouco se sabe de que forma a diversidade funcional pode afetar a estrutura das redes de interações entre plantas-insetos. As características morfológicas de animais e plantas são extremamente importantes para escolha de potenciais parceiros em redes de polinização (COCUCCI *et al.* 2009), assim as mudanças na diversidade funcional podem acarretar na reestruturação da rede de interações, tal como visto em comunidades de ilhas no Japão, na qual a perda da diversidade funcional de polinizadores afetou a estrutura das interações em nível da comunidade. Neste caso, a diversidade funcional está relacionada à abundância relativa de polinizadores com probóscide longa e a perda desse grupo de polinizadores promoveu uma mudança marcada no nicho realizado dos demais grupos de polinizadores (HIRAIWA & USHIMARU 2017).

### *1.5 Espécies invasoras*

Um problema cada vez mais constante nas áreas naturais são as espécies invasoras, consideradas como a segunda maior causa de perda de biodiversidade do mundo, ficando atrás somente da supressão e fragmentação de florestas naturais (SANTANA *et al.* 2019). Essas espécies invasoras não possuem predadores naturais e competidores diretos na área que invadem, conseguindo atingir um sucesso reprodutivo alto, alta dispersão e estabelecer-se com precisão, dominando a área em questão e causando efeitos negativos nas espécies nativas, nos processos ecológicos naturais e alterações nos serviços dos ecossistemas (CLAVERO & BROTONS 2010). Por estas razões, as invasões biológicas causam graves problemas em escala global, pois afetam também os setores agrícola, florestal, veterinário e da saúde pública, com elevado potencial de impacto econômico (SIMBERLOFF *et al.* 2013). Um exemplo bem conhecido de invasão biológica no Brasil é a disseminação da espécie *Apis mellifera*, considerada uma espécie exótica invasora já que sua introdução foi intencionalmente ocasionada pelo homem com intuito de aumentar a produção de mel e produtividade agrícola (GOULSON 2003). Porém, já é comprovado que essa espécie invasora interfere no comportamento de espécies de abelhas nativas, aumentando a competição e a sobreposição de uso de pólen e néctar (GORAS *et al.*, 2016), podendo levar à redução de populações nativas (BADANO & VERGARA 2011).

### 1.6 Características das espécies florais

Mais da metade das áreas naturais do planeta já foi alterada pela humanidade, e nesse processo, comunidades estruturadas por um longo e complexo processo evolutivo são constantemente simplificadas (ALLAN *et al.* 2017). A homogeneização da flora produzida pela antropização, reduz a diversidade das áreas de forrageamento, forçando as espécies com maior capacidade adaptativa a constituírem novas redes mutualísticas, que muitas vezes, são formadas incluindo as espécies exóticas cultivadas (TOLEDO *et al.* 2012). A maioria das angiospermas pode oferecer recursos florais para animais e essas plantas dependem desses animais como polinizadores (FENSTER *et al.* 2004.). Dentre as angiospermas temos algumas divisões, sendo importante ressaltar duas classes dentro desse grande grupo, as Magnoliopsida são plantas que apresentam dois cotilédones, nervação foliar reticulada, raiz com sistema axial pivotante, presença de câmbio, feixes do caule dispostos em anéis (eustélicos), flores 2-4 ou pentâmeras, pólen com aberturas na zona equatorial ou em toda a sua superfície. Já as Liliopsida são plantas com um cotilédone, nervação foliar paralela, raiz fasciculada, folhas predominantemente paralelinérveas, ausência de câmbio e de crescimento secundário ou com crescimento anômalo, flores trímeras, e quando existem nectários, estes estão localizados na parede do ovário apocárpico ou nos septos dos sincárpicos (septais) (BARROSO, 2001). As visitas florais dos polinizadores são mais frequentes em flores com maior quantidade de recursos alimentares como pólen, néctar, óleo e resina, e não há preferência entre flores nativas ou exóticas (GARIBALDI *et al.* 2015; HARRISON & WINFREE 2015). Um importante estudo realizado por Newstrom (1994), onde foi descrito quatro padrões básicos de floração, enfatizando a periodicidade dos ciclos de floração: *i) Contínuo*, podendo ser com poucas flores por dia ou floração por longos períodos, estando ligada aos polinizadores “trapliners”, que adotam a estratégia de menor gasto energético à procura de plantas floridas; *ii) Anual*, apresentando um grande número de flores durante algumas semanas e atraindo uma grande gama de polinizadores; *iii) Supra-anual*, apresentando florescimento intenso por curto período atraindo polinizadores oportunistas, sem rotas fixas de recursos; *iv) Subanual*, com períodos curtos (dois ou três dias) e numerosos de floração espalhados no ano, atraindo principalmente abelhas.

Tendo em vista a relevância do serviço ecossistêmico de polinização (OLLERTON *et al.* 2017), as causas da perda de abelhas polinizadoras, que incluem a redução da fonte de alimento, uso de inseticidas nas plantações e perda de habitat devido ao desmatamento, monoculturas e expansão urbana (BARBOSA *et al.* 2017) e redução a prestação de serviços

ecossistêmicos, a fenologia da floração e variação sazonal (RICÁRDEZ, 2019), o objetivo deste trabalho é conhecer quais são os papéis de abelhas nativas e invasora dentro de uma rede ecológica mutualística evidenciando a seleção diferencial de nicho na reserva ecológica do Boqueirão.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIAR, C. M. L. (2003). Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de Caatinga (Itatim, Bahia, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(3): 457–467.
- ALLAN J. R.; VENTER O.; WATSON J. E. M. (2017). Temporally inter-comparable maps of terrestrial wilderness and the Last of the Wild. *Scientific data*, 4(1): 1–8.
- ARAÚJO, M. S., GUIMARÃES JR, P. R., SVANBÄCK, R., PINHEIRO, A., GUIMARÃES, P., REIS, S. F. D., & BOLNICK, D. I. (2008). Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*, 89(7): 1981–1993.
- BADANO, E. I., & VERGARA, C. H. (2011). Potential negative effects of exotic honey bees on the diversity of native pollinators and yield of highland coffee plantations. *Agricultural and Forest Entomology*, 13(4): 365–372.
- BARBOSA, A. A. A., AUGUTO, S. C., & SILVA, C. D. (2003). Recursos florais utilizados por abelhas em vegetação de vereda, Uberlândia/MG. In *Anais de trabalhos completos do VI Congresso de Ecologia do Brasil*. Fortaleza, Gráfica do BNB, 608: 44–46.
- BARBOSA, D. B., CRUPINSKI, E. F., SILVEIRA, R. N., & LIMBERGER, D. C. H. (2017). As abelhas e seu serviço ecossistêmico de polinização. *Revista Eletrônica Científica da UERGS*, 3(4): 694–703.
- BARROSO, G. M., GUIMARÃES, E. F., ICHASO, C. L. F., COSTA, C. G., PEIXOTO, A. L., & LIMA, H. D. (1978). *Sistemática de angiospermas do Brasil (Vol. 1, No. 2)*. São Paulo: Universidade de São Paulo.
- BLÜTHGEN, N. & KLEIN, A. M. (2011). Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 12(4): 282–291.
- BLÜTHGEN, N., MENZEL, F., & BLÜTHGEN, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1): 1–12.
- BORROR, D. (1992). *An Introduction to the study of insects*. Harcourt Bace College Publishers, USA. 879–896

- BOSSERT, S., MURRAY, E. A., ALMEIDA, E. A., BRADY, S. G., BLAIMER, B. B., & DANFORTH, B. N. (2019). Combining transcriptomes and ultraconserved elements to illuminate the phylogeny of Apidae. *Molecular phylogenetics and evolution*, 130: 121–131.
- CLAVERO, M., & BROTONS, L. (2010). Functional homogenization of bird communities along habitat gradients: accounting for niche multidimensionality. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5): 684–696.
- COCUCCI, E., RACCHETTI, G., & MELDOLESI, J. (2009). Shedding microvesicles: artefacts no more. *Trends in cell biology*, 19(2): 43–51.
- DA ROSA, J. M., ARIOLI, C. J., NUNES-SILVA, P., & GARCIA, F. R. M. (2019). Desaparecimento de abelhas polinizadoras nos sistemas naturais e agrícolas: Existe uma explicação? *Revista de Ciências Agroveterinárias*, 18(1), 154–162.
- DÁTILLO, W., LARA-RODRÍGUEZ, N., JORDANO, P., GUIMARÃES JR, P. R., THOMPSON, J. N., MARQUIS, R. J., ... & RICO-GRAY, V. (2016). Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1843): 20161564.
- DOS SANTOS MESQUITA, T. M., VILHENA, A. M. G. F., & AUGUSTO, S. C. (2009). Ocupação de ninhos-armadilha por *Centris* (Hemisiella) *tarsata* Smith, 1874 e *Centris* (Hemisiella) *vittata* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Apidae: Centridini) em áreas de cerrado. *Bioscience Journal*, 25(5): 124–132.
- FABICHAK, I. (1989) Abelhas indígenas sem ferrão Jataí. São Paulo: Nobel
- FENSTER, C. B., ARMBRUSTER, W. S., WILSON, P., DUDASH, M. R., & THOMSON, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35: 375-403.
- FERNANDES, E. C. M. (2006). Agroforestry for productive and sustainable landscapes in the face of global change. GAMA-RODRIGUES, AC; BARROS, NF; GAMARODRIGUES, EF; FREITAS, MSM, 15-31.
- FERREIRA, E. A., JUNGLOS, M. S., JUNGLOS, F. S., & POLATTO, L. P. (2014). Polinização Em Plantas Frutíferas E De Subsistência. *Anais Do Enic*, (6).
- FORBES, AA, BAGLEY, RK, BEER, MA, HIPPEE, AC, & WIDMAYER, HA (2018). Quantificando o não quantificável: por que Hymenoptera, e não Coleoptera, é a ordem animal mais específica. *BMC ecology*, 18 (1), 1-11.
- FRANCO, E. L.; AGUIAR, C. M. L.; FERREIRA, V. S.; REBOUÇAS, P. L. O; (2009). Plant Use and Niche Overlap Between the Introduced Honey Bee (*Apis mellifera*) and the Native

- Bumblebee (*Bombus atratus*) (Hymenoptera: Apidae) in an Area of 19 Tropical Mountain Vegetation in Northeastern Brazil. *Sociobiology*, 53(1).
- GARIBALDI, L.A., DONDO, M., FREITAS, B.M., HIPÓLITO, J., PIRES, C.S.S., SALES, V., VIANA, B. & VILAR, M.B. (2015). Aplicações do protocolo de avaliação socioeconômica de práticas amigáveis aos polinizadores no Brasil. *Funbio*, Rio de Janeiro.
- GIMENES M, LOBÃO C S (2006) A polinização de *Krameria bahiana* B.B. Simpson (Krameriaceae) por abelhas (Apidae) na restinga, BA. *Neotrop Entomol* 35: 440-445.
- GOULSON, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 34(1):1-26.
- GOULSON, D.; DARVILL, B. (2004). Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie*, 35(1): 55-63.
- GULLAN, P. J. CRANSTON, P. S. (2017) *Insetos: Fundamentos da Entomologia*.
- HARRISON, T. & WINFREE, R. (2015). Urban drivers of plant-pollinator interactions. *Functional Ecology*. 29(1), 879–888.
- Heleno, R., Garcia, C., Jordano, P., Traveset, A., Gómez, J. M., Blüthgen, N., ... & Olesen, J. M. (2014). Ecological networks: delving into the architecture of biodiversity.
- HIRAIWA, Masayoshi K.; USHIMARU, A. (2017). Low functional diversity promotes niche changes in natural island pollinator communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1846): 20162218.
- INGS, T.C.; CHITTKA, L. (2009). Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276: 2031-2036.
- JORDANO, P. (1987). Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *The American Naturalist*, 129(5): 657–677.
- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J. M. (2002). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1): 69–81.
- LANDI, P., MINOARIVELO, H. O., BRÄNNSTRÖM, Å., HUI, C., & DIECKMANN, U. (2018). Complexity and stability of adaptive ecological networks: a survey of the theory in community ecology. *Systems analysis approach for complex global challenges*, 209-248.
- LOPES M, FERREIRA JB, SANTOS G (2005) Abelhas sem-ferrão: a biodiversidade invisível. *Agriculturas* 2(4).
- LUDWIG, J. A., QUARTET, L., REYNOLDS, J. F., & REYNOLDS, J. F. (1988). *Statistical ecology: a primer in methods and computing* (Vol. 1). John Wiley & Sons.

- MARUYAMA, P. K.; BONIZÁRIO, C.; MARCON, A. P.; D'ANGELO, G.; SILVA, M. M.; NETO, E. N. S.; OLIVEIRA, P. E.; SAZIMA, I.; SAZIMA, M.; VIZENTINBUGONI, J.; ANJOS, L.; RUI, A. M.; JÚNIOR, O. M. (2019). Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biological conservation* 230: 187-194.
- MATEUS, S.; NOLL, F. B. (2004) Predatory behavior in a necrophagous bee *Trigona hypogea* (Hymenoptera; Apidae, Meliponini). *Naturwissenschaften*, 91(2): 94-96.
- MICHENER, C. D. (2000). *The bees of the world*. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- MOURE J. S., URBAN D., MELO G. A. R. (2007) Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, XIV + 1054p.
- MOURE, J.S. (1969). Notas sobre espécies de *Centris* da Guiana (Hym., Apoidea). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 41 (1): 113-123.
- NEFF, J.L. & SIMPSON, B.B. (1993). Bees, pollination systems and plant diversity, p.143-167. In J. LaSalle & I.D. Gauld (eds.), *Hymenoptera and biodiversity*. Wallingford, CAB International, 348p.
- NEWSTROM, L. E., FRANKIE, G. W., & BAKER, H. G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), 141–159.
- ODA, F. H., AOKI, C., ODA, T. M., SILVA, R. A., FELISMINO, M. F. (2009). Interação entre abelha *Trigona hyalinata* (Lepeletier, 1836) (Hymenoptera: Apidae) e *Aethalion reticulatum* Linnaeus, 1767 (Hemiptera: Aethalionidae) em *Clitoria fairchildiana* Howard (Papilionoideae). *Entomobrasilia*, 2(2):58-60.
- ODUM, E. P. (2012). *Ecologia*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 460p.
- OLIVEIRA, P. E. & RECH, A. R. (2018). Floral biology and pollination in Brazil: history and possibilities. *Acta Botanica Brasilica*, 32(3): 321-328.
- OLLERTON, J. (2017). Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 353-376.
- OREIRA, E. F.; BOSCOLO, D.; VIANA, B. F. (2015). Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLOS ONE*, 10(4): e0123628.
- RASMUSSEN, C. & CAMARGO, J.M. (2008). A molecular phylogeny and the evolution of nest architecture and behavior in *Trigona* s.s. (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Apidologie* 39:102-118.



- RÊGO, M. M. C., ALBUQUERQUE P. M. C., RAMOS M. C., CARREIRA L. M. (2006) Aspectos da biologia da nidificação de *Centris fl avifrons* (Friese) ( Hymenoptera: Apidae, Centridini), um dos principais polinizadores do murici (*Byrsonima crassifolia* L. Kunth, Malpighiaceae), no Maranhão. *Neotrop Entomol* 35: 579-587.
- RICÁRDEZ, M. (2019). Sustentabilidad y Paisaje: retos de interlocución frente a los desafíos de la urbanización. In: Dias, L.S. & Chávez, E.S. (Eds). *Cartografía biogeográfica e da paisagem*. vol 2. Associação Amigos da Natureza da Alta Paulista, Tupã, 229-270.
- RUPPERT, E. E.; FOX. R. S.; BARNES, R. D. (2005). *Zoologia dos invertebrados*. São Paulo: Roca, 1145p
- SANTANA, L.D.; FONSECA, C.R.; CARVALHO, F.A. (2019). Aspectos ecológicos das espécies regenerantes de uma floresta urbana com 150 anos de sucessão florestal: o risco das espécies exóticas. *Ciência Florestal*, 29:01-13.
- SANTOS, G. M. DE M.; AGUIAR, C. M. LIMA; MELLO, M. A.R. (2010). Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie*, 41(4): 466-475.
- SCHOENER, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. **Science**, 185(4145): 27-39.
- SILVEIRA F. A., MELO G. A. R., ALMEIDA E. A. B. (2002). *Abelhas brasileiras: sistemática e identificação*. Ministério do Meio Ambiente (PROBIO – PNUD), Fundação Araucária, Belo Horizonte, 253p.
- SILVEIRA, F. A. & M. J. O. CAMPOS (1995). A melissofauna de Corumbataí (SP) e Paraopeba (MG) e uma análise da biogeografia das abelhas do cerrado brasileiro (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira de Entomologia*, São Paulo, 39:371-4
- SIMBERLOFF, D. et al. (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28(1): 58-66.
- STOUFFER, D. B.; CIRTWILL, A. R.; BASCOMPTE, J. (2014). How exotic plants integrate into pollination networks. *Journal of Ecology*, 102(6): 1442-1450.
- TOLEDO, M.; DONATELLI, R.; BATISTA, G. (2012). Relation between green spaces and bird community structure in an urban area in Southeast Brazil. *Urban Ecosystems* 15:111-131. 2012
- VINSON, S.B., FRANKIE, G.W., & WILLIAMS, H.J. (2006). Nest liquid resources of several cavity nesting bees in the genus *Centris* and the identification of a preservative, levulinic acid. *Journal of Chemical Ecology*, 32: 2013–2021.

- WEIHER, E.; KEDDY, P. (1999). Assembly rules as general constraints on community composition. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*, p. 251-271.
- WILLIAMS, N. M., CRONE, E. E., ROULSTON, T. H., MINCKLEY, R. L., PACKER, L., & POTTS, S. G. (2010). Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*. 143(10): 2280-2291
- WOLOSKI, M & FREITAS, L. (2015). An overview on pollination of the Neotropical Poales. *Rodriguésia*, 66(2): 329-336.
- ZABLOTNY, J. E. Sociality. (2009). In: RESH, V. H.; CARDÉ, R. T. (Eds.). *Encyclopedia of Insects*, 2. ed. Academic Press, p. 028-935.

**SEGUNDA PARTE - ARTIGO**

## **ARTIGO 1 - O PAPEL DE ABELHAS NATIVAS E INVASORA NA SELEÇÃO DIFERENCIAL DE NICHO E IMPORTÂNCIA EM UMA REDE MUTUALÍSTICA**

### **1. INTRODUÇÃO**

Hymenoptera podem ser sociais ou solitários, espécies eussociais são aquelas que apresentam grande abundância e alguma organização social divididas em castas (WILSON 2000). Algumas espécies eussociais são forrageiras especializadas, que devido ao seu eficiente sistema de comunicação, podem realizar atividades por longos períodos, o que lhes confere maior capacidade de exploração de recursos quando comparadas às espécies solitárias (MAIA *et al.* 2019). O papel dos polinizadores sociais nas redes ecológicas supostamente está associado a alguns aspectos da socialidade (THOMPSON 1982), e essa característica pode resultar em diferenças na topologia de redes (BEZERRA *et al.* 2009; MELLO *et al.* 2011, 2013). O grande número de indivíduos das colônias aumenta as possibilidades de interações em redes mutualísticas (FORT *et al.* 2016). Além disso, a quantidade de interações que as espécies estabelecem em redes de polinização varia com a duração de seu período de atividade (OLESEN *et al.* 2008), havendo uma tendência à maior atividade nos períodos de floração, essa maior atividade aumenta as chances de interação com espécies de plantas distintas fenologicamente (MICHENER 2007).

Os insetos solitários, por sua vez, são mais sensíveis às flutuações sazonais, onde o desenvolvimento larval, quiescência ou processos de diapausa determinam sua abundância no ambiente (MARTINS & BARBEITOS 2000). São poucos os estudos que investigam a importância dessas espécies na estrutura de redes (ROMERO *et al.* 2020). Tende-se a pensar que espécies solitárias são mais especialistas. Porém, existem espécies de abelhas solitárias generalistas que utilizam uma ampla gama de recursos, podendo servir como espécies fundamentais para a manutenção de populações vegetais e conseqüentemente para a manutenção de redes (BUSCHINI 2009). As espécies de abelhas especialistas, independente de ser social ou não, são chamadas oligoléticas e usam poucas espécies vegetais como fontes de pólen. Essas espécies também desempenham importantes funções na polinização de plantas com as quais têm relação mais estreita, um exemplo disso é que o gênero *Centris*, que tem uma alta preferência pela família Malpighiaceae (MEMMOTT *et al.* 2007).

As abelhas sem ferrão eram as principais polinizadoras da flora nativa brasileira e as únicas produtoras de mel no Brasil até 1838, quando se deu a introdução das *Apis mellifera* no país (KERR *et al.* 2001). Essa introdução de *A. mellifera* em grande escala pode interferir no hábito das abelhas nativas (ROUBIK & WOLDA 20010. O estabelecimento dessa espécie é geralmente prejudicial para os ecossistemas, pois pode diminuir a oferta de alimento para os polinizadores locais e isso prejudicaria a estabilidade de suas populações (PAINI & ROBERTS 2005).

Áreas com uma maior complexidade de ambientes e bem preservadas, permitem que mais recursos estejam disponíveis para uma maior riqueza de espécies (STEIN *et al.* 2014). Diferentes fitofissionomias possibilitam a coexistência de espécies de insetos, já que esses podem se distribuir em gradientes distintos, ainda que ocupem uma mesma área (RUBENE *et al.* 2015). Devido a esses fatores, vem sendo realizados mais estudos de nicho para abelhas solitárias. Além disso, a preocupação com a queda das abundâncias dos polinizadores eussociais, vem aumentando o interesse por trabalhos com espécies nativas e solitárias, trazendo importantes informações nessa temática (ROCHA-FILHO *et al.* 2018).

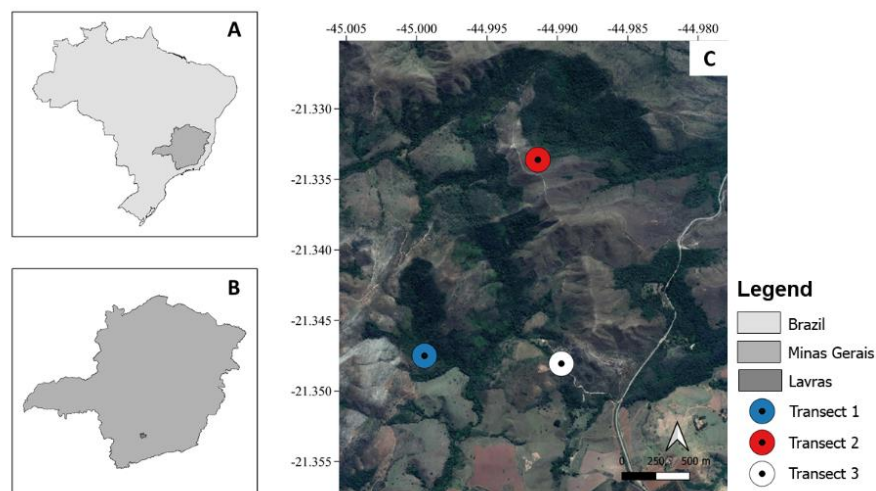
Estudo de comunidades de abelhas vem sendo realizados em biomas brasileiros (PINHEIRO-MACHADO *et al.* 2002), revelou que as interações entre flores e abelhas são generalistas. Este estudo demonstra também que as abelhas não utilizam apenas flores que são melitófilas, e que as espécies vegetais, por sua vez, são visitadas por muitas espécies de abelhas. Entretanto, poucos estudos têm se dedicado a analisar as interações entre flores e visitantes sob a perspectiva das redes tróficas (SANTOS *et al.* 2009).

Sabendo-se da importância de conhecer as interações dessas espécies para a manutenção eficiente da polinização (GIANNINI *et al.* 2017), o objetivo desse trabalho foi verificar a existência do compartilhamento de recursos de espécies nativas e invasora, destacando suas preferências pelos recursos florais. E, responder a seguinte questão: independente de ser nativa ou invasora, espécies eussociais apresentam maior grau de generalização, maior número de interações e ligações com as demais espécies, e são espécies estruturadoras da rede mutualística?

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 A área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica Unilavras - Boqueirão - RBUB ( $21^{\circ} 20' 47''$  S e  $44^{\circ} 59' 27''$  W), Sul do Estado de Minas Gerais, Brasil. A RBUB ocupa uma área total de 159 hectares, e altitude variando entre 1100 e 1250 m. A precipitação média anual é de 1.411 mm, e temperatura média anual em torno de  $19^{\circ}\text{C}$  a  $25^{\circ}\text{C}$ , com predominância de chuvas nos meses de novembro a fevereiro. Inverno seco com duração de quatro meses, de maio a setembro. A RBUB é composta por formações vegetais típicas de Cerrado stricto sensu, Campo Rupestre, Mata de Galeria e manchas de pastagens constituídas por capim-braquiária (*Brachiaria* sp. - Poaceae) (PIRES *et al.* 2012). Na transição entre o final da estação seca e início da estação chuvosa, aproximadamente entre os meses de agosto a novembro, ocorrem picos de floração e brotação, logo após a queda das folhas decorrente do estresse hídrico (FRANCO *et al.* 2005).

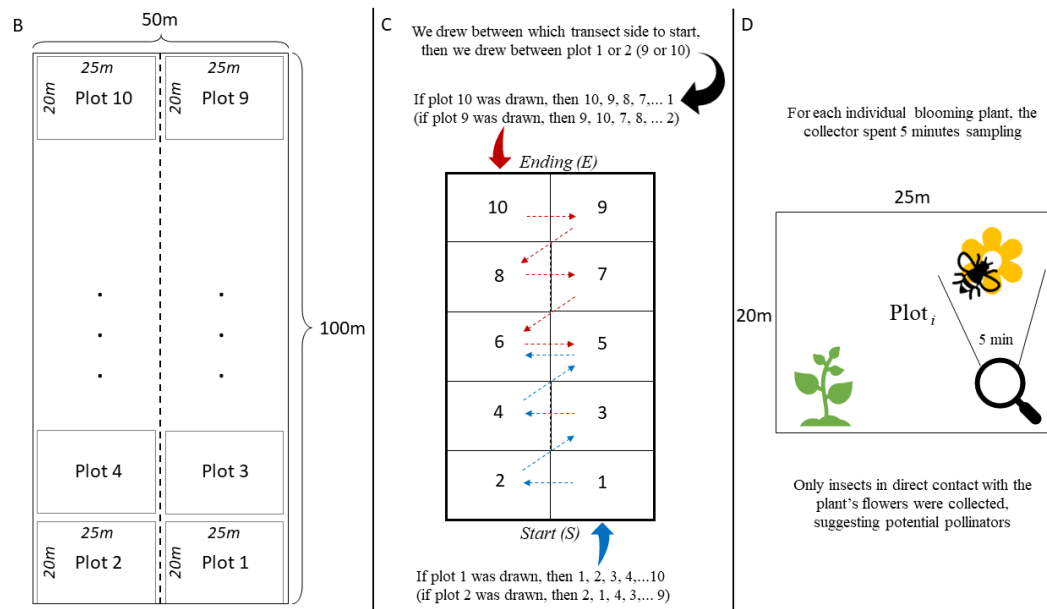


**Figura 1:** Localização da área de estudo. A- Mapa do Brasil com destaque para o estado de Minas Gerais. B- Mapa de Minas Gerais com destaque para a cidade de Lavras. C- Mapa da área de estudo destacando os transectos utilizados.

### 2.2 Coleta de dados

As interações entre plantas e insetos visitantes florais foram registradas a cada 15 dias de julho de 2015 a julho de 2016. Em caso de chuva, os eventos de amostragem foram adiados para um dia melhor ensolarado ou mesmo nublado. A amostragem dos insetos foi realizada em três áreas de 100 x 50 metros cada, com transectos dividindo-os ao meio: T1 ( $21^{\circ} 20' 53''$  S /  $44^{\circ} 59' 23''$  W), T2 ( $21^{\circ} 21' 01''$  S /  $44^{\circ} 59' 29''$  W) e T3 ( $21^{\circ} 20' 51''$  S /  $44^{\circ} 59'$

58 "W) (Fig. 1A). Para cada área, foram delimitadas 10 parcelas de 20 x 25 metros. As parcelas foram numeradas de 1 a 10 sequencialmente. Em relação aos eventos de amostragem, foram realizados três sorteios, em primeiro lugar, para definir em qual das três áreas iniciar. Em segundo lugar, entre qual lado - ou seja, lado inicial ou final - da área devia começar e, finalmente, o gráfico 1 ou 2 (ou gráfico 10 ou 9) foi desenhado. Se a parcela 1 fosse selecionada, a amostragem seria realizada de 1 a 10 sequencialmente e, caso contrário, se a parcela 10 fosse selecionada, uma amostragem inversa seria conduzida. Os insetos foram amostrados com redes entomológicas das 7h30 às 16h30, e cada área foi amostrada duas vezes ao dia - pela manhã e à tarde. Assumindo que a amostragem na área 1 pela manhã começou na parcela 1 e assim terminou na parcela 10, à tarde a amostragem na área 1 começou na parcela 10 e terminou na parcela 1 (Figura 2).



**Figura 2:** Esquema de como foram realizadas as coletas mostrando graficamente como foram escolhidas as parcelas.

O coletor percorreu as parcelas dentro de cada área e, para cada planta individual em floração, o coletor despendeu 5 minutos de amostragem. Apenas insetos em contato direto com as partes reprodutivas da planta foram coletados, sugerindo que eles podem ser potenciais polinizadores. Apesar da diferença entre os tempos de amostragem entre as parcelas, a coleta apenas de insetos em contato com as flores garante que as espécies de polinizadores com maior potencial sejam amostradas. Mesmo que afetasse a estrutura da rede de alguma forma, um evento de amostragem sistemático e robusto ao longo de todo o projeto do campo foi alcançado assumindo-o. O termo visita às flores é aqui adotado uma vez que nenhuma eficiência de polinização foi medida (ALVES-DOS-SANTOS *et al.* 2016). Ao final

do dia, todas as 10 parcelas das três áreas foram observadas e amostradas, caso houvesse floração de espécies de plantas, duas vezes.

Para a determinação das fontes de recursos alimentares utilizadas pelos visitantes florais foi realizada a coleta da parte das plantas em que os insetos foram encontrados. Para cada planta amostrada, realizou-se a contagem do número de flores. No caso de espécies com abundância reduzida de flores, foi feita a contagem de todas as flores, já em espécies com flores organizadas em inflorescências, fez-se uma estimativa do número de flores a partir do número de 105 inflorescências. O número médio de flores abertas foi multiplicado pelo número de inflorescência, em seguida, pelo número médio de inflorescências por galhos, e por fim, pelo número médio de galhos da planta (VOSGUERITCHIAN 2010). Todo o material vegetal amostrado foi identificado com chaves especializadas e com auxílio de especialista. Esse material encontra-se depositado no Herbário da Universidade Federal de Lavras (ESAL-UFLA).

### *2.3 Atributos funcionais das plantas e escolha de espécies de abelhas*

De posse das planilhas com todos os insetos visitantes florais, as espécies de abelhas foram escolhidas por maior proximidade taxonômica e, tamanho e formato do corpo semelhante (BARTH 2013). Considerou-se cinco espécies, de três gêneros diferentes, sendo elas: *Apis mellifera*, considerada uma espécie invasora e de habito social; duas espécies do gênero *Trigona*, *Trigona snipes* e *Trigona hyllianata* que são abelhas nativas, também chamadas de abelhas sem ferrão e sociais; e duas espécies do gênero *Centris*, *Centris aenea* e *Centris tarsata*, que também são abelhas nativas solitárias. Para as plantas, as características utilizadas foram a cor da flor, que foi classificada pela media de comprimento de onda das cores, já que muitas espécies possuem variação de coloração; o tipo de flor, se eram simples ou inflorescências; o tamanho da corola e; a época de floração que foi dividida em dois períodos, seco e chuvoso. Além disso, afim de deixar mais claras as análises, agrupamos as espécies de plantas em classes, dessa forma obtivemos dois grupos classe Magnoliopsida ou Lillioipsida.

### *2.4 Análises estatísticas*

A fim de calcular a distância taxonômica com base na árvore de distância taxonômica das plantas, primeiramente atribuímos os seguintes pesos a cada nível taxonômico: espécie = 0, gênero = 1, família = 2, ordem = 3 e classe = 4. Em seguida, calculamos uma matriz contendo a distância taxonômica entre cada indivíduo de planta por meio da função tax2dist



(*rdiversity* package) (REEVE, 2016). Para obter um valor dessa distância por indivíduo de planta, utilizamos o eixo 1 gerado a partir de um nMDS que foi construído a partir da matriz de distância taxonômica. Fizemos o nMDS a partir da função *metaMDS* (*vegan* package, OKSANKEN *et al.* 2019) utilizando o método de distância euclidiana. A distância taxonômica calcula a variedade taxonômica do grupo em estudo e pode-se considerar que captura parte da diversidade filogenética que compõe a comunidade (CAMPIÃO *et al.* 2015).

Para testar se frequência de visitação das espécies dos visitantes florais diferenciou entre as suas espécies e se as estações ao longo do ano e as classes das plantas influenciaram. Para tanto, modelos lineares generalizados de efeito misto (GLMM, *lme4* package – BATES *et al.* 2015) foram construídos assumindo os meses como variável aleatória e a distribuição de erros tipo Poisson. Para testar se a riqueza e abundancia de plantas floridas foram afetadas pelas classes das plantas e estações modelos lineares generalizados de efeito misto (GLMM) também foram construídos tendo meses como variável aleatória e assumindo binomial negativa como distribuição de erros através da função *glmer.nb* (*MuMIn* package, BARTON 2019). No caso da abundância de plantas floridas, aplicamos raiz quadrada. *Overdispersion* foi estimada calculando a soma dos quadrados dos resíduos de Pearson e comparando com os resíduos dos graus de liberdade (BOLKER *et al.* 2009). Para os três modelos fizemos análise de contraste *post hoc* com o método de Holm-Bonferroni através dos pacotes *emmeans* e *multicomp* (RUSSELL 2020; HOTHORN *et al.* 2008).

A fim de testar a hipótese de que existe uma maior sobreposição de nicho entre espécies nativas quando comparadas com uma espécie exótica do que entre uma espécie nativa quando comparada com outra espécie nativa, e que espécies sociais quando comparadas com espécies solitárias apresentariam uma menor especialidade de nicho realizou-se a Análise de Marginalidade de Nicho (*Outlying Mean Index*), conhecida como análise de OMI. Esta é uma análise de ordenação multivariada que possibilita adquirir informações sobre a marginalidade do nicho (distância média do centro do hiper-volume-OMI), valores de tolerância (Tol- largura do nicho) e tolerância residual (Rtol-variação da largura do nicho não relacionada às variáveis estudadas), ainda estima como as variáveis ambientais na separação influenciam na separação do nicho (DOLÉDEC *et al.* 2000).Primeiro, com a planilha contendo as variáveis ambientais e a frequência de visitação das espécies de abelhas em cada individuo de planta, realizamos uma análise de hill-smith com usando a função *dudi.smith* para depois realizar a análise de OMI utilizando a função *niche*, essas análises foram realizadas com o pacote *ade4* (DRAY & DUFOUR,2007).

Para caracterizar o papel das espécies de visitantes florais nas redes de interações foram calculadas as métricas *degree* (grau de centralidade), *betweenness* (intermediação) e *closeness* (centralidade de proximidade) para as cinco espécies de visitantes florais na rede da estação seca e úmida. A métrica *degree* representa a propriedade estrutural mais básica em redes, medindo o número de interações que determinada espécie possui. A métrica *betweenness* representa o número de geodésicas (caminhos mais curtos) entre as espécies interativas no espaço; já a métrica *closeness* (proximidade) mensura quantas etapas são necessárias para acessar todas as outras espécies de uma determinada espécie. Em todos os casos, quanto maior o valor estimado para a espécie, maior sua importância na rede conectando as demais espécies. Para a estimativa destas métricas, o pacote *igraph* foi utilizado (CSARDI & NEPUSZ, 2006). Todas as análises foram realizadas utilizando o programa R (R Development Core Team 2020).

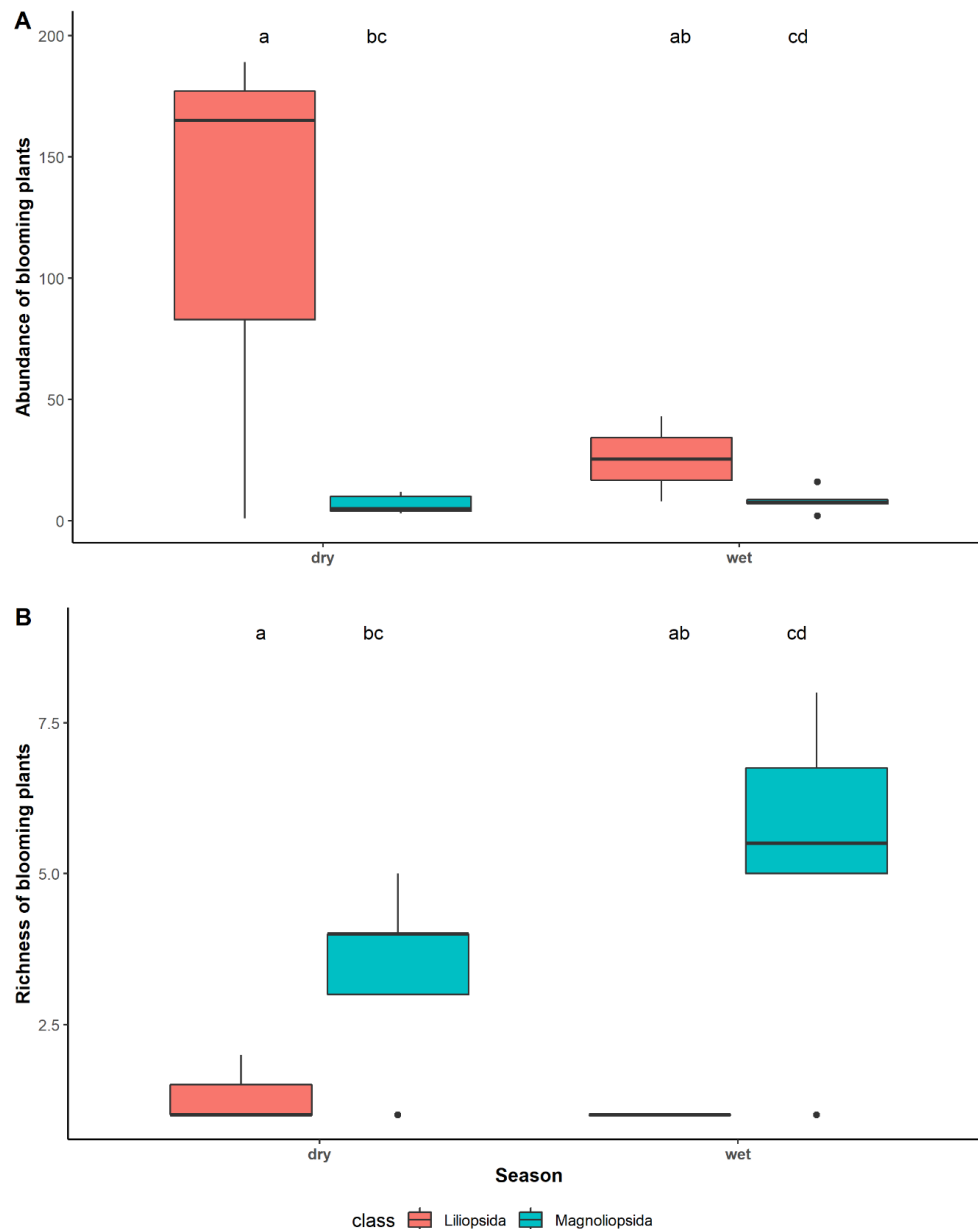
### 3. RESULTADOS

As espécies de abelhas em estudo, *Apis mellifera*, *Trigona snipes*, *T. hyllianata*, *Centris aenea* e *C. tarsata* foram observadas visitando um total de 490 indivíduos de plantas, pertencentes a 14 famílias diferentes e 34 espécies. Foram observadas diferenças na frequência de plantas floridas de acordo com a classe de plantas e período de observação. Os maiores valores de abundância de plantas floridas foram significativamente pertencentes à classe Liliopsida, representando 75% das plantas (Tabela 1, Fig. 1A). Por outro lado, a maior riqueza de plantas foi significativamente pertencente à classe Magnoliopsida, com um total de 32 espécies, enquanto que Liliopsida apresentou 2 espécies (Tabela 1, Fig. 1B). Ainda que tenham sido observadas mais plantas floridas no período chuvoso, representando 35% da frequência de observações e 33% da riqueza, tais diferenças entre período seco ou chuvoso não foram significativas tanto para a abundância quanto para riqueza de plantas floridas.

**Tabela 1.** Abundância e riqueza de plantas das classes Liliopsida e Magnoliopsida floridas nos períodos chuvoso e seco Superdispersão ( $p = 0.75$ ,  $p = 0.66$  respectivamente).

Variáveis	Estimativas	SE	p-valor
<i>Abundância</i>			
Intercept	1.24	0.260	< 0.001
Período (Seco)			
Chuvoso	- 0.20	0.347	= 0.56
Classe (Liliopsida)			
Magnoliopsida	- 1.02	0.270	< 0.001

<i>Riqueza</i>			
Intercept	1.24	0.270	= 0.96
Período (Seco)			
Chuvoso	- 0.04	0.330	= 0.18
Classe (Liliopsida)			
Magnoliopsida	- 0.51	0.316	< 0.01



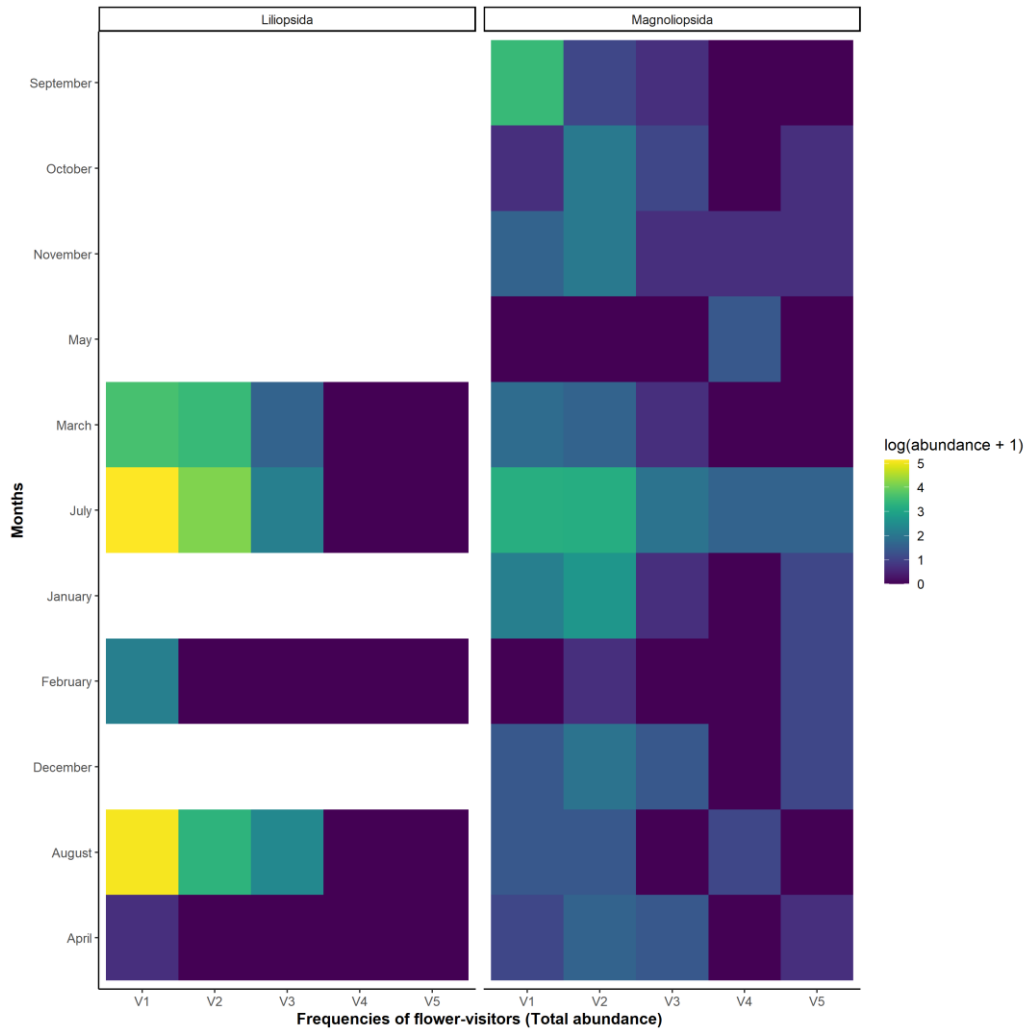
**Figura 3.** Abundância (A) e riqueza(B) de espécies de plantas floridas das classes Liliopsida e Magnoliopsida, nas temporadas chuvosa e seca. Letras diferentes representam significância nas análises de contraste.

Ainda que as Liliopsida sejam mais abundantes, a maior frequência de visitantes florais foi observada associada às plantas que pertencem à classe Magnoliopsida, com 79,2%

observações que é mais rica de espécies, enquanto que em Liliopsida foram 20,8 observações (Tabela 2, Fig. 2). O padrão de visitação floral foi influenciado pela espécie de abelha, sendo *T. spinipes*, a espécie que apresentou maior atividade de visitação floral, com 86% observações de visitação (Tabela 2). As taxas de visitação foram não significativas do período de observação, seja na estação seca ou na chuvosa (Tabela 2).

**Tabela 2.** Frequências de visitantes florais nas espécies de plantas das classes Liliopsida e Magnoliopsida, nos períodos chuvoso e seco. Superdispersão não observada ( $p = 0.98$ ).

<b>Variáveis</b>	<b>Estimativas</b>	<b>SE</b>	<b>p-valor</b>
Intercept	-0.559	0.166	< 0.001
Período (Seco)			
Chuvoso	0.303	0.171	= 0.08
Classe (Liliopsida)			
Magnoliopsida	0.792	0.121	< 0.001
Espécies ( <i>Apis mellifera</i> )			
<i>Trigona spinipes</i>	-0.867	0.086	< 0.001
<i>Trigona hyalinata</i>	-2.435	0.165	< 0.001
<i>Centris tarsata</i>	-3.822	0.318	< 0.001
<i>Centris aenea</i>	-3.559	0.281	< 0.001

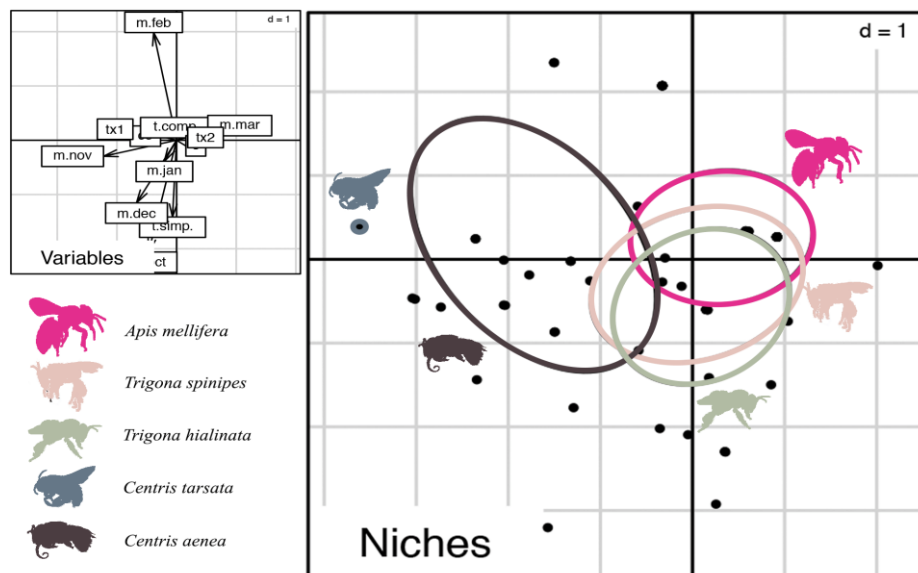


**Figura 4.** Frequências de visitantes florais nas espécies de plantas das classes Liliopsida e Magnoliopsida nos períodos chuvoso e seco.

As análises de marginalidade de nicho, durante o período chuvoso, sugerem que a distribuição das variáveis (*i.e.*, atributos das plantas visitadas, distância taxonômica entre as plantas e também do mês correspondente à observação da interação) em um espaço bidimensional (Figura 3), foram capazes de explicar 38% da variação dos dados. Sozinho, o primeiro eixo foi capaz de explicar 21% da variação e o segundo eixo 17%. As variáveis: comprimento de onda da coloração da flor, tamanho da flor, tipo de floração simples e as observações no mês de janeiro foram as mais positivamente correlacionadas ao eixo 1. O tipo de floração simples e as observações no mês de outubro, são as variáveis que foram correlacionadas negativamente ao eixo 2.

*Centris tarsata* destacou-se entre as espécies de abelhas analisadas, com um alto nível de especialização. Esta espécie teve suas atividades de visitação floral concentradas no mês de

março, apresentando preferência por flores com coloração de comprimento de onda mais baixa (lilás, rosa, azul e verde) e de tamanho menor. *Centris aenea* teve um desvio mais sutil das variações médias das variáveis ambientais analisadas, com um nível de especialização menos evidente em comparação com *C. tarsata*. Também foi negativamente associada ao comprimento de onda da coloração e ao tamanho das flores, sendo suas atividades de visitaç o floral mais intensas nos meses de março e tamb m em dezembro. Todas as demais abelhas, *Apis mellifera*, *Trigona spinipes* e *Trigona hyalinata*, apresentaram comportamento mais generalista, n o havendo preferencias evidentes quanto  s caracter sticas das plantas ou ao m s de maior atividade. A an lise global de OMI n o foi capaz de explicar significativamente as dist ncias entre os atributos florais e tamb m de  poca em que ocorreu a visita o-floral em uso pelas esp cies de abelhas (Figura 3, tabela 3).



**Figura 5.** Representa es gr ficas da an lise de *Outlying Marginality Index* (OMI) no per odo chuvoso mostrando as prefer ncias pelos atributos florais de cada esp cie de abelha analisada (colora o da flor, tamanho da flor, tipo de flora o, dist ncia taxon mica da esp cie de planta visitada e m s em que houve a observa o da intera o).

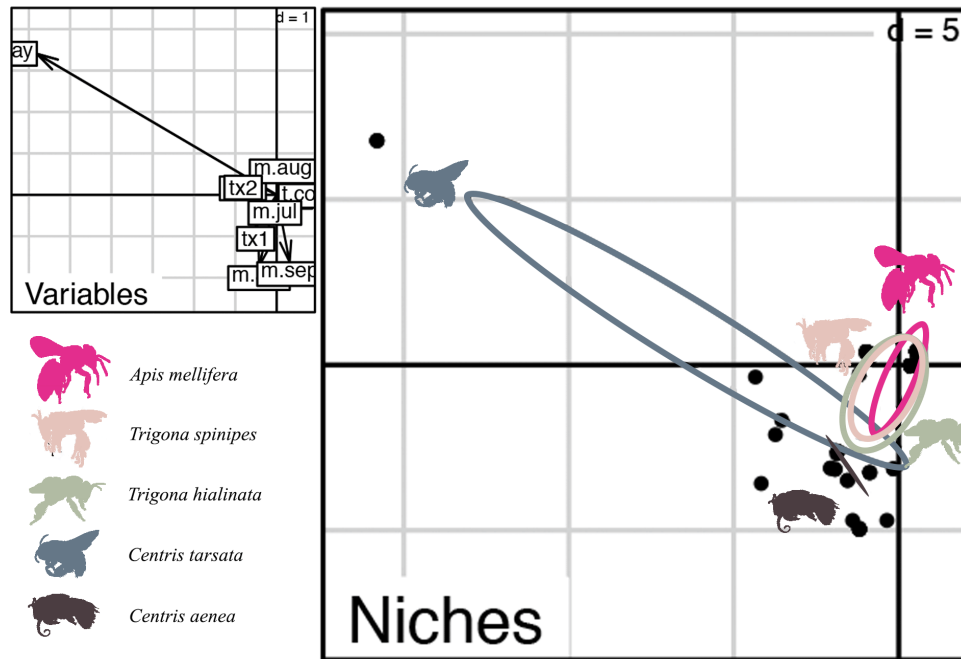
**Tabela 3.** Resultados da an lise de *Outlying Mean Index* (OMI) para as esp cies *Apis mellifera*, *Trigona spinipes*, *Trigona hyalinata*, *Centris tarsata* e *Centris aenea* para as tr s  reas de estudo associadas   Reserva Ecol gica Boqueir o da Nascente. Os resultados correspondem  s observa es feitas no per odo de chuva, que compreendem os meses de Outubro a Dezembro de 2015 e tamb m de Janeiro a Março de 2016. O nicho foi estabelecido de acordo com os atributos f sicos das plantas visitadas e tamb m com rela o ao m s em que ocorreu a intera o.

Bee species	Inertia	OMI	Tol	Rtol	P value
-------------	---------	-----	-----	------	---------

<i>Apis mellifera</i>	38.96	2.14	2.40	34.42	<0.01
<i>Trigona spinipes</i>	102.22	1.27	12.72	88.23	0.01
<i>Trigona hyalinata</i>	77.75	7.69	13.53	56.52	0.21
<i>Centris tarsata</i>	147.04	147.04	0.00	0.00	0.12
<i>Centris aenea</i>	103.41	10.85	2.87	89.69	0.32
Global OMI					0.12

*Inertia; OMI: Mean marginality index; Tol: tolerance index; Rtol: residual tolerance index and p value were calculated for the bee species in their respective plant-interaction occurrence.*

Durante o período seco, a distribuição das variáveis em um espaço bidimensional (Figura 4), revelou que os dois primeiros eixos são capazes de explicar 44% da variação dos dados. O primeiro eixo foi capaz de explicar sozinho 30% da variação e o segundo eixo 14%. As variáveis: tipo de floração simples e as observações no mês de maio, destacaram-se e foram correlacionadas positivamente ao eixo 1. Em relação ao eixo 2, foram positivamente correlacionadas as observações que ocorreram nos meses de abril e setembro. Seguindo o padrão observado no período chuvoso, *C. tarsata* destacou com um nível ainda mais alto de especialização. Esta espécie teve suas atividades de visitação floral concentradas no mês de maio, apresentando preferência distinta das encontradas no período chuvoso, estando mais associada às flores simples. *Centris aenea* teve um desvio mais sutil das variações médias das variáveis ambientais analisadas, mantendo o nível de especialização menos evidente em comparação com *C. tarsata*. Suas atividades de visitação floral foram mais intensas nos meses de abril e também em setembro. No período de seca *T. hyalinata* mudou um pouco o padrão apresentado no período chuvoso, apresentando certo grau de especialização. Seu período de maior atividade foi coincidente com *C. tarsata*, em abril e setembro. As demais abelhas, *A. mellifera* e *T. spinipes*, apresentaram comportamento mais generalista, estando muito próximo as condições média apresentada pelas plantas e estando também bem distribuídas nos meses de observação. A análise global de OMI foi capaz de explicar significativamente ( $p = 0,01$ ) as distâncias entre os atributos florais e também de época em que ocorreu a visitação-floral em uso pelas espécies de abelhas (Figura 5, tabela 5).



**Figura 6.** Representações gráficas da análise de *Outlying Marginality Index* (OMI) no período de seca mostrando as preferências pelos atributos florais de cada espécie de abelha analisada (coloração da flor, tamanho da flor, tipo de floração, distância taxonômica da espécie de planta visitada e mês em que houve a observação da interação).

**Tabela 4.** Resultados da análise de *Outlying Mean Index* (OMI) para as espécies *Apis mellifera*, *Trigona spinipes*, *Trigona hyalinata*, *Centris tarsata* e *Centris aenea* para as três áreas de estudo associadas à Reserva Ecológica Boqueirão da Nascente. Os resultados correspondem às observações feitas no período de seca, que compreendem os meses de Julho a Setembro de 2015 e também de Abril a Junho de 2016. O nicho foi estabelecido de acordo com os atributos físicos das plantas visitadas e também com relação ao mês em que ocorreu a interação.

Bee species	Inertia	OMI	Tol	Rtol	P value
<i>Apis mellifera</i>	154.38	6.77	74.67	72.95	0.03
<i>Trigona spinipes</i>	171.43	4.46	38.89	128.09	0.10
<i>Trigona hyalinata</i>	513.19	37.74	378.46	96.99	0.05
<i>Centris tarsata</i>	11073.47	3577.50	7465.19	30.77	<0.01
<i>Centris aenea</i>	842.58	168.51	585.08	88.99	0.05
Global OMI					<0.01

*Inertia*; *OMI*: Mean marginality index; *Tol*: tolerance index; *Rtol*: residual tolerance index and *p* value were calculated for the bee species in their respective plant-interaction occurrence.



Dentro da rede mutualística a análise de centralidade das espécies demonstrou que *T. spinipes*, tanto no período chuvoso quanto no seco, ocupa uma posição central na rede. No período chuvoso, *T. spinipes* demonstrou ter um maior número de ligações interespecíficas (*degree* = 19) e no período seco (*degree* = 12). Além disso, essa espécie possui os maiores valores de *betweenness* e *closeness*, indicando que *T. spinipes* está mais perto de todas as espécies e que com um menor número de ligações é capaz de se conectar com todas as demais espécies de visitantes florais avaliadas, demonstrando sua centralidade e importância na estruturação e funcionalidade das redes. *Apis mellifera* seguida de *T. hyalinata* apresentaram resultados mais próximos a *T. spinipes*, tanto no período seco quanto no chuvoso essas espécies ocupam posições mais centrais na rede mutualística. No período chuvoso, *A. mellifera* apresentou um valor de *degree* de 11 e no período seco *degree* de 9, enquanto *T. hyalinata* apresentou *degree* de 7 nos dois períodos, indicando que essas espécies tem um número de ligações interespecíficas (Tabela 5). Já os dois outros índices avaliados demonstram que a espécie solitária *C. aenea*, no período chuvoso apesar de ter um número menor de ligações interespecíficas (*degree* = 6) possui *betweenness* mais alto do que as espécies *A. mellifera* e *T. hyalinata*, indicando que está mais próxima de todas as espécies, do que essas duas espécies sociais. Já no período seco, essa espécie apresenta o menor valor em todos os índices, o que indica que dentro da rede é a que menos interage. Ao contrário de *C. tarsata* que apresenta os menores valores dos índices avaliados no período chuvoso, demonstrando uma menor interação com as demais espécies que compõe a rede.

**Tabela 5.** *Degree, betweenness, closeness* e autovalores de centralidade das espécies de visitantes florais em relação aos períodos chuvoso e seco.

Species	Degree	Betweenness	Closeness	Eigenvalues (Centrality)
<b><u>Wet Season</u></b>				
<i>Apis mellifera</i> (V1)	11	84.257	0.017	0.640
<i>Trigona spinipes</i> (V2)	19	241.862	0.023	1.0
<i>Trigona hyalinata</i> (V3)	7	17.979	0.015	0.452
<i>Centris tarsata</i> (V4)	1	0.00	0.007	0.008
<i>Centris aenea</i> (V5)	6	102.900	0.015	0.209
<b><u>Dry Season</u></b>				
<i>Apis mellifera</i> (V1)	9	49.801	0.024	0.775
<i>Trigona spinipes</i> (V2)	12	96.217	0.031	1.0
<i>Trigona hyalinata</i> (V3)	7	22.711	0.024	0.704
<i>Centris tarsata</i> (V4)	3	21.269	0.020	0.180
<i>Centris aenea</i> (V5)	2	19.0	0.017	0.090



#### 4. DISCUSSÃO

Os resultados desse trabalho demonstraram que as que espécies sociais nativas de *Trigona* têm um uso do nicho semelhante ao da não nativa *A. mellifera*. Enquanto as espécies solitárias nativas de *Centris*, tiveram um nicho diferenciado. Ainda que haja uma presença menos intensa de *A. mellifera* em ambientes mais preservados e em florestas úmidas quando comparados aos ambientes rurais ou urbanos (MINUSSI 2007), *A. mellifera* se mostrou bem estabelecida aos recursos e condições na área de preservação do Parque do Boqueirão no Cerrado.

A floração está geralmente ligada às mudanças sazonais, em que no período chuvoso há uma maior abundância e riqueza de espécies floridas (MORELLATO 2007), o que foi observado no nosso estudo. Importantes aspectos da interação planta-polinizador como o nível de especialização ou generalização, podem diferir no tempo de acordo com alterações na composição da comunidade de flores (PETANIDOU *et al.* 2008). Sabe-se que a relação entre as plantas e seus polinizadores é mediada por caracteres florais, a exibição da flor e seus recursos, envolvendo odor, cor, morfologia, textura e sabor, são todos direcionados para estimular o sistema sensorial dos possíveis visitantes. Além de variações na coloração, a corola pode apresentar diferentes formas de acordo com o número de pétalas, a fusão (ou não) entre elas, o plano de simetria e o formato de suas bordas (VIDAL & VIDAL 2006). (WILLMER 2011, AGOSTINI *et al.* 2014). Ainda pode ocorrer em resposta ao padrão apresentado pelos agentes polinizadores associações desses padrões de floração com grupos de polinizadores e estratégias de polinização são baseadas principalmente no menor gasto energético e maior atração de polinizadores (OTÁROLA & ROCCA 2014). Uma vez que estamos estudando padrões das abelhas como visitantes florais, seria de se esperar uma tendência à observação visitação de plantas de ciclo de floração *subanual*, que não está relacionado à sazonalidade, como visto na análise de OMI, que indica que são as espécies de abelhas escolhem as plantas que serão visitadas o padrão de floração.

Foi possível observar ainda que a frequência de visitação das abelhas é mais influenciada pela riqueza do que pela abundância de espécies floridas. E, isso tem implicações para a conservação, principalmente em se tratando de áreas que sofreram interferências antrópicas. Historicamente, o avanço das fronteiras agrícolas no Brasil do século XX resulta do processo de ocupação de áreas naturais do Cerrado com a substituição de espécies de plantas nativas por monoculturas de espécies de interesse comercial (SILVA 2018). Além disso, é possível perceber que para a assembleia estudada, a riqueza de plantas floridas tem

maior influencia na dispersão de espécies de abelhas do que uma maior abundância de floração. Dessa forma, o desmatamento e a substituição de espécies de plantas nativas por não nativas e monoculturas podem colocar espécies polinizadoras em risco (GARIBALDI 2011).

Mesmo se tratando de uma área de Cerrado dentro de uma reserva ecológica, essa substituição de espécies de plantas nativas por exóticas pode ser observada. A maior abundância da classe Liliopsida foi dominada principalmente pela espécie nativa do cerrado *Echinolaena inflexa*, e também por espécies do gênero *Brachiaria*. A *Brachiaria* é uma espécie de origem africana introduzida no Brasil em meados do século XX para intensificar a bovinocultura de corte no país (KISSMANN 1997). A região de reserva do Boqueirão é cercada por plantações e pastagens de gado, que facilitam o processo de invasão das áreas nativas por *Brachiaria* (BARBOSA *et al.* 2008). Essas substituições de espécies nativas, decorrentes de mudanças no uso da terra, impactam severamente os ecossistemas naturais juntamente com seus serviços ecossistêmicos (HADDAD 2015). Por outro lado, as Magnoliopsida, representada por Asteraceae e Fabaceae, compreendem as famílias mais diversas do planeta, sendo responsáveis pela manutenção de muitas espécies de fauna (LEWIS 2005). Em nível global, cresce o consenso de que a biodiversidade aumenta as funções dos ecossistemas em geral (BALVANERA *et al.* 2006), principalmente os serviços de polinização (HOEHN *et al.* 2008). Este serviço é desempenhado principalmente pelas abelhas, e mais de 75% das culturas alimentares mundiais dependem destes insetos para polinização (KLEIN *et al.* 2007). No entanto, essa função pode se comprometer a medida que há substituições de áreas naturais por áreas de pastoreio dominadas por *Brachiaria*.

Esses serviços podem ser desempenhados por diferentes espécies de abelhas que possuem especificidades quanto às suas estratégias de forrageamento e alimentação (HEITHAUS 1979). O uso diferencial dos recursos e a consequente não sobreposição de nicho, permite a coexistência de diferentes espécies em um mesmo ambiente em equilíbrio (HARMÁČKOVÁ 2019). O nicho disponível foi similar entre *A. mellifera* e as espécies nativas generalistas (*i.e.*, *Trigona*). Também houve similaridade de nicho entre as espécies de *Centris*, observando maior marginalidade de nicho, e consequentemente especificidade quanto ao uso dos recursos disponíveis. Dentre as abelhas eussociais, *A. mellifera* é a mais oportunista. Com um aparelho bucal com cerca 7 mm de comprimento, capaz de coletar o néctar de flores muitas vezes inacessível a outros insetos, e corbícula, estrutura especializada que acumula os pequenos grãos de pólen para o transporte até a colônia, possui facilidade de acesso a uma ampla diversidade de recursos alimentares. Essas características morfológicas as

tornam as melhores fornecedoras de pólen nos países tropicais, onde espécies de plantas entomófilas são dominantes (BARTH *et al.* 2010). As espécies de *Trigona Spinipes* e *Trigona Hyalinata* também são politróficas, capazes de visitar uma ampla diversidade de plantas e famílias botânicas (LORENZON *et al.* 2003), o que foi percebido nos resultados, já que eles mostram que a maior sobreposição de nicho ocorre entre essas espécies, independentemente de serem invasoras ou não.

Plantas disputam a atenção de seus polinizadores através de uma diversidade de atributos. A exibição da flor e seus recursos, envolvendo odor, cor, morfologia, textura e sabor, são todos direcionados para estimular o sistema sensorial dos possíveis visitantes. Além de variações na coloração, a corola pode apresentar diferentes formas de acordo com o número de pétalas, a fusão (ou não) entre elas, o plano de simetria e o formato de suas bordas (VIDAL & VIDAL 2006). Assim, o visitante também é capaz de preferir uma flor por sua forma, associada a recompensa oferecida (FENSTER *et al.* 2006). Espécies que apresentam preferências quanto ao uso do nicho resultam da forma como as abelhas percebem visualmente os diferentes sinais florais, estando este relacionado à capacidade do seu sistema visual. Flores amarelas são identificadas com mais facilidade pelos insetos do que as alaranjadas e as abelhas tendem a explorar àquelas plantas onde a relação é mais vantajosa (BRITO 2014). Mecanismos de mudança de coloração de flores ou de estruturas florais são recorrentes na natureza, acreditando-se que esses mecanismos estejam associados à tarefa de sinalização aos visitantes (WEISS & LAMONT 1997). Muito do que sabemos sobre sistemas sensoriais e cognitivos em abelhas se restringe a duas espécies: *Apis mellifera* e *Bombus terrestris*. Se considerarmos a diversidade de habitats, estilos de vida, tempos de divergência, hábitos de forrageamento e as cerca de 16.000 espécies restantes, podemos concluir que nosso entendimento é limitado (MICHENER 2000). Apesar disso, nossa análise de OMI, indicou que o tamanho de corola e a coloração são as duas características que estão relacionadas com as preferências florais.

Abelhas solitárias como as do gênero *Centris*, apresentam comportamentos únicos de nidificação que lhes conferem maior especificidade com relação às plantas forrageadas (MICHENER 2007). Essas abelhas são especializadas em coletar óleos florais (CAPPELLARI *et al.* 2012), fazendo parte de um sistema de abelhas oleíferas no qual as fêmeas alimentam sua prole com pólen misturado ao óleo proveniente de um número muito limitado de plantas (MARTINS *et al.* 2015). Além disso, há uma tendência de separação de nicho temporal, onde gerações diferentes podem se alimentar de diferentes plantas evitando a

sobreposição de nicho (AGUIAR 2017), e esse uso diferencial de nicho por sazonalidade pode ser observada no presente estudo por ambas espécies de *Centris*. Esses mecanismos de uso diferencial de nicho permitem a coexistência de espécies de abelhas potencialmente competidoras (WESTPHAL 2006), diminuindo o efeito de competição da espécie invasora.

As abelhas de comportamento mais generalista tendem a buscar as fontes de recursos disponíveis na área e possuem preferências por flores mais abundantes, e as redes de interação destas espécies tendem a apresentar uma maior conectância e menor modularidade quando comparadas com redes de espécies mais especialistas (SANTOS *et al.* 2010). *Apis mellifera* e *T. spinipes* são espécies importantes na estruturação das redes. As generalizações e relações oportunistas nas redes plantas-polinizador parecem ter maior frequência na natureza (CARSTENSEN *et al.* 2014). As espécies solitárias são mais suscetíveis a padrões sazonais pois não armazenam alimento para consumo durante o período de escassez de recursos florais.

Apesar disso, nas regiões tropicais é difícil estabelecer se há ou não um padrão sazonal para as abelhas solitárias, pois o inverno pouco rigoroso permite a fundação de ninhos e a produção de crias durante todo o ano (MICHENER 2007), que também foi visto nos nossos resultados, já que as abelhas solitárias estavam presentes durante todo período de coleta, mantendo suas interações com as plantas.

*Trigona spinipes* foi apontada como a espécie de maior frequência de visitação floral nos dois períodos. Espécies que utilizam um mesmo recurso limitante são competidoras potenciais (CAIN *et al.* 2018), essa competição não foi encontrada nos nossos resultados, mesmo as espécies generalistas demonstrando uma alta sobreposição de nicho. Dessa forma, *T. spinipes* pode ser mantida em ambientes naturais sem que haja ameaça a outras espécies como *A. mellifera*, o que também ocorre para *T. hyalinata*, que é uma abelha menor quando comparada a *A. mellifera*, obtendo recursos principalmente de estames e estigmas que são tocados ocasionalmente (SERRA *et al.* 2010) indicando que diferentes plantas podem ser forrageadas por várias espécies de abelhas ao mesmo tempo (SILVA 2017).

A partir das informações desse estudo é possível verificar o uso diferencial de recurso que permitem a coexistência de espécies diferentes com nichos parecidos. Realizar estudos semelhantes, abrangendo áreas mais próximas a centros urbanos, permitiria a comparação do efeito da espécie não nativa sob as nativas em condições mais favoráveis à espécie invasora. Nesta situação, acreditamos que o efeito da espécie invasora seja ainda mais evidente sob as nativas, já que paisagens urbanas são caracterizadas por uma alta biodiversidade de espécies

vegetais exóticas introduzidas, enquanto ambientes rurais apresentam um estado natural menos transformado, tornando as mudanças na biodiversidade vegetal menos evidentes que em áreas urbanas e apresentando um menor impacto em espécies nativas de insetos (BIONDI & KISCHKAT 2006).

## 5. CONCLUSÕES

Abelhas são eficazes quando pensamos no serviço ecossistêmico de polinização, porém apenas por esse estudo e pelos critérios usados não é possível determinar qual espécie é mais eficaz nesse processo, se realmente *A. mellifera* é a melhor polinizadora, e nem que elas afetam a existência de abelhas nativas. Para um melhor resultado, é necessário mais tempo de monitoramento na área, englobando ainda áreas com diferentes graus de preservação e também com diferentes taxas de ocupação por *A. mellifera*. Podemos perceber que a socialidade foi o fator que mais diferenciou o nicho das espécies estudadas, já que a menor sobreposição de nicho ocorreu entre as abelhas solitárias quando comparadas com as eussociais. São necessárias mais informações sobre o comportamento das espécies solitárias principalmente em estudos de redes. Através da análise de nicho, conseguimos perceber que as abelhas tem sim uma predileção por características florais, como a cor das flores, que para o nosso estudo a predileção foi pelo amarelo. O tamanho da corola onde espécies maiores escolhem flores maiores e vice-versa. Por fim, destacamos a importância da conservação de abelhas nativas, já que as espécies de *Trigona* foram as mais representantes como estruturadoras da rede mutualística em questão.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINI, K., LOPES, A. V., & MACHADO, I. C. (2014). Recursos florais. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. Oliveira & I. C. Machado (Eds.), *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural. pp. 130–150.
- AGUIAR, C.M.L., CARAMÉS, J., FRANÇA, F. & MELO, E. (2017). Exploitation of floral resources and niche overlap within an oil-collecting bee guild (Hymenoptera: Apidae) in a neotropical savannah. *Sociobiology*, 64: 78-84
- ALVES-DOS-SANTOS, I., SILVA, C. I. D., PINHEIRO, M., & KLEINERT, A. D. M. P. (2016). Quando um visitante floral é um polinizador?. *Rodriguésia*, 67: 295-307.

- BALVANERA, P. *et al.* (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services: Biodiversity and ecosystem functioning/services. *Ecology Letters*, 9(10): 1146–1156.
- BARBOSA, E. G., PIVELLO, V. R., & MEIRELLES, S. T. (2008). Allelopathic evidence in *Brachiaria decumbens* and its potential to invade the Brazilian cerrados. *Brazilian archives of biology and technology*, 51: 625-631.
- BARTH, A. & M. S. SAMPAIO, W. (2013). Caracterização citogenética da espécie *Trigona chanchamayoensis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) encontrada no cerrado brasileiro. *Evolução e Conservação da Biodiversidade*.
- BARTH, O. M.; FREITAS, A. S.; OLIVEIRA, E. S.; SILVA, R. A.; MAESTER, F. M.; ANDRELLA, R. R. S.; CARDOZO, G. M. B. Q. (2010). Evaluation of the botanical origin of commercial dry bee pollen load batches using pollen analysis: a proposal for technical standardization. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 82(4).
- BATES, D., MAECHLER, M., BOLKER, B. M., & WALKER, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67 (1): 1–48.
- BARTOŃ, K. (2019). MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.15. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- BEZERRA E.L.S., MACHADO I.C., MELLO M.A.R. (2009) Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *J Anim Ecol* 78:1096–1101.
- BIONDI, D.; KISCHLAT, E. (2006). A vegetação urbana e a biodiversidade. *Diálogo*. 9: 155-168.
- BOLKER, B. M., BROOKS, M. E., CLARK, C. J., GEANGE, S. W., POULSEN, J. R., STEVENS, M. H. H., & WHITE, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24(3): 127-135.
- BRITO, V., TELLES, F., & LUNAU, K. (2014). Ecologia Cognitiva da Polinização. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. Oliveira, & I. C. Machado (Eds.), *Biologia da Polinização*. Rio de Janeiro: Projeto Cultural. pp. 417–438.
- BUSCHINI, M. L. T.; RIGON, J.; CORDEIRO, J. (2009). Plants used by *Megachile* (*Moureapis*) sp. (Hymenoptera: Megachilidae) in the provisioning of their nests. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 1187-1194.
- CAIN, M.L., BOWMAN, W.D. & HACKER, S.D. (2018) *Ecologia*, 3th edn. Artmed, Porto Alegre.



- CAMPIÃO, K. M., RIBAS, A., & TAVARES, L. E. R. (2015). Diversity and patterns of interaction of an anuran–parasite network in a neotropical wetland. *Parasitology*, 142(14): 1751-1757.
- CARSTENSEN, D. W., SABATINO, M., TRØJELSGAARD, K., & MORELLATO, L. P. C. (2014). Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS One*, 9(11): e112903.
- CAPPELLARI, S. C.; MELO, G. A. R.; AGUIAR, A. J. C.; NEFF, J. L. (2012). Floral oil collection by male *Tetrapedia* bees (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *Apidologie*, 43(1): 39- 50.
- CSARDI, G., & NEPUSZ, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, complex systems*, 1695(5): 1-9.
- DA ROCHA-FILHO, L. C., FERREIRA-CALIMAN, M. J., GARÓFALO, C. A., & AUGUSTO, S. C. (2018). A specialist in an urban area: are cities suitable to harbour populations of the oligolectic bee *Centris* (*Melacentris*) *collaris* (Apidae: Centridini)?. In *Annales Zoologici Fennici*, 55(1): 135-149.
- DOLÉDEC, S., CHESSEL, D., & GIMARET-CARPENTIER, C. (2000). Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81(10): 2914-2927.
- DRAY, S., CHOLER, P., DOLÉDEC, S., PERES-NETO, P. R., THUILLER, W., PAVOINE, S., & TER BRAAK, C. J. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95(1): 14-21.
- FENSTER, C. B., CHEELY, G., DUDASH, M. R. & REYNOLDS, R. J. (2006). Nectar reward and advertisement in hummingbird pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, 93: 1800–1807.
- FORT H, VÁZQUEZ DP, LAN BL (2016) Abundance and generalisation in mutualistic networks: solving the chicken-and-egg dilemma. *Ecol Lett* 19: 4–11.
- FRANCO, A.C., BUSTAMANTE, M., CALDAS, L.S., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.K., KOZLOVICE, ARUNDEL, P. & CORADIN, V.R.T. (2005). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- GARIBALDI LA, STEFFAN-DEWENTER I, KREMEN C. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits: Habitat isolation and pollination stability. *Ecology Letters* 14:1062–1072.
- GIANNINI, T. C., GARIBALDI, L. A., ACOSTA, A. L., SILVA, J. S., MAIA, K. P., SARAIVA, A. M., ... & KLEINERT, A. M. (2015). Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. *PloS one*, 10(9): e0137198.

- HADDAD N.M. *et al.* (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, 1500052
- HEITHAUS, E. R. (1979). Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal neotropical habitats. *Oecologia*, 42(2): 179-194.
- HOEHN, P. *et al.* (2008) Functional Group Diversity of Bee Pollinators Increases Crop Yield. *Proceedings: Biological Sciences*, 275(1648): 2283–2291.
- HOTHORN, T., BRETZ, F. and WESTFALL, P. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical J.* 50: 346–363.
- KERR, W. E., PETRERE JR, M., & DINIZ FILHO, J. A. F. (2001). Informações biológicas e estimativa do tamanho ideal da colmeia para a abelha tíuba do Maranhão (*Melipona compressipes fasciculata* Smith-Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 18: 45-52.
- KISSMANN, K. G. (1997), Plantas infestantes e nocivas São Bernado do Campo, Brazil: BASF, Brazilian, pp. 679-684.
- KLEIN, A. M.; VAISSIÈRE, B. E.; CANE, J. H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNINGHAM, S. A.; KREMEN, C. & TSCHARNTKE, T. (2007). Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608): 303-313.
- LEWIS G., SCHRIRE B., MACKINDER B. & LOCK M. (2005). *Legumes of the world*. The Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido, pp 577.
- LORENZON, M. C., MATRANGOLO, C. A., & SCHOEREDER, J. H. (2003). Flora visitada pelas abelhas eussociais (Hymenoptera, Apidae) na Serra da Capivara, em Caatinga do Sul do Piauí. *Neotropical Entomology*, 32: 27-36.
- MAIA K.P., RASMUSSEN C., OLESEN J.M., GUIMARÃES P.R. (2019) Does the sociality of pollinators shape the organisation of pollination networks? *Oikos* 128:741–752.
- MARTINS R.P., BARBEITOS M.S. (2000). Adaptações de insetos a mudanças no ambiente: ecologia e evolução da diapausa. In: Martins RP, Lewinsohn TM, Barbeitos MS (eds) *Ecologia e Comportamento de Insetos*. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, pp 149–192.
- MARTINS, A. C., MELO, G. A., & RENNER, S. S. (2015). Gain and loss of specialization in two oil-bee lineages, *Centris* and *Epicharis* (Apidae). *Evolution*, 69(7): 1835-1844.
- MELLO M.A.R, BEZERRA E.L.S., MACHADO I.C. (2013) Functional roles of Centridini oil bees and Malpighiaceae oil flowers in biome-wide pollination networks. *Biotropica* 45:45–53.

- MELLO M.A.R., BEZERRA E.L.S., MACHADO I.C. (2013) Functional roles of Centridini oil bees and Malpighiaceae oil flowers in biome-wide pollination networks. *Biotropica* 45:45–53.
- MELLO, MA, BEZERRA, EL E MACHADO, IC (2013). Papéis funcionais de Centridini Oil Bees e Malpighiaceae Oil Flower em redes de Polinização Biome - wide. *Biotropica*, 45 (1): 45-53.
- MELLO, MAR, MARQUITTI, FMD, GUIMARÃES, PR, KALKO, EKV, JORDANO, P., & DE AGUIAR, MAM (2011). A modularidade da dispersão de sementes: diferenças na estrutura e robustez entre redes de morcegos e pássaros. *Oecologia*, 167 (1): 131-140.
- MEMMOTT, J.; WASER N.M. & PRICE M.V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 271: 2605-2611.
- MICHENER, C. D. (2000). *The bees of the world*. Baltimore: The John Hopkins University Press.
- MICHENER, C. D. (2007). *The bees of the world*, 2a. edição. Baltimore, pp. 913.
- MINUSSI, L.C.; ALVES-DOS-SANTOS, I. (2007). Abelhas nativas versus *Apis mellifera* Linnaeus, espécie exótica (Hymenoptera, Apidae). *Bioscience Journal*, v. 23.
- MORELLATO, L. P. C., ALBERTON, B., ALVARADO, S. T., BORGES, B., BUISSON, E., CAMARGO, M. G. & MENDOZA, I. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, 195, 60-72.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., ... & WAGNER, H. (2015). Vegan community ecology package: ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. *R package ver*, 2-3.
- OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., ELBERLING, H., & JORDANO, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6): 1573-1582.
- OTÁROLA, M. F., & ROCCA, M. A. (2014). Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. Oliveira & I. C. Machado (Eds.), *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural, pp. 113–126.
- PAINI, D. R., WILLIAMS, M. R., & ROBERTS, J. D. (2005). No short-term impact of honey bees on the reproductive success of an Australian native bee. *Apidologie*, 36(4): 613-621.
- PETANIDOU, T., KALLIMANIS, A. S., TZANOPOULOS, J., SGARDELIS, S. P., & PANTIS, J. D. (2008). Long-term observation of a pollination network: fluctuation in

- species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, 11(6): 564–575.
- PINHEIRO-MACHADO, C., ALVES-DOS-SANTOS, I., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L., KLEINERT, A. D. M. P., & SILVEIRA, F. A. (2002). Brazilian bee surveys: state of knowledge, conservation and sustainable use. *Pollinating Bees, The Conservation Link Between Agriculture and Nature*, Ministério do Meio Ambiente, Brasília, 115-129.
- PIRES, E.P., POMPEU, D.C. & SOUZA-SILVA, M. (2012). Nidificação de vespas e abelhas solitárias (Hymenoptera: Aculeata) na Reserva Biológica Boqueirão, Ingaí, Minas Gerais. *Bioscience Journal*, 28: 302-311.
- REEVE, R., LEINSTER, T., COBBOLD, C., THOMPSON, J., BRUMMITT, N., MITCHELL, S. AND MATTHEWS, L. 2016. How to partition diversity. arXiv:1404.6520 [q-bio.QM].
- ROMERO D, ORNOSA C., VARGAS P., OLESEN J.M. (2020). Solitary bees (Hymenoptera, Apoidea) as connectors in pollination networks: the case of *Rhodanthidium*. *Apidologie* 51:844–854.
- ROUBIK, D. W., & WOLDA, H. (2001). Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance of native bees before and after honey bee invasion. *Population Ecology*, 43(1), 53-62.
- RUBENE, D., SCHROEDER, M., & RANIUS, T. (2015). Diversity patterns of wild bees and wasps in managed boreal forests: effects of spatial structure, local habitat and surrounding landscape. *Biological Conservation*, 184: 201-208.
- RUSSELL L. (2020). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.4.4. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- SANTOS, G. M. DE M.; AGUIAR, C. M. LIMA; MELLO, M. A.R. (2010). Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie*, 41(4): 466-475.
- SANTOS, G. M., AGUIAR, C. M. L., & MELLO, M. A. (2010). Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie*, 41(4): 466-475.
- SERRA, B. D., & CAMPOS, L. A. D. O. (2010). Polinização entomófila de abobrinha, *Cucurbita moschata* (Cucurbitaceae). *Neotropical Entomology*, 39, 153-159.
- SILVA, C. I., HIROTSU, C. M., DE SUZA PACHECO FILHO, A. J., QUEIROZ, E. P., & GARÓFALO, C. A. (2017). Is the maximum reproductive rate of *Centris analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini) associated with floral resource availability?. *Arthropod-Plant Interactions*, 11(3): 389-402.

- SILVA, C. M. D. (2018). Entre Fênix e Ceres: A grande aceleração e a fronteira agrícola no Cerrado. *Varia Historia*, 34: 409-444.
- SILVA, M., RAMALHO, M., AGUIAR, C. M., & DANTAS, M. (2017). Apifauna (Hymenoptera, Apoidea) em uma área de restinga arbórea-mata atlântica na costa atlântica do Nordeste do Brasil. *Magistra*, 27(1): 110-121.
- STEIN, A., GERSTNER, K., & KREFT, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*, 17(7): 866-880.
- THOMPSON J.N. (1982) *Interactions and Coevolution*. Wiley, Hoboken
- VIDAL, M., DA SILVA SANTANA, N., & VIDAL, D. (2008). Flora apícola e manejo de apiários na região do recôncavo sul da Bahia. *Revista Acadêmica Ciência Animal*, 6(4): 503-509.
- VOSGUERITCHIAN, S. B. (2010). *Redes de interação plantas-visitantes florais e a restauração de processos ecológicos em florestas tropicais* (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).
- WEISS, M. R., & LAMONT, B. B. (1997). Floral color change and insect pollination: a dynamic relationship. *Israel Journal of Plant Sciences*, 45(2–3).
- WESTPHAL, C., STEVAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. (2006) Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia*, 149: 289-300.
- WILLMER, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton: Princeton University Press: p. 792.
- WILSON, E. O. (2000). *Sociobiology: the new synthesis*. – Harvard Univ. Press, pp. 397–437.

## **ANEXO A**

Species of floral visitors and plant species visited in the Cerrado area of the Unilavras-Boqueirão Biological Reserve, Minas Gerais, Brazil.

Visitantes florais	Plantas visitadas
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	<i>Waltheria indica</i> L.,, <i>Vernonanthura phosphorica</i> (Vell.) H.Rob., <i>Tilesia baccata</i> (L.f.) Pruski, <i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) <i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) <i>Byrsonima verbascifolia</i> (Pohl) Harley & J.F.B. Pastore, ., , <i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin, <i>Lantana camara</i> L., , <i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase,, <i>Davilla rugosa</i> Poir., <i>Croton antisiphiliticus</i> Mart., <i>Chresta scapigera</i> Aldama robusta (Gardner) , <i>Brachiaria</i> sp., <i>Bidens segetum</i> Mart. ex colla, <i>Baccharis retusa</i> DC., <i>Baccharis</i> cf. <i>crispa</i> Spreng., <i>Cuphea</i> sp., <i>Gouania latifolia</i>
<i>Trigona hyalinata</i> (Lepeletier, 1836)	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth., Asteraceae (indet.), <i>Waltheria indica</i> L.,, DC., <i>Bidens segetum</i> Mart. ex colla, <i>Brachiaria</i> sp., <i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC., <i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase, <i>Gouania latifolia</i> <i>Tilesia baccata</i> (L.f.) Pruski, <i>Stylosanthes viscosa</i> (L.) Sw., <i>Miconia ligustroides</i> (DC.) <i>Vernonanthura phosphorica</i> (Vell.) <i>Merremia_umbellata</i>
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth., <i>Lessingianthus lacunosus</i> (Mart. ex DC.) H.Rob. <i>Bidens segetum</i> Mart. ex colla <i>Grazielia dimorpholepis</i> (Baker) R.M.King & H.Rob. <i>Heterocondylus alatus</i> (Vell.) R.M.King & H.Rob. <i>Chromolaena squalida</i> (DC.) R.M.King & H.Rob., <i>Baccharis</i> sp., <i>Baccharis retusa</i> DC., <i>Croton antisiphiliticus</i> Mart., <i>Lucilia lycopodioides</i> (Less.) S.E.Freire, <i>Bidens segetum</i> Mart. ex colla, <i>Brachiaria</i> sp., <i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC., <i>Aldama robusta</i> (Gardner) E.E.Schill. & Panero, <i>Chamaecrista cathartica</i> (Mart.) H.S.Irwin & Barneby, <i>Juncuns</i> sp., <i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit., <i>Davilla rugosa</i> Poir., <i>Echinolaena inflexa</i> (Poir.) Chase, <i>Triumfetta</i> sp., <i>Waltheria indica</i> L.,

<p><i>Centris aenea</i> Lepeletier, 1841</p>	<p><i>Waltheria indica</i> L., <i>Pleroma granulosum</i> (Desr.) D. Don, <i>Styrax camporum</i> Pohl, <i>Stylosanthes viscosa</i> (L.) Sw., <i>Fridericia formosa</i> (Bureau) L.G.Lohmann, <i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K.Simon &amp; Jacobs, Malpighiaceae sp.1, <i>Heteropterys umbellata</i> A. Juss., <i>Kielmeyera corymbosa</i> Mart. &amp; Zucc, <i>Hyptis marrubioides</i> Epling, <i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC., <i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.</p>
<p><i>Centris tarsata</i> Smith, 1874</p>	<p><i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC., <i>Cuphea</i> sp., <i>Davilla rugosa</i> Poir., <i>Desmodium</i> sp., Mart. ex Benth., <i>Hyptis marrubioides</i> Epling, <i>Lessingianthus</i> sp.2, Malpighiaceae sp.1, <i>Peixotoa tomentosa</i> A. Juss., <i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K.Simon &amp; Jacobs, <i>Adenocalymma bracteatum</i> (Cham.) DC., Mart. ex DC., <i>Sida rhombifolia</i> L., <i>Stylosanthes viscosa</i> (L.) Sw., <i>Borreria verticillata</i> (L.) G.Mey., <i>Stomatanthes dyctiophyllus</i> (DC.) H. Rob., <i>Styrax camporum</i> Pohl, <i>Waltheria indica</i> L.</p>