

William de Oliveira Sabino

História natural de *Centris (Paracentris)*
burgdorfi Friese, 1901 (Apidae, Centridini)

Natural history of *Centris (Paracentris)*
burgdorfi Friese, 1901 (Apidae, Centridini)

São Paulo

2017

William de Oliveira Sabino

História natural de *Centris (Paracentris)*
burgdorfi Friese, 1901 (Apidae, Centridini)

Natural history of *Centris (Paracentris)*
burgdorfi Friese, 1901 (Apidae, Centridini)

(Versão Corrigida*)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ecologia, na Área de
Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientadora: Isabel Alves dos Santos
Co-orientadora: Cláudia Inês da Silva

São Paulo

2017

*A versão original encontra-se disponível no Instituto de Biociências da USP

RESUMO

Na presente tese estudei a biologia de *Centris (Paracentris) burgdorfi*, uma abelha solitária de ampla distribuição no Brasil. O único local de nidificação conhecido até o momento fica em uma área de dunas, no nordeste do Brasil, à 25 km da cidade de Natal. Neste local as fêmeas nidificam exclusivamente em paleodunas à cerca de 1 km do mar. Estudei o sistema de acasalamento da espécie, onde pude constatar que a alta competição por fêmeas próxima ao ninho faz com que o macho tenha que retirar a fêmea do local para conseguir o contato genital. Nenhuma fêmea foi vista acasalando mais de uma vez e, logo após a cópula a fêmea dá início à construção do ninho. O ninho é constituído de um túnel raso com acesso às células de cria, construídas uma ao lado da outra. Avaliei o número de viagens que a fêmea faz para a coleta de óleo e pólen e o tempo despendido em cada ação dentro do ninho (deposição de pólen, óleo, ovoposição e operculação). Durante o período de construção das células as fêmeas não dormem dentro do ninho, e sim, em ramos de *Krameria tomentosa*, a planta utilizada como fonte de óleo no local. Buscando ampliar nosso conhecimento sobre a espécie, procurei outras populações no Brasil para que pudesse avaliar o nicho trófico. Utilizei o pólen encontrado no corpo das fêmeas para inferir sobre a dieta parcial de adultos e imaturos. Além da área de dunas, no Nordeste, encontramos *C. burgdorfi* no cerrado em Cavalcante, Goiás e em áreas de campo de altitude, em Ponta Grossa, Paraná. Através da análise polínica, constatei a importância de plantas do gênero *Chamaecrista* como fonte de pólen, sendo este um dos poucos gêneros compartilhados entre os três locais. *Krameria grandiflora* foi a fonte de óleo em Cavalcante e em Natal, e *Angelonia integerrima*, foi a fonte de óleo no Paraná. Isso revela a amplitude de nicho trófico em *C. burgdorfi* não apenas em relação às espécies de plantas utilizadas na dieta mas, também, quanto ao tipo de elaióforo que a fêmea consegue acessar (epitelial e tricromático). Esta plasticidade possibilita a ampla distribuição da espécie em diferentes fitofisionomias. Analisei nutricionalmente a dieta na provisão da cria de *C. burgdorfi* do nordeste do Brasil e de células de cria de *Centris (Paracentris) pallida*, coletadas no sudoeste dos Estados Unidos. *Centris pallida* é uma espécie de Centridini que perdeu o comportamento da coleta de óleo. *Centris burgdorfi* possui uma dieta mais rica em lipídeos e proteínas, sendo a dieta de *C. pallida* mais rica em carboidratos. A dieta mais protéica de *C. burgdorfi* se deve à presença de *Chamaecrista* já que plantas que anteras poricidas contem mais proteínas em comparação às não-poricidas, como é o caso das fontes de pólen de *C. pallida* (*Parkinsonia* e *Olneya*).

Palavras-chave: Abelhas coletoras de óleo, ecologia de nidificação, ecologia nutricional, nicho trófico, sistema de acasalamento.

ABSTRACT

In the present thesis, I studied the biology of *Centris (Paracentris) burgdorfi*, a solitary bee of wide distribution in Brazil. The only nesting site known is in a dune area in northeastern Brazil, 25 km from the city of Natal. In this place, the females nest exclusively in petrified dunes about 1 km from the sea. I studied the mating system of the species, where I could verify that the high competition by females near the nest forces the male to carry the female to another place to mate. No female was seen mating more than once and, soon after copulation, the female begins to construct the nest. The nest consists of a shallow tunnel with access to the brood cells. I evaluated the number of trips that the female made to the collection of oil and pollen and the time spent in each action within the nest (depositions of pollen, oil, oviposition and operculation). During the period of construction of the cells the females do not sleep inside the nest, but in branches of *Krameria tomentosa*, the plant used as source of oil. In order to increase our knowledge about the species, I searched for other populations in Brazil so that I could evaluate the trophic niche. I used pollen found in the body of females to infer about the partial diet of adults and immature. In addition to the dune area in the Northeast, I found *C. burgdorfi* in the Cerrado in Cavalcante, state of Goiás and in high altitude field areas, in Ponta Grossa, state of Paraná. Through pollen analysis, I verified the importance of plants of the genus *Chamaecrista* as a source of pollen, being this one of the few genera shared among the three sites. *Krameria grandiflora* was the source of oil in Cavalcante and in the Natal, and *Angelonia integerrima*, was the source of oil in the Ponta Grossa. This reveals the trophic niche amplitude in *C. burgdorfi* not only in relation to the species of plants used in the diet, but also to the type of elaiophore that the female can access (epithelial and trichromatic). This plasticity makes possible the wide distribution of the species in different phytophysiognomies. Nutritionally I analyzed the diet in the provision of *C. burgdorfi* offspring from northeastern Brazil and from the breeding cells of *Centris (Paracentris) pallida* collected in the southwestern United States. *Centris pallida* is a species of Centridini that has lost the behavior of the oil-collection. *Centris burgdorfi* has a diet richer in lipids and proteins, and the diet of *C. pallida* is richer in carbohydrates. The most proteinic diet of *C. burgdorfi* is due to the presence of *Chamaecrista*, since plants with poricidal anthers contain more proteins compared to non-poricidal ones, such as *C. pallida* (*Parkinsonia* and *Olneya*) pollen sources.

Key words: Mating system, nesting ecology, nutritional ecology, oil-collecting bees, trophic niche

Introdução geral

A biodiversidade global está declinando a um ritmo alarmante e a perda iminente de importantes serviços ecossistêmicos torna-se uma grande preocupação para os ambientalistas (Luck et al., 2003). Com o atual crescimento do desmatamento e destruição de grandes áreas no Brasil, muitas espécies foram perdidas sem que possamos conhecer sua biologia ou mesmo sua existência.

O estudo da biologia e história de vida dos organismos tem sido uma das abordagens utilizadas para avaliar os efeitos das alterações ambientais nas espécies. Entre os organismos, verificou-se que os insetos são indicadores apropriados para esse fim, devido à sua diversidade e capacidade de produzir várias gerações, geralmente em pouco tempo (Neto et al., 1995). Além disso, os insetos constituem o grupo evolutivamente mais bem-sucedido do mundo, com mais do dobro do número de espécies de todos os outros taxa combinados (Rupert et al., 2005). A diversidade de insetos representa uma variedade equivalente de adaptações a diferentes condições ambientais (Schowalter, 2006).

Dentro da Classe Insecta, os Hymenoptera exibem uma grande diversidade de hábitos e complexidade comportamental, onde se destaca a organização social de vespas, abelhas e formigas (Borror & DeLong, 2005). As famílias pertencentes a esta ordem são componentes essenciais de vários ecossistemas terrestres, onde atuam como polinizadores (por exemplo, abelhas), controladores populacionais de insetos herbívoros (por exemplo, vespas), como cicladores de nutrientes (por exemplo formigas) e podem ser muito sensíveis a mudanças ambientais (LaSalle & Gauld, 1993).

As abelhas são insetos intensamente estudados, com uma ampla gama de informações publicadas anualmente (Melo & Gonçalves, 2005). Eles pertencem à superfamília Apoidea e estima-se que existem mais de quatro mil gêneros e cerca de 25 a 30 mil espécies distribuídas em diferentes regiões do mundo (Michener, 2007), das quais mais de 16.000 foram descritas (Moure et al., 2007). As abelhas são importantes para a manutenção dos ecossistemas terrestres, pois são responsáveis por grande parte da polinização da maioria das angiospermas (Roubik, 1989). Esta estreita relação é baseada na troca de recompensas. A visita floral é motivada por néctar, pólen,

fragrâncias e outros recursos utilizados por ambas as abelhas adultas como sua prole (Renner, 2006). O Brasil possui uma grande diversidade de abelhas na região Neotropical, com 1.678 espécies descritas, distribuídas em cinco famílias (ou subfamília como em Moure et al., 2007).

Abelhas solitárias

Algumas espécies de abelhas possuem uma morfologia ou um comportamento especializado para coletar recursos florais de difícil acesso ou explorar recursos específicos (Schlindwein, 2000). Estas guildas de abelhas são formadas quase exclusivamente por espécies solitárias onde não há cooperação e divisão de trabalho entre fêmeas da mesma geração, ou entre mãe e filhas (Michener, 1974). Cerca de 85% das espécies de abelhas descritas são solitárias (Batra 1984, Michener 2007) (Fig. 1).

Por que estudar ninhos de abelhas solitárias?

Ao contrário das espécies eussociais, as abelhas solitárias passam grande parte de sua vida construindo e provisionando seus ninhos. Fatores que afetam essas atividades como a escolha do local de nidificação e a disponibilidade de alimentos são afetados pela estrutura ambiental (Morato & Martins, 2006) e, portanto, são assuntos interessantes para estudos em ecologia.

Ninhos de abelhas solitárias são também sistemas apropriados para estudos sobre estratégias de investimento parental porque as fêmeas têm um alto grau de controle sobre o sexo e o tamanho de sua progênie (Bosch, 2008). A teoria de Fisher sobre a alocação sexual prediz que, em uma população panmítica, o investimento dos pais será igualmente distribuído entre machos e fêmeas (Fisher, 1958). Assim, se o custo de produção de uma fêmea for superior ao de um macho, um maior número de machos será produzido (Bosch & Vicens, 2005). O problema em estabelecer se populações seguem a teoria de Fisher vem da dificuldade associada com a obtenção de medições precisas do investimento parental (Strohm & Linsenmair, 1999) A medição da energia investida na produção de progênie apresenta problemas práticos óbvios, tornando necessário fazer estimativas indiretas como a alocação de alimento na célula ou tamanho do corpo da prole (Bosch & Vicens, 2005).



Figura 1. O comportamento solitário é o mais comum entre todas as espécies de abelhas. A alta diversidade torna este sistema ideal para estudos de estratégias populacionais e de vida. A) Macho de *Centris pallida*; B) Larvas de *Hesperapis rhodocerata*; C) Fêmea de *Xylocopa* sp.; D) Casal de *Anthrenoides micans*; E) Fêmea de *Megachile* sp.; F) Fêmea de *Centris flavifrons*.

Muito além de apenas pólen e néctar

Pólen e néctar são as principais recompensas oferecidas pelas flores aos visitantes em troca de seus serviços como agentes polinizadores (Simpson & Neff, 1981). Mas Vogel (1969) observou que certas flores oferecem lipídios em vez de néctar, proporcionando um novo sistema de polinização. Este sistema envolve 11 famílias de plantas que ocorrem principalmente em regiões tropicais e subtropicais do planeta (Renner & Schaefer, 2010). Estas plantas produzem óleo floral nas glândulas secretoras chamadas elaióforos, que podem estar na forma de epitélio (Fig. 2A), como visto em Malpighiaceae e Krameriaceae, ou tricomas (Fig. 2B) como Calceolariaceae, Cucurbitaceae, Iridaceae, Myrsinaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae e Stilbaceae (Vogel 1974, Buchmann 1987, Alves-dos-Santos et al., 2007). O óleo consiste principalmente em mono- e diglicéridos juntamente com alguns triglicéridos e ácidos graxos livres (Buchmann 1987, Vinson et al., 1997). A falta de coerência filogenética entre essas famílias e a ocorrência esporádica desse sistema dentro das famílias sugerem que a secreção de óleo evoluiu de forma independente várias vezes (Simpson et al., 1990). Embora o óleo contenha mais energia por unidade de volume do que o açúcar, também é mais caro para ser produzido pelas plantas (Buchmann, 1987).

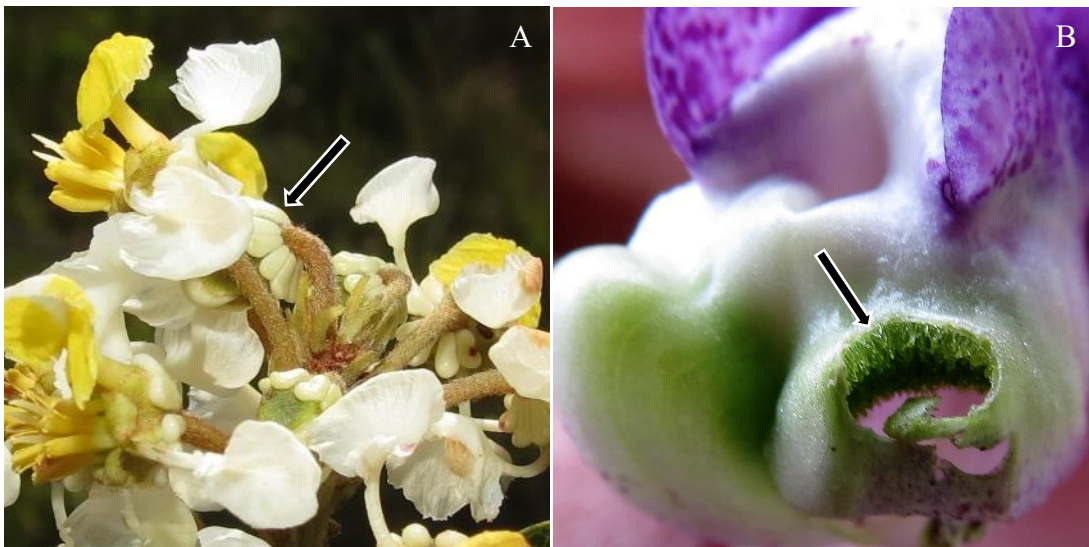


Figura 2. Os dois tipos de elaióforo (ambos destacados com uma seta): o elaióforo epitelial em *Byrsonima* (A) onde a abelha tem que rasgar a estrutura para coletar o óleo e o elaióforo tricomático em *Angelonia* (B), onde o óleo é mais facilmente coletado.

As abelhas que coletam e usam óleos florais ocorrem tanto no Novo como no Velho Mundo, mas são mais diversas nas áreas tropicais e subtropicais do continente americano ou do hemisfério ocidental (Buchmann, 1987). Na maioria das vezes o óleo é usado, tanto para a construção das células de cria como para a nutrição dos imaturos (Buchmann 1987, Vogel 1974). O uso de óleo floral como disposição larval também pode estar relacionado ao alto teor de umidade do solo onde essas abelhas nidificam (Neff & Simpson, 1981).

Nutricionalmente, por muito tempo, o néctar e o pólen foram considerados como os mais importantes, ou mesmo os únicos benefícios nutritivos (Machado, 2004). Néctar, que contém carboidratos e aminoácidos e pólen, rico em proteínas e aminoácidos, há muito são reconhecidos como recursos vitais para as abelhas (Baker & Hurd, 1968). O óleo floral é uma fonte importante de energia para as abelhas coletoras de óleo. Muitas espécies de *Centris* usam somente o óleo enquanto outras adicionam o néctar ao alimento larval (Vogel 1974, Simpson et al. 1977, Vinson et al., 1997).

Abelhas coletoras de óleo

As flores produtoras de óleo são visitadas e polinizadas por abelhas coletoras de óleo encontradas em duas famílias: Melittidae e Apidae (Buchmann 1987, Vinson et al. 1997). O comportamento de coleta de óleo provavelmente evoluiu de forma independente em cinco grupos de abelhas (Alves-dos-Santos et al., 2006).

Família Mellitidae

A família Mellitidae é encontrada principalmente na África e na região Holártica.

- Em várias abelhas coletoras de óleo, espécies *Rediviva* as pernas dianteiras são alongadas, às vezes mais do que todo o corpo (Kuhlmann & Hollens, 2015). O comprimento da perna dianteira está fortemente correlacionado com comprimentos de esporão floral de plantas hospedeiras de *Diascia* (Scrophulariaceae) (Steiner & Whitehead, 1990). As abelhas *Rediviva* usam suas pernas dianteiras alongadas para coletar os tricomas secretores de óleo escondidos nas pontas de esporas florais emparelhadas de flores de *Diascia* (Steiner & Whitehead, 1991).

-*Macropis*, por outro lado, estão fortemente associados com *Lysimachia* (Myrsinaceae) (Cane et al. 1983, Vogel 1976). As abelhas desse gênero exibem adaptações morfológicas, como pelos típicos nas pernas, para coletar óleo (Michener, 1981).

Família Apidae

A família Apidae contém a grande maioria dos gêneros e espécies de abelhas que coletam óleos florais, agrupados em quatro tribos: Ctenoplectrini, Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapediini (Machado, 2004). As três últimas tribos são exclusivas do continente americano e especialmente diversas na região Neotropical (Gaglianone et al., 2011).

Ctenoplectra usa o abdômen para coleta de óleo (Vogel, 1981). Este gênero ocorre na África do Sul, acompanhando *Momordica* (Cucurbitaceae), um de seus dois gêneros hospedeiros conhecidos (Vogel, 1984). A abelha acessa os elaióforos, balançando seu abdômen lateralmente para coletar a secreção (Vogel, 1981).

-Tapinotaspidini é a mais diversificada em termos de estruturas morfológicas e adaptações para coletar o óleo floral porque suas pernas dianteiras e/ou médias são principalmente compostas de grupos de cerdas especializadas (Roig-Alsina 1997, Aguiar & Melo 2009).

-Tetrapediini é composta por dois gêneros: *Tetrapedia* e *Coelioxoides*. Apenas as abelhas *Tetrapedia* coletam óleo floral (Alves-dos-Santos et al., 2002). Ao contrário da maioria das outras abelhas coletoras de óleo, machos e fêmeas deste gênero exibem uma variedade de características morfológicas e comportamentais para a coleta efetiva de óleos florais (Neff & Simpson 1981, Cappellari et al. 2012). *Coelioxoides* é cleptoparasita de *Tetrapedia*.

-Centridini é composta por dois gêneros: *Centris* e *Epicharis*. Eles formam a linhagem mais antiga de abelhas coletoras de óleos florais, principalmente associadas com a família Malpighiaceae, em uma história de 90 Ma de co-evolução (Martins et al., 2014). O gênero *Epicharis* é exclusivamente neotropical e, aparentemente, todas as espécies cavam seus ninhos no solo (Silveira et al., 2002). As fêmeas de *Epicharis* coletam óleo apenas de Malpighiaceae (Martins et al., 2015).

O gênero *Centris*

Existem 250 espécies válidas de *Centris*, agrupadas em 12 subgêneros, mas todo o gênero está passando por avaliações recentes (e.g. Vivallo 2014, 2015, 2016, Vivallo & Vélez 2016, Vivallo et al., 2016).

Centris tem uma ampla distribuição na América do Sul, América Central e sul da América do Norte, onde algumas espécies perderam estruturas e comportamento de coleta de óleo (Neff & Simpson 1981, Zanella 2002). A perda dos aparelhos coletores

de óleo, como observado em *C. pallida*, por exemplo, e conseqüentemente a não dependência de óleos florais, ocorreu independentemente pelo menos duas vezes em *Centris* (Neff & Simpson 1981, Martins & Melo 2015).

Os subgêneros reconhecidos em *Centris* são: *C. (Aphemisia)*, *C. (Centris)*, *C. (Hemisiella)*, *C. (Heterocentris)*, *C. (Melacentris)*, *C. (Paracentris)*, *C. (Penthemisia)*, *C. (Ptilocentris)*, *C. (Ptilotopus)*, *C. (Trachina)*, *C. (Wagenknechtia)* e *C. (Xanthemisia)* (Moure et al., 2007), com grandes diferenças nos hábitos de nidificação (Coville et al., 1983). Espécies dos subgêneros *Centris*, *Melacentris*, *Paracentris*, *Penthemisia*, *Trachina* e *Wagenknechtia* cavam seus ninhos no solo ou em ravina (e.g. Coville et al. 1983, Rozen & Buchmann 1990, Camilo et al. 1993, Chiappa & Toro 1994, Moure 2002, Martins et al. 2014). O subgênero *Ptilotopus* é frequentemente associado a ninhos de cupim (e.g. Gaglianone 2001, Ramos et al. 2007). As espécies de *Hemisiella*, *Heterocentris* e *Xanthemisia* nidificam em cavidades preexistentes e podem utilizar células abandonadas de vespas e abelhas, em buracos de madeira, troncos de árvores e ninhos-armadilha (e.g. Jesus & Garófalo 2000, Aguiar & Martins 2002, Couto & Camilo 2007, Mendes & Rêgo 2007). Não há informações sobre a biologia de nidificação de *Aphemisia* e *Ptilocentris*.

Os ninhos das espécies *Centris* são atacados, principalmente, por um grupo de abelhas cleptoparasitas neotropicais da tribo Ericrocidini (Vivallo & Melo, 2010).

A coleta de óleo floral

As abelhas coletoras de óleo têm estruturas especiais para coletar óleo floral. O óleo é transferido diretamente das pernas dianteiras para as escopas da perna traseira de modo ipsilateral (Neff & Simpson, 1981). Uma combinação de cerdas gigantes e pentes presentes nas pernas anteriores e médias é responsável pelo comportamento da coleta de óleo. A maioria das espécies de *Centris* e *Epicharis* tem uma cerda gigante bem desenvolvida e ápices triangulares e espatulados nas pernas dianteira e média (chamado de padrão *fourlegged*) (Neff & Simpson 1981, Taniguchi 2010). Existem variações neste padrão em relação à forma dos pentes e das cerdas e se as estruturas de coleta de óleo estão presentes em duas ou quatro pernas (Fig. 3 A-D). A morfologia e posição dos aparatos de coleta de óleo das abelhas estão correlacionadas principalmente com os tipos de elaióforos florais (Neff & Simpson, 1981). Pentos bem desenvolvidos com cerdas gigantes são muitas vezes associados com elaióforos epiteliais onde a fêmea deve romper a cutícula cobrindo as células epidérmicas secretoras. A redução das cerdas

gigantes com um maior alargamento das cerdas está associada à elaióforos tricomáticos em que o óleo é muito mais acessível (Neff & Simpson 1981, Simpson et al. 1990).

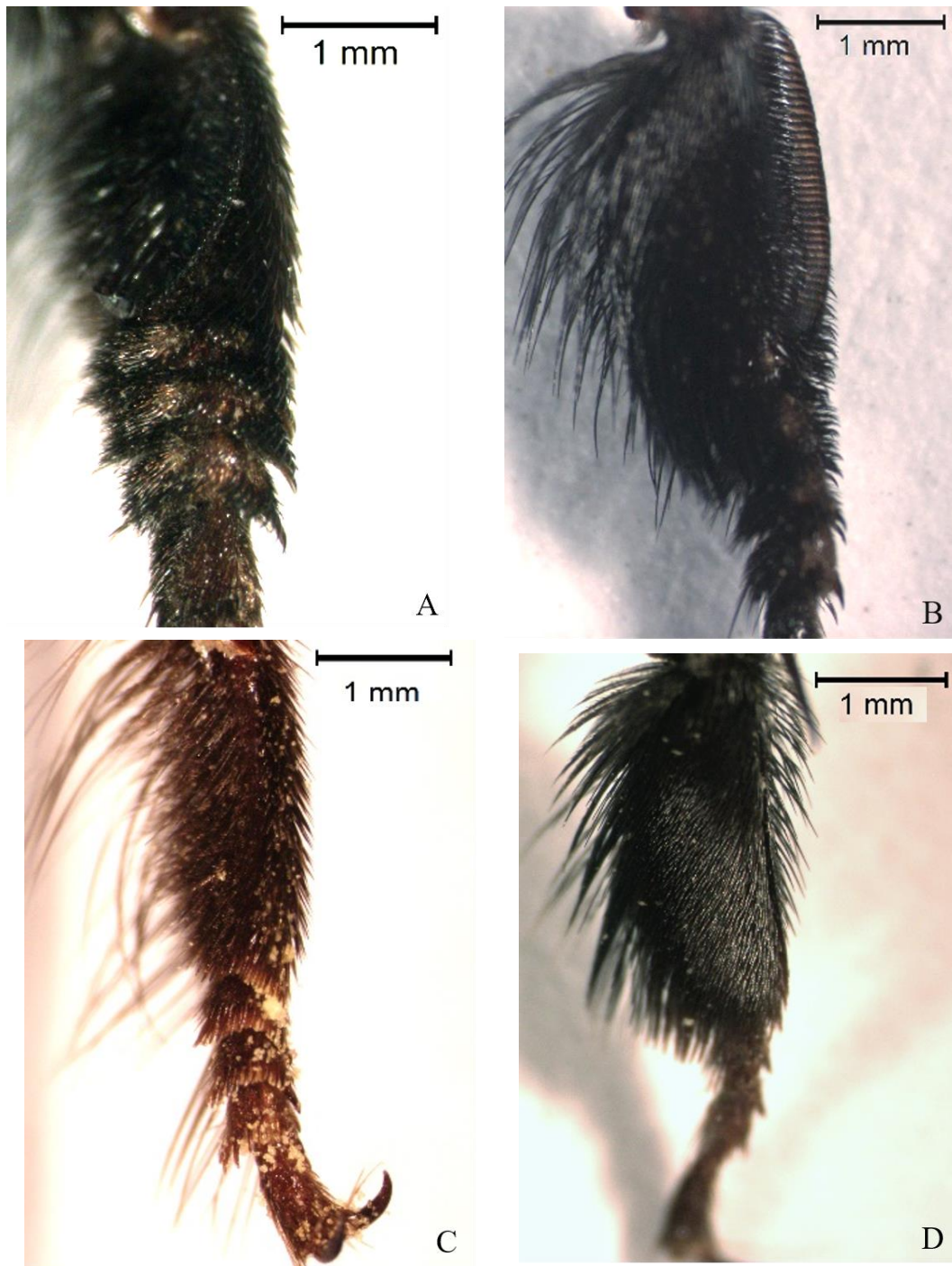


Figura 3. Estruturas coletoras de óleo podem estar presentes ou ausentes mesmo dentro de um subgênero de *Centris*. Perna anterior (A) e média (B) de uma fêmea de *Centris* (*Paracentris*) *burgdorfi*, com a presença de pentes coletores. A ausência dessas estruturas é vista em *Centris* (*Paracentris*) *pallida* (C, perna anterior e D, perna média), uma abelha que perdeu o comportamento de coleta de óleo.

A espécie-alvo deste estudo

Nossa espécie-alvo é *Centris (Paracentris) burgdorfi* Friese, 1901. Silva et al. (2012) encontraram uma agregação em dunas petrificadas em Natal, RN, Brasil. Esse é o único local de nidificação que conhecemos para a espécie até agora. Através da literatura e da coleta de dados entomológicos (Tab. 1), registramos a distribuição da espécie no Brasil (Fig. 4).

As estruturas de coleta de óleo em *C. burgdorfi* são semelhantes às relatadas para *Centris (Paracentris)* spp. (Neff & Simpson 1981, Taniguchi 2010) e são chamados de "fourlegged com modificações": as cerdas gigantes têm o ápice um pouco arredondado e essas modificações são frequentemente relacionadas à coleta de óleo floral em plantas com elaióforos tricômaticos (Vogel 1974, Simpson et al. 1990, Cocucci 1991).

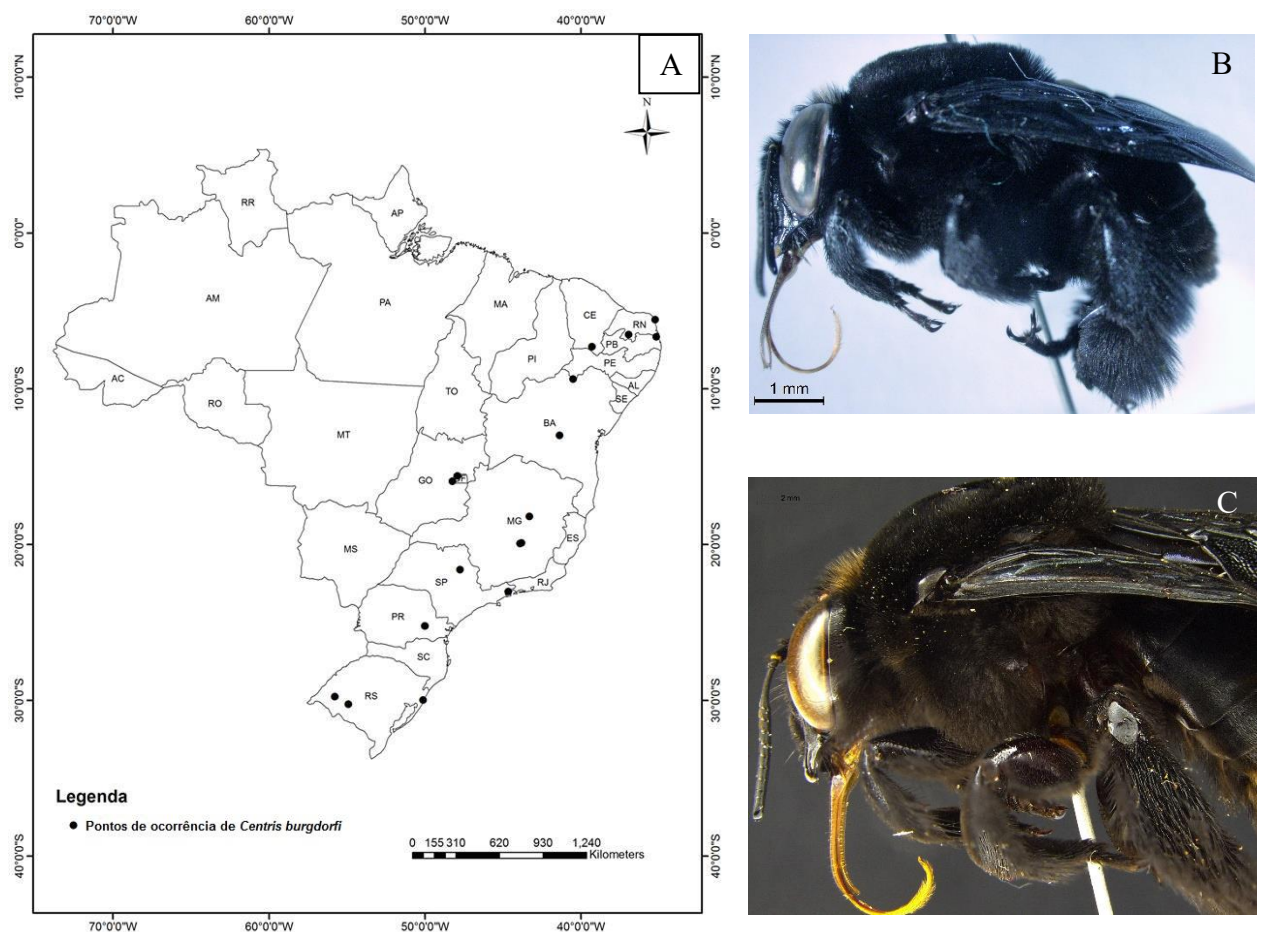


Figura 4. A espécie-chave deste estudo, *Centris (Paracentris) burgdorfi*. (A) Pontos de ocorrência da espécie obtidos através de dados da literatura. Exemplar de macho (B) e fêmea (C) de *C. burgdorfi*.

Tabela 1. Dados de literatura sobre a distribuição de *Centris burgdorfi* no Brasil e o mês em que os indivíduos foram coletados.

Estado	Localidade	Mês de coleta	Referência
CE	Barbalha	mai	Zanella, 2002
PE	Petrolina	mai	Zanella, 2002
GO	Santo Antônio do Descoberto	fev	Zanella, 2002
GO	(desconhecida)	-	Simpson, 89
DF	Chapada da Contagem	fev	Zanella, 2002
DF	(desconhecida)	-	Simpson, 89
MG	Belo Horizonte	nov	Zanella, 2002
MG	BH-Parque das Mangabeiras	nov	Zanella, 2002
MG	Sabará- Clube A. Scharlé	set	Zanella, 2002
MG	São Gonçalo do Rio Preto	abr	Martins, 2009
SP	Estação Ecológica Jataí	mar	Zanella, 2002
PR	Parque Estadual Vila Velha	jan	Zanella, 2002
SP/RJ	Parque Nacional da Serra da Bocaina	-	Freitas & Sazima, 2006
PR	Parque Estadual de Vila Velha	-	Gonçalves et al. 2009
PR	Parque Estadual de Vila Velha	-	Gonçalves & Melo 2005
RS	Rosário do Sul	nov	Zanella, 2002
RS	Alegrete	nov	Zanella, 2002
RS	Litoral Norte	dez	Vianna & Alves-dos-Santos, 2002
RN	Deserto dos anjos, Natal	out	Silva et al., 2012
RN	Região do Seridó	-	Carvalho, A. T. (Com. pessoal)
PB	Mamanguape, Rebio Guaribas	-	Camarotti, 2004
BA	Chapada Diamantina	-	Aguiar <i>et al.</i> , 2005

O relatório está dividido em quatro capítulos. Cada capítulo trata de um manuscrito independente, publicado ou em preparação. Por esta razão, repetições podem ser encontradas em alguns assuntos entre capítulos.

No **capítulo 1** descrevemos o comportamento de acasalamento de *C. burgdorfi* e as estratégias dos machos na busca de fêmeas. Há também novas informações sobre o local onde os machos e as fêmeas passam a noite. No caso das abelhas solitárias, sabe-se que as fêmeas passam a noite dentro do ninho, enquanto os machos dormem em agregados no campo, geralmente em ramos de plantas. Neste estudo, encontramos o contrário: machos dormindo agregados no local de nidificação enquanto as fêmeas passam a noite no campo presa nos ramos da planta usada como fonte de óleo floral.

No **capítulo 2**, nosso foco foram as fêmeas. Descrevemos a biologia de nidificação da espécie, avaliando a atividade das fêmeas durante a construção dos ninhos. Foi possível revelar os inimigos naturais da espécie e descobrir que cada fêmea

gasta, em média, mais tempo para construir cada célula do que outras espécies de *Centris*.

No **capítulo 3** foram analisadas as plantas utilizadas pela espécie como fonte de pólen, néctar e óleo. Seguindo o mapa de distribuição, encontramos *C. burgdorfi* em outras duas localidades no Brasil: em uma área de Cerrado em Goiás e em uma área de campos de altitude no estado do Paraná. Nas três localidades estudadas, foram coletados pólen do corpo das fêmeas, para analisar o nicho trófico da espécie. Descobrimos que a espécie tem plasticidade no uso de recursos entre populações e é capaz de visitar e coletar óleo floral de plantas com diferentes tipos de elaióforos.

No **capítulo 4**, analisamos o valor nutricional da provisão. Sabendo que o óleo fornece mais energia do que o néctar, comparamos o valor nutricional do alimento larval de *C. (Paracentris) burgdorfi*, que usa óleo floral para alimentar as larvas, com a espécie *C. (Paracentris) pallida*, que perdeu o comportamento de coleta de óleo. Utilizamos ninhos de *C. pallida* coletados no Deserto de Sonora no Arizona, EUA. Descobrimos diferenças consideráveis entre as duas espécies, não só relacionadas aos lipídios, mas também às proteínas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo contribuiu de maneiras diferentes para o entendimento da história natural de *Centris (Paracentris) burgdorfi*. Mostramos, em detalhe, uma história que começa com o nascimento de fêmeas, que acasalam e iniciam a construção do ninho. Apresentamos o processo de nidificação, passo a passo e, no final, avaliamos a composição de sua dieta, bem como o valor nutricional do alimento.

Informações sobre o sistema de acasalamento da espécie

As abelhas estão entre os insetos mais bem estudados do mundo e temos uma quantidade considerável de informações publicadas a cada ano. No entanto, o conhecimento sobre os sistemas de acasalamento de espécies solitárias é muito escasso, muitas vezes pela dificuldade em encontrar o local onde as espécies se acasalam. Relatamos a história de como os machos de *Centris burgdorfi* procuram as fêmeas. Os machos atingem sua atividade máxima entre 09:00 e 10:30h pela manhã. Alguns machos morrem escavam as dunas petrificadas em busca das fêmeas que ainda não surgiram. Embora a proporção de machos para fêmeas seja de 1: 1, a razão sexual operacional, com os machos emergindo antes das fêmeas, torna a competição por fêmeas extremamente severa. Além disso, não há evidência de que as fêmeas de *C. burgdori* se acasalem mais de uma vez.

Uma abelha que quebra paradigmas ao dormir

Geralmente, nas abelhas solitárias, as fêmeas passam a noite nos ninhos que estão construindo (ou na vizinhança deles), enquanto os machos passam a noite nas plantas. Em nosso estudo, temos o primeiro relato de uma situação inversa: os machos de *C. burgdorfi* passam a noite no local de nidificação, enquanto as fêmeas passam a noite nas plantas que usam como fonte de óleo floral - *Krameria tomentosa*. Esse comportamento incomum (observado durante dois anos consecutivos) nos levou a hipotetizar que os machos estão sob alta pressão de competição para conseguir um acasalamento. Dormir no lugar de nidificação permitiria um acesso rápido às fêmeas virgens que emergem com o nascer do sol. Para as fêmeas, passar a noite sobre as

plantas que utilizam como fonte de óleo representa um fácil acesso aos elaióforos no início da manhã. Fêmeas marcadas nas plantas durante a noite chegaram nos ninhos na manhã com suas escopas cheias de óleo floral.

Construindo o ninho

Após o acasalamento a fêmea imediatamente começa um novo ninho. Através de filmagens feitas dentro dos ninhos relatamos todo o processo de nidificação, desde o momento da escavação até o fechamento da última célula. As fêmeas precisam de 2,62 dias, em média, para construir uma célula de cria, o que é considerado um tempo elevado em comparação com outras espécies de *Centris*. Células destinadas a fêmeas são, em média, maiores do que as destinadas a machos. A maior atividade de coleta de recursos ocorre no período da manhã. Nós medimos a temperatura dentro e fora dos ninhos simultaneamente e descobrimos que, embora a temperatura externa quase atingisse 40°C, a temperatura dentro dos ninhos raramente passa dos 28°C, o que poderia ser importante para a sobrevivência das larvas.

A plasticidade do nicho trófico

A avaliação do nicho trófico de três populações distintas de *Centris burgdorfi* (separados por pelo menos 1400 km) mostrou que, em cada população, as fontes de pólen e néctar variam, e poucos gêneros de plantas foram compartilhados. As fêmeas de *C. burgdorfi* não coletam óleo em Malpighiaceae, mesmo se várias espécies de plantas desta família estiverem presentes na área. Além disso, as fêmeas foram capazes de coletar óleo floral em plantas com diferentes tipos de elaióforos: no Sul, as fêmeas coletam óleo floral em *Angelonia integerrima*, uma planta com elaióforo tricômico, enquanto no Centro-Oeste e Nordeste coletam óleo em *Krameria*, uma planta com elaióforo epitelial. A plasticidade do nicho torna *C. burgdorfi* amplamente distribuída em todo o Brasil. As espécies podem viver em ambientes completamente diferentes em termos de vegetação.

✿ Análise nutricional da dieta de duas *Centris* (*Paracentris*)

Comparamos a dieta de *C. burgdorfi* a uma espécie próxima, que habita o deserto de Sonora no Arizona, EUA: *Centris* (*Paracentris*) *pallida*. Esta espécie perdeu o comportamento de coleta de óleo ao longo do tempo evolutivo. Foram coletadas 69 células de *C. pallida* nos EUA e 69 células de *C. burgdorfi* no Brasil. Analisamos nutricionalmente a dieta e descobrimos que a de *C. burgdorfi* é mais rica em proteínas e lipídios, enquanto a de *C. pallida* é mais rica em carboidratos. Os resultados corroboram o fato de que as plantas com anteras poricidas têm uma maior porcentagem de proteínas quando comparadas às plantas sem antera poricida (*C. burgdorfi* usa, principalmente, plantas do gênero *Chamaecrista*, enquanto *C. pallida* é especializada em *Parkinsonia* e *Olneya*). Além disso, a quantidade de carboidratos presentes nas células de *C. burgdorfi* mostra que as fêmeas estão usando néctar juntamente com o pólen e óleo em suas provisões.

Referências bibliográficas

- Aguiar, A. J. C., & Martins, C. F. (2002). Abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilha na Reserva Biológica Guaribas (Mamanguape, Paraíba, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(Supl 1), 101-116.
- Aguiar, A. J., & Melo, G. A. (2009). Notes on oil sources for the bee genus *Caenonomada* (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(1), 154-156.
- Alves-dos-Santos, I., Melo, G. A. R., & Rozen, J. G. (2002). Biology and immature stages of the bee tribe Tetrapediini (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3377, 1–45.
- Alves-dos-Santos, I., Naxara, S. R. C., & Patrício, E. F. L. R. A. (2006). Notes on the morphology of *Tetrapedia diversipes* Klug 1810 (Tetrapediini, Apidae), an oil-collecting bee. *Brazilian Journal of Morphological Sciences*, 23, 425-430.
- Alves-dos-Santos, I., Machado, I. C., & Gaglianone, M. C. (2007). História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis*, 11 (4), 544-557.
- Baker, H. G., & Hurd, P. D. (1968). Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology*, 13, 385-414.
- Batra, S. W. (1984) Solitary Bees. *Scientific American*, 250(2), 86-93.
- Borror, D. J., & DeLong, D. M. (2005). Introduction to the study of insects. Ed. 7. Belmont: Thomson Brooks/Cole. 864p.
- Bosch, J., & Vicens, N. (2005). Sex allocation in the solitary bee *Osmia cornuta*: do females behave in agreement with Fisher's theory? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 124-132.
- Bosch, J. (2008). Production of undersized offspring in a solitary bee. *Animal Behaviour*, 75, 809-816.
- Buchmann, S. L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18, 343-369.
- Camilo, E., Garófalo, C. A., & Serrano, J. C. (1993). Hábitos de nidificação de *Melitoma segmentaria*, *Centris collaris*, *Centris fuscata* e *Paratetrapedia gigantea* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 37, 145-156.
- Cane J. H., Eickwort, G. C., Wesley, F. R., Spielholz, J. (1983). Foraging, grooming and mate-seeking behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and

- use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. *The American Midland Naturalist*, 110, 257-264.
- Cappellari, S. C., Melo, G. A., Aguiar, A. J., & Neff, J. L. (2012). Floral oil collection by male *Tetrapedia* bees (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *Apidologie*, 43(1), 39-50.
- Chiappa, E., & Toro, H. (1994). Comportamiento reproductivo de *Centris mixta tamarugalis* (Hymenoptera: Anthophoridae). 2. Nidificación y estados inmaduros. *Revista Chilena de Entomología*, 21, 99-115.
- Cocucci, A. (1991). Pollination biology of *Nierembergia* (Solanaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 174, 17-35.
- Coville, R. E., G.W. Frankie, & S. B. Vinson. (1983). Nests of *Centris segregata* (Hymenoptera, Anthophoridae) with a review of the nesting habits of the genus. *Journal of Kansas Entomological Society*, 56, 109-122.
- Couto, R. M., & Camillo, E. (2007). Influence of temperature on the immatures mortality of *Centris (Heterocentris) analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Iheringia. Série Zoologia*, 97(1), 51-55.
- Fisher, R. A. (1958). *The genetical theory of natural selection*, 2nd ed. Dover, New York. 318p.
- Gaglianone, M. C. (2001). Nidificação e forrageamento de *Centris (Ptilotopus) scopipes* Friese (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 18(Supl 1), 107-117.
- Gaglianone, M. C., Aguiar, A. J. C. D., Vivallo, F., & Alves-dos-Santos, I. (2011). Checklist of oil bees from São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 11, 657-666.
- Gonçalves, R. B., & Melo, G. A. (2005). A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae sl) em uma área restrita de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná: diversidade, fenologia e fontes florais de alimento. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49(4), 557-571.
- Gonçalves, R. B., Melo, G. A., & Aguiar, A. J. (2009). A assembléia de abelhas (Hymenoptera, Apidae) de uma área restrita de campos naturais do Parque Estadual de Vila Velha, Paraná e comparações com áreas de campos e cerrado. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 49(14), 163-181.

- Jesus, B. M. V., & Garofalo, C. (2000). Nesting behaviour of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie*, 31(4), 503-515.
- Kuhlmann, M., & Hollens, H. (2015). Morphology of oil-collecting pilosity of female *Rediviva* bees (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae) reflects host plant use. *Journal of Natural History*, 49(9-10), 561-573.
- Lasalle, J., & Gauld, I. D. (1993). Hymenoptera and biodiversity. CAB International, Wallingford, 348p.
- Luck, G. W., Daily, G. C., & Ehrlich, P. R. (2003). Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 331–336.
- Machado, I. C. (2004). Oil-collecting bees and related plants: a review of the studies in the last twenty years and case histories of plants occurring in NE Brazil. In: Freitas, B. M. & Pereira, J. O. (eds) Solitary bees, conservation, rearing and management for pollination. Fortaleza, BR: Editora Universitária, 255-280.
- Martins, C. F., Peixoto, M. P., & Aguiar, C. M. (2014). Plastic nesting behavior of *Centris (Centris) flavifrons* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) in an urban area. *Apidologie*, 45(2), 156-171.
- Martins, A. C., Melo, G. A. R., & Renner, S. S. (2014). The corbiculate bees arose from New World oil-collecting bees: implications for the origin of pollen baskets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 80, 88–94.
- Martins, A. C., & Melo, G. A. R. (2015). The New World oil-collecting bees *Centris* and *Epicharis* (Hymenoptera, Apidae): molecular phylogeny and biogeographic history. *Zoologica Scripta*, 1-12.
- 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.
- Melo, G. A. R., & Gonçalves, R. B. (2005) Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae *sensu lato*). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22 (1), 153-159.
- Mendes, F. N., & Rêgo, M. M. (2007). Nidificação de *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini) em ninhos-armadilha no Nordeste do Maranhão, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 51(3), 382-388.

- Morato, E. F., & Martins, R. P. (2006). An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. *Neotropical Entomology*, 35(3), 285-298.
- Michener, C. D. (1974). *The Social Behavior of the Bees*. Harvard University Press. Cambridge, Mass. 404 p.
- _____. (1981). Classification of the bee family Melittidae with a review of species of Meganomiinae. *Contribution of the American Entomological Institute*, 18: 1-135.
- _____. (2007). *The Bees of the World*. The Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore. Maryland. 2nd ed. 953p.
- Moure, J. S. (2002). Two new species of *Centris* Fabricius from Peru and notes on other two from São Paulo, Brazil, forgotten since their description (Hymenoptera, Apoidea, Anthophoridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 19, 159-166.
- Moure, J. S. Melo, G. A. R. & Vivallo, F. (2007). Centridini Cockerell & Cockerell, 1901, in: Moure, J. S., Urban, D., & Melo, G. A. R. *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Curitiba: Sociedade Brasileira de Entomologia. pp. 83-142.
- Neff, J. L., & Simpson, B. B. (1981). Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54 (1), 95-123.
- Neto, S. S., Monteiro, R. C., Zucchi, R. A., & Moraes, R. C. B. (1995). Uso da análise faunística de insetos na avaliação do impacto ambiental. *Sci. agric.*, 52(1), 9-15.
- Ramos, M., Mendes, F., Albuquerque, P., & Rêgo, M. (2007). Nesting biology and foraging of *Centris (Ptilotopus) maranhensis* Ducke (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(4), 1006-1010.
- Renner, S. S. (2006) Rewardless flowers in the Angiosperms and the role of insect cognition in their evolution, in: Waser, N. M., J. Ollerton (Eds.) *Plant-pollinator interactions, from specialization to generalization*. The Univ. Chicago Press, 445p.
- Renner, S. S. & Schaefer, H. (2010). The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1539), 423-435.

- Roig-Alsina, A. (1997). A generic study of the bees of the tribe Tapinotaspidini, with notes on the evolution of their oil-collecting structures (Hymenoptera, Apidae). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 87, 3-21.
- Roubik, D. W. (1989) *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge University Press, 513 p.
- Rozen, J. G., & Buchmann, S. L. (1990). Nesting biology and immature stages of the bees *Centris caesalpiniae*, *C. pallida*, and the cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). *American museum novitates* (USA), 2985, 1-30.
- Rupert, E. E., Fox, R., & Barnes, R. D. (2005). *Zoologia dos Invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva*. 7 ed. São Paulo: Roca. 1145p.
- Schindwein, C. (2000). A importância de abelhas especializadas na polinização de plantas nativas e conservação do meio ambiente. *Anais do Encontro sobre Abelhas* (4): 131-141.
- Schowalter, T. D. (2006). *Insect ecology: an ecosystem approach*. 2nd edn. Academic Press, San Diego. 572p.
- Silva, C. I., Queiroz, E. P., Faria, L. B. & Alves-dos-Santos, I. (2012). Especialização na dieta de *Centris* (*Paracentris*) *burgdorfi* Friese, 1900 (Apidae, Centridini). *Anais do X Encontro Sobre Abelhas*. Ribeirão Preto: FUNPEC. 533p.
- Silveira, F. A., Melo, G. A., & Almeida, E. A. (2002). *Abelhas brasileiras. Sistemática e Identificação*. Fundação Araucária, Belo Horizonte.
- Simpson, B. B., & Neff, J. L. (1981) Floral Rewards: Alternatives to Pollen and Nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 301-322.
- Simpson, B. B., Neff, J. L., & Seigler, D. L. (1977). *Krameria*, free fatty acids and oil collecting bees. *Nature*, 267,150-151.
- Simpson, B. B., Neff, J. L., & Dieringer, G. (1990). The production of floral oils by *Monttea* (Scrophulariaceae) and the function of tarsal pads in *Centris* bees. *Plant Systematics and Evolution*, 173(3), 209-222.
- Steiner, K. E., & Whitehead, V. B. (1990). Pollinator adaptation to oil-secreting flowers – *Rediviva* and *Diascia*. *Evolution*, 44, 1701–1707.
- _____. (1991). Oil flowers and oil bees: further evidence for pollinator adaptation. *Evolution*, 45, 1493–1501.

- Strohm, E. & Linsenmair, K. E. (1999). Measurement of parental investment and sex allocation in the European beewolf *Philantus triangulum* F. (Hymenoptera: Sphecidae). *Behavior Ecology and Sociobiology*, 47, 76–88.
- Taniguchi, M. (2010). Morfologia das estruturas envolvidas na coleta e transporte de óleo floral por fêmeas do gênero *Centris* (Hymenoptera, Apidae). Dissertação (Mestrado em Entomologia). Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- Viana, B. F., & Alves-dos-Santos, I. (2002). Bee diversity of the coastal sand dunes of Brazil. Pollinating bees: the conservation link between agriculture and nature. Ministry of Environment, Brasilia, 135-153.
- Vinson, S. B., Williams, H. J., Frankie, G. W., & Shrum, G. (1997). Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpigheaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica*, 76-83.
- Vivallo, F., & Melo, G. A. R. (2010). Sistemática e fiologia da tribo de abelhas Centridini e suas relações filogenéticas com as tribos cleptoparasitas Ericrocidini e Rhathymini. *Anais do IX Encontro Sobre Abelhas*. Ribeirão Preto: FUNPEC. 643p.
- Vivallo, F. (2014). Revision of the species of *Centris* (*Xanthemisia*) Moure, 1945 (Hymenoptera: Apidae: Centridini) from the Caribbean islands. *Zootaxa* (Auckland. Print), 3821: 58-70.
- _____. (2015) State of the art and challenges of the taxonomy of the species of the tribe Centridini (Apidae: Apinae), in: Simões, Z. L. P., Almeida, J. M. J., & Almeida, E. A. B. (Eds.), *Anais do XI Encontro sobre Abelhas*. Ribeirão Preto, pp. 99-100.
- _____. (2016). Taxonomic note on the oil-collecting bee *Centris dimidiata* (Olivier, 1789 (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *Zootaxa*, 4162(3), 519. -534.
- Vivallo, F., & Vélez, D. (2016). A synopsis of the subgenus *Centris* (*Hemisiella*) Moure, 1945 (Hymenoptera: Apidae: Centridini) in Colombia, with description of a new species. *Zootaxa*, 4162(1), 107-133.
- Vivallo, F., Vélez, D., & Fernández, F. (2016). Two new species of *Centris* (*Aphemisia*) Ayala, 2002 from Colombia with a synopsis of the subgenus for the country (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *Zootaxa*, 4093(2), 201-216.
- Vogel, S. (1974). Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt*, 7, 285-547.
- _____. (1976). *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. *Naturwissenschaften*, 63: 44-45.

- _____. (1969). Flowers offering oil instead of nectar. XI Bot. Congr. Abstr. Seattle, Washington.
- _____. (1981). Abdominal oil-mopping-a new type of foraging in bees. *Naturwissenschaften*, 67, 5627.
- _____. (1984). The *Diascia* flower and its bee - an oil-based symbiosis in Southern Africa. *Plant Biology*, 33(4), 509-518.
- Zanella, F. C. V. (2002). Sistemática, filogenia e distribuição geográfica das espécies sul-americanas de *Centris* (*Paracentris*) Cameron, 1903 e de *Centris* (*Penthemisia*) Moure, 1950, incluindo uma análise filogenética do "grupo *Centris*" sensu Ayala, 1998 (Hymenoptera, Apoidea, Centridini). *Revista Brasileira de Entomologia*, 46(4), 435-488.