

HISTÓRIA NATURAL DAS ABELHAS COLETORAS DE ÓLEO

Isabel Alves-dos-Santos¹, Isabel Cristina Machado² & Maria Cristina Gaglianone³

¹Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo. São Paulo. CEP: 05508-900. SP.

²Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco. Rua Prof. Moraes Rego, s/n Cidade Universitária. Recife. CEP: 50372-970. PE.

³Laboratório de Ciências Ambientais, Centro de Biociências e Biotecnologia, Universidade Estadual do Norte Fluminense. Av. Alberto Lamego, 2000. Campos dos Goytacazes CEP: 28013-602. RJ.

RESUMO

Existem cerca de 330 espécies de abelhas que usam óleo coletado em flores para alimentar as larvas e revestir as células de cria, e pertencem aos grupos Melittinae (Melittidae), Centridini, Tapinostapidini e Tetrapediini (Apidae). As últimas três tribos são exclusivamente do hemisfério oeste e especialmente diversas na região Neotropical. Abelhas coletoras de óleo possuem modificações nas pernas ou esterno (*Tapinotaspidoides*) para coletar, manipular e transportar o óleo. Essas estruturas normalmente são relacionadas aos diferentes tipos de elaióforos (as glândulas secretoras de óleo): epitelial ou em tricomas. Estima-se que mais de 1800 espécies de plantas de nove famílias ofereçam óleo floral como recurso, sendo Malpighiaceae a mais importante. Neste trabalho organizamos uma revisão sobre o processo de nidificação de algumas abelhas coletoras de óleo, bem como sobre associação com as plantas produtoras de óleo. As abelhas coletoras de óleo são de vida solitária, mas algumas espécies nidificam em agregação. As espécies que fazem ninho no solo usam superfícies planas ou barrancos (como *Epicharis*, *Monoeca*, *Lanthanomelissa*). Existem espécies que utilizam ninhos de cupins e formigas (como *Ptilotopus*) ou cavidades pré-existentes (como *Tetrapedia*). Os parasitas geralmente são abelhas cleptoparasitas como *Coelioxys*, *Coelioxoides*, *Mesoplia*, *Mesocheira*, *Protosiris*, *Paraepeolus*, que ovipositam dentro da célula de cria e suas larvas (com mandíbulas afiadas) matam o ovo ou larva da hospedeira. Apesar de todo avanço no conhecimento sobre as abelhas coletoras de óleo ainda restam questões a serem desvendadas sobre a utilização deste produto pelas abelhas

Palavras-chave: Flores produtoras de óleo, Centridini, Tapinostapidini, Tetrapediini, Apoidea.

ABSTRACT

NATURAL HISTORY OF THE OIL-COLLECTING BEES. There are about 330 species of bees that use oil collected from flowers to feed the larvae and to surface the brood cells, they belong to the Melittinae (Melittidae), Ctenoplectrini, Centridini, Tapinostapidini and Tetrapediini (Apidae). From these groups the last three tribes are exclusively from the west hemisphere and especially diverse in the Neotropical region. Oil-bees have modifications on the legs or sternum (*Tapinotaspidoides*) to sample, manipulate and transport the oil. These structures are usually correlated with the different type of elaiophores (the oil secreting glands): epithelial or trichomatic. It is estimated that more than 1800 plant species of 9 families offer floral oil as resource, being Malpighiaceae the most important. In this study we organized a revision about the nesting process of some oil collecting bees as well their association to the oil plants. The oilbees are most solitary, but some nest aggregated. The ground nesting species use flat soil or banks (like *Epicharis*, *Monoeca*, *Lanthanomelissa*), and there are some that use nest of termites and ants (like *Ptilotopus*), or wood pre-existing cavities (like *Tetrapedia*). Parasites are usually cleptoparasite bees like *Coelioxys*, *Coelioxoides*, *Mesoplia*, *Mesocheira*, *Protosiris*, *Paraepeolus* that oviposit inside the brood cell and their larvae (with sharp mandibles) kill the host egg or larvae. Besides all the knowledge accumulated about the oil-collecting bees some questions remain open about the use of this product.

Keywords: Oil-flowers, Centridini, Tapinostapidini, Tetrapediini, Apoidea.

DIVERSIDADE DAS ABELHAS COLETORAS DE ÓLEO

Dentre as mais de 16 mil espécies de abelhas descritas e conhecidas no mundo (Michener 2000) existem cerca de 330 espécies que coletam óleo em flores e utilizam esse recurso para alimentar as larvas e revestir as células de cria. Essas abelhas especializadas na coleta de óleo pertencem às tribos: Macropidini, Redivivini (Melittidae), Ctenoplectrini, Centridini, Tapinostapidini e Tetrapediini (Apidae). As últimas três tribos são exclusivas das Américas e especialmente diversas na região Neotropical. As tribos Macropidini e Redivivini são Holárticas e a tribo Ctenoplectrini Paleotropical e do sudeste asiático. Análises filogenéticas sugerem que a coleta de óleo evoluiu independentemente nestes grupos e tenha surgido entre três a quatro vezes (Roig-Alsina & Michener 1993).

Nas tribos Macropidini e Redivivini apenas os gêneros *Macropis* (na Europa) e *Rediviva* (na África), que representam entre 26-29 espécies, são conhecidos como coletores de óleos florais. A tribo Ctenoplectrini é composta por apenas dois gêneros: *Ctenoplectra* e *Ctenoplectrina*, sendo que somente o primeiro constituído por vinte e quatro espécies, possui representantes que coletam óleo e o segundo é cleptoparasita do primeiro (Michener & Greenberg 1980, Michener 2000).

Os dois gêneros que compõem a tribo Centridini, *Centris* e *Epicharis*, são numerosos e divididos em vários subgêneros. *Centris* é amplamente distribuído nas Américas, enquanto *Epicharis* é exclusivamente neotropical, e juntos perfazem mais de 170 espécies (Michener 2000). Os Centridini são elementos importantes na fauna de abelhas Neotropical, representando, por exemplo, em áreas de restinga do litoral fluminense, 21% das espécies e 29% dos indivíduos (Gaglianone 2006), uma percentagem bastante significativa para abelhas solitárias. Com raras exceções, todos os Centridini são coletores de óleo.

Os membros da tribo Tapinotaspidini foram por muito tempo considerados pertencentes aos Exomalopsini. Roig Alsina & Michener (1993) e Moure (1994) separaram as duas tribos. Tapinotaspidini é constituída por 12 gêneros: *Arhysoceble*, *Caenonomada*, *Chalepogenus*, *Lanthanomelissa*, *Lophopedia*, *Monoeca*, *Paratetrapedia*, *Tapinotaspis*,

Tapinotaspoides, *Trigonopedia*, *Tropidopedia*, *Xanthopedia*, os quais juntos reúnem 93 espécies descritas (Aguiar & Melo 2006). Tapinotaspidini representa o grupo mais diverso em termos das adaptações para coleta de óleo (Roig-Alsina 1997, Coccuci *et al.* 2000), sendo, aparentemente, todas as espécies coletoras de óleo. A tribo Tetrapediini possui apenas dois gêneros: *Tetrapedia* e *Coelioxoides*. No Brasil, *Tetrapedia* está representado por 18 espécies (Moure 1999, Silveira *et al.* 2002), todas provavelmente coletoras de óleo. *Coelioxoides* é composto por espécies cleptoparasitas de *Tetrapedia*.

O número exato de espécies das três tribos de abelhas neotropicais coletoras de óleo ainda não é conhecido já que vários gêneros e subgêneros carecem de revisão e o número de espécies descritas está aquém da diversidade real dos mesmos. Mas, sem dúvida os Centridini e Tapinostapidini são as tribos mais importantes e diversificadas de abelhas coletoras de óleo nas Américas. Além disso, membros dessas três tribos representam juntos importantes componentes das melissofaunas brasileiras, perfazendo, por exemplo, no Cerrado, cerca de 20% da riqueza (Alves dos Santos 2007).

ADAPTAÇÕES MORFOLÓGICAS PARA COLETAR E MANIPULAR O ÓLEO

Para coletar, manusear e transportar os lipídeos florais, as abelhas possuem estruturas especializadas nas pernas ou esternos (*Tapinotaspoides*). Estas estruturas são formadas por modificações na forma e tamanho de alguns segmentos das pernas e particularmente pela especialização na pilosidade (Roig Alsina 1997). Basicamente fileiras de cerdas simples ou ramificadas formam uma espécie de 'pente' (Figura 1), que são estruturas largas nos basitarsos anteriores (ex. *Tetrapedia* e *Paratetrapedia*), médios (*Tapinotaspis*) ou anteriores e médios (ex. *Centris* e *Monoeca*), voltados para região distal (*Tetrapedia*) ou para proximal (todas as outras) (Roberts & Vallespir 1978, Roig Alsina 1997, Alves dos Santos *et al.* 2006). As modificações morfológicas são mais acentuadas nas fêmeas. Roig Alsina (1997) e Coccuci *et al.* (2000) fizeram uma revisão genérica da tribo Tapinotaspidini analisando a função, diversidade e evolução das estruturas envolvidas na coleta de lipídeos florais. O óleo raspado dos elaióforos

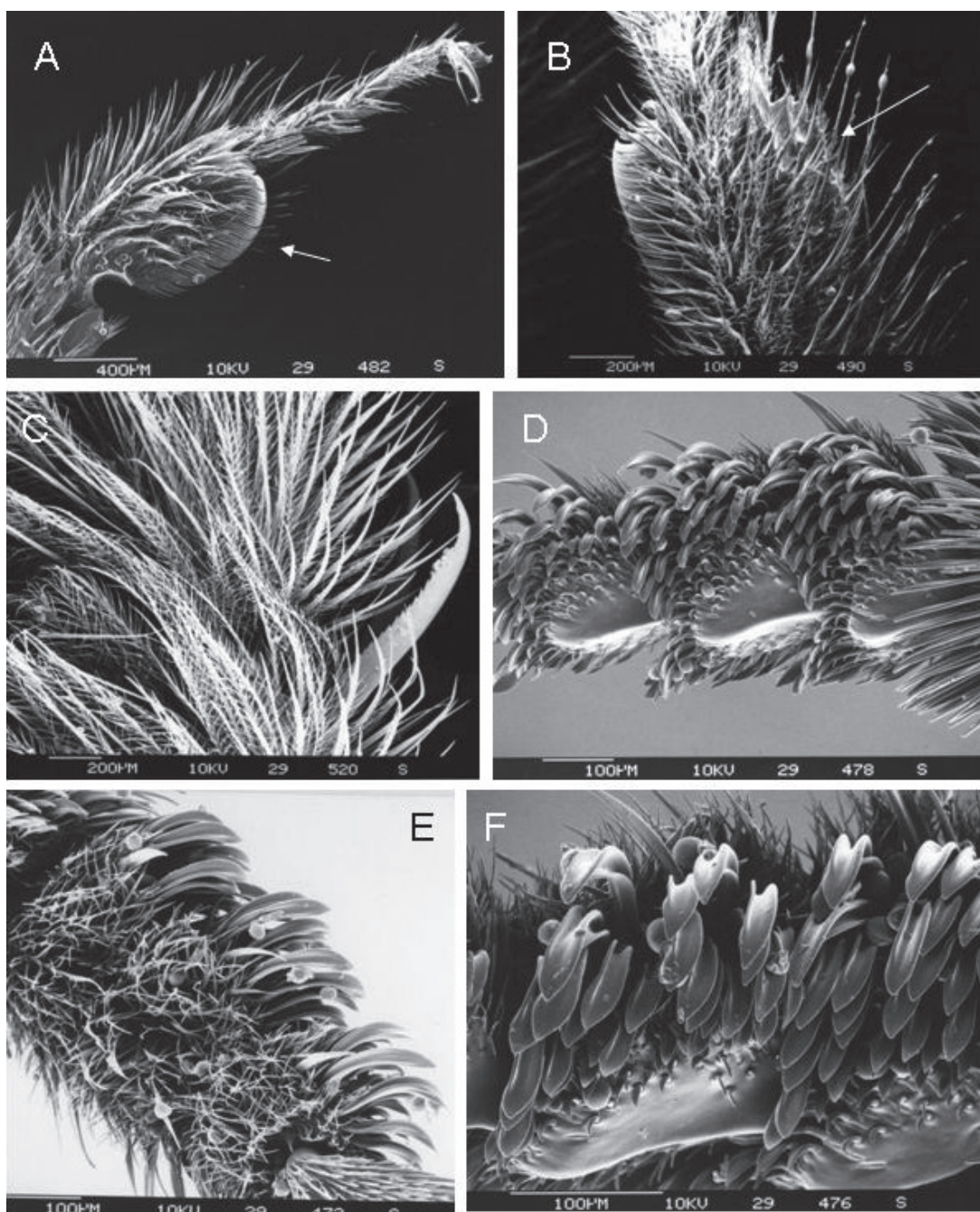


Figura 1. Modificações nas pernas de abelhas coletoras de óleo, especializadas para coletar e manipular o lipídeo floral. **A-C.** *Monoeca xanthopyga*. **A.** basitarso anterior com cerdas modificadas formando um tipo de pente (seta). **B.** Óleo acumulado na pilosidade plumosa localizada atrás do pente. **C.** Esporão e pelos plumosos da escopa na perna posterior, adaptados para o transporte do óleo. **D-F.** *Lanthanomelissa*. **D.** Basitarso da fêmea com cerdas modificadas em forma de lâças. **E.** Pelos plumosos onde o óleo se acumula. **F.** As cerdas modificadas em detalhe.

(glândulas secretoras dos óleos florais) provavelmente é conduzido pelos ‘ductos’ do basitarso, ou seja, pelas cerdas largas, achatadas e justapostas (Figuras 1A, D e F) e acumulado na densa pilosidade localizada logo atrás de tais cerdas (Figuras 1B e E). Depois é repassado para as pernas posteriores onde densos tufos de pêlos plumosos (Figura 1C) e cerdas simples compõem a escopa (Roberts & Vallespir 1978). Assim é transportado para o ninho.

A UTILIZAÇÃO DO ÓLEO

De acordo com Vogel (1974), o óleo é utilizado no alimento larval como substituto do néctar, devido ao seu valor energético superior. Este fato foi confirmado posteriormente por diversos autores (Simpson *et al.* 1977, Simpson & Neff 1981, Buchmann 1987, Vinson *et al.* 1997). O óleo floral é cerca de oito vezes mais rico em calorias do que o néctar (Vogel 1989). Pereira

et al. (1999) demonstraram que *Centris vittata* utiliza óleo e néctar misturado ao pólen. Cane *et al.* (1983) verificaram que o óleo presente na escopa de *Macropis nuda* e o óleo misturado ao pólen no alimento larval compartilham a maioria dos componentes lipídicos. Gaglianone (2005a) registrou que *Epicharis nigrita* coleta cargas mistas de óleo e pólen nas flores de *Byrsonima intermedia*.

Além de misturado ao pólen, o óleo é utilizado também para revestir as células de cria. Neff & Simpson (1981) sugeriram que o óleo seria uma espécie de impermeabilizante das células, protegendo assim os ninhos das espécies que nidificam em solo úmido, fato constatado posteriormente (Cane *et al.* 1983, Buchmann 1987). As células de cria das espécies coletoras de óleo geralmente são duras e resistentes devido à mistura do óleo com a areia ou solo aglutinado, atuando como um tipo de cimento ou liga entre as partículas e formando uma camada protetora interna com aspecto liso e brilhante. Este caráter resistente é especialmente importante, como já mencionado, para as espécies que nidificam no solo, como por exemplo, *Epicharis* e *Centris* (Hiller & Wittmann 1994, Gaglianone 2005a, Rego *et al.* 2006). Cane *et al.* (1983) demonstraram que o revestimento celular do ninho de *M. nuda* revelou os mesmos acetatos e aldeídos que os da planta onde a abelha coleta o óleo, *Lysimachia ciliata*.

Vinson *et al.* (1996) verificaram que fêmeas de *Centris bicornuta* também utilizam o óleo para transportar, colar e cimentar pequenos pedaços de madeira que revestem as células, ninhos e partições. Ou seja, o óleo nas escopas das fêmeas facilita a adesão de grãos de areia, solo e pequenos pedaços de madeira que serão utilizados na construção do ninho. Alves dos Santos *et al.* (2002) observaram fêmeas de *Tetrapedia diversipes* pousando sobre o solo e provocando com as pernas anteriores uma nuvem de partículas do solo ou areia para trás, que ficavam aderidas ao óleo presente na escopa, comportamento semelhante ao desempenhado por *Centris tarsata*, conforme observado por Gaglianone (2005b).

AS PLANTAS QUE FORNECEM ÓLEOS FLORAIS

As plantas que oferecem óleos florais pertencem a oito famílias botânicas (duas Monocotiledôneas e

seis Eudicotiledôneas): Cucurbitaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Orchidaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae e Solanaceae (Vogel 1986, Buchmann 1987, Steiner & Whitehead 1988, Machado 2002, 2004). Após a recircunscrição da família Scrophulariaceae, este número deve ser elevado para nove, retirando Scrophulariaceae e incluindo as famílias Calceolariaceae e Plantaginaceae (Olmstead *et al.* 2001, APG II 2003, Souza & Lorenzi 2005). Segundo Dafni *et al.* (2005) os critérios para ser incluída entre as famílias produtoras de óleo floral seriam: secretar lipídeos em áreas localizadas nas flores e ser visitada e polinizada por abelhas coletoras de óleo que buscam este recurso na planta. Entre as famílias vegetais, sem dúvida a mais importante e numerosa é Malpighiaceae. Dos 60 gêneros reconhecidos de Malpighiaceae, 47 são exclusivamente neotropicais e somente as espécies neotropicais possuem glândulas de óleo funcionais (Anderson 1979, 1990, Vogel 1990a).

As glândulas secretoras de óleo florais foram denominadas por Vogel (1974) como elaióforos. Ele reconheceu dois tipos morfológicamente muito distintos: epitelial, no qual o óleo é secretado por tecidos epidermais (como por exemplo, nas Malpighiaceae e Krameriaceae) (Figuras 2A e B) e tricomático, formado por grande quantidade de tricomas uni ou multicelulares com uma célula terminal secretora (como por exemplo, nas Primulaceae). Os elaióforos epiteliais podem ser modificações de pétalas (*Krameria*), apêndices da superfície dorsal das sépalas (Malpighiaceae) ou uma região da coluna da antera (*Oncidium*, Orchidaceae). Elaióforos tricomáticos podem estar em várias partes da flor, como por exemplo, no androceu em *Lysimachia* - Primulaceae (Vogel 1976, 1986), no ápice do labelo e base da coluna em *Grobysa* - Orchidaceae (Mickeliunas *et al.* 2006), na superfície externa (*Calceolaria*) ou interna das pétalas em Iridaceae e Scrophulariaceae (Simpson *et al.* 1979, 1983, Sérsic & Cocucci 1999), entre outros. Vogel & Machado (1991) detectaram tapetes com aproximadamente 15 mil pequenos tricomas em áreas com 18mm², na parede anterior de sacos laterais profundos das flores de *Angelonia hirta* - Scrophulariaceae.

O volume de óleo secretado é variável. Algumas flores grandes como *Callaeum lilacina* (Malpighiaceae) produzem até 2,2µL de óleo por flor (Buchmann 1987). Em flores com elaióforos epiteliais a quantidade de lipídeo secretada tende a ser maior do que aquela em flores

que possuem elaióforos do tipo tricomático. Além disso, diferente dos elaióforos epiteliais, os tricomáticos não estão cobertos por cutícula, permanecendo expostos ao ar e aos visitantes florais de todos os tipos (Vogel 1974, Simpson & Neff 1981, Buchmann 1987). Em compensação, os elaióforos tricomáticos podem estar escondidos dentro de flores complicadas como *Calceolaria* (Sérsic 1991) ou no fundo de esporões formados pela corola como em *Diascia* (Vogel 1984, Steiner & Whitehead 1990) e *Angelonia* (Vogel & Machado 1991, Machado *et al.* 2002).

Os lipídeos florais geralmente são incolores ou amarelos com uma viscosidade parecida a azeite de oliva (Buchmann 1987). Componentes não voláteis

são suspeitos de serem responsáveis pela cor amarelada (Seigler *et al.* 1978). Vogel (1974) identificou diglicerídeos como componentes dominantes em secreções de *Calceolaria pavonii*. O material lipídico normalmente consiste de ácidos graxos livres - C16- C20 (Seigler *et al.* 1978) ou glicerídeos com ácidos graxos livres (Vogel 1974, Simpson *et al.* 1977, 1979). Recentemente, Reis *et al.* (2000) analisando a composição química dos óleos florais de *Oncidium pubes* (Orchidaceae), verificaram que este é composto principalmente de di- e triacilgliceróis (responsáveis por pelo menos 70% da composição total do óleo), nos quais o glicerol está esterificado com um ou dois resíduos de ácido acético e um ácido graxo.

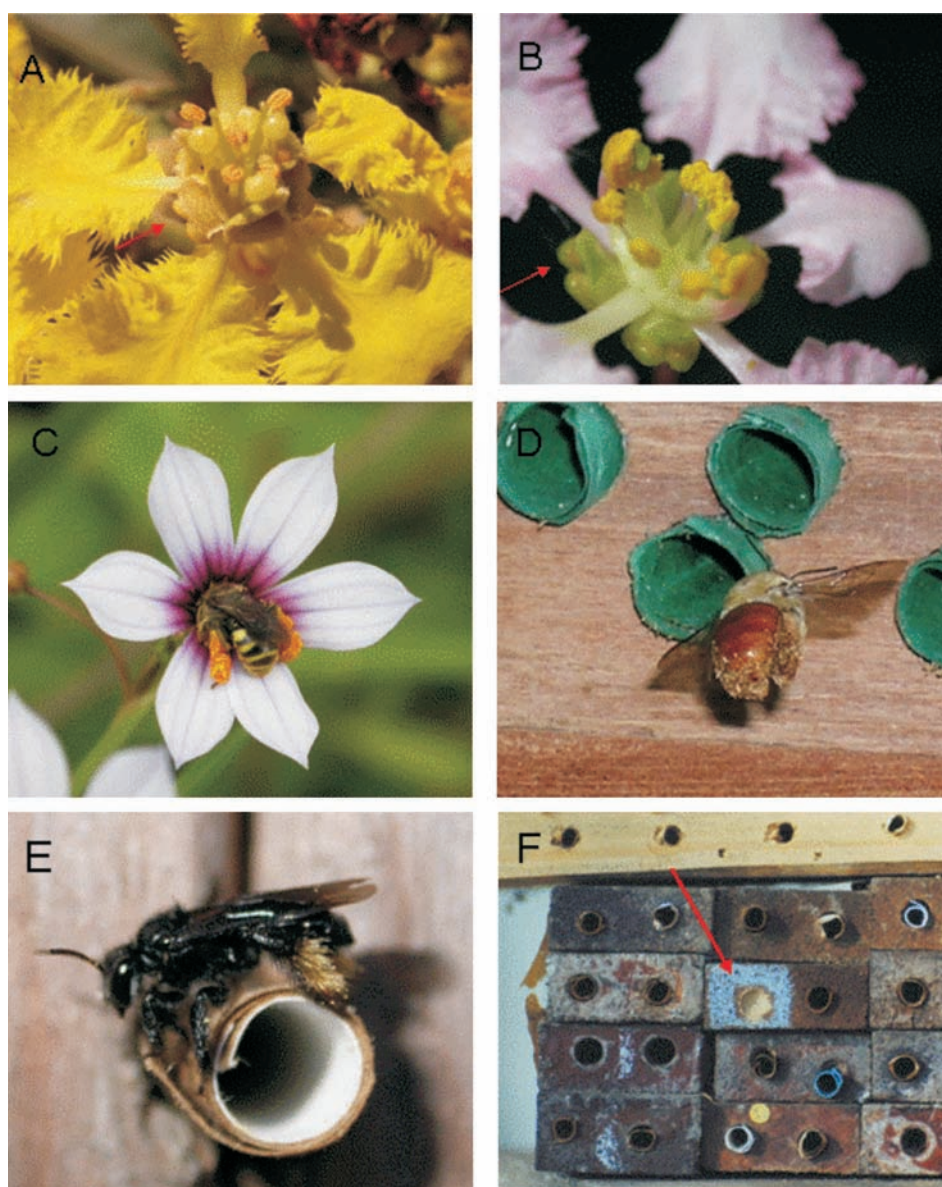


Figura 2. A-B. Flores de Malpighiaceae ilustrando as glândulas secretoras de óleo (setas) e tecas abertas com o pólen disponível. C. *Lanthanomelissa betinae* visitando flor de *Sisyrinchium micranthum*, fonte de óleo para esta espécie. D. Fêmea *Centris tarsata* retornando ao ninho. E. Fêmea de *Tetrapedia diversipes* em cavidade oferecida artificialmente. F. Cavidade ocupada com ninho de *T. diversipes* (seta) em bloco de ninho-armadilha.

ASSOCIAÇÃO ENTRE AS ABELHAS COLETORAS DE ÓLEO E RESPECTIVAS PLANTAS

As abelhas do gênero *Macropis* (Melittinae) coletam óleo em flores de Primulaceae nas regiões temperadas do hemisfério norte ocidental, enquanto fêmeas de *Rediviva* buscam este recurso em flores de Scrophulariaceae e Orchidaceae na África (Popov 1958, Vogel 1984, Vogel & Michener 1985, Manning & Brothers 1986, Buchmann 1987, Steiner 1989, Steiner & Whitehead 1990, 1991, Whitehead & Steiner 1985). Pauw (2006) testemunhou a múltipla associação de *Rediviva peringueyi* com flores de Coricyneae (Orchidaceae) através das políneas aderidas ao corpo das abelhas na África do Sul. Na Ásia e África abelhas do gênero *Ctenoplectra* utilizam óleo de Cucurbitaceae (Steiner & Whitehead 1988, Vogel 1990b).

Entre os grupos neotropicais existe forte associação com Malpighiaceae, como é o caso de *Epicharis*, *Centris*, *Tetrapedia*, *Paratetrapedia* e *Monoeca* (Vogel 1974, 1988, Buchmann 1987, Sazima & Sazima 1989, Rego & Albuquerque 1989, Pedro 1994, Vinson *et al.* 1997, Teixeira & Machado 2000, Gaglianone 2001a, 2003, Sigrist & Sazima 2004, Ribeiro *et al.* 2007). Mas, existem espécies de *Centris* associadas a flores de Iridaceae, Krameriaceae ou Scrophulariaceae (Vogel 1974, Simpson *et al.* 1977, 1990, Machado *et al.* 2002, Gimenes & Lobão 2006) e *Tetrapedia* cf. *rugulosa* foi registrada extraindo óleo em flores de *Angelonia* spp. -Scrophulariaceae (Vogel & Machado 1991). Entre os membros da tribo Tapinotaspini verificam-se outras associações sólidas como *Chalepogenus*, *Arhysoceble* e *Lanthonomelissa* com flores de Iridaceae (Figura 2C), e fêmeas de *Tapinotaspis* que coletam óleo em flores de Scrophulariaceae (Vogel 1974, Vogel & Machado 1991, Vogel & Cocucci 1995, Cocucci & Vogel 2001, Machado *et al.* 2002). Recentemente, Melo & Gaglianone (2005) descreveram a coleta de secreções em tricomas glandulares extraflorais por fêmeas de *Tapinotaspis*, as quais raspam os tricomas com os pelos modificados dos esternos. Uma revisão das plantas associadas às abelhas coletoras de óleo foi apresentada por Machado (2004).

Freqüentemente espécimes dos gêneros *Epicharis*, *Tetrapedia* e *Monoeca* têm sido observados ou coletados com polinários de *Oncidium* (Orchidaceae) na frente quando retornavam ao ninho (Schlindwein 1995, Gaglianone 2001a, 2005a, Alves dos Santos *et al.* 2002,

Singer 2003, Rozen *et al.* 2006). Como se trata de um gênero de orquídea da subfamília Oncidiinae, com várias espécies produtoras de óleo (Singer *et al.* 2006), supõe-se que estas abelhas visitaram tais flores na busca de lipídeos. Para Gaglianone (2001a) esta evidência indireta de visita, pode ser consequência de mimetismo entre flores de *Oncidium* e algumas flores de Malpighiaceae.

As espécies coletoras de óleo geralmente estão associadas a um tipo de elaióforo, epitelial ou tricômico, o que reflete nas estruturas morfológicas especializadas na coleta do lipídeo, como por exemplo, a presença das cerdas modificadas nas pernas anteriores e médias, ou apenas nas anteriores, ou o 'pente' reduzido, entre outros. No entanto, já foram relatadas em abelhas coletando nos dois tipos de glândulas: *Centris trigonoides* coleta óleo em elaióforos epiteliais de Malpighiaceae e elaióforos tricômicos de *Angelonia* (Simpson *et al.* 1990, Vogel & Machado 1991). Além disso, muitas vezes a posição dos elaióforos dentro da flor requer adaptações morfológicas nas pernas das abelhas para alcançar o recurso. Este é o caso de duas espécies de *Rediviva* (*R. emdeorum* e *R. longimanus*) na África e *Centris hyptidis* no nordeste brasileiro, cujas pernas anteriores são alongadas e bem adaptadas para a posição dos elaióforos nas flores de *Diascia longicornis*, *Angelonia cornigera* e *A. pubescens*, respectivamente (Vogel & Michener 1985, Vogel & Machado 1991, Machado *et al.* 2002).

Além de serem fonte de lipídeos, muitas plantas produtoras de óleo floral fornecem pólen para estas abelhas. Análises do alimento larval de *Centris* (*P. flavifrons*, *Epicharis dejeani* e *Monoeca xanthopyga*) demonstraram que as larvas consomem pólen de mais de uma espécie de Malpighiaceae (Vinson & Frankie 1988, Cunha & Blochtein 2003, Rego *et al.* 2006). Em células de *Epicharis nigrita* analisadas por Gaglianone (2005a), 97% dos grãos de pólen contidos no alimento larval e nas fezes das larvas era de *Byrsonima* (Malpighiaceae). Grãos de pólen de *Byrsonima chrysophylla* foram dominantes (ca. 99%) em ninhos de *Centris caxiense* em área de Restinga no Maranhão (Ribeiro *et al.* 2007).

BIOLOGIA DA NIDIFICAÇÃO, CICLO DE VIDA, ACASALAMENTO E PARASITAS

Todas as espécies de abelhas coletoras de óleo são solitárias, porém podem ou não formar agrega-

ções de ninhos com outras fêmeas. A grande maioria nidifica no chão, em solos expostos ou cobertos por vegetação, em superfícies planas ou barrancos. Mas, existem espécies que nidificam em madeira, em termiteiros ou locais escavados por pequenos vertebrados. O ninho pode ser linear ou ramificado, raso ou profundo, e geralmente são parasitados por abelhas cleptoparasitas como *Coelioxys*, Isepeolini, Osirini, Nomadinae, Rhathymini e Ericrocidini, bem como vespas Chalcidoidea, Mutillidae e coleópteros Meloidae. Os imaturos se desenvolvem protegidos dentro de células construídas pelo adulto e as larvas podem ou não tecer um casulo (Alves dos Santos 2006).

A maioria das espécies de *Centris* nidifica no solo, podendo ser em barranco ou superfícies horizontais cobertas ou não por vegetação (Michener & Lange 1958, Alcock *et al.* 1976, Coville *et al.* 1983, Laroca *et al.* 1993, Aguiar & Gaglianone 2005, Rego *et al.* 2006), mas as espécies do subgênero *Ptilotopus* nidificam em cupinzeiros (Gaglianone 2001b), assim como *Centris (Trachina) longimana* (Gaglianone, obs. pes.), e várias espécies dos subgêneros *Hemisiella*, *Heterocentris* e *Xanthemisia* utilizam cavidades pré-existentes em madeiras (Figura 2D) (Coville *et al.* 1983, Rozen & Buchmann 1990, Morato *et al.* 1999, Pereira *et al.* 1999, Jesus & Garófalo 2000, Silva *et al.* 2001, Aguiar & Garófalo 2004). Estas últimas constroem os ninhos lineares e geralmente deixam um espaço entre a última célula construída e o fechamento (célula vestibular), supostamente uma proteção contra parasitas (Figura 3B). As células de machos são dispostas mais externamente e eles serão os primeiros a emergirem. Nas espécies que nidificam no solo geralmente as células possuem orientação vertical em relação à superfície, podendo estar dispostas em ramos do ninho ou mais raramente arranjadas linearmente como observado em *C. aethytera* na Costa Rica (Vinson & Frankie 1977, 1991). As fêmeas misturam o solo ou areia com o óleo para construir as células, as partições e o opérculo de fechamento do ninho (Figuras 3A-C). As células normalmente têm forma arredondada ou oval com o ápice pontiagudo (formando o opérculo) e internamente possuem aspecto liso e brilhante devido ao revestimento com óleo. A taxa de parasitismo pode aumentar devido à alta densidade de ninhos no local, atraindo mais parasitas. Os parasitas dos ninhos de *Centris* são

entre outros: *Coelioxys*, *Acanthopus*, *Mesocheira*, *Mesoplia*, *Ericrocis*, *Leucospis*. Jesus & Garófalo (2000) registraram parasitismo intra-específico em *C. analis*, onde a fêmea invasora abre a célula co-específica, ingere o ovo da hospedeira, oviposita e fecha novamente a célula. As taxas de mortalidade dos imaturos em ninhos armadilhas podem ultrapassar 50%, sendo muitas vezes por causas desconhecidas (Jesus & Garófalo 2000, Aguiar & Garófalo 2004). Recentemente Vinson *et al.* (2006) detectaram apenas a presença de pólen e néctar no alimento larval de quatro espécies de *Centris* na Costa Rica, apesar de tais espécies coletarem óleo em *Byrsonima*.

Fêmeas de *Epicharis* nidificam em solo principalmente arenoso e podem formar extensas agregações (Camargo *et al.* 1975, Roubik & Michener 1980, Hiller & Wittmann 1994, Gaglianone 2001a, 2005a). Uma elevação (*tumulus*), resultante da remoção do substrato pela fêmea, circunda a entrada do ninho, que consiste muitas vezes de apenas um canal, sem ramificações, com uma célula no final. As espécies de *Epicharis* estão ativas principalmente nos meses de verão (estação quente e úmida) e muitas delas apresentam uma geração por ano, com longo período de diapausa em fase de pré-pupa. As larvas deste gênero não tecem casulo. Os machos emergem alguns dias antes e patrulham sobre os ninhos à procura das fêmeas virgens recém emergidas. Entre os parasitas dos ninhos de *Epicharis* foram relatadas abelhas dos gêneros *Mesoplia*, *Mesocheira*, *Rhathymus* e coleópteros Meloidae do gênero *Tetraonyx*.

Abelhas dos gêneros *Monoeca*, *Lanthanomelissa* e algumas *Paratetrapedia* e *Tapinotaspis* nidificam em solo com vegetação escassa, podendo ser em áreas planas ou barrancos (Michener & Lange 1958, Raw 1984, Rozen 1984, Sakagami & Laroca 1988, Rozen & Michener 1988, Cunha & Blochtein 2003, Rozen *et al.* 2006), mas algumas espécies de *Paratetrapedia* fazem ninho em madeira (Oliveira 1962, Camillo *et al.* 1993). Os ninhos podem ser verticais com as células dispostas a 70-100cm de profundidade (*Monoeca*) ou rasos (12-17cm) com túneis mais ou menos horizontais e células próximas (*Lanthanomelissa*) (Rozen *et al.* 2006). As espécies são univoltinas, geralmente estão ativas nos meses de primavera ou verão, porém suspeitas são levantadas sobre parsivoltismo, com desenvolvimento superior

a um período sazonal da espécie (Rozen *et al.* 2006). Antes de terminarem a defecação as larvas tecem um casulo, que geralmente ocupa a parte inferior da célula. A emergência protândrica tem sido registrada para todas as espécies estudadas. Os machos de *Lanthanomelissa* e *Chalepogenus* foram observados pernoitando em agregados em folhas de herbáceas (Rozen *et al.* 2006) ou no interior de flores (Alves dos Santos *et al.* 2007), enquanto que machos de *Monoeca* foram vistos em agregações em ramos secos da vegetação (Gaglianone com. pessoal¹). Os estudos indicam que as agregações estabelecidas

podem perdurar por anos no mesmo local, ou seja, seriam utilizadas por diversas gerações. Por exemplo, algumas agregações de *Paratetrapedia swainsonae* estudadas por Anthony Raw em 1975 na Jamaica foram reencontradas e investigadas novamente por Charles D. Michener dez anos depois (Rozen & Michener 1988). Além disso, durante escavações é comum o aparecimento de células vazias antigas de gerações anteriores. Alguns dos parasitas conhecidos para esta tribo são: *Parepeolus* e *Protosiris*. Aguiar *et al.* (2004) apresentaram uma sinopse sobre o processo de nidificação em Tapinotaspidini, onde

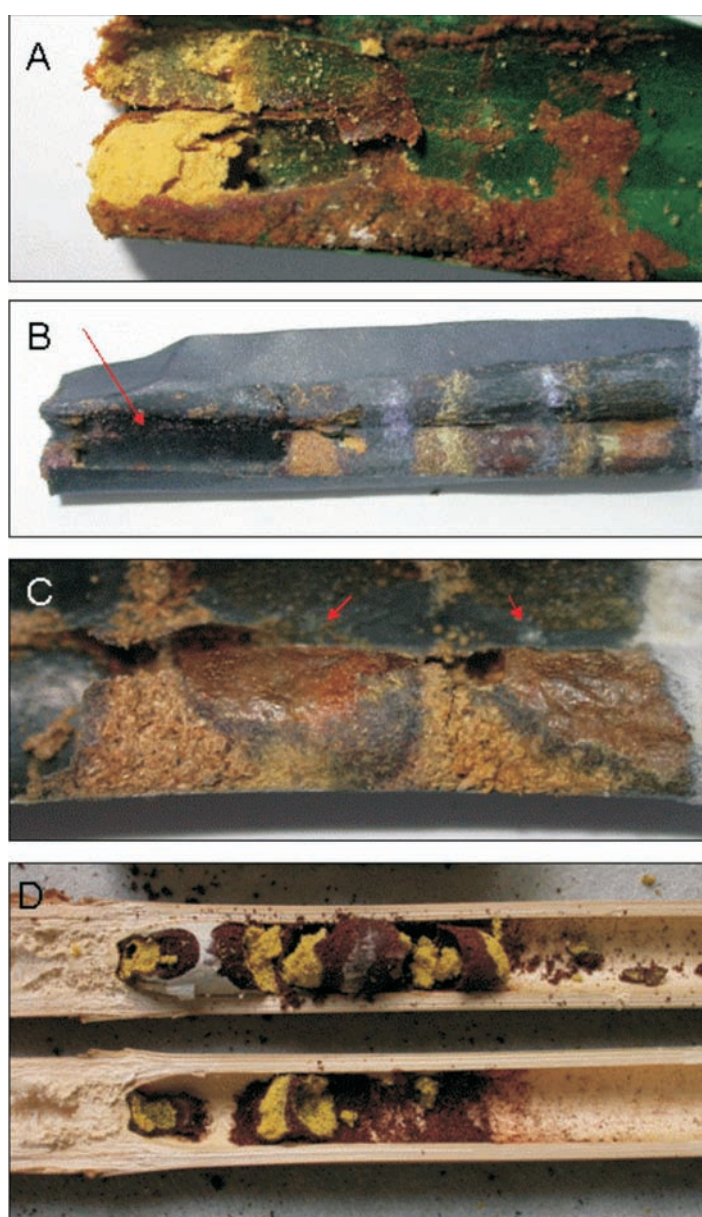


Figura 3. Imagens internas de ninhos de abelhas coletoras de óleo. **A-C** *Centris tarsata*. **A.** Célula de cria revestida com areia e óleo (aspecto brilhante) e massa de pólen ocupando cerca de metade da célula. **B.** célula vestibular construída antes do fechamento (seta). **C.** Casulos tecidos pelas larvas em duas células. **D.** Ninho em bambu de *Tetrapedia diversipes*.

¹Maria Cristina Gaglianone. Labor. Ciências Ambientais, CBB, Universidade Estadual do Norte Fluminense.

sugerem, baseado na morfologia da placa pigidial, que a maioria das espécies nidifica no solo. *Xanthopedia* seria uma exceção, já que a placa pigidial neste grupo se assemelha àquelas presentes em abelhas que nidificam em madeira. Existem aproximadamente 100 espécies de abelhas nesta tribo e mais estudos são necessários para entendermos os diversos hábitos e estratégias de nidificação em Tapinotaspidini.

Fêmeas de *Tetrapedia* fazem ninho em cavidades pré-existentes, portanto são facilmente capturadas em ninhos armadilhas (Figuras 2E-F, 3D). Assim a biologia da nidificação de cinco espécies pôde ser estudada: *T. curvitaris*, *T. diversipes*, *T. garofaloi*, *T. maura* e *T. rugulosa* (Michener & Lange 1958, Camillo 2005, Alves dos Santos *et al.* 2002). O processo de construção e a arquitetura dos ninhos são semelhantes entre as cinco espécies. O revestimento e divisão das células são feitos de uma mistura de areia e óleo. Os ninhos são lineares e as células de machos são dispostas na porção distal do ninho. As espécies apresentam mais de uma geração por ano e o período de desenvolvimento varia, sendo mais curto para a geração que emerge no final do verão. Frequentemente o local dos ninhos é reutilizado pela geração subsequente. A taxa de mortalidade varia entre 20-40%. Como mencionado no início do trabalho, *Coelioxoides* (Tetrapediini) é cleptoparasita de *Tetrapedia*. A estratégia da fêmea de *Coelioxoides* é semelhante à de outras abelhas cleptoparasitas, com a invasão do ninho durante a ausência da fêmea hospedeira (Rozen 1991). O ovo é depositado dentro da célula de cria, que geralmente está pronta (aprovisionada) e muitas vezes já está fechada. Neste caso, a fêmea invasora perfura a tampa, inserindo o metassoma, oviposita e fecha a célula novamente. Na maioria dos casos foi registrado que os primeiros estágios larvais de *Coelioxoides* possuem mandíbulas fortes e afiadas, as quais utilizam para matar o imaturo da hospedeira (Alves dos Santos *et al.* 2002). Além de *Coelioxoides*, Camillo (2000) registrou *Coelioxys*, *Anthrax*, *Leucospis* e meloídeos parasitando ninhos de *Tetrapedia*. Machos de *Tetrapedia diversipes* foram encontrados agrupados em ramos da vegetação, onde passam a noite (Alves dos Santos *et al.* 2002). Mas, o local de acasalamento não foi detectado, provavelmente ocorre nas flores.

PERSPECTIVAS PARA O ESTUDO DAS ABELHAS COLETORAS DE ÓLEO

Apesar de todo avanço no conhecimento sobre as abelhas coletoras de óleo desde a descoberta por Vogel (1969) ainda restam questões a serem desvendadas sobre a utilização deste produto pelas abelhas. Estudos mais refinados sobre a composição química dos lipídeos florais em diferentes momentos da coleta (na flor, na escopa) ou da sua utilização (como na parede do ninho ou no alimento) certamente irão auxiliar no entendimento sobre o papel do óleo na vida destas abelhas. A localização de ninhos naturais de abelhas solitárias não é uma tarefa fácil, requer muita experiência no campo e, até mesmo, sorte. Por sua vez, a localização de ninhos naturais permite a obtenção de uma série de dados bionômicos da espécie ou de espécies associadas (como por exemplo, os parasitas), e até mesmo a realização de biotestes. Investigações mais detalhadas sobre os ninhos, como análise da arquitetura e do conteúdo das células, da composição das paredes, do desenvolvimento e sobrevivência dos imaturos, número de descendentes produzidos por fêmea, taxa e causas de mortalidade, entre outros são importantes para completar o entendimento das espécies e ter conhecimento sobre fatores que afetam as populações destas abelhas. Estudos sobre a estrutura do aparato de coleta de óleo associado ao comportamento de visita, especialmente em Tapinotaspidini (grupo mais diversificado neste aspecto) podem elucidar as interações específicas entre as abelhas e plantas. Hipóteses de filogenia para os grupos de plantas e abelhas podem abrir novas perspectivas no estudo destas interações, auxiliando na compreensão da evolução destas estruturas e comportamentos.

Sob uma perspectiva biogeográfica, a ampliação de esforços em áreas menos estudadas como a floresta atlântica aumentará nosso conhecimento sobre a distribuição geográfica das espécies e das associações entre abelhas coletoras e plantas produtoras de óleos.

O Brasil é um país privilegiado quanto à diversidade dos grupos de abelhas coletoras de óleo, bem como das plantas produtoras de óleo. A descoberta de novos casos tanto de plantas produtoras de óleo, como de abelhas coletoras de óleo pode ampliar a síndrome para outros gêneros e famílias.

AGRADECIMENTOS: Aos colaboradores Anita Marsaioli (Depto. Química, Unicamp), Márcio Valentim Cruz (Lab. Microscopia Eletrônica, IB-USP), Rodrigo B. Singer (Depto. Botânica, UFRGS), Eda Flávia Patrício e Sandra R. C. Naxara (IBUSP). Especial agradecimento a Denise Araujo Alves pelo auxílio na organização deste manuscrito. À Fapesp pelo apoio financeiro (Processo: 04-00274-4).

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, A.J.C. & MELO, G.A.R. 2006. Filogenia e classificação da tribo Tapinotaspidini (Hymenoptera, Apidae). *In: Anais do VII Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto*. pp: 160-164.
- AGUIAR, A.J.C.; MELO, G.A.R.; ROZEN, JR., J.G. & ALVES DOS SANTOS, I. 2004. Synopsis of the nesting biology of Tapinotaspidini bees (Apidae, Apinae). *In Proceedings of 8th IBRA Intern. Conf. Tropical Bees and VI Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto*. pp: 80-85.
- AGUIAR, C.M.L. & GAGLIANONE, M.C. 2005. Nesting biology of *Centris (Centris) aenea* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(4): 601-606.
- AGUIAR, C.M.L. & GARÓFALO, C.A. 2004. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(3): 477-486.
- ALCOCK, J.; JONES, E.C. & BUCHMANN, S.L. 1976. The nesting behavior of three species of *Centris* bees (Hymenoptera, Anthophoridae). *J. Kansas Entom. Soc.*, 49(4): 469-474.
- ALVES DOS SANTOS, I. 2006. Nidificação em abelhas coletoras de óleo. *In: VII Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto*. pp: 199-209.
- ALVES DOS SANTOS, I. 2007. Bees of the Brazilian Savanna. *In: K. Del-Claro, A.A. Barbosa & N. Ramirez, (eds.), Tropical Biology Theme/ Zoology Session/ Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK.
- ALVES DOS SANTOS, I.; MELO, G.A.R. & ROZEN, J.G. 2002. Biology and Imature 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(3-4): 425-430.
- ALVES DOS SANTOS, I.; GAGLIANONE, M.C.; NAXARA, S.R.C. & ENGEL, M.S. 2007 (in press). Male Sleeping Aggregations of some solitary, oil-collecting bees in Brazil (Hymenoptera: Apidae). *Genetics and Molecular Research*.
- ANDERSON, W.R. 1979. Floral conservation in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica*, 11(2): 219-223.
- ANDERSON, W.R. 1990. The origin of the Malpighiaceae - The evidence from morphology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 64: 210-224.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 399-436.
- BUCHMANN, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 343-369.
- CAMARGO, J.M.F.; ZUCCHI, R. & SAKAGAMI, S.F. 1975. Observations on the bionomics of *Epicharis (Epicharana) rustica flava* (Olivier) including notes on its parasite *Rhathymus* sp. (Hymenoptera, Apoidea: Anthophoridae). *Studia Entomologica*, 18: 313-340.
- CAMILLO, E. 2000. Biologia de *Tetrapedia curvitaris* em ninhos-armadilha (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *In M.M.G. Bitondi, K. Hart-felder, et al. (editors), An. IV Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, Brasil*, pp. 103-110.
- CAMILLO, E. 2005. Nesting biology of four *Tetrapedia* species in trap-nests (Hymenoptera, Apidae, Tetrapediini). *Revista de Biologia Tropical*, 53: 175-186.
- CAMILLO, 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(1): 145-156.
- CANE, J.H.; EICKWORT, G.C.; WESLEY, F.R. & SPIELHOLZ, J. 1983. Foraging, grooming and mating behaviours of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. *American Naturalist*, 110: 257-264.
- COCUCCI, A.A.; SÉRSIC, A. & ROIG ALSINA, A. 2000. Oil-collecting structures in Tapinotaspidini: their diversity, function and probable origin. *Mitteilungen Muenchener Entomologischen Gesellschaft*, 90:51-74.
- COCUCCI, A.A. & VOGEL, S. 2001. Oil-producing flowers of *Sisyrinchium* species (Iridaceae) and their pollinators in southern South America. *Flora*, 196: 26-46.
- COVILLE, R.E.; FRANKIE, G.W. & VINSON, S.B. 1983. Nests of *Centris segregata* (Hymenoptera: Anthophoridae) with a review of the nesting of the genus. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 56(2): 109-122.
- CUNHA, R. & BLOCHTEIN, B. 2003. Bionomia de *Monoeca xanthopyga* Harter-Marques, Cunha & Moure (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini) no Planalto das Araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(1): 107-113.

- DAFNI, A.; KEVAN, P.G. & HUSBAND, B.C. 2005. *Practical Pollination Biology*. Enviroquest Ltd., Canadá. 590p.
- GAGLIANONE, M.C. 2001a. *Bionomia de Epicharis, associações com Malpighiaceae e uma análise filogenética e biogeográfica das espécies dos subgêneros Epicharis e Epicharana (Apidae, Centridini)*. Tese de Doutorado. FFCLRP- USP, Ribeirão Preto, Brasil. 188p.
- GAGLIANONE, M.C. 2001b. Nidificação e forrageamento de *Centris (Ptilotopus) scopipes* Friese (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 18(1): 107-117.
- GAGLIANONE, M.C. 2003. Abelhas da tribo Centridini na Estação Ecológica de Jatá (Luiz Antonio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. Pp279-284. In: G.A.R. Melo & I. Alves dos Santos, (orgs.), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma. 320pp.
- GAGLIANONE, M.C. 2005a. Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Friese, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative analysis for the genus. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 40(3): 191-200.
- GAGLIANONE, M.C. 2005b. Abelhas coletoras de óleos e flores de Malpighiaceae. Pp 246-254. In: V.R. Pivello & E.M. Varanda, (orgs.), *O Cerrado Pé-de-Gigante: Ecologia e Conservação*. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo. 312pp.
- GAGLIANONE, M.C. 2006. Centridini em remanescentes de Mata Atlântica: diversidade e interações com flores. In: Anais do VII Encontro sobre Abelhas. pp: 335-340.
- GIMENES, M. & LOBÃO, C.S. 2006. A Polinização de *Krameria bahiana* B.B. Simpson (Krameriaceae) por abelhas (Apidae) na Restinga, BA. *Neotropical Entomology*, 35(4): 440-445.
- HILLER, B. & WITTMAN, D. 1994. Seasonality, nesting biology and mating behavior of the oilcollecting bee *Epicharis dejeanii* (Anthophoridae, Centridini). *Biociências*, 2(1): 107-124.
- JESUS, B.M.V. & GARÓFALO, C.A. 2000. Nesting behavior of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hym., Apidae, Centridini). *Apidologie*, 31: 503-515.
- LAROCA, S.; SANTOS, D.R. & SCHWARTZ FILHO, D.L. 1993. Observations on the nesting biology of three brazilian Centridine bees: *Melanocentris dorsata* (Lepeletier, 1841), *Ptilotopus sponza* (Smith, 1854) and *Epicharitides obscura* (Friese, 1899). *Tropical Zoology (Italy)*, 6: 153-163.
- MACHADO, I.C. 2002. Flores de óleo e abelhas coletoras de óleo floral. In: Anais do V Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto. pp: 129-150.
- 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. Pp 255-280. In: B.M. Freitas & J.O.P. Pereira, (eds.), *Solitary bees, conservation, rearing and management for pollination*. Editora Imprensa Universitária, UFCE, Fortaleza. 285pp.
- MACHADO, I.C.; VOGEL, S. & LOPES, A.V. 2002. Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long-legged oil-collecting bees in NE Brazil. *Plant Biology*, 4: 352-359.
- MANNING, J.C. & BROTHERS, D.J. 1986. Floral relations of four species of *Rediviva* in Natal (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 49: 107-114.
- MELO, G.A.R. & GAGLIANONE, M.C. 2005. Females of *Tapinotaspoides*, a genus in the oil-collecting bee tribe Tapinotaspidini, collect secretions from non-floral trichomes (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 49(1): 167-168.
- MICHENER, C.D. 2000. *The bees of the world*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore & London. 913pp.
- MICHENER, C.D. & LANGE, R.B. 1958. Observations on the ethology of neotropical anthophorines bees (Hym. Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 39: 69-96.
- MICHENER, C.D. & GREENBERG, L. 1980. Ctenoplectridae and the origin of long-tongued bees. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 69: 183-203.
- MICKELIUNAS, L.; PANSARIN, E.R. & SAZIMA, M. 2006. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Revista Brasileira de Botânica*, 29(2): 251-258.
- MORATO, E.F., GARCIA, M.V.B. & CAMPOS, L.A.O. 1999. Biologia de *Centris Fabricius* (Hymenoptera, Anthophoridae, Centridini) em matas contínuas e fragmentos na Amazônia Central. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16: 1213-1222.
- MOURE, J.S. 1994. *Lissopedia*, gen.n. de Paratetrapediini para a região Neotropical, com as descrições de três espécies novas (Apoidea, Anthophoridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 9:305-317.
- MOURE, J.S. 1999. Espécies novas de *Tetrapedia* Klug (Apoidea, Anthophoridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(1): 47-71.
- NEFF, J.L. & SIMPSON, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae: Morphology, function and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54: 95-123.
- OLIVEIRA, B.L. 1962. Morfologia externa da larva de *Paratetrapedia (Paratetrapedia) gigantea* (Schrottky) e considerações filogenéticas sobre algumas larvas de Anthophoridae (Hymenoptera-Apoidea). *Boletim da Universidade Federal do Paraná, Zoologia*, 12: 1-21.

- OLMSTEAD, R.G.; DEPAMPHILIS, C.D.; WOLFE, A.D., YOUNG, N.D.; ELISONS, W.J. & REEVES, P.A. 2001. Disintegration of the Scrophulariaceae. *American Journal of Botany*, 88(2): 348-361.
- PAUW, A. 2006. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *American Journal of Botany*, 93(6): 917-926.
- PEDRO, S.R.M. 1994. Interações entre abelhas e flores em uma área de cerrado no NE do Estado de São Paulo: abelhas coletoras de óleo (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). In: Anais do Encontro sobre abelhas. pp: 243-255.
- PEREIRA, M.; GARÓFALO, C.A.; CAMILLO, E. & SERRANO, J.C. 1999. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) vittata* Lep. in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini) *Apidologie*, 30: 327-338.
- POPOV, V.V. 1958. Special features of the correlated evolution of *Macropis epeoloides* (Hymenoptera, Apoidea) and *Lysimachia* (Primulaceae). *Entomological Review*, 37: 433-451.
- RAW, A. 1984. The nesting biology of nine species of Jamaican bees. *Revista Brasileira de Entomologia*, 28: 497-506.
- REGO, M.M.C. & ALBUQUERQUE, P.M.C. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de Murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia*, 5: 179-193.
- REGO, M.M.C.; ALBUQUERQUE, P.M.C.; RAMOS, M.C. & CARREIRA, L.M. 2006. Aspectos da Biologia de Nidificação de *Centris flavifrons* (Friese) (Hymenoptera: Apidae, Centridini), um dos Principais Polinizadores do Murici (*Byrsonima crassifolia* L. Kunth, Malpighiaceae), no Maranhão. *Neotropical Entomology*, 35(5): 579-587.
- REIS, M.G.; FARIA, A.D.; BITTRICH, V.; AMARAL, M.C.E. & MARSAIOLI, A.J. 2000. The chemistry of flower rewards-*Oncidium* (Orchidaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 11: 600-608.
- RIBEIRO, E.K.M.D.; REGO, M.M.C. & MACHADO, I.C.S. 2007. Cargas polínicas de abelhas polinizadoras de *Byrsonima chrysophylla* Kunth. (Malpighiaceae): fidelidade e fontes alternativas de recursos florais. *Acta Botanica Brasilica* (no prelo).
- ROBERTS, R.B. & VALLESPER, S.R. 1978. Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees (Apoidea: Hymenoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 71: 619-627.
- ROIG-ALSINA, A. 1997. A generic study of the bees of the tribe Tapinotaspini, with notes on the evolution of their oil-collecting structures. *Mitteilungen Muenchener Entomologischen Gesellschaft*, 87: 3-21.
- ROIG-ALSINA, A. & MICHENER, C.D. 1993. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 55: 123-173.
- ROUBIK, D.W. & MICHENER, C.D. 1980. The seasonal cycle and nests of *Epicharis zonata*, a bee whose cells are below the wet-season water table (Hymenoptera, Anthophoridae). *Biotropica*, 12 (1): 56-60.
- ROZEN, J.G. 1984. Comparative nesting biology of the bee tribe Exomalopsini (Apoidea, Anthophoridae). *American Museum Novitates*, 2798: 1-37.
- ROZEN, J.G. 1991. Evolution of Cleptoparasitism in Anthophorid Bees as Revealed by Their Mode of Parasitism and First Instars (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates*, 3029: 1-36.
- 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*, 2985: 1-30.
- ROZEN, J.G. & MICHENER, C.D. 1988. Nests and immature stages of the bee *Paratetrapedia swainsonae* (Hymenoptera: Anthophoridae). *American Museum Novitates*, 2909: 1-13.
- ROZEN, J.G.; MELO, G.A.R.; AGUIAR, A.J.C. & ALVES DOS SANTOS, I. 2006. Nesting Biologies and Immature Stages of the Tapinotaspine Bee Genera *Monoeca* and *Lanthanomelissa* and of Their Osirine Cleptoparasites *Protosiris* and *Parepeolus* (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates*, 3501: 1-66.
- SAKAGAMI, S. F. & LAROCCA, S. 1988. Nests o fan exomalopsine bee *Lanthanomelissa goeldiana*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 61: 347-349.
- SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Botanica Acta*, 102: 106-111.
- SCHLINDWEIN, C. 1995. *Wildbienen und ihre Trachtpflanzen in einer südbrasilianischen Buschlandschaft: Fallstudie Guaritas, Bestäubung bei Kakteen und Loasaceen*. Tese de Doutorado. Universidade de Tübingen, Alemanha. 148p.
- SEIGLER, D.; SIMPSON, B.B.; MARTIN, C. & NEFF, J.L. 1978. Free 3-acetoxylfatty acids in floral glands of *Krameria* species. *Phytochemistry*, 17: 995-996.
- SÉRSIC, A.N. 1991. Observaciones sobre el mecanismo floral de *Calceolaria* (Scrophulariaceae). *Kurtziana*, 21: 153-164.
- SÉRSIC, A.N. & COCUCCI, A.A. 1999. An unusual kind of nectary in the oil flowers of *Monttea*: its structure and function. *Flora*, 194: 393-404.
- SIGRIST, M.R. & SAZIMA, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical

- Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany*, 94: 33-41.
- SILVA, F.O.; VIANA, B.F. & NEVES, E.L. 2001. Biology and architecture of *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera: Apidae: Centridini) nests. *Neotropical Entomology*, 30(4): 541-545.
- SILVEIRA, F.A.; MELO, G.A.R. & ALMEIDA, E.A.B. 2002. *Abelhas Brasileiras - Sistemática de Identificação*. Edição do autor. Belo Horizonte. 253pp
- SIMPSON, B.B. & NEFF, J. 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. 1977. *Krameria*, free fatty acids and oil-collecting bees. *Nature*, 267: 150-151.
- SIMPSON, B.B.; SEIGLER, D.S. & NEFF, J.L. 1979. Lipids from the floral glands of *Krameria*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 7: 193-194.
- SIMPSON, B.B.; NEFF, J.L. & SEIGLER, D.S. 1983. Floral biology and floral rewards of *Lysimachia* (Primulaceae). *American Naturalist*, 110: 249-256.
- 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. *Pant Systematic and Evolution.*, 173: 209-222.
- SINGER, R.B. 2003. Orchid pollination: recent developments from Brazil. *Lankesteriana*, 7: 111-114
- SINGER, R.B.; MARSAIOLI, A.J.; FLACH, A. & REIS, M.G. 2006. The ecology and chemistry of pollination in Brazilian orchids: recent advances. Pp 570-583. In: J. da Silva, (ed.), *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology*, Volume IV. Middlessex: Global Science Books.696pp.
- SOUZA, V.C. & LORENZI, H. 2005. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APGII*. Nova Odessa, SP, Instituto Plantarum, p;141-142.
- STEINER, K.E. 1989. The pollination of *Disperis* (Orchidaceae) by oil-collecting bees in southern Africa. *Lindleyana*, 4: 164-183.
- STEINER, K.E. & WHITEHEAD, V.B. 1988. The association between oil-producing flowers and oil-collecting bees in the Drakensberg of Southern Africa. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 25: 259-277.
- STEINER, K.E. & WHITEHEAD, V.B. 1990. Pollinator adaptation to oil-secreting flowers - *Rediviva* and *Diascia*. *Evolution*, 44: 1701-1707.
- STEINER, K.E. & WHITEHEAD, V.B. 1991. Oil flowers and oil bees: further evidence for pollinator adaptation. *Evolution*, 45: 1493-1501.
- TEIXEIRA, L.M. & MACHADO, I.C. 2000. Sistemas de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 14: 347-357.
- VINSON, S.B. & FRANKIE, G.W. 1977. Nest of *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in the dry forest of Costa Rica. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50: 310-311.
- VINSON, S.B. & FRANKIE, G.W. 1988. A comparative study of the ground nests of *Centris flavifrons* and *Centris aethiocesta* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 49: 181-187.
- VINSON, S.B. & FRANKIE, G.W. 1991. Nest variability in *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Anthophoridae) in response to nesting conditions. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64: 156-162
- VINSON, S.B.; FRANKIE, G.W. & WILLIAMS, H.J. 1996. Chemical ecology of bees of the genus *Centris* (Hymenoptera, Apidae). *Florida Entomologist*, 79(2): 109- 129.
- VINSON, S.B.; FRANKIE, G.W. & WILLIAMS, H.J. 1996. Chemical ecology of the genus *Centris* (Hymenoptera: Apidae). *Florida Entomologist*, 79: 109-129.
- VINSON, S.B.; WILLIAMS, H.J.; FRANKIE, G.W. & SHRUM, G. 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica*, 29: 76-83.
- 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.
- VOGEL, S. 1969. Flowers offering fatty oil instead of nectar. In: XI Proc. Int. Bot. Cong. Abstracts. Seattle. pp: 229.
- VOGEL, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt*, 7: 285-547.
- VOGEL, S. 1976. *Lysimachia*: Ölblumen der Holarktis. *Naturwissenschaften*, 63: 44-45.
- VOGEL, S. 1984. The *Diascia* flower and its bee. An oil-based symbiosis in southern Africa. *Acta Botanica Neerlandica*, 33(4): 509-518.
- VOGEL, S. 1986. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Zweite Folge: *Lysimachia* und *Macropis*. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 54: 149-312.
- VOGEL, S. 1988. Die Ölblumensymbiosen parallelismus und andere Aspekt ihrer Entwicklung in Raum und Zeit. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 26: 341-362.
- VOGEL, S. 1989. Fettes Öl als Lockmittel. Erforschung der Ölbietenden Blumen und ihrer Bestäuber. Pp 113-130. Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz - 1949-1989. Franz Steiner Verlag. 611pp.
- Oecol. Bras.*, 11 (4): 544-557, 2007

- VOGEL, S. 1990a. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55: 130-142.
- VOGEL, S. 1990b. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Dritte Folge: *Momordica*, *Thladiantha* und die Ctenoplectridae. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 73: 1-186.
- VOGEL, S. & MICHENER, C.D. 1985. Long bee legs and oil-producing floral spurs, and a new *Rediviva* (Hym., Melittidae; Scrophulariaceae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 58: 359-364.
- VOGEL, S. & MACHADO, I.C.S. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE Brazil. *Plant Systematic and Evolution*, 178: 153-178.
- VOGEL, S. & COCUCCI, A. 1995. Pollination of *Basistemon* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in Argentina. *Flora*, 190: 353-363.
- WHITEHEAD, V. & STEINER, K. 1985. Oil-collecting bees in South Africa. *African Wildlife*, 39(4): 144-147.

Submetido em 05/07/2007

Aceito em 12/08/2007