

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS - GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

I

**Influência da temperatura e umidade no desenvolvimento de imaturos de *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius 1804).**

Ricardo Marques Couto

Dissertação de Mestrado apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO / SP  
2004

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

## Resumo

Os efeitos da temperatura e umidade sobre o desenvolvimento de *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius 1804) (Hymenoptera, Apidae) foram estudados no Campus da Universidade de São Paulo, de Ribeirão Preto, SP, durante o período de Janeiro de 2003 a Janeiro de 2004. As fêmeas de *C. analis* nidificaram em ninhos-armadilha, introduzidos em orifícios feitos em placas de madeira colocadas em prateleiras sob duas coberturas construídas no local de estudo: Área Ensolarada e Área Sombreada.

Das 221 células de cria, construídas nos 83 ninhos obtidos, 56,1% delas produziram machos e fêmeas, 39,8% sucumbiram devido à falhas no desenvolvimento e, 4,1% foram parasitadas. Na área ensolarada obteve-se 51 ninhos e 136 células, enquanto que na área sombreada fora construído 32 ninhos e 85 células. Em geral, a abundância das abelhas flutuou sazonalmente, com as maiores atividades de nidificação ocorrendo na estação quente e chuvosa e as menores na estação fria e seca. Na estação quente e chuvosa, as nidificações concentraram-se em três períodos: janeiro-abril, setembro-novembro e janeiro/2004. Já a estação fria e seca foi representada pelos meses de maio a agosto.

Na área ensolarada, no período jan-abr, a taxa de sobrevivência foi de 31,7%, enquanto que nos períodos set-nov e jan/04 as taxas de sobrevivência foram de 78,6% e 72,2% respectivamente. Essas taxas não foram homogêneas ( $p < 0,001$ ), isto é, houve uma significativa diferença estatística entre as taxas de sobrevivência. Já, na área sombreada, a taxa de sobrevivência no período jan-abr foi de 22,6%, enquanto que nos períodos set-nov e jan/04 as taxas foram de 100% e 61,1% respectivamente. Assim como na área ensolarada, as taxas não foram homogêneas ( $p < 0,001$ ).

Os períodos que apresentaram maiores taxas de mortalidade (jan-abr e mai-ago), atingiram as maiores taxas de umidade relativa do ar, podendo haver, nesses casos, uma maior probabilidade de sofrer a ação de fungos.

Nos organismos ectotérmicos existe uma relação entre temperatura e tempo de desenvolvimento, no entanto os resultados, no presente trabalho demonstraram uma significativa diferença estatística, na área sombreada, entre as médias de tempo de desenvolvimento dos imaturos entre os períodos set-nov e jan/04 ( $p < 0,05$ ).

Quanto a razão sexual, os dados obtidos nos três períodos da estação quente e chuvosa mostraram um certo grau de heterogeneidade ( $\chi^2 = 0,1 < p < 0,2$ ) entre as razões sexuais de cada período.

*C. analis* apresentou também uma forte tendência em usurpar e reutilizar ninhos. Após o fechamento dos ninhos, as fêmeas que construíram mais de um (1) ninho no local, mostraram uma forte associação com esses ninhos, trazendo periodicamente substância oleosa nos ninhos já fechados anteriormente. Esse comportamento, segundo a literatura, é importante para a proteção dos ninhos.

## Abstract

The effect of temperature and humidity on *Centris (Heterocentris) analis* (Hymenoptera, Apidae) were studied on the University Campus of Ribeirão Preto, Sao Paulo, Brazil, from January 2003 to January 2004. The bees constructed nests in trap-nests made with black cardboard having 5.8 cm in length and 0.6 cm of internal diameter. The trap-nests were introduced into holes previously made in wood blocks which were placed on the shelves of two shelters built at the study site: sunny area and shady area.

In general, bee's abundance fluctuated seasonally, with the highest nesting activities (92.8%) in hot and wet season and the lowest ones in cool and dry season.

The trap-nests were inspected every day and each inspection was made with the aid of an otoscope. After 30 days, the traps which contained completed nests were collected and replaced to laboratory. In the laboratory, each cane was introduced into a transparent tube. As adults emerged into the transparent tube, was possible to calculate the time of development and sexual ratio. Nests from which nothing emerged were opened, and the cause and stage of mortality were recorded. Thereby, the effects of temperature and humidity on immature development were recorded.

Of the 221 brood cells constructed in the 83 nests obtained, 56,1% of them produced females and males, 39,8% succumbed due to developmental failure and 4,1% were parazited. In the sunny area, the total of the 63 cells obtained in January-April, 43 cells (68.3%) contained dead immatures.

September-November and January/04 produced 21.4% and 27.8% dead immatures respectively. In the shady area, the total of the 31 cells obtained in January-April, 24 cells (77.4%) contained dead immatures, however, September-November and January/04 produced 0% and 38.9% dead imatures respectively. The survival between 3 periods shows statistical difference ( $p < 0.001$ ) and did not reflect the similar ranges of temperatures obtained. Besides, the dead immatures occurred mainly in the egg stage.

In the nests that produced both sexes, males always emerged before females. The total duration from oviposition to adult emergence has been determined. These results also suggest that occurrence the time of development was different during the hot and wet season.

The sex ratio was 0,9 male:1,0 female (jan-apr), 0,62:1,0 (may-aug) 1,3:1,0 (sep-nov) e 1,8:1,0 (jan/04). No statistical difference was observed in jan-apr, may-aug and sep-nov ( $p > 0.05$ ), but in jan/04, the sex ratio shows statistical difference ( $p < 0.05$ ).

The nesting behavior was observed on the University Campus of Ribeirão Preto. The nest plug is constructed of the same material as cells partitions and it is lined externally with oil. We provide evidence that this oily material may play an important role in reducing nest usurpation.

# 1-Introdução:

O efeito do meio ambiente sobre o desenvolvimento dos insetos pode influenciar a taxa de sobrevivência, particularmente nos estágios mais precoces da vida dos descendentes (ROSSITER *et al.* 1993).

Para muitas espécies de insetos, a primeira influência do meio ambiente, ocorre no estágio embrionário, sendo conhecida como efeito maternal (ROSSITER 1996). O efeito maternal está relacionado à quantidade e à qualidade dos nutrientes utilizados pela fêmea na produção de seus ovos, podendo afetar a performance (crescimento e sobrevivência) dos descendentes (FOX & MOUSSEAU 1998).

Os alimentos estocados nos ovos fornecem significativas informações ambientais, as quais influenciam o desenvolvimento dos imaturos. A planta hospedeira pode afetar significativamente a qualidade e quantidade de descendentes dos insetos fitófagos (ROSSITER *et al.* 1993). Assim, estes podem variar os alimentos estocados em cada ovo ou embrião em função da qualidade da planta hospedeira.

A qualidade da planta hospedeira pode afetar a fecundidade dos insetos e também as estratégias reprodutivas, visto que, quando a fêmea encontra uma planta hospedeira que apresenta uma qualidade inferior, pode ocorrer uma modificação no comportamento de oviposição ocasionando um ajustamento no tamanho e conteúdo nutricional dos ovos (AWMACK & LEATHER 2002).

Recentemente, tem sido reconhecido o significado adaptativo do efeito maternal. Segundo FOX & MOUSSEAU (1998), torna-se evidente que este efeito foi moldado pela ação da seleção natural para atuar como um mecanismo adaptativo de resposta para ambientes heterogêneos.

A adaptação dos organismos ectotérmicos é também altamente dependente do ambiente térmico (GILCHRIST 1995), e ocorre dentro de uma definida variação de temperatura (LIU *et al.* 1995). A tolerância térmica é uma questão central dentro da termobiologia dos organismos ectotérmicos, e supostamente, é alvo da seleção natural e adaptação (HUEY & KINGSOLVER 1989).

Atividades como crescimento e reprodução tendem a estarem concentradas durante as épocas, nas quais, a temperatura corporal apresenta uma variação pequena (ANDREWARTHA & BIRCH 1954). A manutenção de uma temperatura corporal relativamente constante permite uma otimização dos processos catalíticos e metabólicos (HOCHACHKA & SOMERO 1984).

No desenvolvimento dos insetos, a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento pode ser linear ou não. A temperatura associada ao início do desenvolvimento é conhecida como limiar de temperatura, já a temperatura associada à taxa mais alta de desenvolvimento é chamada de temperatura ideal (WAGNER *et al.* 1984).

A relação entre a temperatura e a taxa de desenvolvimento é linear até atingir a temperatura ideal. Esse intervalo de temperatura no qual ocorre o desenvolvimento ideal dos insetos recebe o nome de Desenvolvimento Acumulado, que pode ser representado por uma curva sigmóide (TAYLOR 1981).

A partir da temperatura ideal a relação torna-se não linear, isto é, ocorre uma queda da taxa de desenvolvimento e muitos indivíduos podem morrer devido ao aumento da temperatura além da ideal (WAGNER *et al.* 1984).

LIU *et al.* (1995) mostrou também uma forte relação entre taxa de desenvolvimento e taxa de mortalidade. Ele observou que o desenvolvimento dos insetos pode ser dividido em três intervalos crescentes em relação à

temperatura. No primeiro (temperaturas próximas do limiar de temperatura), a taxa de desenvolvimento e a taxa de mortalidade são inversamente proporcionais, ou seja, enquanto a taxa de desenvolvimento aumenta, a taxa de mortalidade cai rapidamente. No segundo intervalo de temperatura, a taxa de desenvolvimento aumenta linearmente com a temperatura até alcançar a temperatura ideal, enquanto que a taxa de mortalidade permanece baixa. Já no terceiro intervalo, com o aumento da temperatura além da ideal, a taxa de desenvolvimento diminui, enquanto a taxa de mortalidade aumenta rapidamente.

Poucos estudos até 1967 mencionaram o efeito da variação da temperatura no desenvolvimento de insetos. MESSENGER & FLITTERS (1959) mostraram em três espécies de dípteros (moscas da fruta), que em grandes flutuações de temperatura os ovos se desenvolveram consideravelmente.

HUFFAKER (1944) e HAGSTRUM & HAGSTRUM (1970) reportaram que os tempos de desenvolvimento dos insetos sob temperaturas variáveis foram mais rápido que o desenvolvimento em temperaturas constantes. HAGSTRUM & HAGSTRUM (1970) reconheceram que os tempos de desenvolvimento nos insetos em temperaturas constantes e variáveis diferem consideravelmente.

Os insetos mostraram desenvolver-se mais rápido em temperaturas flutuantes que em temperaturas constantes; isto quando a mínima e a máxima de temperatura estão dentro da variação de temperatura ideal para o desenvolvimento (HAGSTRUM & HAGSTRUM 1970). Segundo MILLIKEN & HAGSTRUM (1991), as diferenças de tempo de desenvolvimento tendem a aumentar de acordo com a amplitude térmica.

LIU *et al.* (1995) mostrou que o efeito da variação de temperatura no tempo de desenvolvimento depende do intervalo de temperatura considerado. Quando o intervalo de temperatura se encontra entre as temperaturas limite e ideal o tempo de desenvolvimento é menor.

Além disso, a variação da temperatura influencia a fisiologia dos organismos ectotérmicos. Indivíduos que se especializam a uma estreita variação de temperatura, concentram suas atividades dentro de um período limitado de condições favoráveis. Esses indivíduos são chamados de especialistas (GILCHRIST 1995). Nesses indivíduos a seleção natural atua a favor de uma pequena variação no tempo de desenvolvimento, ajustando as temperaturas limite e ideal a um rápido desenvolvimento.

Por outro lado, há indivíduos que são ativos sob uma ampla variação das condições. Esses organismos são chamados de generalistas (GILCHRIST 1995). Nesses indivíduos a seleção natural atua a favor de uma alta variação no tempo de desenvolvimento de imaturos. Quando o desenvolvimento é mais lento, o indivíduo apresenta maior fecundidade.

Nas abelhas, as altas temperaturas podem ser letais para o desenvolvimento (ARRETZ 1973, UNDURRAGA & STEPHEN 1980 e FRANKIE *et al.* 1988, 1993). Em *Megachile rotundata*,(F) a exposição à temperatura de 45°C não causou mortalidade significativa nas pupas e pré-pupas, no entanto, a exposição a 50°C, a mortalidade foi completa (UNDURRAGA & STEPHEN 1980).

O efeito da temperatura sobre o desenvolvimento de espécies de abelhas do gênero *Centris* foi estudado por FRANKIE *et.al* (1988) em uma Reserva Biológica da Costa Rica, onde os ninhos-armadilha foram distribuídos em diversos habitats. Foi demonstrado que em várias espécies dessas abelhas, as nidificações ocorreram preferencialmente em ambientes sombreados. Esses

estudos sugeriram que os ambientes sombreados apresentaram menores temperaturas, as quais são ideais para o desenvolvimento de *Centris*.

No estágio de larva, as temperaturas ambientes entre 38°C e 40°C parecem ser letais para *C. analis* (FRANKIE *et al.* 1988). Para confirmar esses resultados, FRANKIE *et al.* (1988) demonstraram que o desenvolvimento dos imaturos foi influenciado quando a temperatura atingiu 40°C. As altas temperaturas atingidas no laboratório foram responsáveis por uma alta taxa de mortalidade apenas nos primeiros estágios larvais (90-95%).

VINSON & FRANKIE (2000) observaram em *Centris cornuta* que a fêmea após o fechamento do ninho, coloca substância oleosa sobre o mesmo e que este comportamento se repete algumas vezes. Este fato é considerado relevante, por esses pesquisadores, pois pode evitar o parasitismo intraespecífico. A colocação de substância oleosa, ainda segundo aqueles autores, foi uma resposta evolutiva a uma pressão seletiva a qual é importante para a proteção dos ninhos.

Um aspecto que tem proporcionado alguma controvérsia é a utilização ou não de óleos florais na composição do alimento larval pelas espécies de *Centris*. Os óleos florais são conhecidos como ácidos graxos saturados, parafinas, óleos e ésteres e são apresentados, também, como diglicerídeos; os exudados dos elaióforos podem também conter aminoácidos, glicose, caratenóides, fenólicos, glicosídeos, isoprenóides não voláteis e saponinas (BUCHMANN & BUCHMANN 1981; SIMPSON & NEFF 1981; CANE *et al.* 1983; BUCHMANN 1987).

VOGEL (1974) postulou que os óleos florais são usados no lugar de néctar como alimento larval, mas segundo NEFF & SIMPSON (1981), sem fornecer evidências que suportariam tal postulação. ROBERTS & VALLESPER (1978) relataram que a maioria das abelhas obtém carboidratos de açúcares

produzidos por nectários florais, embora algumas utilizem óleo no lugar de néctar. SIMPSON *et al.* (1979) descreveram as glândulas florais de *Krameria* (Krameriaceae) que produzem lipídios, os quais são coletados por fêmeas de *Centris* para serem usados como parte do alimento larval.

Segundo BUCHMANN (1987), as abelhas utilizam óleo floral de diversas maneiras: algumas usam as secreções de lipídios com ou em lugar do néctar, sobre o pólen, para o desenvolvimento larval; outras usam o óleo não somente como alimento larval, mas também para revestir a célula, impermeabilizando-a, e, possivelmente até para a nutrição do adulto. Contudo, segundo ROUBIK (1989), abelhas adultas não são conhecidas por ingerir óleo.

## 2 - **Biologia de *Centris (Heterocentris) analis*** **(Fabricius 1804)**

O gênero *Centris*, segundo COVILLE *et al.* (1983) e SNELLING (1984), apresenta 12 subgêneros. Dentre estes, *Hemisiella*, *Heterocentris* e *Xanthemisia* somente nidificam em cavidades preexistentes (COVILLE *et al.* 1983), enquanto que espécies dos outros subgêneros nidificam no solo, em termiteiros, em barrancos e paredes de barro (CLAUD-JOSEPH 1926, VESEY-FITZGERALD 1939, JANVIER 1955, SNELLING 1966, ALCOCK *et al.* 1976, BATRA & SCHUSTER 1977, CALLAN 1977, VINSON & FRANKIE 1977, 1988, 1991, COVILLE *et al.* 1983, 1986, VINSON *et al.* 1987, FRANKIE *et al.* 1989, ROZEN & BUCHMANN 1990, CAMILLO *et al.* 1993, AGUIAR 2002).

Para as espécies de *Hemisiella*, *Heterocentris* e *Xanthemisia*, as quais nidificam em cavidades preexistentes, a arquitetura dos ninhos e a disposição das células dependem do espaço disponível na cavidade. Segundo COVILLE *et al.* (1983) e VINSON *et al.* (1993), a principal diferença entre aqueles três subgêneros consiste no fato das espécies de *Hemisiella* carregarem solo para o local de nidificação e utilizá-lo na construção das células enquanto as espécies de *Heterocentris* e *Xanthemisia* utilizam serragem e outros materiais vegetais para construir as células.

*C. analis* é uma espécie bastante comum com distribuição geográfica abrangendo desde o México até o Brasil (MOURE 1960). VESEY-FITZGERALD (1939) observou, em Trinidad, *C. analis* nidificando em células de *Sceliphron* (Sphecidae); PARKER (1977) e LINSLEY *et al.* (1980), em estudos realizados no México, relataram a emergência de indivíduos de *C.*

*analis* a partir de células velhas de *Melitoma segmentaria* e *M. marginella* (Anthophoridae), respectivamente; FRANKIE *et al.* (1988; 1993) obtiveram ninhos de *C. analis* utilizando ninhos-armadilha distribuídos em diversos habitats na Costa Rica; GAROFALO *et al.* (1989) e CAMILLO *et al.* (1995), trabalhando na Fazenda Santa Carlota, Cajuru, SP, também obtiveram ninhos de *C. analis* a partir de ninhos-armadilha; JESUS (1995) e GAZOLA (1999) obtiveram ninhos em Ribeirão Preto, SP; AGUIAR (2002) obteve nidificações desta espécie em Ipirá e Baixa Grande na BA, e GAZOLA (2003) mais recentemente obteve ninhos em Patrocínio Paulista, SP.

Quando a fêmea procura um local para nidificar, ela inspeciona vários locais até decidir por um deles. Após escolher o local para nidificação, a fêmea inicia a coleta de óleo o qual será usado para revestir, internamente, a cavidade a ser utilizada (JESUS 1995).

Terminada a atividade de revestimento da cavidade, a fêmea coleta material vegetal para construir a parede do fundo do ninho e delimitar o tamanho da primeira célula. O material vegetal utilizado consiste de grãos de pólen, fragmentos de antera, filete, raspas de saco polínico e fibras. Após terminar a construção da parede do fundo do ninho e do anel que delimita a célula, a fêmea inicia as atividades de provisionamento da célula.

São feitas de quatro a onze coletas de pólen para provisionar uma célula. Nas células onde serão criadas as fêmeas, o provisionamento é feito com um número de coletas de pólen maior que para os machos. Após todo o pólen ser depositado na célula, a fêmea coleta material vegetal e, adiciona-o ao anel da célula. Em seguida a fêmea realiza de duas a oito coletas de néctar para terminar o provisionamento da célula. Células de ambos os sexos recebem néctar proveniente de um número similar de coletas. Terminada a deposição de néctar, a fêmea oviposita e imediatamente fecha a célula. As células são

construídas em série, variando de 1 a 4, sendo que, os tamanhos das células das fêmeas são significativamente maiores. Além disso, em todos os ninhos é observada a presença de célula vestibular.

Depois de fechada a última célula do ninho, a fêmea coleta óleo e deposita-o na parede de fechamento, sendo importante, segundo VINSON & FRANKIE (2000), para se evitar o parasitismo intraespecífico.

A importância do óleo em reduzir o parasitismo dos ninhos de *Centris bicornuta* foi uma resposta evolutiva a uma pressão seletiva, sendo muito importante na proteção dos ninhos (VINSON & FRANKIE 2000).

### **3- Objetivos:**

Apesar de *C. analis* apresentar uma ampla distribuição geográfica ocorrendo desde o México até o Brasil (MOURE 1960) e de ter sido estudado satisfatoriamente por vários autores (FRANKIE *et al.* 1988, 1993, JESUS 1995), pouco se sabe da influência do meio ambiente sobre o desenvolvimento de seus imaturos.

Assim, neste trabalho foram observadas as atividades de nidificações e a influência do meio ambiente no desenvolvimento dos imaturos desta espécie, tanto na estação quente e úmida e como na estação fria e seca. Para isso, foram analisadas as possíveis influências ou não da temperatura e da umidade sobre o desenvolvimento nos estágios de ovo, larva e pupa.

A taxa de sobrevivência, a taxa de mortalidade no estágio de ovo, o tempo de desenvolvimento dos imaturos e a razão sexual foram os parâmetros utilizados para verificar a influência do meio ambiente sobre o desenvolvimento dos imaturos.

## **4. Material e Métodos:**

### **4.1 - Área de Estudo**

O estudo foi realizado no Campus da Universidade de São Paulo, situado no município de Ribeirão Preto, SP, entre as coordenadas 21° 05' - 21° 15' latitude sul e 47° 50' – 47° 55' longitude oeste. O relevo apresenta altitudes que variam de 530 a 675 m, em uma área de, aproximadamente, 573 ha.

O solo é caracterizado como latossolo roxo eutrófico, com textura argilosa ou muito argilosa. A vegetação era de mata tropical subcaducifolia, mas a região foi intensamente explorada, inicialmente para a cultura do café e mais recentemente para cultura da cana de açúcar, que juntamente com o capim colômbio formam a cobertura atual (OLIVEIRA & PRADO 1987).

No Campus da USP, pouco resta da vegetação nativa que cobria a área, em consequência das atividades desenvolvidas nela, como a agricultura, representada pela lavoura cafeeira; depois, por edificações e desmatamentos. Atualmente, predomina a vegetação rasteira, principalmente gramíneas, ervas e arbustos. Em algumas áreas do Campus foram feitos reflorestamentos com exemplares de espécies brasileiras e exóticas de diversas procedências (CORREA & FRANCO 1985).

### **4.2 - Ninhos-armadilha**

Seguindo a metodologia apresentada por SERRANO & GARÓFALO (1978), foram utilizados ninhos-armadilha confeccionados com cartolina preta, na forma de pequenos tubos, com uma das extremidades fechada com o mesmo material. Esses ninhos-armadilha tinham 0,6 cm de diâmetro e 5,8 cm de comprimento.

Os ninhos-armadilha foram introduzidos em orifícios feitos em placas de madeira com dimensões de 5,0 cm de largura X 30,0 cm de comprimento X 12,0 cm de altura (placas com 55 orifícios).

As placas, contendo os ninhos-armadilha, foram colocadas em prateleiras construídas sob dois locais distintos no Campus, próximos ao Laboratório de Ecologia do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, SP-USP. As áreas escolhidas para a realização dos experimentos se diferenciaram em relação a exposição ao sol. Assim, um grupo de placas foi colocado em uma área sombreada e um outro em área ensolarada. Na área ensolarada os ninhos ficaram sobre uma prateleira situada em uma área coberta com telhas de amianto que recebeu luz solar o dia todo. Por outro lado, na área sombreada, os ninhos ficaram submetidos a temperaturas mais amenas que no primeiro local.

### **4.3 - Metodologia Geral**

Os experimentos tiveram início em janeiro de 2003 e se estenderam até janeiro de 2004. A partir do momento em que as fêmeas iniciaram suas atividades de nidificação, a posição dos ninhos, a data de início de construção das células e o fechamento das mesmas foram anotados além do comportamento de nidificação das fêmeas. Nos dois locais foram colocados termômetros com o objetivo de mostrar o efeito ou não da temperatura e da umidade no desenvolvimento dos imaturos.

Durante o dia, as medições ocorreram no período da manhã das 8 às 12h e no período da tarde das 12 às 17h. Após as medições durante o dia, os

termômetros permaneceram nos dois locais para que as variações de temperatura durante a noite e madrugada pudessem ser anotadas.

Vinte dias após o fechamento dos ninhos, os mesmos foram transferidos para um tubo de vidro com o objetivo de se observar o dia das emergências, o sexo dos indivíduos e o tempo de desenvolvimento. Alguns dias após as emergências ocorrerem, os ninhos foram abertos no laboratório para se obter a taxa de mortalidade nos estágios de ovo, larva ou pupa.



Figura 1 – Vista da área ensolarada com os blocos de madeira, contendo os ninhos-armadilha para atrair as fêmeas de *Centris analis*.



Figura 2 – Vista da área sombreada com os blocos de madeira, contendo os ninhos-armadilha para atrair as fêmeas de *Centris analis*.

De acordo com sistema Internacional de Köppen, o clima de Ribeirão Preto é Aw: tropical, apresentando uma estação, quente e chuvosa (úmida), estendendo-se de setembro a abril, e uma estação fria e seca, estendendo-se de maio a agosto.

As informações a respeito da distribuição das nidificações que ocorreram de janeiro de 2003 a janeiro de 2004, juntamente com a temperatura e a umidade relativa do ar permitiram obter dados sobre o desenvolvimento de imaturos em distintas épocas do ano. Para um melhor entendimento da ação do meio ambiente sobre o desenvolvimento dos imaturos de *C. analis*, as nidificações foram agrupadas em quatro períodos distintos: janeiro-abril, setembro-novembro e janeiro/04 (estação quente e chuvosa) e, maio-agosto (estação fria e seca).

Os resultados obtidos com *C. analis* foram analisados através dos testes: Qui-Quadrado (teste de Heterogeneidade e a tabela 2 X 2) e t-Student. Este último teste comparou as médias de tempo de desenvolvimento dos machos e das fêmeas entre os períodos de nidificações na estação quente e úmida. O objetivo do teste foi determinar se as diferenças de tempo de desenvolvimento entre dois tratamentos (dois períodos) foram significativas ou não. Já o teste de Heterogeneidade, determinou se as taxas de sobrevivência dos três períodos de nidificação da estação quente e chuvosa foram homogêneas ou não, enquanto que a tabela 2 X 2 determinou se as diferenças das taxas de sobrevivência entre as áreas ensolarada e sombreada foram significativas.

## 5. Resultados:

### 5.1 – Número de Ninhos, Células Construídas e Sazonalidade.

Durante o período de observação, foram construídos, no total, 83 ninhos os quais continham 221 células. A distribuição mensal dos ninhos construídos pode ser observada na Figura 3. De modo geral, podemos notar que nos meses de junho a agosto e dezembro não ocorreram nidificações enquanto que fevereiro, outubro e janeiro/04 foram aqueles que apresentaram as maiores freqüências. Um dado não comum e que posteriormente deve ser melhor pesquisado, foi a não ocorrência de nidificações no mês de dezembro apesar dele se encontrar na estação quente e chuvosa.

As freqüências de nidificações por *C. analis* variaram sazonalmente pois 77 ninhos (92,8%) foram construídos na estação quente e chuvosa enquanto que, na estação fria e seca foram obtidos somente 06 ninhos (7,3%). A primeira estação apresentou, na área ensolarada, a menor e maior médias das temperaturas mínimas e máximas no mês de setembro ( $15,3 \pm 2,7$  °C) e fevereiro ( $36,0 \pm 2,6$  °C, ); na área sombreada esses dados foram obtidos em setembro (mínima –  $15,2 \pm 2,7$  °C) e fevereiro (máxima –  $32,0 \pm 2,7$ ). Na estação fria e seca, tanto na área ensolarada como na sombreada, as menores médias mínimas de temperatura ocorreram em julho ( $9,8 \pm 2,0$  °C e  $9,8 \pm 1,9$  °C, respectivamente) e as maiores em agosto ( $30,9 \pm 3,7$  °C e  $28,3 \pm 2,5$  °C, respectivamente) (Tabela 1).

Em relação à umidade relativa obtivemos os seguintes dados, na área ensolarada, nas estações quente e chuvosa e fria e seca: as menores médias das umidades mínimas ocorreram em setembro ( $29,2 \pm 11,2$  %) e julho ( $30,4 \pm 7,0$  %), respectivamente e, as maiores das máximas em março ( $91,0 \pm 14,2$  %) e

junho ( $97,5 \pm 6,3$  %). Na área sombreada, nas estações quente e chuvosa e fria e seca, as menores médias das umidades mínimas ocorreram em setembro ( $33,2 \pm 7,6$  %) e julho ( $34,3 \pm 7,0$ ) e as maiores máximas em março ( $95,3 \pm 11,5$  %) e junho ( $94,5 \pm 7,1$  %) (Tabela 1).

Na área ensolarada foram construídos 51 ninhos os quais continham 136 células enquanto que na área sombreada foram obtidos 32 ninhos e 85 células.

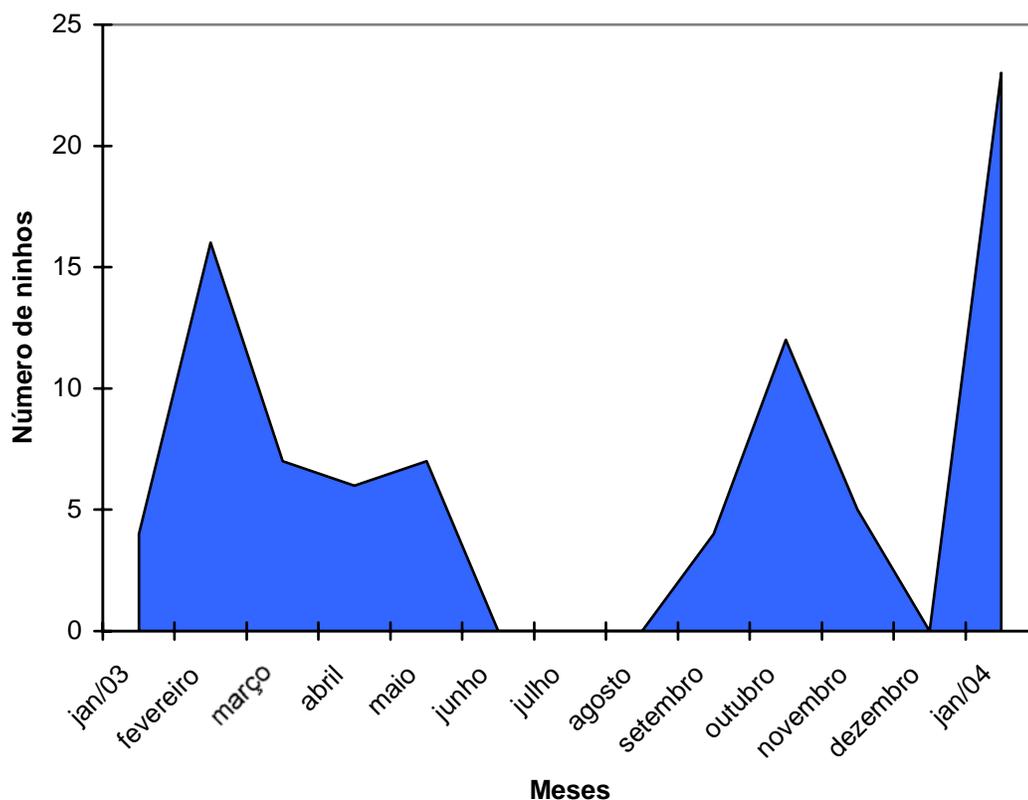


Figura 3 - Número mensal de nidificações de *Centris analis* durante o período de observação.

Para uma melhor visualização em relação aos períodos analisados, as Tabelas 02 e 03 apresentam as médias das temperaturas e umidades relativas mínimas e máximas que ocorreram em cada um deles. Assim, podemos observar que em relação às temperaturas, tanto a média das mínimas como a das máximas foram menores na estação fria e seca (mai/ago), nas duas áreas estudadas. Quanto à umidade relativa podemos observar que o período mais úmido nas duas áreas foi jan/abr.

Tabela 01. Médias das temperaturas e umidades mínimas e máximas mensais obtidas durante os experimentos na área ensolarada e sombreada.

Meses	Área ensolarada				Área sombreada			
	Temperatura °C		Umidade relativa %		Temperatura °C		Umidade relativa %	
	Mínima X ± DP	Máxima X ± DP	Mínima X ± DP	Máxima X ± DP	Mínima X ± DP	Máxima X ± DP	Mínima X ± DP	Máxima X ± DP
Jan	23,0 ± 1,8	29,8 ± 1,9	68,4 ± 6,8	*100	22,3 ± 0,9	27,4 ± 2,3	78,5 ± 5,1	*100
Fev	20,2 ± 0,9	36,0 ± 2,6	41,7 ± 14,4	89,1 ± 12,5	20,5 ± 0,9	32,0 ± 2,7	48,5 ± 11,2	89,6 ± 9,8
Mar	19,1 ± 1,4	31,7 ± 3,3	53,4 ± 13,2	91,0 ± 14,2	19,3 ± 1,4	30,0 ± 2,5	61,8 ± 12,8	95,3 ± 11,5
Abr	16,8 ± 2,4	31,0 ± 3,3	46,9 ± 15,4	86,5 ± 12,7	17,2 ± 2,2	27,4 ± 2,5	55,8 ± 13,8	89,3 ± 10,9
Mai	11,6 ± 3,7	27,3 ± 3,2	40,6 ± 10,6	84,6 ± 13,8	12,3 ± 3,6	25,1 ± 2,9	43,7 ± 8,5	83,1 ± 9,5
Jun	12,2 ± 3,0	28,8 ± 1,0	38,5 ± 7,3	97,5 ± 6,3	13,3 ± 2,7	27,0 ± 1,0	42,1 ± 5,8	94,5 ± 7,1
Jul	9,8 ± 2,0	28,5 ± 1,9	30,4 ± 7,0	78,6 ± 7,6	9,8 ± 1,9	27,4 ± 1,8	34,3 ± 7,0	79,2 ± 7,3
Ago	11,0 ± 3,2	30,9 ± 3,7	30,9 ± 14,1	73,3 ± 16,5	11,0 ± 3,2	28,3 ± 2,5	34,3 ± 10,1	73,7 ± 11,4
Set	15,3 ± 2,7	34,6 ± 5,0	29,2 ± 11,2	64,0 ± 14,5	15,2 ± 2,7	30,4 ± 3,9	33,2 ± 7,6	68,0 ± 12,5
Out	17,4 ± 2,6	34,0 ± 3,6	32,0 ± 11,7	69,5 ± 19,9	20,6 ± 2,5	28,4 ± 2,9	39,4 ± 7,9	74,9 ± 14,2
Nov	18,6 ± 2,6	33,5 ± 4,0	36,4 ± 10,9	77,4 ± 14,8	23,0 ± 1,6	27,2 ± 1,2	45,8 ± 12,8	80,3 ± 15,8
Dez	20,9 ± 1,6	33,2 ± 4,8	49,3 ± 16,2	85,4 ± 14,3	25,3 ± 0,9	28,0 ± 1,3	42,3 ± 10,9	85,2 ± 8,3
Jan/04	20,8 ± 1,5	34,6 ± 3,7	36,0 ± 7,0	69,8 ± 15,5	24,2 ± 1,3	28,1 ± 1,2	39,6 ± 7,0	74,6 ± 14,4

\* os dados obtidos em janeiro foram computados a partir do dia 20/01/2003.

Tabela 02. Médias das temperaturas mínima e máxima que ocorreram nas áreas ensolarada e sombreada durante os períodos analisados.

Médias das temperaturas °C – Área ensolarada				
	jan/abr	mai/ago	set/nov	jan/04
Mínima	19,8 ± 1,6	11,1 ± 3,0	17,1 ± 2,6	20,8 ± 1,5
Máxima	32,1 ± 3,4	28,9 ± 2,5	34,0 ± 4,2	34,6 ± 3,7
Médias das temperaturas °C – Área sombreada				
	jan/abr	mai/ago	set/nov	jan/04
Mínima	19,8 ± 2,2	11,6 ± 3,2	19,6 ± 1,9	24,2 ± 1,0
Máxima	29,2 ± 3,1	26,9 ± 2,3	28,7 ± 1,2	28,1 ± 1,2

Tabela 03. Médias das umidades relativas, mínima e máxima que ocorreram nas áreas ensolarada e sombreada durante os períodos analisados.

Médias das umidades relativas % – Área ensolarada				
	jan/abr	mai/ago	set/nov	jan/04
Mínima	52,6 ± 12,4	35,1 ± 9,7	32,5 ± 11,2	36,0 ± 7,0
Máxima	91,7 ± 9,8	83,5 ± 11,0	70,3 ± 16,4	69,8 ± 15,5
Médias das umidades relativas % – Área sombreada				
	jan/abr	mai/ago	set/nov	jan/04
Mínima	61,2 ± 10,7	38,6 ± 7,8	39,5 ± 8,5	39,6 ± 7,0
Máxima	93,6 ± 8,0	82,6 ± 8,8	74,4 ± 14,1	74,6 ± 15,5

## 5.2 – Sobrevivência e Mortalidade de Imaturos

Do total de 221 células construídas, ocorreram emergências em 124 delas (56,1%). A mortalidade dos imaturos de *C. analis* concentrou-se no estágio de ovo, pois das 97 células restantes (43,9%) em 67 delas (69,0%) não foram encontrados vestígios de larvas e/ou pupas.

Na área ensolarada emergiram 72 indivíduos de um total de 136 células o equivalente a uma taxa de 52,9%. A distribuição destas taxas por período analisado pode ser observada na Tabela 04 por onde, podemos notar que nos períodos set/nov e jan/04 elas foram maiores. Isto pode também ser melhor observado quando comparamos estes dados (78,6% e 72,2%, respectivamente) com aquele obtido em jan/mar (31,7%) que também pertence á estação quente e chuvosa. A análise estatística mostrou também ocorrer entre os dados citados anteriormente, diferenças significativas ( $p < 0,001$ ), isto é, as taxas de sobrevivência nos três períodos da estação quente e chuvosa não foram homogêneas.

Tabela 04. Taxa de sobrevivência de *Centris analis* na área ensolarada.

	Períodos			
	jan/abr	mai/ago	set/nov	jan/04
Nº de células	63	09	28	36
Nº de indivíduos emergidos	20	04	22	26
Sobrevivência (%)	31,7%	44,4%	78,6%	72,2%

A tabela 05 mostra a porcentagem de mortalidade em cada estágio imaturo em relação aos 4 períodos analisados. Assim, podemos notar que as maiores taxas de mortalidade, em relação às células onde não houve emergências, ocorreram no estágio de ovo, em todos os períodos. Importantes também foram, as taxas observadas no estágio de pupa (mai/ago) e a mortalidade causada por parasitóides (jan/04).

Tabela 05. Taxa de mortalidade na área ensolarada em relação às células onde não ocorreram emergências.

	Porcentagem de mortalidade/período			
	jan/abr	mai/ago	set/nov	jan/04
Ovo	76,7	80,0	66,6	50,0
Larva	11,6	-	-	10,0
Pupa	7,0	20,0	33,3	10,0
Parasitismo	4,6	-	-	30,0

Na área sombreada emergiram 52 indivíduos de um total de 85 células, o equivalente a uma taxa de sobrevivência de 61,2%. A distribuição destas taxas em cada período analisado pode ser observada na Tabela 06, por onde podemos notar que somente o período de jan/abr apresentou uma taxa bem menor que mai/ago e jan/04 e excessivamente menor que set/nov. Além disso, notamos também, que ocorreram diferenças significativas entre as taxas de sobrevivência dos três períodos da estação quente e chuvosa ( $p < 0,001$ ).

Tabela 06. Taxa de sobrevivência de *Centris analis* na área sombreada.

	Períodos			
	jan/abr	mai/ago	set/nov	jan/04
Nº de células	31	05	31	18
Nº de indivíduos emergidos	07	03	31	11
Sobrevivência (%)	22,6%	60,0%	100%	61,1%

A Tabela 07 mostra que a porcentagem de mortalidade dos imaturos foi, mais uma vez, maior no estágio de ovo. No período set/nov não foi observada mortalidade devido à ocorrência de 100% de sobrevivência.

Tabela 07. Taxa de mortalidade na área sombreada em relação às células onde não ocorreram emergências.

	Porcentagem de mortalidade/período			
	jan/abr	Mai/ago	set/nov	jan/04
Ovo	58,3	100	-	71,4
Larva	4,2	-	-	-
Pupa	29,2	-	-	-
Parasitismo	8,3	-	-	28,6

Quando comparamos as taxas de sobrevivência das áreas ensolarada e sombreada, na estação quente e chuvosa, observamos que não houve diferença estatística significativa ( $p > 0,05$ ). Todavia, houve diferenças significativas entre as áreas no período set/out ( $p < 0,05$ ), enquanto que nos períodos jan-abr ( $p > 0,05$ ) e jan/04 ( $p > 0,05$ ) não houve diferença estatística (Tabelas 04 e 06).

Uma melhor visualização das relações entre o número de células e o número de emergências nas áreas ensolarada e sombreada, pode ser observada nas Figuras 04 e 05.

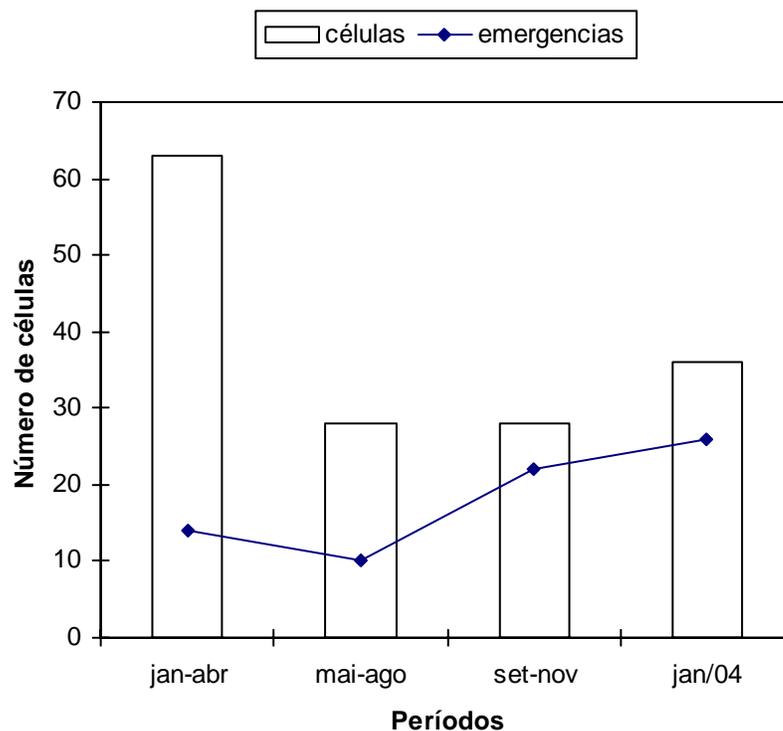


Figura 04 - Relação entre o número de células e o número de emergências na área ensolarada.

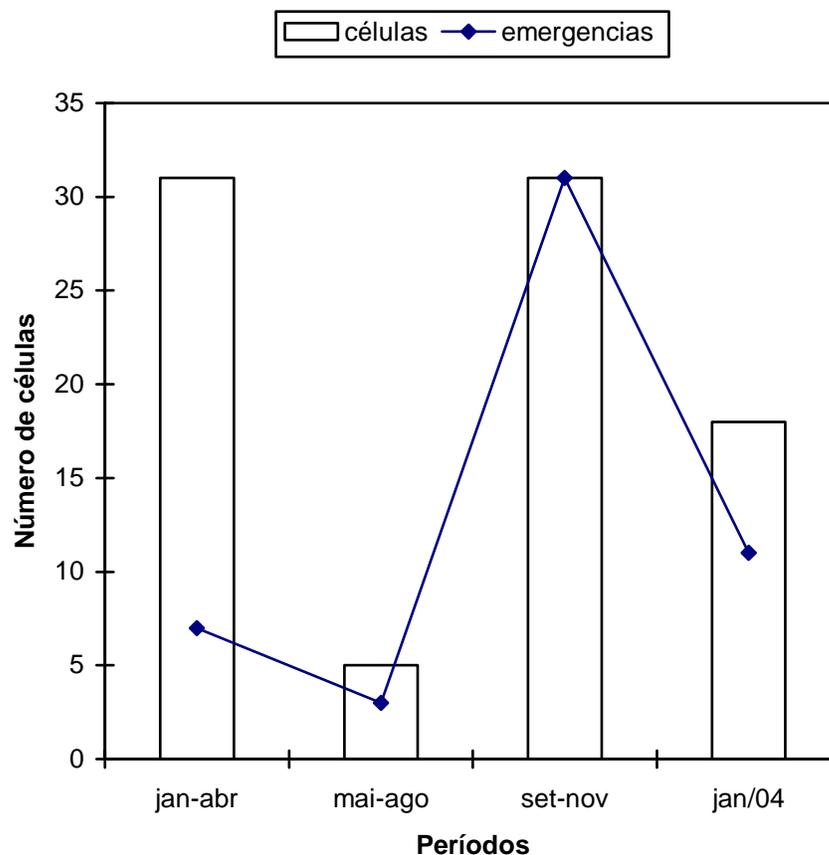


Figura 05 – Relação entre o número de células e o número de emergência na área sombreada.

A umidade relativa do ar pode estar relacionada com a mortalidade, uma vez que a mesma variou consideravelmente durante os dias de observação. Os períodos jan-abr e mai-ago apresentaram maiores taxas de umidade que os períodos set-nov e jan/04), tanto na área ensolarada como na sombreada (Tabelas 08 e 09).

Quanto à umidade obtida, os períodos set-nov e jan/04, que apresentaram as maiores taxas de sobrevivência, as taxas de umidade alcançaram as médias máximas de 70,3% e 69,8% na área ensolarada, enquanto que na área

sombreada as máximas foram de 74,4% e 74,6% (Tabelas 08 e 09). Assim, podemos afirmar, com segurança, que em umidades relativas menores a taxa sobrevivência é maior o que, pode estar relacionada ao fato de que em umidades mais altas, maior pode ser a proliferação de fungos, ocasionando assim, uma alta taxa de mortalidade.

Tabela 08. Relação entre a taxa de mortalidade e a umidade relativa do ar na área ensolarada.

Períodos	Mortalidade (%)	Umidade (%)	Temperatura°C
jan-abr	68,3	52,6-91,7	19,8-32,1
mai-jun	55,6	35,1-83,5	11,1-28,9
set-nov	21,4	32,5-70,3	17,1-34,0
jan/04	27,8	36,0 – 69,8	20,8-34,6

Tabela 09 – Relação entre a taxa de mortalidade e a umidade relativa do ar na área sombreada.

Períodos	Mortalidade (%)	Umidade (%)	Temperatura°C
jan-abr	77,4%	61,2-93,6	19,8-29,2
mai-ago	40,0%	38,6-82,6	11,6-26,9
set-nov	0%	39,5-74,4	19,6-28,7
jan/04	38,9%	39,6 – 74,6	24,2-28,1

### 5.3 – Tempo de Desenvolvimento

A duração do desenvolvimento dos imaturos de *C. analis* mostrou ser um parâmetro importante para se procurar entender o efeito do meio ambiente sobre o desenvolvimento dos mesmos. Tanto na área ensolarada como na área sombreada o tempo de desenvolvimento dos machos foi menor que o das fêmeas (Tabelas 10 e 11).

Tabela 10 - Tempo médio (em dias) do desenvolvimento dos imaturos de *Centris analis* na área ensolarada.

	jan-abr X ± DP	mai-ago X ± DP	set-nov X ± DP	jan/04 X ± DP
Macho	69,5 ± 28,0	115,5 ± 0,7	53,8 ± 1,34	53,3 ± 0,94
Fêmea	74,6 ± 29,3	118,0 ± 1,4	55,5 ± 2,1	57,0 ± 2,8

Tabela 11 – Tempo médio (em dias) do desenvolvimento dos imaturos de *Centris analis* na área sombreada.

	jan-abr X±DP	mai-ago X±DP	set-nov X±DP	jan/04 X±DP
Macho	60,6 ± 1,5	—	46,6 ± 1,3	51,0 ± 1,0
Fêmea	64,6 ± 2,9	120,6 ± 2,1	50,2 ± 0,8	55,0 ± 2,1

Os testes estatísticos foram baseados apenas nos períodos set-nov e jan/04 porque no período jan-abr alguns ninhos foram construídos no fim do mês de abril e obviamente, o desenvolvimento desses imaturos ocorreu na estação fria e seca, impossibilitando a comparação com os outros períodos da estação quente e úmida.

A média do tempo de desenvolvimento dos machos nas áreas ensolarada e sombreada no período jan-abr não representou diferença estatística ( $p > 0,05$ ), no entanto, nos períodos set-nov e jan/04 as médias de tempo de desenvolvimento dos imaturos nas áreas ensolarada e sombreada, apresentaram diferenças estatísticas significativas ( $p < 0,05$ ). Em relação às fêmeas emergidas, as médias de tempo de desenvolvimento também mostraram diferenças significativas no período set-nov ( $p < 0,05$ ) e jan/04 ( $p < 0,05$ ), enquanto que no período jan-abr não ocorreu diferença estatística ( $p > 0,05$ ).

Podemos notar também, que a média do tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos de machos e fêmeas entre os períodos set-nov e jan/04, da área sombreada, diferiram significativamente, nos machos e nas fêmeas ( $p < 0,05$ ). Em contrapartida, na área ensolarada, os períodos set-nov e jan/04 não demonstraram diferenças estatísticas ( $p > 0,05$ ).

Os resultados demonstram que o tempo de desenvolvimento dos imaturos no período set-nov não foi influenciado apenas pela temperatura; alguma outra variável provavelmente influenciou a duração do desenvolvimento dos imaturos, visto que, a comparação das médias do tempo de desenvolvimento dos machos e das fêmeas em relação à duração do desenvolvimento dos imaturos no período jan/04, na área sombreada, mostrou significativas diferenças estatísticas.

## 5.4 – Arranjo dos Sexos nos Ninhos e Razão Sexual

Das 124 emergências ocorridas nos 83 ninhos durante o período de observação, 69 foram machos e 55 fêmeas. Nas 72 emergências que ocorreram na área ensolarada, 42 eram machos e 30 fêmeas. Já na área sombreada, ocorreram 52 emergências, sendo 27 machos e 25 fêmeas. A distribuição dos números de machos e de fêmeas, emergidos nos períodos estudados, pode ser observada nas Tabelas 12, 13 e 14.

A razão sexual em relação ao total de indivíduos emergidos foi de 1,25 machos : 1 fêmea ao qual é semelhante a 1:1 ( $\chi^2= 1,58$ ,  $p>0,05$ ). Na estação quente e chuvosa a proporção entre machos e fêmeas no período jan-abr foi de 0,9: 1,0 sendo semelhante a 1:1 ( $\chi^2= 0,03$ ,  $p>0,05$ ), enquanto que nos períodos set-nov e jan/04, as proporções foram de 1,3:1,0 a qual é semelhante a 1:1 ( $\chi^2=0,9$ ,  $p>0,05$ ) e 1,8:1,0 sendo diferente de 1:1 ( $\chi^2=3,3$ ,  $p<0,05$ ) respectivamente. No período mai-ago, da estação fria e seca, a proporção foi de 0,6:1,0 sendo semelhante a 1:1 ( $\chi^2=1,3$ ,  $p>0,05$ ).

Tabela 12 – Distribuição de machos e fêmeas nos períodos de nidificação.

Períodos	Número de		
	Emergências	Machos	Fêmeas
jan-abr	27	13	14
mai-ago	07	02	05
set-nov	53	30	23
jan/04	37	24	13

Tabela 13 – Distribuição de machos e fêmeas na área ensolarada.

Períodos	Número de		
	Emergências	Machos	Fêmeas
jan-abr	20	10	10
mai-ago	04	02	02
set-nov	22	11	11
jan/04	26	19	07

Tabela 14 – Distribuição de machos e fêmeas na área sombreada.

Períodos	Número de		
	Emergências	Machos	Fêmeas
jan-abr	07	3	4
mai-ago	03	-	03
set-nov	31	19	12
jan/04	11	05	06

Os dados obtidos sobre razão sexual nos períodos de nidificação na estação quente e úmida não foram totalmente homogêneos, ou seja, as diferentes frequências encontradas de machos e fêmeas nos três períodos mostraram alguma diferença estatística (teste de Heterogeneidade ( $\chi^2 = 1,76$ ;  $0,1 < P < 0,2$ )).

## 5.5 – Comportamento de Nidificação

Os resultados obtidos no Campus da USP mostraram que as fêmeas estão claramente envolvidas na usurpação e reutilização de ninhos. Essas fêmeas retiraram todo material encontrado no interior do ninho, ou seja, materiais vegetais e imaturos.

Notadamente, houve uma forte preferência pelas fêmeas por ninhos usados anteriormente, porém na ausência destes, os ninhos-armadilha novos também foram utilizados para nidificação.

Cinco fêmeas que nidificaram em ninhos usurpados foram marcadas com tinta e, surpreendentemente, essas abelhas construíram ninhos ( $> 1$ ) próximos uns dos outros. Além da usurpação e da distribuição próxima dos ninhos, cada abelha marcada transportou várias vezes substância oleosa para os ninhos fechados anteriormente por ela mesma.

Assim, as fêmeas observadas que, usurparam e construíram mais de um ninho, sempre retornaram a seus ninhos terminados, colocando substância oleosa na parede de fechamento. Sem uma seqüência lógica, a fêmea após construir um segundo ninho, periodicamente voltava e colocava óleo no primeiro construído por ela. Se construísse um terceiro, periodicamente ela retornava ao primeiro e segundo ninhos colocando substância oleosa em suas paredes de fechamento.

Esse mesmo comportamento de colocar substância oleosa em ninhos já fechados foi observado também em ninhos recém construídos em ninhos-armadilha novos. Neste caso, a abelha nidificou em três ninhos novos que se localizaram próximos uns dos outros.

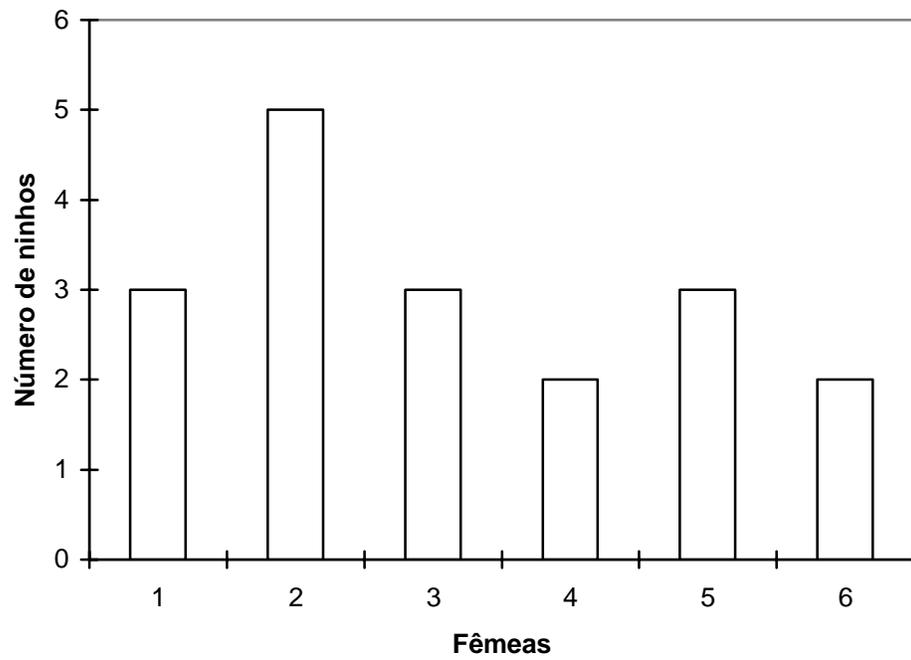


Figura 06 – Número de ninhos (>1) construídos por fêmeas (marcadas) que voltaram aos seus ninhos para depositar óleo.

## **6-Discussão:**

### **6.1 – Meio Ambiente e Desenvolvimento**

A adaptação dos organismos ectotérmicos é também altamente dependente do ambiente térmico (GILCHRIST 1995), e ocorre dentro de uma definida variação de temperatura (LIU *et al.* 1995). Nos insetos, o desenvolvimento é influenciado pelas variações de temperatura que determinam a distribuição e abundância dos organismos na natureza (TAYLOR 1981).

Os ciclos de temperatura diária influenciam o desenvolvimento dos insetos, especialmente quando algumas temperaturas do regime diário estão acima ou abaixo das temperaturas limites (BECK 1983).

Os resultados obtidos por JESUS (1995) com *C. analis* no Campus da USP de Ribeirão Preto, SP, mostraram uma alta taxa de mortalidade supostamente relacionada com as altas temperaturas nos locais de nidificação. Das 589 células construídas nos 202 ninhos obtidos, ocorreram mortes dos indivíduos em 450 células, o equivalente, a 76,4%, e obviamente, a taxa de sobrevivência foi de 23,6%.

Segundo GAZOLA (1999), a mortalidade de *C. analis*, também em Ribeirão Preto, SP, ocorreu devido a causas endógenas e ao parasitismo. A mortalidade por causas endógenas foi atribuída naqueles casos em que os fatores responsáveis não puderam ser identificados, mas sim equacionados como sendo, provavelmente, o resultado de falhas no desenvolvimento dos estágios imaturos, assim como infecções por agentes patogênicos.

No presente trabalho, realizado também no campus da USP de Ribeirão Preto, a taxa de sobrevivência obtida foi de 56,1%, ou seja, mais que o dobro da taxa de sobrevivência encontrada nos experimentos de JESUS (1995).

Os resultados obtidos em *C. analis* não confirmaram a suposição de que a alta taxa de mortalidade encontrada por JESUS (1995) estivesse relacionada com as altas temperaturas, visto que, nos três períodos de nidificação da estação quente e chuvosa as taxas de sobrevivência foram diferentes entre si ( $p < 0,001$ ), tanto na área ensolarada (31,7%, 78,6%, 72,2%) quanto na área sombreada (22,6%, 100%, 61,1%), embora as médias de temperatura (máxima e mínima) tenham sido semelhantes nos três períodos. Sendo assim, não houve relação entre temperatura e mortalidade.

As altas temperaturas são reconhecidamente causadoras de altos índices de mortalidade nos primeiros estágios larvais (FRANKIE *et al.* 1988), entretanto, grande parte da mortalidade encontrada, no presente trabalho, ocorreu no estágio de ovo. Segundo MESSENGER & FLITTERS (1958, 1959) e FRANKIE *et al.* (1988), não há evidências de que a mortalidade no estágio de ovo esteja associada à temperatura do meio ambiente.

A mortalidade no estágio de ovo pode estar relacionada com a qualidade e a quantidade dos alimentos armazenados nos ovos, uma vez que os mesmos fornecem significativas informações ambientais, as quais influenciam o desenvolvimento dos imaturos (ROSSITER 1991).

As plantas hospedeiras podem influenciar a performance individual dos insetos variando a provisão de recursos para cada ovo ou embrião, afetando significativamente a qualidade e quantidade de descendentes (AWMACK & LEATHER 2002). A heterogeneidade na qualidade da dieta evidentemente tem uma importante consequência no comportamento e no crescimento (ROSSITER *et al.* 1993).

Dessa forma, a temperatura não foi a única variável ambiental que influenciou as diferentes taxas de sobrevivência na estação quente e úmida,

provavelmente outro fator ambiental influenciou as taxas de mortalidade encontradas, sobretudo no estágio de ovo.

## **6.2 – Tolerância Térmica e Tempo de Desenvolvimento**

A tolerância térmica é uma questão central dentro da termobiologia dos organismos ectotérmicos, e supostamente, é o alvo da seleção natural e adaptação (HUEY & KINGSOLVER 1989).

Entender os mecanismos que determinam tolerância térmica é fundamental para Ecologia Térmica e essencial para o desenvolvimento de modelos que expliquem a sensibilidade térmica dos organismos (SCHARLOO 1989).

A relação entre temperatura e proteína, durante o curso da evolução, foi importante para garantir o equilíbrio entre estabilidade e labilidade (flexibilidade) nas enzimas, isto é, o balanço entre as forças de estabilização e desestabilização a diferentes temperaturas. As enzimas sofreram grandes pressões seletivas para garantir a estabilidade térmica e, conseqüentemente, a adaptação térmica (SOMERO 1995).

A tolerância térmica dos organismos ectotérmicos envolve dois processos diferentes: Inativação Protéica Reversível e Inativação Protéica Irreversível (van der HAVE 2002). Esse modelo mostra uma interação entre temperatura e proteína, ou seja, a temperatura regula a inativação reversível das proteínas do ciclo celular e sua regulação.

A temperatura de inativação reversível tem um efeito inibidor sobre o balanço entre a síntese e a degradação das proteínas do ciclo celular e, conseqüentemente, o desenvolvimento torna-se bloqueado. O modelo mostrou

que a temperatura de inativação das proteínas do ciclo celular interage com sua regulação e pode prever a temperatura do limite de tolerância térmica no desenvolvimento dos organismos ectotérmicos.

A temperatura não afeta apenas a estrutura protéica, mas influencia também a função protéica, isto é, parâmetros cinéticos chamados de  $K_M$  e  $K_{CAT}$ . Esses dois parâmetros são usados para se compreender a relação entre a temperatura e função protéica.

A constante  $K_M$  (Michaelis-Menten) depende do substrato em particular e, também, de condições ambientais, tais como pH, temperatura e força iônica. Essa constante representa uma medida da força ou afinidade do complexo enzima-substrato. A evolução térmica que resulta na adaptação das proteínas depende fundamentalmente das constantes  $K_M$ ,  $K_{CAT}$  e da estabilidade térmica.

Para os organismos generalistas, incluindo *C. analis*, o valor da  $K_M$  não se modifica quando a temperatura varia durante o dia, já nos organismos especialistas, quando ocorrem grandes flutuações de temperatura, os valores da  $K_M$  se modificam e, conseqüentemente, a afinidade entre enzima-substrato diminui.

A relação entre a  $K_M$  e a temperatura mostra a variação de temperatura que a espécie é submetida. Dessa forma, a  $K_M$  é um parâmetro importante para se entender a tolerância térmica e a performance de uma espécie.

Em *C. analis*, notou-se que a tolerância térmica foi importante durante o desenvolvimento dos imaturos, sobretudo nos períodos set-nov e jan/04, da estação quente e úmida (área ensolarada), em que as taxas de sobrevivência nesses períodos foram altas, visto que, diariamente, as temperaturas variaram consideravelmente atingindo picos de 37°C até 40°C .

Segundo HOWE (1967), existiam poucas evidências na literatura que mencionavam os efeitos das variações da temperatura sobre a taxa de

desenvolvimento. Ele então, concluiu que as evidências disponíveis eram insuficientes para provar que a variação da temperatura estimula ou retarda a taxa de desenvolvimento de ovos de insetos.

HAGSTRUM & HAGSTRUM (1970) reconheceram que o tempo de desenvolvimento dos insetos em temperaturas constantes e variáveis diferem consideravelmente. As diferenças de tempo de desenvolvimento entre as temperaturas constantes e as temperaturas variáveis tendem a aumentar de acordo com a amplitude térmica (MILLIKEN *et al.* 1991).

O efeito da variação de temperatura no tempo de desenvolvimento depende do intervalo de temperatura considerado. Dois mecanismos foram formulados para explicar a diferença no tempo de desenvolvimento entre regimes com temperaturas constantes e regimes com temperaturas variáveis. O primeiro mecanismo relacionou a curva sigmóide resultante da relação entre taxa de desenvolvimento e temperatura com o tempo de desenvolvimento em insetos. Em temperaturas variáveis há variações nas taxas de desenvolvimento que afetam diretamente o tempo de desenvolvimento em insetos. Este fenômeno é conhecido como Efeito Somatório de Taxas (LIU *et al.* 1995). O segundo mecanismo relaciona a variação da temperatura com a aceleração ou desaceleração do desenvolvimento. De acordo com LIU *et al.* (1995), existe uma resposta fisiológica que atua juntamente com o efeito somatório das taxas que resulta em aceleração ou desaceleração do desenvolvimento.

Nos organismos ectotérmicos existe uma relação entre tempo de desenvolvimento e temperatura (TAYLOR 1981). Durante o desenvolvimento de *C. analis*, o tempo de desenvolvimento e a temperatura estiveram relacionados, no entanto a temperatura não foi o único fator que influenciou o tempo de desenvolvimento dos imaturos.

Os resultados demonstram que o tempo de desenvolvimento dos imaturos nos períodos set-nov e jan/04, da área sombreada, não foram influenciados apenas pela temperatura; alguma outra variável provavelmente influenciou a duração do desenvolvimento dos imaturos, visto que, as médias do tempo de desenvolvimento dos machos e das fêmeas entre os períodos set-nov e jan/04 mostraram significativas diferenças estatísticas ( $p < 0,05$ ). Além disso, a comparação das médias de tempo de desenvolvimento dos imaturos nos períodos set-nov e jan/04, entre as áreas ensolarada e sombreada, também apresentaram significativas diferenças estatísticas ( $p < 0,05$ ).

Um dado interessante a ser reportado é que no período set-nov (área sombreada), cujos tempos de desenvolvimento de machos e de fêmeas foram menores que nos outros períodos, houve 100% de sobreviventes, ou seja, das 31 células construídas, emergiram 31 indivíduos. Esse resultado sugere que, quanto menor o tempo de desenvolvimento, maior é a taxa de sobrevivência.

Já o período mai-ago, o tempo de desenvolvimento foi praticamente o dobro do tempo de desenvolvimento dos imaturos dos outros intervalos, sugerindo que as baixas temperaturas influenciaram o tempo de desenvolvimento dos imaturos.

### **6.3 – Comportamento de Nidificação**

A usurpação de ninhos é comum dentro de *Apoidea*, no entanto, os fatores que estimulam a usurpação permanecem desconhecidos (NEFF *et al.* 1982, STARK 1990, HOGENDOORN 1996). Segundo ALCOCK (1975, 1982), BROCKMANN & DAWKINS (1979), DAWKINS & BROCKMANN (1980) e FIELD (1992) a usurpação é usada como tática para se obter sucesso reprodutivo, dependendo fundamentalmente da relação custo e benefício.

TEPEDINO & TORCHIO (1994) observaram o comportamento de nidificação da abelha *Osmia lignaria propinqua* e demonstraram que as fêmeas utilizam estratégias diferentes de nidificação para garantir a sobrevivência da prole. As fêmeas podem nidificar em ninhos livres ou usurpar ninhos de outras fêmeas da mesma espécie.

Foi demonstrado que não houve diferenças significativas quanto a preferência entre as nidificações em ninhos-armadilha livres e ninhos usurpados, ou seja, o custo e benefício são iguais entre as abelhas que nidificam em ninhos-armadilha novos e aquelas que usurpam ninhos de outras abelhas (TEPEDINO & TORCHIO 1994). Eles concluíram que esses dois tipos de nidificações são maneiras equivalentes de obter sucesso reprodutivo.

Por outro lado, VINSON & FRANKIE (2000) demonstraram que em *Centris bicornuta*, as fêmeas são oportunistas e preferem usurpar e reutilizar ninhos construídos por outras fêmeas da mesma espécie. A reutilização do ninho pode assumir papel importante na evolução de sistemas sociais (MICHENER 1974), principalmente de sistemas menos avançados. Estes poderiam ser formados de duas maneiras: 1) pela permanência de duas ou mais fêmeas no ninho materno ou 2) pela associação de uma ou mais fêmeas a ninhos já estabelecidos por uma única fêmea.

Os resultados obtidos com *C. analis* no presente trabalho também demonstraram que as fêmeas apresentaram forte preferência em usurpar e reutilizar ninhos construídos por outras abelhas da mesma espécie.

VINSON & FRANKIE (2000), estudaram o comportamento de nidificação de *C. bicornuta* e notaram um grau de associação entre a fêmea e os ninhos construídos pela mesma fêmea. Essa associação foi estabelecida quando a fêmea retornou aos ninhos para trazer óleo, sugerindo existir uma relação

entre o óleo depositado durante o fechamento dos ninhos e a redução da usurpação.

No presente trabalho, seis fêmeas de *C. analis*, depois de nidificarem em ninhos usurpados, também mostraram um grau de associação com ninhos fechados pela mesma abelha, ou seja, as abelhas retornaram aos ninhos já fechados para trazerem óleo. Esse comportamento demonstra uma forte competição por ninhos entre fêmeas de *C. analis* e também confirma os resultados obtidos por VINSON & FRANKIE (2000) quanto ao papel do revestimento de óleo para se evitar usurpação.

EICKWORT (1975) classificou a usurpação em ninhos de abelhas em quatro categorias:

1–Usurpação Competitiva – a abelha é retirada do ninho por outra abelha usurpadora, representando competição por espaço dentro do ninho e não resultando em queda populacional.

2–Usurpação Não Competitiva - a abelha usurpadora utiliza apenas os espaços vazios do ninho.

3–Destruição do ninho. A abelha remove o alimento, os imaturos e utiliza o espaço dentro do ninho para construir e aprovisionar suas próprias células. Isto freqüentemente ocorre quando os sítios de nidificação estão disponíveis.

4–Parasitismo Intraespecífico – a abelha usurpadora abre uma célula fechada recentemente, retira o ovo e coloca seu próprio ovo. Esse comportamento representa uma economia de energia e de tempo.

Nas usurpações observadas em *C. analis*, notou-se que as fêmeas destroem os ninhos, retirando o alimento e os imaturos, utilizando apenas o espaço de dentro do ninho.

A usurpação pode estar relacionada também com as nidificações agregadas. Quando os ninhos estão agregados, as fêmeas podem exibir duas

tendências: usurpar células construídas por outras fêmeas e formar associações nas quais várias fêmeas dividem o mesmo ninho (EICKWORT 1975).

Segundo este mesmo autor, todos os casos de usurpação em *Hoplitis anthocopoides* ocorreram em locais onde as abelhas nidificaram agregadamente. Nenhum caso de usurpação foi observado em ninhos isolados. *Osmia tricornis* também exibiu comportamento de usurpação sob condições de agregação (FABRE 1914).

A nidificação agregada é reconhecida como um importante passo em direção a eussocialidade. ALEXANDER (1974) discutiu três fatores que favorecem o comportamento gregário. Primeiro, a nidificação agregada ocorre em função da distribuição e localização de recursos chaves, como a disponibilidade de substratos que contribuem para a agregação de espécies de abelhas e vespas que nidificam no solo (MICHENER et al. 1958, BROCKMANN 1979, TOFT 1987, WEAVING 1989). No entanto, as limitações do substrato são insuficientes para explicar as nidificações agregadas em muitos hymenopteros (MICHENER & LANGE 1958, BATRA 1978, EICKWORT 1981, WCISLO 1984, EVANS et al. 1986).

Segundo, as associações gregárias de fêmeas são favorecidas se elas promovem aumento na eficiência de forrageamento. Terceiro, as nidificações podem ser favorecidas caso ocorra maior proteção contra parasitas e predadores.

Os resultados obtidos nos experimentos suscitaram questões e dúvidas quando se imagina o comportamento de nidificação dessas fêmeas na Natureza. Será que na natureza, onde provavelmente os ninhos se localizam distanciados, ocorre o mesmo comportamento observado na área ensolarada e na área sombreada, em que os ninhos-armadilha localizaram-se próximos e as abelhas voltaram para trazer óleo.

## 7- Conclusões:

Os resultados obtidos sugerem que a temperatura não foi o único fator que afetou o desenvolvimento de *C. analis*, visto que não houve uma relação direta entre temperatura e taxa de mortalidade nos três períodos de nidificações da estação quente e chuvosa ( $P < 0,001$ ). Nesses períodos, as temperaturas médias (mínima e máxima) foram muito semelhantes, porém as taxas de sobrevivência foram bastante diferentes.

A mortalidade dos imaturos ocorreu, principalmente, no estágio de ovo, sugerindo que a temperatura ambiental não foi o único fator responsável por grande parte da mortalidade dos imaturos em *C. analis*.

O tempo de desenvolvimento dos imaturos de *C. analis* no período set-nov, na área sombreada, para os machos e fêmeas, foi significativamente diferente dos tempos no período jan/04 ( $p < 0,05$ ). Esta diferença não está relacionada com as médias de temperatura mínimas e máximas dos períodos analisados, visto que as mesmas foram semelhantes, sugerindo que outra variável ambiental tenha influenciado o desenvolvimento dos imaturos de *C. analis*.

Quanto à razão sexual, os períodos jan-abr, mai-ago e set-nov apresentaram uma proporção entre macho e fêmea semelhante a 1:1 ( $p > 0,05$ ), enquanto que no período jan/04 a proporção foi estatisticamente diferente ( $p < 0,05$ ). Esses resultados demonstram que as razões sexuais obtidas não foram totalmente homogêneas e o desenvolvimento dos machos e das fêmeas em cada período da estação quente e úmida foi afetado diferentemente pelo meio ambiente (teste de heterogeneidade  $0,1 < p < 0,2$ ). Além disso, os machos foram mais sensíveis que as fêmeas durante o desenvolvimento, visto que a

menor proporção de machos encontrada coincidiu exatamente com o período de maior taxa de mortalidade.

Assim, os resultados sobre a taxa de sobrevivência, tempo de desenvolvimento, umidade relativa do ar e razão sexual, sugerem que a temperatura não foi a única variável ambiental que afetou o desenvolvimento de *C. analis*.

Quanto ao comportamento de nidificação, os resultados sugerem que em *C. analis* as fêmeas estão fortemente envolvidas na reutilização e usurpação dos ninhos. As fêmeas também apresentaram associação com outros ninhos fechados anteriormente, ou seja, algumas fêmeas construíram mais de um ninho e retornaram a eles para recolocarem substância oleosa. Esse comportamento pode representar uma proteção do ninho em relação à competição intraespecífica.

## 8 - Referências Bibliográficas:

- AGUIAR, C. M. L. 2002. Ecologia e comportamento de nidificação de abelhas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) em áreas de caatinga e floresta estacional semi-decídua (Bahia, Brasil), com ênfase em espécies do gênero *Centris* Fabricius, 1804 (Apidae, Centridini). Tese de Doutorado. Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP. 171pp.
- ALCOCK, J. 1975. Social interactions in the solitary wasp *Cerceris simplex* (Hymenoptera: Sphecidae). Behavior 54: 142-152.
- ALCOCK, J. 1982. Nest usurpation and sequential nest occupation in the digger wasp *Crabro monticola* (Hymenoptera: Sphecidae). Can. J. Zool. 60: 921-925.
- ALCOCK, J.; JONES, C. E. & BUCHMANN, S. L. 1976. The nesting behavior of three species of *Centris* bees (Hymenoptera: Anthophoridae). J. Kans. Entomol. Soc. 49: 469-474.
- ALEXANDER, R. D. 1974. The evolution of social behavior. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-383.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.
- ARRETZ , P. 1973. Factores de mortalidad de *Megachile rotundata* (Fabricius) en Chile (Hymenoptera: Megachilidae). Rev. Chil. Ent. 7: 59-78.

- AWMACK, C. S. & LEATHER, S. R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 47: 817-844.
- BATRA, S. W. T. 1978. Aggression, territoriality. Mating and nest aggregation in some solitary bees (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthophoridae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 51: 547-559.
- BATRA, S. W. T.; SCHUSTER, J. C. 1977. Nests of *Centris*, *Melissodes* and *Colletes* in Guatemala (Hymenoptera: Apoidea). *Biotropica* 9(2): 135-38.
- BECK, S. D. 1983. Insect thermoperiodism. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 91-108.
- BROCKMANN, H. J. 1979. Nest-site selection in the great golden digger wasp *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). *Ecol. Entomol.* 4: 211-224.
- BROCKMANN, H. J. & DAWKINS, R. 1979. Joint nesting in a digger wasp as an evolutionary stable preadaptation the social life. *Behaviour* 71: 203-245.
- BUCHMANN, S. L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 343-369.
- BUCHMANN, S. L. & BUCHMANN, M. D. 1981. Anthecology of *Mouriri myrtilloidea* (Melastomataceae: Memecyleae), an oil flower in Panama. *Biotropica* (reprod. Botany Suppl.) 13: 7-24.

- CALLAN, E. McC. 1977. Observations on *Centris rufosuffusa* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae) and its parasites. J. Nat. Hist. 11: 127-135.
- CAMILLO, E.; GARÓFALO, C. A. & SERRANO, J. C. 1993. Hábitos de nidificação de *Melitoma segmentaria*, *Centris collaris*, *Centris fuscata* e *Paratetrapedia gigantea* (Hymenoptera: Anthophoridae). Rev. Bras. Ent. 37 (1): 145-156.
- CAMILLO, E.; GARÓFALO, C. A.; SERRANO, J. C. & MUCHILLO, G. 1995. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos armadilhas (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). Ver. Bras. Ent. 39(2):459-470.
- CANE, J. H.; EICKWORT, G. C.; WESLEY, F. R. & SPIELHOLZ, J. 1983. Foraging, grooming and mating behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera: Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions. Am. Midl. Nat. 110: 257-264.
- CLAUDE-JOSEPH, F. 1926. Recherches biologiques sur les hymenopteres du Chili. Ann. Sci. Nat. Zool. 9: 113-268.
- CORRÊA-FRANCO, G. A. D. 1985. Inventário das Angiospermas arbóreas do Campus da USP de Ribeirão Preto. Monografia - Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP. 154pp.
- COVILLE, R. E.; FRANKIE, G. W. & VINSON, S. B. 1983. Nests of *Centris segregata* (Hymenoptera: Anthophoridae) with a review of the nesting habits of the genus. J. Kans. Entomol. Soc. 56: 109-122.

- COVILLE, R. E.; FRANKIE, G. W.; BUCHMANN, S. L.; VINSON, S. B. & WILLIAMS, H. J. 1986. Nesting and male behavior of *Centris heithausi* (Hymenoptera: Anthophoridae) in Costa Rica with chemical analysis of the Hindleg glands of males. *J. Kans. Entomol. Soc.* 59(2): 325-336.
- DAWKINS, R. & BROCKMANN, H. J. 1980. Do digger wasps commit the concorde fallacy? *Animal Behaviour* 28: 892-896.
- EICKWORT, G. C. 1975. Gregarious nesting of the mason bee *Hoplitis anthocopoides* and the evolution of parasitism and sociality among megachilid bees. *Evolution* 29: 142-150.
- EICKWORT, G. C. 1981. Presocial insects. In *Social Insects*, H. R. Hermann (ed.) pp. 199-281. Academic, New York. 199-280 pp.
- EVANS, H. E.; O'NEILL, K. M. & O'NEILL, R.P. 1986. Nesting site changes and nocturnal clustering in the sand wasp *Bembicinus quinquespinosus* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 59: 280-286.
- FABRE, J.H. 1914. *The mason bees*. Hodder & Stoughton, London. 324pp.
- FIELD, J. 1992. Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. *Biol. Rev.* 67: 79-126.
- FOX, C. W. & MOUSSEAU, T. A. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Tree*. 13(10): 403-407.

- FRANKIE, G. W.; VINSON, S. B.; NEWSTROM, L. & BARTHELL, J.F. 1988. Nest Site Habitat Preferences of *Centris* bees in the Costa Rican Dry Forest. *Biotropica* 20(4): 301-310.
- FRANKIE, G. W.; VINSON, S. B. & WILLIAMS, H. 1989. Ecological and Evolutionary sorting of 12 sympatric species of *Centris* bees in Costa Rican dry forest. In: BOCK, J. H. & LINHART, Y. B. (eds) *The Evolutionary Ecology of Plants*. Boulder, Westview, p. 535-549.
- FRANKIE, G. W.; NEWSTROM, L.; VINSON, S. B. & BARTHELL, J. F. 1993. Nesting-Habitat Preferences of Selected *Centris* Bee Species in Costa Rican Dry Forest. *Biotropica* 25(3): 322-333.
- GARÓFALO, C. A.; CAMILLO, E. & SERRANO, J. C. 1989. Espécies de abelhas do gênero *Centris* (Hymenoptera, Apidae) nidificando em ninhos-armadilha. *Ciênc. e Cult.* 41(7), p. 799.
- GAZOLA, A. L. 1999. Parasitismo em populações de *Centris analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini) com especial referência ao comportamento de *Leucospis cayennensis* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Leucospidae). Dissertação de Mestrado. Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP. 77 pp.
- GAZOLA, A. L. 2003. Ecologia de abelhas e vespas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha em dois fragmentos de floresta estacional semidecidual n Estado de São Paulo. Tese de Doutorado. Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP. 106pp.

- GILCHRIST, G. W. 1995. Specialists and Generalists in changing environments. Fitness landscapes of thermal sensitivity. *Amer. Natur.* 146(2): 252-269.
- HAGSTRUM, D. W. & HAGSTRUM, W. R. 1970. A simple device for producing fluctuating temperatures, with an evolution of the ecological significance of fluctuating temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 63: 1385-1389.
- HOCHACHKA, P. W. & SOMERO, G. N. 1984. *Biochemical Adaptation*. Princeton University Press, Princeton.
- HOGENDOORN, K. 1996. Socio-economics of brood destruction during supersedure in the carpenter bee *Xylocopa pubescens*. *J. Evol. Biol.* 9: 931-952.
- HOWE, R. W. 1967. Temperature effects on embryonic development in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 12: 15-42.
- HUEY, F. H. & KINGSOLVER, J. G. 1989. Evolution of the thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends Ecol. Evol.* 4: 131-135.
- HUFFAKER, C. B. 1944. The temperature relations of the immature stages of the malarial mosquito, *Anopheles quadrimaculatus*, with a comparison of the developmental power of constant and variable temperatures in insect metabolism. *Ann. Entomol. Soc. America.* 37(1):1-27.

- JESUS, B. M. U. 1995. Comportamento de Nidificação e Abundância Sazonal de *Centris (Heterocentris) analis*. Dissertação de Mestrado. Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP. 69pp.
- JESUS, B. M. V. & GARÓFALO, C. A. 2000. Nesting behavior of *Centris analis* in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie* 31(4): 503-515.
- JANVIER, H. 1955. Le nid et la nidification chez quelques abeilles des Andes tropicales. *An. Sci. Nat. Zool.* 17(11): 311-349.
- LINSLEY, E. G., MACSWAIN, J. W.; MICHENER, C. D. 1980. Nesting biology and associates of *Melitoma* (Hymenoptera:Anthophoridae). *Univ. Calif. Publ. Entomol.* v. 90, p. 1-45.
- LIU, S. S.; ZHANG, G.M. & ZHU, J. 1995. Influence of temperature variations on rate of development in insects: Analyses of case studies from entomological literature. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88(2): 107-119.
- MESSENGER, P. S. & FLITTERS, N. E. 1958. Effect of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 51: 109-119.
- MESSENGER, P. S. & FLITTERS, N. E. 1959. Effect of Variable Temperature Environments on Egg Development of Three Species of Fruit Flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 52: 191-204.

- MICHENER, C. D. 1974. The social behavior of the bees. A comparative study. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- MICHENER, C. D. & LANGE, R. B. 1958. Observations on the ethology of neotropical anthophorine bees (Hymenoptera: Apoidea). Univ. Kansas Sci. Bull. 39; 69-96.
- MILLIKEN, G. A. & HAGSTRUM, D. W. 1991. Modeling Differences in Insects Development Times between Constant and Fluctuating temperatures. Ann. Entomol. Soc. Am. 84(4): 369-379.
- MOURE, J. S. 1960. Notes of the types of the Neotropical bees described by Fabricius (Hymenoptera: Apoidea). Studia. Ent. 3: 97-160.
- NEFF, J. L.; SIMPSON, B. B. & DORR, L.J. 1982. The nesting biology of *Diadasia afflicta* (Hymenoptera: Anthophoridae). J. Kans. Entomol. Soc. 55: 499-518.
- OLIVEIRA, J. B. & PRADO, H. 1987. Levantamento pedológico semidetalhado do Estado de São Paulo: quadrícula de Ribeirão Preto. II. Memorial descritivo (Boletim Científico, nº 7), Instituto Agrônômico de Campinas, São Paulo.
- PARKER, F. D. 1977. Biological notes on some Mexican bees (Hymenoptera: Megachilidae). Pan-Pac. Entomol. V. 53, p. 189-192.
- ROBERTS, R. B. & VALLESPER, S. R. 1978. Specialization of hairs bearing pollen and oil on the legs of bees (Apoidea: Hymenoptera). An. Entomol. Soc. Am. 71(4), p. 619-27.

- ROSSITER, M. C. 1991. Maternal effects generate variation in life history: consequences of egg weight plasticity in the gypsy moth. *Functional Ecology*. p. 386-393.
- ROSSITER, M. C.; COX-FOSTER, D. L. & BRIGGS, M. A. 1993. Initiation of maternal effects in *Lymantria dispar*: genetic and ecological components of egg provisioning. *Journal Evol. Biol.* 577-589.
- ROSSITER, M. C. 1996. Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:451-76.
- ROUBIK, D. W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge, University, 514 pp.
- 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). *Am. Mus. Novit.* 2985: 1-30.
- SCHARLOO, W. 1989. Developmental and physiological aspects of reaction norms. *Bioscience.* 39: 465-471.
- SERRANO, J. C. & GARÓFALO, C. A. 1978. Utilização de ninhos artificiais para o estudo bionômico de abelhas e vespas solitárias. *Ciênc. Cult.* 30: 597-598.
- SIMPSON, B. B. & NEFF, J. L. 1981. Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *An. Mo. Bot. Gard.* 68: 301-322.

- SIMPSON, B.B.; SEIGLER, D. S. & NEFF, J. L. 1979. Lipids from the floral glands of *Krameria*. *Bioch. Syst. Ecol.* 7: 193-194.
- SNELLING, R. R. 1966. The taxonomy and nomenclature of some North American bees of the genus *Centris* with descriptions of new species (Hymenoptera: Anthophoridae). *Contrib. Sci. (Los Angeles)* 112: 1-33.
- SNELLING, R. R. 1984. Studies on the taxonomy and distribution of American Centridine bees (Hymenoptera: Anthophoridae). *Contrib. Sci. (Los Angeles)* 347: 1-69.
- SOMERO, N. G. 1995. Proteins and Temperature. *Annu. Rev. Physiol.* 57: 43-68.
- STARK, R. E. 1990. Intraspecific nest usurpation in the large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* (Apoidea: Anthophoridae), p. 165-166. in 11<sup>th</sup> International Congress - IUSI, India.
- TAYLOR, F. 1981. Ecology and Evolution of Physiological Time in Insects. *Amer. Natur.* 117(1): 1-23.
- TEPEDINO, V. J. & TORCHIO, P. F. 1994. Founding and Usurping: Equally Efficient Paths to Nesting Success in *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87(6):946-953.
- TOFT, C. A. 1987. Population structure and survival in a solitary wasp (*Microbembex cubana*: Hymenoptera, Sphecidae, Nyssoninae). *Oecologia* 73: 338-350.

- van der HAVE, T. M. 2002. A proximate model for thermal tolerance in ectotherms. *Oikos* 98: 141-155.
- UNDURRAGA, J. M. & STEPHEN, W. P. 1980. Effect of temperature on development and survival in post-diapausing alfalfa leafcutting bee prepupae and pupae (*Megachile rotundata* (F)): (Hymenoptera: Megachilidae). I. High temperatures. *J. Kans. Entomol. Soc.* 53: 669-676.
- VESEY-FITZGERALD, D. 1939. Observations on bees (Hymenoptera:Apoidea) in Trinidad, B. W. I. *Proc. Royal Entomol. Soc. Ser. A* 14: 107-110.
- VINSON, S. B. & FRANKIE, G. W. 1977. Nests of *Centris aethyctera* (Hymenoptera:Apidea:Anthophoridae) in the dry forest of Costa Rica. *J. Kans. Entomol. Soc.* 50: 301-311.
- VINSON, S. B. & FRANKIE, G. W. 1988. A comparative study of the ground nests of *Centris flavifrons* and *Centris aethiocesta* (Hymenoptera:Anthophoridae). *Entomol. Exp. Appl.* 49: 181-187.
- VINSON, S. B. & FRANKIE, G. W. 1991. Nest variability in *Centris aethyctera* (Hymenoptera:Anthophoridae) in response to nesting site conditions. *J. Kans. Entomol. Soc.* 64(2): 156-162.
- VINSON, S. B. & FRANKIE, G. W. 1987. Nesting habits of *Centris flavofasciata* Friese (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae) in Costa Rica. *J. Kans. Entomol. Soc.* 60(2): 249-63.

- VINSON, S. B.; FRANKIE, G. W.; BARTHELL, J. 1993. Treats to the diversity of solitary bees in a neotropical dry forest in Central America. In: LASSALE, J.; GAULD, I. D. (eds) Hymenoptera and biodiversity. Wallingford, UK, C.A.B. Internacional, p. 53-81.
- VINSON, S. B. & FRANKIE, G. W. 2000. Nest Selection, Usurpation, and a Function for the Nest Entrance Plug of *Centris bicornuta* (Hymenoptera: Apidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93(2): 254-260.
- VOGEL, S. 1974. Öllbumen und Ölsammelnde bienen. Akad. Wissenschaften u. Literature Mainz. Franz Steiner, Wiesbaden, 547 pp.
- WAGNER, T. L. & COULSON, R. N. 1984. Modeling Insect Development Rates: A Literature Review and Application of a Biophysical Model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77(2): 208-225.
- WEAVING, A. J. S. 1989. Nesting strategies in some southern African species of *Ammophila* (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Nat. Hist.* 23: 1-16.
- WCISLO, W. T. 1984. Gregarious nesting of a digger wasp as a “selfish herd” response to a parasite fly (Hymenoptera: Sphecidae: Díptera: Sarcophagidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15: 157-160.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)