

Origem das abelhas

Sem dúvida um Hymenoptera primitivo lembraria um Symphyta atual em muitas características: hábito de se alimentar em plantas, larvas semelhantes às de lepidópteros que defecam ao longo de suas vidas, e adultos com um ovipositor que facilitaria a postura dos ovos em tecidos vegetais. Desses insetos descendem os grupos parasitas de Hymenoptera, como os Ichneumonidae, Chalcidoidea e Proctotrupoidea; de um ancestral parasita descendem as vespas (Vespoidea, Sphecoidea) e as abelhas. Todos esses grupos são membros da subordem Apocrita, caracterizados por terem o primeiro segmento abdominal alojado no "tórax" (mesossoma) e entre este e o segmento abdominal (metassoma) existir uma constrição flexível. Acredita-se que estas modificações auxiliem a colocação dos ovos profundamente, através de um ovipositor, nos tecidos do hospedeiro (planta ou animal).

As larvas do grupo parasita são comumente parasitas internos de outros insetos. Assim eles desenvolveram mecanismos que evitam a defecação da larva no interior do hospedeiro até o desenvolvimento daquela estar completo, além dessas larvas terem perdido muitas das características externas das de seus ancestrais (p.ex.: órgãos locomotores).

Uma das evidências da origem dos Hymenoptera aculeados (vespas, formigas e abelhas) de um ancestral parasita é a ausência de conexão entre a porção mediana do intestino com sua porção final, impossibilitando a defecação da larva até sua maturidade. Além disso, é fácil encontrarmos no grupo parasita indivíduos com características existentes no grupo Aculeata, por exemplo, presença de glândula de veneno associada ao ovipositor de alguns braconídeos ou icneumonídeos. Este ovipositor e o veneno associado a ele podem ser usados como um ferrão para defesa, além de possibilitar a paralisação do hospedeiro para a oviposição. Há também icneumonídeos que colocam seus ovos na superfície do corpo de seus hospedeiros (sendo então parasitas externos ao invés de internos), este comportamento pode ser observado em Scoliidæ e Tiphiidæ (ambos Scolioidea - Apocrita). Nessas duas últimas famílias citadas estão agrupados Hymenoptera cujo ovipositor perdeu a função de por ovos, servindo apenas como ferrão para defesa e paralisação de seus hospedeiros. Eles são similares a maior parte dos representantes do grupo parasita cuja fêmea localiza o hospedeiro, paralisa-o e não o remove para um local preparado; um ovo é posto sobre o hospedeiro paralisado, o qual é abandonado pela vespa. Outras vespas, após terem paralisado sua presa ou hospedeiro, levam-na para um local preparado para recebê-la, o número de pressas pode variar de um (por exemplo em Pompilidæ) a várias [por exemplo em Eumenidæ (Vespoidea) e Sphecidae] e ainda existem outros (Vespidae) que maceram os tecidos de sua presa antes de oferecê-los, progressivamente, a suas larvas. Dessa forma vespídeos e esfecídeos abandonaram completamente o hábito parasita e tornaram-se predadores.

Apesar de muitos aculeatas e parasitas usarem outros artrópodes como alimento larval, os adultos se alimentam nas flores, basicamente de néctar, ou então, de líquidos dos corpos de suas presas. O contato dos Aculeata e parasita com as flores pode ter "guiado" a evolução desses grupos tornando o complexo labiomaxilar bem adaptado para sugar ou lambr néctar de flores pouco profundas.

Desde que flores contenham uma rica proteína (pólen) em adição ao néctar, não é de surpreender se algumas vespas que alcançaram o estágio predatório abandonassem a predação e passassem a

aprovisionar suas células de cria e posteriormente a isso estocassem pólen como alimento larval. Um exemplo que mostra que o último caso é possível é visto na família Masaridae, família relacionada a Vespidae (ambas Vespoidea), porém com adaptações das peças bucais para coleta de pólen e néctar em flores. Para o primeiro caso temos como exemplo várias vespas da família Sphecidae (por exemplo o gênero *Trypoxylon*), cujo ancestral, provavelmente, deu origem às abelhas, colocadas na superfamília Apoidea.

As abelhas, provavelmente, são um grupo monofilético originado de vespas esfecídeas. Um grupo que surgiu por ter uma nova situação adaptativa: pólen das Angiospermas para servir de alimento protéico para as larvas.

As abelhas são inteiramente dependentes das flores para se alimentarem, podendo não terem se originado antes do aparecimento das Angiospermas, estas eram predominantes no Cretáceo médio (120 milhões de anos atrás). A maioria das Angiospermas dessa época eram polinizadas, provavelmente, por besouros. Os fósseis de abelhas conhecidos, datados do Eoceno (40 milhões de anos atrás) indicam que para essa época as abelhas já eram especializadas e a maioria dos grupos de abelhas conhecidos hoje já existiam.

Recentemente um fóssil (Meliponinae) de 80 milhões de anos (Cretáceo) encontrado em âmbar na América do Norte (New Jersey) indica que as abelhas devam ter surgido há pelo menos 120 milhões de anos; evidências de que plantas eram polinizadas por abelhas estão datadas do início do Terciário, o que reforça a idéia sobre o tempo de surgimento das abelhas.

Porém, pela relativa escassez de registros fósseis, a história evolutiva das abelhas é de difícil determinação, tendo um grande grau de subjetividade, porém alguns pontos são possíveis de serem tratados.

As Angiospermas primitivas tinham flores relativamente rasas, assim podiam ser utilizadas como fonte de pólen e néctar por insetos de língua curta, incluindo muitos besouros, vespas e abelhas de língua curta. Com a elongação das peças bucais, como ocorre entre algumas abelhas com língua curta (por exemplo *Thrinchostoma* - Halictidae), e isto tendo sido conseguido independentemente e de maneiras diferentes, deve ser uma adaptação para utilização de flores estreitas e tubulares de Angiospermas mais especializadas. Dessa maneira, as abelhas com língua curta constituem um grupo diversificado, provavelmente os remanescentes de uma radiação dos Apoidea que ocorreu na época que muitas Angiospermas tinham flores rasas.

A ocorrência de um grande número de abelhas com língua curta (Colletidae) na Austrália, reforça a idéia de que esse grupo é pouco derivado em relação ao com língua longa; tendo este último representantes de uma segunda grande radiação adaptativa dos Apoidea. Plantas com flores estreitas e profundas devem ter surgido em coevolução com muitos de seus polinizadores, entre eles as abelhas com língua longa. Esta segunda radiação deve ter sido mais recente visto a similaridade entre as famílias desse grupo, particularmente Anthophoridae e Apidae.

A radiação das abelhas com língua longa deve ter sido posterior a das abelhas com língua curta e deve ter ocorrido no início do Terciário, pois os fósseis em bom estado são de abelhas especializadas, com língua longa, do final do Eoceno.

Não existe evidência fóssil sobre o comportamento social, a não ser quando alguém reconhece uma operária entre formas próximas as que existem hoje. Há uma boa quantidade desses fósseis

e todos são de abelhas de grupos cuja a sociabilidade é bastante desenvolvida [por exemplo *Trigona* (Meliponinae)].

Os fatos citados anteriormente, provavelmente, se deram nas regiões áridas centrais do supercontinente denominado Gondwana, o qual agrupava a África, América do Sul, Índia, Austrália e Antártica.

Classificação das abelhas e principais características de suas famílias

Existem cerca de 20.000 espécies de abelhas descritas, mas estima-se que esse número pode ser duplicado; 15% de todas as espécies de abelha parasitam ninhos de outras espécies onde colocam seus ovos. Suas larvas se desenvolvem às custas do alimento do hospedeiro e, normalmente, matam a larva deste. As espécies parasitas não transportam pólen e muitas vezes se parecem com vespas. 80% possuem hábito solitário que se caracteriza por não haver cooperação de maneira alguma entre os indivíduos, assim cada fêmea constrói, aprovisiona, realiza postura e fecha as células que formam seu ninho, após isso, ela geralmente morre, não havendo sobreposição de gerações.

Taxonomicamente, as abelhas pertencem à ordem Hymenoptera, subordem Apocrita, superfamília Apoidea.

Onze famílias de abelhas são reconhecidas. Sendo o número de representantes em cada uma delas estimado na seguinte ordem: Anthophoridae > Halictidae > Megachilidae > Apidae > Colletidae > Oxaeidae > Andrenidae > Mellitidae > Fidellidae > Ctenoplectridae > Stenotritidae.

Seguem algumas características das famílias acima mencionadas.

Colletidae

Considerada a mais primitiva das família das abelhas. Seus representantes possuem língua curta e bilobada ou bífida, semelhante à vespas esfecídeas. Apresentam tamanhos e pilosidade variada.

Os ninhos são construídos no solo, ou em cavidades em talos de plantas, ou em frestas em madeira. As células de cria se caracterizam por apresentarem um revestimento interno semelhante a celofane, este material é espalhado no interior da célula pela fêmea com auxílio de sua língua.

Cinco subfamílias são reconhecidas: Colletinae, Diphaglossinae, Enryglossinae, Hylaeinae e Xeromelissinae. Nelas encontramos espécies solitárias ou quase-sociais.

O pólen é transportado, em associação com néctar ou seco, pelas abelhas dessa família freqüentemente no fêmur e tíbia do terceiro par de patas e ocasionalmente no trocânter dessas mesmas patas ou na parte ventral do metassoma e em Hylaeinae e Enryglossinae é transportado no papo.

Stenotritidae

Família bastante relacionada à Colletidae. Porém com poucas informações disponíveis na literatura. O pólen é transportado pelas abelhas dessa família freqüentemente no fêmur e tíbia do terceiro par de patas em associação com néctar.

Andrenidae

A principal característica dessa família é a presença de duas suturas sub-antenas de cada lado da face.

Os ninhos são construídos no solo. Duas subfamílias são reconhecidas: Andreninae e Panurginae. Nelas são conhecidas espécies solitárias ou comunais.

O pólen é transportado seco pelas abelhas dessa família, frequentemente no fêmur e tíbia do terceiro par de patas; em Panurginae o pólen é associado a néctar.

Oxaeidae

São abelhas de vôo rápido. Apresentam tamanho moderado e eram colocadas, anteriormente, em Andrenidae. Os ninhos são construídos no solo. Uma subfamília é reconhecida: Oxaeinae, com espécies solitárias ou comunais.

O pólen é transportado seco pelas abelhas dessa família, frequentemente no fêmur e tíbia do terceiro par de patas.

Halictidae

Família bastante grande com representantes de tamanho bastante variado. São comumente atraídas por suor. Os ninhos são construídos no solo, ou em madeira podre. São reconhecidas três subfamílias: Halictinae, Nomiinae e Dufoureae, nelas encontramos espécies solitárias, comunais, quase-sociais, semi-sociais ou primitivo-sociais.

O pólen é transportado seco pelas abelhas dessa família, frequentemente no fêmur e tíbia do terceiro par de patas.

Mellitidae

São abelhas pouco derivadas. Os ninhos são construídos no solo ou em buracos na madeira. São solitárias.

O pólen é transportado pelas abelhas dessa família frequentemente na tíbia e basitarso do terceiro par de patas, seco ou em associação com néctar ou óleo.

Ctenoplectridae

Família relacionada à Mellitidae.

O pólen é transportado pelas abelhas dessa família frequentemente na tíbia e basitarso do terceiro par de patas em associação com óleo. As espécies são solitárias.

Fidellidae

Família associada à Megachilidae. Os ninhos são construídos no solo. As espécies são solitárias.

O pólen é transportado seco pelas abelhas dessa família exclusivamente na parte ventral do metassoma.

Megachilidae

Família bastante grande. Os ninhos são construídos no solo ou em cavidades em madeira, sendo forrados com folhas, ou pétalas, ou pêlos vegetais cortados pelas fêmeas, estes materiais podem ser unidos entre si com auxílio de barro ou resina vegetal. Duas subfamílias são reconhecidas: Lithurginae e Megachilinae, existindo espécies solitárias ou comunais.

O pólen é transportado seco pelas abelhas dessa família exclusivamente na parte ventral do metassoma.

Anthophoridae

Família também bastante grande. Possui grande diversidade entre seus representantes. Três subfamílias são reconhecidas: Anthophorinae, Nomadinae e Xylocopinae, nela podemos encontrar espécies solitárias, subsociais, comunais, quase-sociais, semi-sociais, intermediárias ou primitivo-sociais. Os ninhos são construídos no solo ou em cavidades na madeira.

O pólen é transportado pelas abelhas dessa família na tíbia ou basitarso, seco ou associado a óleo.

Apidae

Possuem estrutura especial para transporte de pólen, a corbícula, localizada na tíbia do terceiro par de patas, sendo semelhante a um cesto. O pólen é transportado nessa estrutura em associação com néctar ou óleo.

Os ninhos podem ser construídos livres ou em cavidades. Quatro subfamílias são reconhecidas: Apinae, Meliponinae, Bombinae e Euglossinae, com espécies solitárias, comunais, quase-sociais, semi-sociais, meso-sociais, social-avançadas ou hipersociais

Distribuição

Diferentemente de outros organismos, onde a maior abundância e diversidade encontra-se nas regiões tropicais, as abelhas parecem ser melhor representadas nas regiões xéricas do globo em comparação com as regiões tropicais (úmidas). Há uma explicação mais bem aceita para isso: muitas abelhas, como também vespas esfecóides, estocam seu alimento larval (para as abelhas pólen e néctar) em células escavadas no solo e com apenas uma fina camada de cera ou "celofane", secretada pela abelha, revestindo-as. Em ambientes úmidos a perda de alimento larval e imaturos por ataque de fungos é significativa e pode ser catastrófica. Assim, os grupos com maior sucesso em áreas úmidas são aqueles em que as abelhas constroem ninhos rasos no solo ou que não utilizam células simplesmente escavadas nele.

Apesar de poucas evidências, presume-se que o local de origem das abelhas tenha sido o interior do supercontinente denominado Gondwana, isso por duas razões: 1) acredita-se que o clima deste local tenha sido seco e 2) acredita-se em na porção oeste da Gondwana (África do Sul - América) tenham se originado as Angiospermas. Regiões xéricas, especialmente aquelas com

solos arenosos, são áreas comumente abundantes em vespas esfecóides, muitas das quais nidificam no solo, como já foi dito, as abelhas devem ter surgido dessas vespas em alguma época (provavelmente 120 milhões de anos atrás) e possivelmente em um local com as características mencionadas acima. Então, se as abelhas retiveram sua associação com as áreas xéricas e tiveram, quando comparadas com as Angiospermas, pouco sucesso em adaptar-se à climas úmidos, explica-se sua maior presença nas regiões secas do mundo.

Abaixo é dado, de maneira bastante resumida, a distribuição pelo globo das 11 famílias de abelhas.

Colletidae

Os maiores grupos de Colletidae são encontrados na Austrália, porém a família como um todo é representada em todo mundo.

Stenotritidae

São exclusivas da Austrália.

Andrenidae

Seus representantes são encontrados em todos os continentes, porém são escassas na porção tropical do Velho Mundo e pobremente representadas na América Equatorial, são ausentes na Austrália.

Oxaeidae

Encontradas em regiões tropicais e subtropicais da América do Norte e Sul.

Halictidae

São encontradas em várias partes do mundo, sendo bem representadas nas regiões tropicais.

Mellitidae

Encontradas no Velho Mundo, com poucos representantes nas regiões tropicais e não são encontradas na Austrália

Ctenoplectridae

Grupo encontrado no Velho Mundo em regiões tropicais e subtropicais

Fidellidae

Encontrada apenas na África do Sul e Chile.

Megachilidae

Família com ampla distribuição.

Anthophoridae

Ampla distribuição. A tribo Exomalopsini possui muitos representantes Neotropicais, são abelhas de tamanho pequeno e robustas.

Apidae

Família com representantes distribuídos em todo mundo. O gênero *Melipona* é exclusivamente Neotropical, como toda a subfamília Euglossinae.

Dispersão

Como as abelhas são boas voadoras, pode-se pensar que não tenham problemas para cruzar barreiras, como água por exemplo, ou sair de áreas onde o clima ou a vegetação sejam inóspitos. A abelha fêmea usualmente se acasala logo no início de sua vida adulta e carrega os espermatozóides vivos em sua espermateca por todo o restante de sua vida reprodutiva. Pode-se assumir, então, exceto para poucas abelhas eussociais (*Meliponinae*) onde a nova colônia que se origina por enxameação é dependente, por algum tempo, da colônia original, que uma única fêmea fecundada que cruze uma barreira pode nidificar, reproduzir e estabelecer uma nova população. Se ela carrega espermatozóides de vários machos, o que é comum, a limitação genética nessa nova população não deverá ser tão severa como se ela acasalasse-se com um único macho. A habilidade da abelha voar e encontrar locais ideais para nidificação e fontes de recursos em uma nova área também devem ser considerada para o estabelecimento da nova população.

Contudo, dados de distribuição, sugerem que muitos dos grupos de abelhas não são particularmente bons em cruzar barreiras. Muitas abelhas voam somente com tempo bom, permanecendo em seus ninhos durante períodos de mal tempo. E ainda, não apenas as espécies de abelhas solitárias, mas também as primitivamente sociais, comumente retornam ao mesmo local de nidificação para se reproduzirem, de forma que se comportam como espécies sedentárias.

Assim, para a maioria dos tipos de abelhas, a dispersão deve ter ocorrido por sua lenta expansão através dos continentes ou para massas de terra próximas, ou por transporte em continentes que se moviam (deriva continental). As faunas de abelhas das Antilhas e da Indonésia Central, contudo, mostram que ilhas entre continentes podem servir como passagem ("trampolim") para muitos taxa. Existe alguma evidência que abelhas solitárias e primitivamente sociais que nidificam em madeira ou talos de plantas cruzam com maior facilidade barreiras aquáticas de tamanho moderado do que outras que não utilizam esse tipo de substrato para nidificarem. Seria este o motivo pelo qual a grande porcentagem de abelhas com língua longa (mais derivadas) na Austrália são de grupos como *Lithurginae*, *Megachilini* e *Xylocopini*, os quais nidificam comumente em talos ou madeira.

Outras maneiras das abelhas terem dispersado é através de passagens de terra firme formadas quando o nível do mar baixou nos períodos glaciais e ainda, colônias inteiras de abelhas eussociais podem ter cruzado grandes barreiras de água em troncos de árvores que boiaram no oceano.

Desenvolvimento

Nos Hymenoptera, incluindo as abelhas, o modo de reprodução predominante é a partenogênese arrenótoca, onde ovos não fertilizados dão origem a machos e ovos fertilizados dão origem a fêmeas. Contudo partenogênese telítoca, onde os ovos dão origem somente a fêmeas, também ocorre, como exemplo temos *Apis mellifera capenses*.

As abelhas são insetos holometábolos, isto é, apresentam metamorfose completa, passando pelos estádios de ovo, larva, pupa e adulto.

O ovo das abelhas apresenta forma alongada, coloração hialina e tamanho variado de acordo com a espécie, os maiores são encontrados na subfamília Xylocopinae (Anthophoridae), 15 mm, já os de abelhas eussociais são pequenos.

Os ovos são colocados, normalmente, no interior de células construídas pela fêmea, porém em alguns meliponíneos (Apidae) ocorrem os denominados ovos tróficos, os quais são postos pelas operárias, geralmente sobre o favo ou nas bordas da célula de cria, e comidos pela rainha.

Após a eclosão do ovo surge a larva, nas abelhas são do tipo vermiforme, assim não possuem pernas e a cabeça é geralmente pouco desenvolvida em relação ao restante do corpo. O número de ínstaes (mudas) que ocorre nessa fase, para que haja crescimento do corpo, varia de 3 a 5 nas abelhas. Somente nesta fase e posteriormente como adulto e que ocorre a ingestão de alimento (pólen e néctar) pelas abelhas. A alimentação na fase de larva pode ser de dois tipos: massal, onde a fêmea após construir a célula de cria aprovisiona-a com o alimento, realiza a postura e a fecha, assim não há contato da fêmea com sua cria durante todo o desenvolvimento desta última. Este tipo de alimentação ocorre nas abelhas solitárias e nas da subfamília Meliponinae (abelhas sem ferrão). O outro tipo de alimentação é chamando progressiva, onde a fêmea realiza a postura no interior da célula de cria, o ovo eclode e então a fêmea passa a alimentara a larva progressivamente, de acordo com suas necessidades; este tipo de alimentação é encontrado, por exemplo, em *Apis mellifera*.

Duas denominações são utilizadas para as larvas: pré-defecantes e pós-defecantes. Essa denominação é relativa ao estado funcional do intestino da larva. Pois enquanto as larvas estão se alimentando elas não defecam, havendo poucas exceções. Isso ocorre porque há uma obstrução entre o intestino médio e o posterior da larva. Quando terminado o alimento a larva passa a defecar (a obstrução deixa de existir) e posteriormente tece seu casulo. Tal situação fisiológica e comportamental é atribuída por vários autores à ascendência parasitária das abelhas, como foi discutido no item sobre a origem das abelhas.

Um outro fenômeno interessante que ocorre em muitas espécies nessa fase, mais precisamente no último estágio larval ou de pré-pupa, é a diapausa (a larva fica "dormente"; a diapausa pode também ocorrer nas fases de pupa ou adulto, sendo porém mais comum no estágio de larva). Esta é atribuída a meios que os insetos possuem de sobreviver a períodos desfavoráveis do ambiente. Por exemplo, em Viçosa a espécie *Eufriesea violacea* (Euglossinae) passa toda a estação seca do ano no último estágio larval, assim ocorre apenas uma geração por ano pois seu ciclo dura, aproximadamente, 9 meses.

A pupa nas abelhas é do tipo livre, assim assemelha-se ao adulto, porém é frágil e despigmentada. É nesta fase que ocorrem as transformações que terminarão com a emergência do adulto. Com o passar do tempo, o qual varia de espécie para espécie, (por exemplo *Eufriesea*

violacea permanece de 40 a 50 dias nesta fase, *Melipona quadrifasciata* (Apidae) 15 a 25 dias, ambas em condições de laboratório) a pupa vai se pigmentando e seu exoesqueleto se enrijecendo. Para se ter uma idéia da idade da pupa (ou grau de seu desenvolvimento) das abelhas utiliza-se nomenclatura apropriada, assim 3 etapas são consideradas:

POB (pupa de olho branco): primeira etapa, a pupa acabou de surgir ou é bastante jovem, é totalmente despigmentada;

POR (pupa de olho rosa): segunda etapa, sendo então intermediária, algum pigmento está presente no tegumento e o exoesqueleto apresenta certa rigidez;

POP (pupa de olho preto): a pupa já está com seu desenvolvimento avançado, a pigmentação do corpo nesta etapa é rápida e em pouco tempo surgirá o adulto.

O adulto das abelhas é familiar a nós, sendo sua forma ativa. Alimenta-se nas flores, sugando néctar e ingerindo pólen, nas espécies sociais estes produtos são armazenados e sofrem transformações, sendo posteriormente consumidos pelas abelhas da colônia.

A longevidade do adulto é bastante variável, dependendo principalmente de fatores climáticos, predadores e doenças. Em situações favoráveis esse tempo é variável de espécie para espécie e mesmo dentro da mesma espécie, por exemplo, fêmeas de Euglossini podem viver de 50 dias (*Eufriesea violacea*) a 5 meses (*Exaerete frontalis*) em condições de cativeiro, operárias de *Apis mellifera* vivem de 30 a 40 dias enquanto que a rainha pode viver até 4 anos.

Chave simplificada, baseada em fêmeas não parasitas, para reconhecimento das famílias de abelhas de fácil ocorrência no Brasil.

1 - abelhas de língua curta.....	2
1a - abelhas de língua longa.....	5
2 - glossa truncada, geralmente bilobada ou bífida, semelhante a de vespas.....	COLLETIDAE
2a - glossa não como acima.....	3
3 - área subantenal definida, com 2 carenas subantenais.....	ANDRENIDAE
3a - sem área subantenal definida, 1 carena subantenal.....	4
4 - abelhas geralmente com forte brilho metálico, nervura basal fortemente arqueada.....	HALICTIDAE
4a - abelhas de tamanho moderado com o abdome de coloração metálica.....	OXAEIDAE

5 - presença de escopa ventral.....	MEGACHILIDAE
5a - não como acima.....	6
6 - escopa tíbio-tarsal, abelhas com densa pilosidade.....	ANTHOPHORIDAE
6a - abelhas com corbícula.....	APIDAE

Características das associações encontradas entre as abelhas.

nível social		1	2	3	4	5	6	7	8
solitária		-	-	-	-	+	-	-	-
subsocial		-	-	-	-	+	+	-	-
	comunal	-	_*	-	+	-	-	-	-
	quase-social	-	_*	+	+	-	-	-	
parasocial	intermediário	+	+	-	+	+	-	-	-
	semi-social								
	primitivo-social	+	+	+	+	+	-	-	+
	meso-social	+	+	+	+	+	+	+	+
eussocial	social avançado	+	+	+	+	-		+	+
	hipersocial	+	-	+	+	-	-	+	+

1 - ocorrência de castas; 2 - ocorrência de desenvolvimento ovariano nas operárias sob qualquer situação (ausência ou presença de rainha, super população, etc.); 3 - sobreposição de gerações (* exceto alguns *Xylocopa*); 4 - cooperação na criação dos imaturos; 5 - sobrevivência em isolamento da fêmea fundadora; 6 - alimentação progressiva da cria; 7 - estocagem de alimento; 8 - elevado número populacional | - = ausente; + = presente

Bibliografia relacionada

- Abelhas: milhares de espécies polinizadoras. **Informe Agropecuário 13 (149)**. 1987.
- Batra, SWT. Solitary bees. **Scientific American 250(2)**: 120-127. 1984.
- Borror, DJ e DeLong, DM. **Estudo dos Insetos** (trad.). p418-487. 1964.
- Dressler, R.L. Biology of the orchid bees (Euglossini). **Ann. Rev. Ecol. Syst. 13**:373-394, 1982.
- Jayasingh,DB. The comparative population dynamics of eight solitary bees and wasps (Aculeata; Apocrita; Hymenoptera) Trap-Nested in Jamaica. **Biotropica 12(3)**: 214-219. 1980.
- Linsley,EG. The ecology of solitary bees. **Hilgardia 27(19)**: 543-599. 1958
- Michener, CD. Biogeography of the bees. **Annals of the Missouri Botanical Garden 66**:301-322. 1979.
- Michener, CD. **The social behavior of the bees - a comparative study**. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press. . 404p.1974
- Moure, JS. Notas sobre as mamangabas. **Boletim Agrícola 4(12-13)**:1-31. 1946.
- Nogueira-Neto, P. **A criação de abelhas indígenas sem ferrão**. São Paulo, Chácaras e Quintais. 320p . 1970.
- Riddick,EW. Nest distribution of the solitary bee *Andrena macra* Mitchell (Hymenoptera: Andrenidae), with observation on nest structure. **Proc. Entomol. Soc. Wash. 94(4)**: 568-575. 1992.
- Roubik, DW. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge Univ. Press. 514p. 1989.
- Strinckler,K. Specialization and foraging efficiency of solitary bees. **Ecology 60(5)**: 998-1009. 1979.
-