

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em Área de Restinga do Nordeste do Maranhão

ORLEANS SILVA¹, MÁRCIA M C REGO², PATRÍCIA M C ALBUQUERQUE², MARINA C RAMOS²

¹Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação / UFMA; orleans_silva@yahoo.com.br;

²Lab. de Estudos sobre Abelhas – Lea, Depto. Biologia.

Univ. Federal do Maranhão, Av. dos Portugueses s/n, Campus do Bacanga, 65085-580, São Luís, MA

Edited by Angelo Pallini – UFV

Neotropical Entomology 38(2):186-196 (2009)

Euglossina Bees (Hymenoptera: Apidae) in an Area with Sandbanks in the Northeast of the State of Maranhão, Brazil

ABSTRACT - The bees of subtribe Euglossina are an important component of neotropical fauna and have greater species diversity in tropical forests than in spits. They play an important role in the pollination of several plant species and are considered good indicators of environmental conditions. From February 2005 to January 2006, a total of 429 specimens belonging to three genera [*Euglossa* (Latreille), *Eulaema* (Lepeletier) and *Eufriesea* (Cockerell)] and 14 species were collected. *Eulaema cingulata* (Fabricius) (24.5%), *Euglossa cordata* (L.) (20.5%) and *Eufriesea nigrescens* (Friese) (19.8%) were the most abundant species, representing 64.8% of all bees collected. Rainfall was the environmental variable with the greatest relative influence on species composition, particularly for some species of *Eufriesea*. *Euglossa cordata* and *Eg. gaianii* Dressler nested in trap nests, suggesting they are resident species. The larger number of individuals and greater richness of species compared with data available in the literature may result from the great variety of plant species found in the areas adjacent to the collection site.

KEY WORDS: Apoidea, abundance, attractiveness, fragrance, nest

RESUMO - As abelhas da subtribo Euglossina são importantes elementos da fauna neotropical, ocorrendo em maior diversidade em floresta tropical que em área de restinga. Essas abelhas são responsáveis pela polinização de inúmeras espécies de plantas, sendo consideradas boas indicadoras das condições ambientais. De fevereiro/2005 a janeiro/2006 foram coletados 429 indivíduos pertencentes a três gêneros [*Euglossa* (Latreille), *Eulaema* (Lepeletier) e *Eufriesea* (Cockerell)] e 14 espécies. As espécies mais frequentes foram *Eulaema cingulata* (Fabricius) (24,5%), *Euglossa cordata* (L.) (20,5%) e *Eufriesea nigrescens* (Friese) (19,8%), constituindo 64,8% dos indivíduos. Pluviosidade foi a variável ambiental que teve maior importância relativa sobre a variação da composição de espécies, pelo menos para algumas espécies de *Eufriesea*. *Eg. cordata* e *Eg. gaianii* Dressler nidificaram em ninhos armadilhas colocados na área, o que sugere que são espécies residentes. A grande abundância e riqueza de espécies, quando comparadas a outros trabalhos, podem ser devidas ao mosaico de distintas formações vegetais encontrado nas áreas adjacentes ao sítio específico de coleta

PALAVRAS-CHAVE: Apoidae, abundância, atratividade, fragrância, ninho

A diversidade de abelhas da subtribo Euglossina é maior nas florestas tropicais (Rickleffs *et al* 1969, Oliveira & Campos 1995, Nemésio & Morato 2006), chegando a representar até 25% do total da comunidade de Apoidea (Roubik & Hanson 2004).

Em vegetação aberta, como área de restinga e caatinga, os inventários têm registrado poucas espécies dessas abelhas (Neves & Viana 1997, Viana *et al* 2002, Aguiar & Zanella 2005), sendo encontradas apenas aquelas consideradas

tolerantes a estas áreas (Peruquetti *et al* 1999, Tonhasca Jr *et al* 2002). Por outro lado, sugere-se que as matas ciliares que ocorrem nas regiões de dunas e restingas seriam imprescindíveis para a sobrevivência de Euglossina, pois funcionariam como sítio de nidificação, barreira à intensa radiação solar e oferta de recursos alimentares (Neves & Viana 1999). Algumas espécies dessas abelhas foram observadas nidificando e coletando recursos em áreas de dunas, restingas e caatinga (Aguiar 2005, Aguiar *et al* 2005, Correia *et al*

2005), o que mostra a importância desses ambientes para reprodução e forrageio de Euglossina, além de reforçar o papel das mesmas como agentes polinizadores e, portanto, essenciais para o funcionamento destes ecossistemas (Dodson *et al* 1969, Oliveira-Rebouças & Gimenez 2004, Correia *et al* 2005).

A importância dos machos dessas abelhas para a fecundação cruzada das plantas foi enfatizada por Janzen (1971), ao registrar que várias espécies de Euglossina podem voar por vários quilômetros durante sua vida. Esse fato é particularmente importante para a manutenção das muitas espécies vegetais auto-incompatíveis (Bawa 1974, Bawa *et al* 1985, Machado *et al* 2006) e que apresentam populações isoladas devido à destruição e fragmentação do habitat (White *et al* 2002).

Da mesma forma, a manutenção da vegetação de restinga é essencial para a sobrevivência das Euglossina, já que habitats grandes e ricos em espécies de plantas apresentam locais de nidificação, recursos nutritivos e proteção da diversidade de abelhas e de sua função ecológica como polinizadoras (Kevan & Baker 1983, Harris & Johnson 2004, Kremen *et al* 2007).

Entretanto, os efeitos deletérios das atividades humanas, tais como a rápida construção de residências e estradas, facilidades comerciais e tráfego automotivo tornam as áreas de restinga e dunas as mais ameaçadas de todos os ecossistemas da região costeira (Viana & Alves-dos-Santos 2002).

Apesar de a área de restinga em estudo apresentar pouca influência antrópica e estar inserida em uma Unidade de Proteção Integral, o rápido crescimento do turismo, associado à intensa especulação imobiliária, além da ausência de uma política de educação ambiental, pode modificar as condições do habitat e promover o declínio ou extinção local de espécies da fauna e da flora.

Este trabalho objetiva investigar a fauna de Euglossina em uma área de restinga do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, procurando verificar se a vegetação primária influencia a diversidade de Euglossina quando comparada a outros ambientes; quais as espécies potencialmente residentes, dada a alta temperatura, solo arenoso e vegetação aberta da área de estudo; se a relação entre a variação na abundância das espécies e as variáveis ambientais (temperatura, umidade e pluviosidade) é mais forte do que a esperada ao acaso; e, por último, determinar os compostos aromáticos mais atrativos na área de restinga.

Material e Métodos

Os Lençóis Maranhenses, de classificação biogeográfica denominada Reino Costeiro Intertropical (MMA 1996), são formações de cordões de dunas costeiras móveis, inseridas nos limites do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses (115.000 ha), no litoral oriental do Maranhão (Nordeste do Brasil).

A vegetação do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses – PNLM é caracterizada por áreas de vegetação pioneira e restinga. Ocorrem ainda os manguezais e as matas ciliares (MMA/IBAMA 2002). De acordo com os estudos feitos para o Plano de Manejo do PNLM (IBAMA, 2003), a restinga dessa região é composta por espécies próprias deste tipo de

vegetação, mas também de cerrado, caatinga e floresta pluvial sobre areias recentes. Espécies arbustivas são dominantes nas restingas, mas comunidades herbáceas também se apresentam em grandes extensões circundando lagos.

O sítio específico de estudos é uma restinga em estado natural, inserida em uma propriedade de 200 ha localizada no entorno do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses (2°43'25,52"S; 42°49'48,33"W).

Foram realizadas coletas quinzenais de fevereiro de 2005 a janeiro de 2006, das 7:00h às 12:00h, utilizando cinco substâncias odoríferas: eucaliptol, eugenol, benzoato de benzila, salicilato de metila e vanilina. A captura das abelhas foi realizada de acordo com Rebêlo & Cabral (1997). Foram confeccionadas armadilhas consistindo de garrafas pet contendo chumaço de algodão embebido em essência e dois orifícios laterais, as quais foram suspensas em ramos de árvores a 1,5 m de altura do solo e mantidas distantes, aproximadamente, 8 mumas das outras.

As abelhas eram coletadas no momento da entrada na armadilha com o uso de rede entomológica, mortas em frasco matador e acondicionadas em sacos plásticos devidamente etiquetados para posterior triagem e identificação. As abelhas foram depositadas na Coleção Científica do Laboratório de Estudos sobre Abelhas (*Lea*), Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão.

Simultaneamente à coleta de Euglossina nas essências, ninhos armadilhas confeccionados em madeira foram utilizados no mesmo local para a obtenção de ninhos de espécies nidificando em cavidades preexistentes. Os ninhos armadilhas foram vistoriados mensalmente, com auxílio de um otoscópio. As espécies que nidificaram foram comparadas àquelas coletadas nas essências para se obter informações mais consistentes acerca da assembleia de Euglossina na área de restinga estudada.

Para testar as diferenças do número de indivíduos coletados nas diferentes substâncias odoríferas ao longo do ano, foi utilizado o teste Kruskal-Wallis, seguido de comparações múltiplas de Mann-Whitney, com correção de Bonferroni (Sokal & Rohlf 1995). O teste Qui-quadrado (χ^2) foi utilizado na verificação de diferenças na riqueza de espécies e abundância entre os gêneros de Euglossina. Esse teste também foi utilizado para analisar a variação mensal na abundância relativa dos indivíduos e proporção sexual dos indivíduos que emergiram dos ninhos armadilha (Zar 1996). Para verificar se os gêneros foram atraídos diferencialmente às essências, foi aplicado o teste G de independência (Zar 1996).

Para verificar a associação entre as variáveis ambientais (temperatura, umidade e pluviosidade) e as espécies, foi realizada análise direta de gradiente através da CCA (análise de correspondência canônica, Ter Braak 1986). O comprimento do gradiente foi determinado através da DCA (análise de correspondência dendrítica), com os valores das espécies transformados para $\log(x+1)$. A análise resultou em um comprimento de gradiente de 2,6 desvios-padrão (dp). Assim, a CCA foi conduzida com interpretação via biplot (devido ao gradiente ser menor que 3 dp). Os valores das espécies foram transformados para $y_i = \log(x_i + 1)$, onde x_i é a abundância absoluta da espécie i . Os valores das variáveis ambientais foram padronizados para ter média zero

e variância unitária. A padronização remove arbitrariedades das unidades de medida das variáveis ambientais e permite que os coeficientes canônicos sejam comparáveis uns aos outros, mas não influencia os outros aspectos da análise (Ter Braak 1986). A robustez da análise foi verificada através de 999 permutações de Monte Carlo, usando o modelo reduzido e do tipo restrita para estrutura temporal. O procedimento de Monte Carlo foi usado para testar a hipótese nula de que as espécies não estão relacionadas com as variáveis ambientais. Essas análises foram realizadas com auxílio do programa CANOCO for WINDOWS versão 4.5 (Ter Braak 1988).

O índice de diversidade da fauna de Euglossina na restinga foi calculado pela função de Shannon-Wiener, utilizando o logaritmo neperiano (Krebs 1999). Embora esse índice possa ser o mais apropriado para comparações de diversidade entre assembléias de espécies (Magnussen & Boyle 1995, Jost 2006), Magurran (2004) aponta algumas desvantagens, como a dificuldade em comparar valores do índice e o fato de assumir que todas as espécies estão representadas na amostra. Para reduzir esse problema, os valores de diversidade foram transformados para o exponencial do índice de Shannon-Wiener - exp (H'), o que permite calcular a diversidade em termos do número efetivo de espécies (Hill 1973). Como o exp (H') mede o número de espécies igualmente comuns que produziria a mesma heterogeneidade da amostra (Peet 1974, Alatalo & Alatalo 1977), é possível observar a magnitude da diferença entre os valores a serem comparados (Jost 2006). Além disso, foi realizado o procedimento Jackknife para estimar o índice de Shannon-Wiener, resultando na construção do intervalo de confiança de 95% (Zahl 1977). Os

intervalos foram comparados, e aqueles que não apresentaram sobreposição foram considerados significativamente diferentes. As estimativas foram realizadas com auxílio do programa SPADE ("Species Prediction and Diversity Estimation") (Chao & Shen 2005).

Resultados

Foram coletados 429 indivíduos pertencentes a três gêneros, *Euglossa* (Latreille), *Eulaema* (Lepeletier) e *Eufriesea* (Cockerell), e 14 espécies. Não houve diferença significativa na riqueza de espécies entre os gêneros ($\chi^2 = 1,85$; G. L. = 2; P = 0,395), apesar de *Euglossa* ter apresentado o maior número de espécies. Entretanto, *Eufriesea* foi o gênero mais abundante ($\chi^2 = 11,09$; G. L. = 2; P = 0,003), constituindo 38,2% dos indivíduos.

As espécies mais frequentes foram *Eulaema cingulata* (Fabricius) (24,5%), *Euglossa cordata* (L.) (5,20,55%) e *Eufriesea nigrescens* (Friese) (5,19,85%), constituindo 64,8% dos indivíduos (Tabela 1).

A distribuição de frequência mostrou que a maioria das espécies coletadas foi representada por menos de 30 indivíduos (Tabela 2). Entretanto, foi encontrada considerável uniformidade na distribuição dos indivíduos entre as espécies (Fig 1), resultando no índice de diversidade estimado de 1,93 (Tabela 3).

Os indivíduos estiveram ativos durante todo o ano. Entretanto, as visitas não foram homogêneas, havendo diferença significativa de abundância entre os meses ($\chi^2 =$

Tabela 1 Frequência relativa e flutuação sazonal das espécies de Euglossina coletadas em área de restinga do entorno do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, de fevereiro/2005 a janeiro/2006, utilizando armadilhas odoríferas. ☀ = período de estiagem; ☁ = período chuvoso.

| Espécies | Fev | Mar | Abr | Mai | Jun | Jul | Ago | Set | Out | Nov | Dez | Jan | Total | % |
|--|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-------|------|
| | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Eulaema cingulata</i> (Fabricius) | 6 | | | 18 | 6 | 9 | 13 | 28 | 8 | 7 | 5 | 5 | 105 | 24,5 |
| <i>Euglossa cordata</i> (L.) | 8 | 5 | | 11 | 9 | 5 | 20 | 14 | 6 | 3 | 4 | 3 | 88 | 20,5 |
| <i>Eufriesea nigrescens</i> (Friese) | 25 | 21 | | 16 | 20 | | 1 | | | | 1 | 1 | 85 | 19,8 |
| <i>Eufriesea ornata</i> (Mocsary) | 9 | 21 | 16 | 5 | | | | | | | 2 | 3 | 56 | 13,1 |
| <i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier | 8 | 6 | | 14 | 8 | | 2 | 4 | 1 | 2 | 2 | 2 | 49 | 11,4 |
| <i>Euglossa modestior</i> Dressler | 1 | | | 2 | 2 | 4 | 4 | 4 | | | 2 | | 19 | 4,4 |
| <i>Eufriesea surinamensis</i> (L.) | 1 | 11 | 3 | | | | | | | | 1 | 16 | 16 | 3,7 |
| <i>Eufriesea superba</i> (Hoffmannsegg) | | | | | | | 1 | | | 1 | 1 | | 3 | 0,7 |
| <i>Euglossa chalybeata</i> Friese | 1 | | | | 1 | | | 1 | | | | | 3 | 0,7 |
| <i>Euglossa gaimanii</i> Dressler | | | | | | 1 | | | | | | | 1 | 0,2 |
| <i>Euglossa liopoda</i> Dressler | | | | | | | 1 | | | | | | 1 | 0,2 |
| <i>Euglossa melanotricha</i> Moure | | | | 1 | | | | | | | | | 1 | 0,2 |
| <i>Euglossa fimbriata</i> Rebêlo & Moure | | | | | | | | 1 | | | | | 1 | 0,2 |
| <i>Eulaema meriana</i> (Olivier) | | | | | | | | | | 1 | | 1 | 1 | 0,2 |
| N. indivíduos | 11 | 80 | 52 | 66 | 46 | 19 | 42 | 52 | 15 | 13 | 18 | 15 | 429 | 100 |
| N. espécies | 3 | 7 | 6 | 6 | 6 | 4 | 7 | 6 | 3 | 4 | 7 | 6 | 14 | |

174,89; G.L. = 11; P < 0,001), sendo mais frequentes durante o período chuvoso (janeiro a junho), com o máximo de abundância e de riqueza de espécies em março (Tabela 1).

Essa observação é reforçada pelos resultados do diagrama de ordenação da Análise de Correspondência Canônica (ACC). Entre as variáveis ambientais consideradas, a pluviosidade foi a que teve maior importância relativa sobre a variação na composição de espécies (correlação “inset”: pluviosidade: 0,86; temperatura: 0,57; umidade: 0,55).

O eixo canônico 1 explicou 31,4% da variabilidade dos dados sem considerar as variáveis ambientais, as quais explicaram 43,5% ($100 \times 0,37/0,85$). Dessa porção da variabilidade, 71,4% foi explicada no eixo 1. Os testes de Monte Carlo revelaram relações significativas entre as variáveis ambientais e as espécies (para o primeiro eixo canônico: F = 3,47; P = 0,03; para todos os eixos canônicos: F = 1,92; P = 0,03) (Tabela 4). Projetando-se os pontos das abelhas sobre o eixo de pluviosidade, por exemplo, é possível observar que *Eufriesea surinamensis* (L.), *Ef. ornata* (Mocsary) e *Ef. nigrescens* foram encontradas principalmente nos meses chuvosos, *Eulaema nigrita* Lepeletier em meses com pluviosidade intermediária e as demais espécies, colocadas à esquerda do diagrama, nos meses de menor pluviosidade (Fig 2). Esses resultados concordam com os anteriormente mencionados (Tabela 1), indicando que as espécies de *Eufriesea*, exceto *E. superba* (Hoffmannsegg), mantiveram maior atividade no período chuvoso.

Houve diferença significativa na atratividade entre as essências (Kruskal-Wallis: H = 36,65; P < 0,001), com exceção da comparação entre eucaliptol e vanilina (P = 0,07). Além disso, o padrão de atratividade foi diferente entre os gêneros (Teste G = 313,14; G.L. = 8; P < 0,0001): *Euglossa* foi mais atraída por eucaliptol, enquanto *Eulaema* e *Eufriesea*, por eugenol.

As três espécies mais abundantes variaram suas preferências pelas substâncias odoríferas ao longo do ano. Enquanto *Eg. cordata* foi atraída quase que exclusivamente ao eucaliptol, *El. cingulata* foi mais atraída pelo eugenol durante o seu pico de atividade, entre julho e outubro (período de estiagem). *Ef. nigrescens*, que manteve atividade quase exclusiva no período chuvoso, foi atraída por vanilina nos meses mais chuvosos, de fevereiro a abril, e por eugenol e demais essências nos meses com menor índice pluviométrico (Fig 3).

Foram encontrados 31 ninhos armadilhas sendo utilizados por *Eg. cordata* e seis por *Euglossa gaiannii* Dressler. Os ninhos de *Eg. cordata* foram fundados entre abril e outubro,

Tabela 2 Distribuição de frequência das espécies de Euglossina coletadas em área de restinga do entorno do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, de janeiro/2005 a janeiro/2006.

| Número de indivíduos | Número de espécies | Porcentagem de espécies |
|----------------------|--------------------|-------------------------|
| 1-30 | 9 | 64,3 |
| 31-60 | 2 | 14,3 |
| 61-90 | 2 | 14,3 |
| 91-120 | 1 | 7,1 |

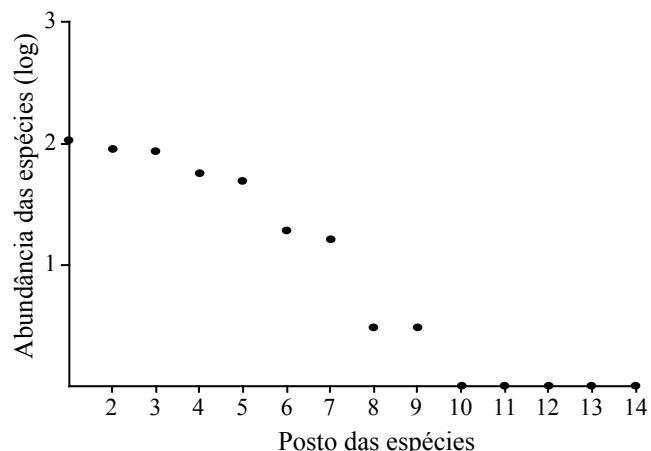


Fig 1 Distribuição de abundância das espécies de Euglossina amostradas em área de restinga do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, de fevereiro/2005 a janeiro/2006.

com maior intensidade no mês de julho. Por outro lado, *Eg. gaiannii* utilizou os ninhos armadilhas por um período mais curto, entre junho e setembro (Fig 4).

A proporção sexual dos 80 indivíduos de *Eg. cordata* produzidos nos ninhos foi 37,5% de machos e 62,5% de fêmeas, que é significativamente diferente da proporção 1:1 ($\chi^2 = 6,25$; G.L. = 1; P = 0,01). Entretanto, essa proporção foi significativamente igual à proporção sexual encontrada entre os 21 indivíduos de *Eg. gaiannii* ($\chi^2 = 2,03$; G.L. = 1; P = 0,18).

Discussão

Quando comparada aos dados disponíveis na literatura, a diversidade de Euglossina encontrada no presente estudo foi cerca do dobro daquela em área de dunas, mata ciliar e Mata Atlântica (Neves & Viana 1999, Peruquetti *et al* 1999, Viana *et al* 2002), mesmo com cerca da metade da carga horária de amostragem destes trabalhos. Da mesma forma, quando comparada à fauna de outros ambientes de vegetação aberta, como as dunas litorâneas (Viana *et al* 2002), cerrado (Alvarenga *et al* 2007, Souza *et al* 2005) e manguezal (Neves & Viana 1997), ou até mesmo outras áreas de restinga (Farias *et al* 2008), a assembleia de espécies de Euglossina da restinga do PNLM apresentou maior diversidade de espécies. Aparentemente, áreas de Mata Atlântica apresentam diversidade de espécies menor do que a encontrada na restinga do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. No Parque Estadual do Rio Doce – PERD, por exemplo, Nemésio & Silveira (2006) também encontraram diversidade menor que no presente estudo, mesmo tendo sido, este ambiente, amostrado por um período cinco vezes maior e com maior número de substâncias odoríferas.

A considerável riqueza e diversidade de espécies encontradas neste estudo provavelmente estão relacionadas ao mosaico de distintas formações vegetais de áreas adjacentes ao sítio de coleta. Assim, a ocorrência de mata ciliar e áreas de vegetação mais densa ocorrendo em brejos, áreas de cerrado e cerradão, podem representar importantes fontes de recursos

Tabela 3 Comparação da riqueza e diversidade de espécies do presente estudo com outros trabalhos. A diversidade foi calculada a partir do exponencial do índice de Shannon-Wiener [$\exp(H')$].

| Ambiente | Riq. esp | $\exp(H')$ | H' estimada | LiIC95 % | LsIC95 % | CH | SO | N. arm | Autor | Local |
|--------------------------------------|----------|------------|-------------|----------|----------|-----|----|---------|-----------------------------|----------------|
| Floresta Amazônica | 37 | 12,81 | 2,57* | 2,51 | 2,63 | 144 | 5 | 5 | Silva & Rebêlo 1999 | Maranhão |
| Floresta Amazônica sb | 33 | 10,91 | 2,17* | 2,09 | 2,25 | 264 | 8 | 24 | Oliveira & Campos 1996 | Amazonas |
| Floresta Amazônica copa | 35 | 8,58 | 2,41* | 2,34 | 2,48 | 264 | 8 | 27 | Oliveira & Campos 1996 | Amazonas |
| Floresta Secundária | 19 | 8,25 | 2,14* | 2,04 | 2,24 | 144 | 5 | 5 | Brito & Rêgo 2001 | Maranhão |
| Mata ciliar/cerrado | 16 | 7,61 | 2,07 | 1,96 | 2,19 | 96 | 5 | 5 | Carvalho <i>et al</i> 2006 | Maranhão |
| Restinga | 14 | 6,69 | 1,93 | 1,85 | 2,01 | 120 | 5 | 5 | Este trabalho | Maranhão |
| Área urbana - Mata Atlântica/cerrado | 14 | 5,58 | 1,73* | 1,67 | 1,79 | 144 | 5 | 20 | Nemésio & Silveira 2007 | Minas Gerais |
| Mata Atlântica/SI | 14 | 5,37 | 1,70* | 1,64 | 1,76 | 216 | 3 | 3 | Rebêlo & Garófalo 1991 | São Paulo |
| Mata ciliar/dunas | 7 | 3,06 | 1,13* | 1,07 | 1,20 | 480 | 5 | 5 | Neves & Viana 1999 | Bahia |
| Mata Atlântica - PERD | 18 | 5,31 | 1,68* | 1,61 | 1,76 | 588 | 13 | 78 | Nemésio & Silveira 2006 | Minas Gerais |
| Mata Atlântica - PERD | 15 | 4,01 | 1,43* | 1,28 | 1,58 | 96 | 16 | 20 a 24 | Perquetti <i>et al</i> 1999 | Minas Gerais |
| Mata Atlântica | 9 | 3,93 | 1,38* | 1,29 | 1,47 | 168 | 5 | 5 | Sofia <i>et al</i> 2004 | Paraná |
| Floresta secundária | 19 | 3,63 | 1,33* | 1,16 | 1,50 | 120 | 4 | 4 | Silva & Rebêlo 2002 | Maranhão |
| Mata Atlântica - Viçosa | 10 | 3,56 | 1,28* | 1,21 | 1,35 | 408 | 5 | 30 a 36 | Perquetti <i>et al</i> 1999 | Minas Gerais |
| Mata de tabuleiro - MCq | 11 | 3,13 | 1,14* | 1,10 | 1,19 | 91 | 7 | 14 | Aguiar & Gaglianone 2008 | Rio de Janeiro |
| Mata ciliar/dunas | 7 | 3,10 | 1,13* | 1,07 | 1,20 | 240 | 5 | 5 | Neves & Viana 1999 | Bahia |
| Mata de tabuleiro - MCP | 9 | 3,03 | 1,12* | 1,07 | 1,18 | 91 | 7 | 14 | Aguiar & Gaglianone 2008 | Rio de Janeiro |
| Mata Atlântica/EEZ | 10 | 2,80 | 1,04* | 0,95 | 1,13 | 216 | 3 | 3 | Rebêlo & Garófalo 1991 | São Paulo |
| Cerrado | 7 | 2,80 | 1,06* | 0,92 | 1,20 | 66 | 4 | 4 | Alvarenga <i>et al</i> 2007 | Minas Gerais |
| Manguezal | 12 | 2,64 | 0,98* | 0,92 | 1,03 | 120 | 5 | 15 | Neves & Viana 1997 | Bahia |
| Mata de tabuleiro - MF | 10 | 2,64 | 0,98* | 0,93 | 1,03 | 91 | 7 | 14 | Aguiar & Gaglianone 2008 | Rio de Janeiro |
| Zona da mata | 9 | 2,34 | 0,85* | 0,81 | 0,89 | 144 | 6 | 6 | Farias <i>et al</i> 2008 | Paraíba |
| Mata Atlântica/tabuleiro sb | 11 | 1,95 | 0,68* | 0,60 | 0,77 | 56 | 6 | 6 | Martins & Souza 2005 | Paraíba |
| Dunas | 7 | 1,89 | 0,64* | 0,57 | 0,70 | 432 | 5 | 5 | Viana <i>et al</i> 2002 | Bahia |
| Transição tabuleiro/Mata Atlântica | 6 | 1,55 | 0,45* | 0,38 | 0,52 | 64 | 6 | 6 | Souza <i>et al</i> 2005 | Paraíba |
| Mata Atlântica/tabuleiro copa | 3 | 1,35 | 0,31* | 0,27 | 0,35 | 56 | 6 | 6 | Martins & Souza 2005 | Paraíba |
| Duna/restinga | 7 | 1,23 | 0,22* | 0,16 | 0,27 | 144 | 6 | 6 | Farias <i>et al</i> 2008 | Paraíba |

O índice de Shannon-Wiener foi estimado a partir do estimador Jackknife, gerando os respectivos intervalos de confiança de 95%. O asterisco (*) indica os valores que não apresentaram sobreposição do intervalo de confiança com o presente estudo. Riq. esp = riqueza de espécies; LiIC95% = limite inferior do intervalo de confiança; LsIC95% = limite superior do intervalo de confiança; CH = carga horária; SO = número de substâncias odoríferas usadas; N. arm. = número de armadilhas usadas; sb = sub-bosque; SI = Secção Itaoca; PERD = Parque Estadual do Rio Doce; MCq = Mata do Carvão queimada; MCP = Mata do Carvão preservada; EEZ = Estação Experimental de Zootecnia; MF = Mata do Funil.

Tabela 4 Resultados da CCA e testes de significância de Monte Carlo da influência das variáveis ambientais (temperatura, umidade e pluviosidade) sobre a variação da composição de espécies de Euglossina ao longo do ano, de fevereiro/2005 a janeiro/2006.

| Eixos | 1 | 2 | 3 | 4 | Inércia total |
|--|-------|-------|--------|-------|---------------|
| Autovalor | 0,26 | 0,06 | 0,03 | 0,16 | 0,85 |
| Percentual cumulativo da variância: | | | | | |
| • De espécies | 31,40 | 39,50 | 44,00 | 63,10 | |
| • Da relação espécie var. ambientais | 71,40 | 89,80 | 100,00 | 0,00 | |
| Soma de todos os autovalores | | | | | 0,85 |
| Soma de todos os autovalores canônicos | | | | | 0,37 |

Teste de Monte Carlo

Teste de significância do primeiro eixo canônico: $F = 3,66$; $P = 0,43$.

Teste de significância para todos os eixos canônicos: $F = 2,09$; $P = 0,41$

| Matriz de correlação das variáveis ambientais | | | |
|---|-------------|---------|--------------|
| | Temperatura | Umidade | Pluviosidade |
| Temperatura | 1,00 | | |
| Umidade | -0,67 | 1,00 | |
| Pluviosidade | -0,68 | 0,68 | 1,00 |

| Fator de Inflação da variância (VIP) | | | |
|--------------------------------------|-------------------|---------------|-------------------|
| | Média (ponderada) | Desvio padrão | Fator de inflação |
| Temperatura | -0,32 | 0,98 | 2,19 |
| Umidade | 0,21 | 1,00 | 2,19 |
| Pluviosidade | 0,14 | 1,11 | 2,26 |

florais e de nidificação, permitindo a ocorrência de uma fauna rica em abelhas Euglossina na área de restinga.

Reforçando essa hipótese, todas as espécies coletadas por Rebêlo & Cabral (1997) em cerrado distante 20 km da área do presente estudo, exceto *Exaerete smaragdina* (Guérin), foram encontradas na área de restinga. Além disso, das espécies coletadas na área estudada, cinco também estiveram presentes na área de cerradão adjacente, como *Eg. cordata*, *Euglossa chalybeata* Friese, *Euglossa modestior* Dressler, *Euglossa melanotricha* Moure, *El. cingulata*, *El. nigrita* e *Ef. nigrescens* (Silva et al, no prelo).

Em área de dunas, *Eg. cordata* tem sido registrada com maior frequência que abelhas de tamanho corporal maior, como *El. cingulata* e *El. nigrita* (Viana et al 2002, Farias et al 2008). Segundo Farias et al (2008), é provável que nas

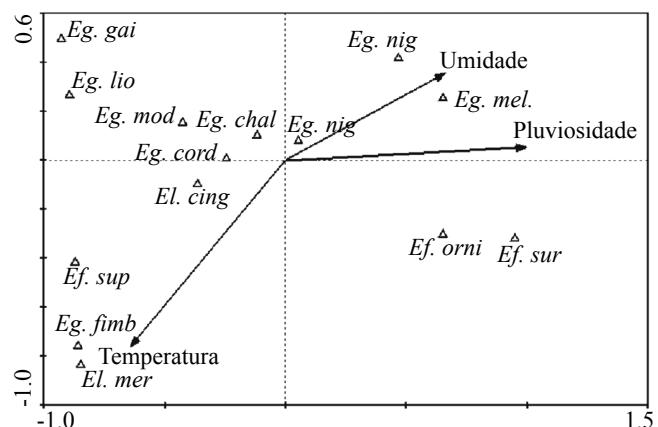


Fig 2 Diagrama de ordenação da Análise Canônica de Correspondência (ACC), no qual estão representadas as espécies em relação às variáveis ambientais avaliadas (temperatura, umidade e pluviosidade). A ordenação refere-se à influência das variáveis ambientais sobre a variação mensal da abundância das espécies de Euglossina em área de restinga do entorno do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. O eixo 1 é o horizontal e o eixo 2 é o vertical. As espécies são: Eg. nig = *Euglossa nigrescens*; Eg. orn = *Eufriesea ornata*; Eg. sup = *Eufriesea superba*; Eg. sur = *Eufriesea surinamensis*; Eg. chal = *Euglossa chalybeata*; Eg. cord = *Euglossa cordata*; Eg. fimb = *Euglossa fimbriata*; Eg. gai = *Euglossa gaimanii*; Eg. lio = *Euglossa liopoda*; Eg. mel = *Euglossa melanotricha*; Eg. mod = *Euglossa modestior*; El. cing = *Eulaema cingulata*; El. mer = *Eulaema meriana*; El. nig = *Eulaema nigrita*.

altas temperaturas desse ambiente, *El. nigrita* tenha maior dificuldade de termorregulação do que abelhas menores de *Eg. cordata*. Essa observação reforça a hipótese de May & Casey (1983), de que em alta velocidade do vento a pubescência de *Eulaema* retarda agradavelmente a perda de calor, podendo conduzir ao superaquecimento.

Entretanto, no presente estudo, onde o vento é considerável durante todo o ano, com velocidade alcançando 10 m/s, *El. cingulata*, de tamanho grande e pubescente, foi a espécie mais abundante. A predominância de abelhas solitárias grandes também tem sido registrada em vários ambientes de vegetação aberta (Costa & Ramalho 2001, Viana & Alves-dos-Santos 2002, Albuquerque et al 2007). Além disso, os resultados de May & Casey (1983) foram criticados por Stone & Willmer (1989), que mostraram que o uso de gradientes da linha de regressão como indicadores de termorregulação, quando constitui uma pobre aproximação dos dados reais (quando a regressão tem valores de r não-significativos), torna-se insignificante.

A predominância de abelhas de grande porte em ambientes arenosos de dunas e restingas foi associada, por outros autores, com a interferência de ventos fortes sobre a atividade de coleta de recursos pelas abelhas menores (Gottschberger et al 1988, Viana 1999, Albuquerque et al 2007). Entretanto, este efeito poderia ser menor para Euglossina, uma vez que as abelhas apresentam tamanho corporal de médio a grande porte (*Eufriesea* de 14 a 26 mm, *Eulaema* de 20 a 30 mm e *Euglossa* de 8 a 18 mm de comprimento).

Como essas abelhas apresentam grande capacidade de

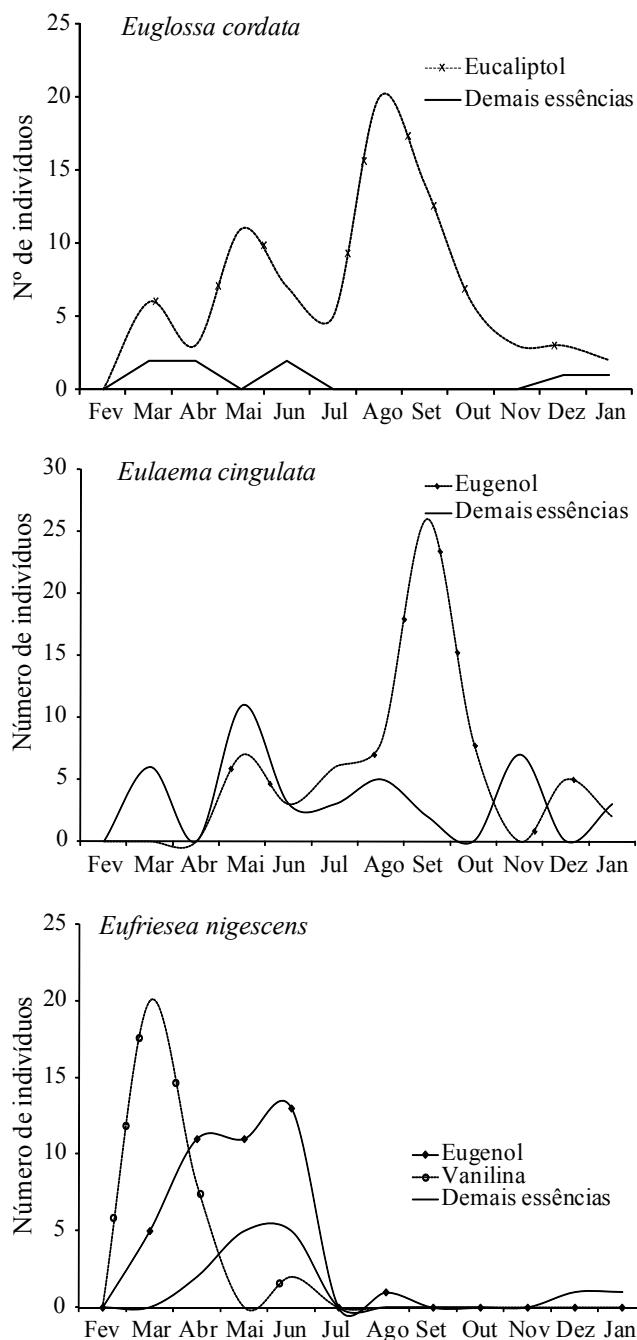


Fig 3 Variação nas preferências por iscas de cheiro das três espécies de Euglossina mais abundantes na área de restinga do entorno do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, de fevereiro/2005 a janeiro/2006.

vôo (Janzen 1971), parece mais provável que a abundância relativa de Euglossina de porte médio e grande seja reflexo da complexidade da vegetação, tanto no sítio de coleta, como nas áreas adjacentes. Estudos com ninhos armadilhas podem auxiliar na determinação de quais espécies poderiam estar associadas ao ambiente específico de coleta.

Assim, a nidificação de *Eg. cordata* e *Eg. gaianni* em ninhos armadilhas, por exemplo, sugere que essas espécies

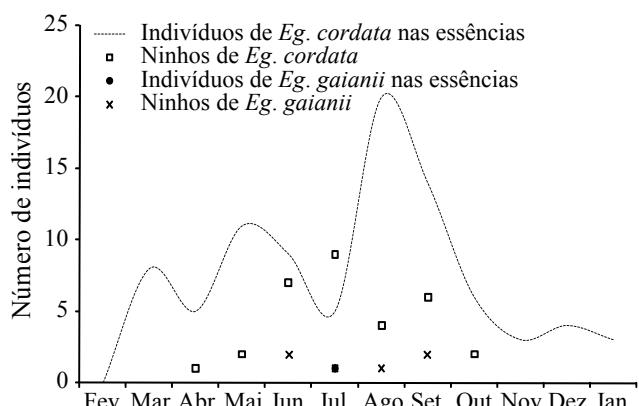


Fig 4 Número de machos de *Euglossa cordata* e *Euglossa gaianni* coletados nas essências e número de ninhos armadilhas utilizados por estas espécies em área de restinga do PNLM, de fevereiro/2005 a janeiro/2006.

sejam residentes. De fato, foram observadas várias fêmeas de *Eg. cordata* coletando resina do caule de *Protium heptaphyllum* (Burseraceae) e de flores de *Delachampia scandens* (Euphorbiaceae) e *Clusia nemorosa* (Clusiaceae).

Resinas florais, por serem utilizadas na construção de células de cria por muitas Euglossina (Zucchi et al 1969, Dressler 1982, Gonzalez & Gaiani 1990), representam um fator limitante à nidificação e, por consequência, à residência em um dado habitat. Locais ricos em espécies de plantas podem prover às abelhas solitárias locais de nidificação e recursos alimentares, protegendo a diversidade das mesmas e sua função ecológica como polinizadores (Gathmann & Tscharntke 2002).

A disponibilidade de recursos, por sua vez, pode ter favorecido a residência dessas abelhas na área de estudo, a despeito das condições climáticas e geológicas da área de restinga. Essa idéia é reforçada por Viana et al (2002), que encontraram várias Euglossina nidificando em ninhos armadilhas em dunas litorâneas da Bahia, entre as quais *Eg. cordata*.

A espécie *Ef. ornata*, embora bastante frequente no presente estudo e em área de cerrado adjacente (Rebêlo & Cabral 1997), não foi coletada em áreas de cerrado e de cerradão (Silva et al, no prelo), a menos de 20 km da área de coleta. Essa constatação torna-se relevante, uma vez que Euglossina apresenta grande capacidade de forrageio. Janzen (1971) registrou um raio de vôo de 23 km do local do ninho para fêmeas de *Ef. surinamensis*. Uma vez que os machos não estão associados ao sítio de nidificação, eles podem voar a distâncias maiores do que as fêmeas, podendo alcançar 40 km em poucos dias (Williams & Dodson 1972).

Reforçando essa hipótese, Dick et al (2004) encontraram pouca evidência de diferenciação genética em *Ef. ornata* nos lados opostos da Bacia Amazônica (compreendendo até 3000 km de distância), sugerindo alto nível de fluxo gênico a longa distância.

Entretanto, outros fatores podem estar envolvidos na dispersão das abelhas. Embora a distância de forrageio

esteja relacionada ao tamanho corporal, muitas espécies de abelhas solitárias podem ter menor amplitude de forrageio se a estrutura local do habitat parecer ser mais importante que a estrutura da paisagem em larga escala (Gathmann & Tscharntke 2002). Essa idéia é reforçada pelos registros de Kroodsma (1975), em que machos de Euglossina marcados permaneceram por vários dias em uma mesma área. Segundo Ackerman (1982), a escassez ou abundância severa de nutrientes, fragrâncias e fêmeas pode induzir a migração ou mudança do comportamento de forrageio dos machos de Euglossina.

É provável, portanto, que a abundância razoável de *Eg. ornata* encontrada na área de restinga deste estudo e do cerrado adjacente (Rebêlo & Cabral 1997), assim como a ausência de registro dessa espécie em outros habitats, como no cerrado e cerradão (Silva *et al.*, no prelo), seja consequência da concentração de algumas espécies de Euglossina em áreas particulares, provavelmente em resposta à disponibilidade de recursos (Armbruster 1993). Na área de restinga estudada, por exemplo, machos de *Eg. ornata* foram observados coletando néctar em flores de *Centrosema brasiliatum* (Fabaceae) e pólen em *Senna* sp. (Caesalpinaeae), confirmando a utilização de recursos disponíveis daquela área, podendo, assim, restringir seu raio de forrageamento a este ambiente.

Muitos insetos tropicais apresentam abundância sazonal (Wolda 1978). Em floresta decidua, Euglossina são mais frequentes e numerosas durante o período chuvoso (Janzen *et al.* 1982). Variação na abundância semelhante ao presente trabalho também foi encontrada em outros ecossistemas (Rebêlo & Cabral 1997, Oliveira 1999, Silva & Rebêlo 1999).

A ocorrência de abelhas numa dada estação pode ser influenciada por vários fatores, como os períodos de nidificação e emergência (Ackerman 1983). Como em áreas tropicais a variação da temperatura é mínima, umidade e pluviosidade são aparentemente melhor candidatas a fatores abióticos primários na determinação de flutuação sazonal (Ramos & Wolda 1985).

Reforçando essa hipótese, os coeficientes “intraset” da Análise de Correspondência Canônica indicaram que a pluviosidade parece ser um dos principais fatores que influenciam a atividade anual de Euglossina na restinga do PNLM, pelo menos para algumas espécies de *Eufriesea*. Apesar de as variáveis ambientais apresentarem correlações entre si, não houve problema de redundância na análise. Os fatores de inflação da variância (VIP) foram inferiores a 2,5. Apenas em casos em que o VIP for maior que 10, poderá haver problemas de multicolinearidade ou redundância (Marquardt 1970, Hair *et al.* 1995).

Alguns autores também mostraram que espécies de *Eufriesea* apresentam atividade restrita ao período chuvoso (Roubik & Ackerman 1987, Wittman *et al.* 1988, Rebêlo & Garofalo 1991), o que pode estar relacionado à diapausa prepupal, sendo as mesmas univoltinas (Peruquetti & Campos 1997, Viana *et al.* 2001).

Eulaema cingulata e *Eg. cordata* estiveram ativas durante praticamente todo o ano, sendo mais frequentes no período de estiagem, padrão também encontrado em

diversos ecossistemas (Rebêlo & Cabral 1997, Silva & Rebêlo 1999). Esse padrão de atividade anual pode estar relacionado ao comportamento reprodutivo dessas espécies. De fato, *Eg. cordata* utilizou os ninhos armadilhas com mais intensidade no mês anterior ao seu pico de atividade nas essências.

A ocorrência de multivoltinismo em espécies tropicais é comum, e em espécies de vida longa e rápida multiplicação, as gerações se sobrepõem, resultando num largo pico sazonal (Wolda 1988), o que provavelmente ocorre em algumas espécies de *Euglossa* e *Eulaema*.

Muitos trabalhos têm mostrado a baixa atratividade do salicílico de metila (Janzen *et al.* 1982, Gomes & Lacerda 1992, Oliveira & Campos 1996). Esses e outros levantamentos realizados na mesma região fitogeográfica também demonstraram pouca eficiência da substância na atração de machos de Euglossina (Rebêlo & Cabral 1997, Carvalho *et al.* 2006).

Embora exista diferença interespecífica e geográfica na escolha da fragrância (Pearson & Dressler 1985), as espécies de Euglossina podem ser atraídas a um conjunto definido de essências (Ackerman 1989). O eucaliptol, por exemplo, é bastante atrativo a espécies do gênero *Euglossa* (Peruquetti *et al.* 1999, Silva & Rebêlo 1999, Brito & Rêgo 2001), padrão também diagnosticado neste estudo.

A detecção e discriminação entre diferentes odores podem, certamente, facilitar a partição de fontes de fragrâncias entre as espécies de Euglossina, bem como beneficiar a comunicação química intra-específica (Eltz *et al.* 2006). A atração aos odores também pode variar ao longo do ano. Enquanto neste trabalho o eucaliptol foi mais atrativo no período de estiagem, Pearson & Dressler (1985) encontraram, em Floresta Tropical do Peru, maior atratividade do cineol (similar ao eucaliptol) na estação chuvosa. É provável que o pico de atratividade do eucaliptol na área de estudo seja reflexo do padrão de emergência de machos de *Eg. cordata*, uma vez que o mesmo atraiu quase exclusivamente essa espécie. Reforçando essa hipótese, o pico de emergência de machos de *Eg. cordata* nos ninhos armadilhas foi seguido por um aumento na atividade dessa espécie no eucaliptol. Essa observação concorda com a hipótese de Zimmerman & Madrinan (1988) e Ackerman (1983), que sugeriram que a variação sazonal na atração a algumas essências poderia estar relacionada à estrutura etária e ao padrão de nidificação e emergência de Euglossina.

Observações adicionais da fenologia das plantas visitadas por Euglossina, incluindo espécies de Orchidaceae, relacionadas à análise da estrutura etária da população podem favorecer a compreensão da ecologia de Euglossina e a conservação da delicada relação inseto-planta que se estabelece no ecossistema.

Os resultados apresentados mostram a alta riqueza e diversidade de espécies de Euglossina na restinga do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, quando comparadas a relatos de outras áreas. Dessa forma, a manutenção do mosaico estrutural da restinga é essencial para a preservação das populações dessas abelhas, de sua função na reprodução da comunidade de plantas e nos processos do ecossistema.

Agradecimentos

Ao Engº Agrônomo Manoel Nascimento pela concessão da área de amostragem e apoio logístico durante todas as fases deste trabalho e ao Sr. Manoel pelas assistências durante as coletas. Ao Prof Dr José Manuel Macário Rebêlo pelo auxílio na identificação das espécies. Ao PIBIC/CNPq/UFMA e FAPEMA pelas bolsas concedidas.

Referências

- Ackerman J D (1982) Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae). Vagabounds or trapiners? *Biotropica* 14: 241-248.
- Ackerman J D (1983) Diversity and seasonality of male euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in central Panamá. *Ecology* 64: 274-283.
- Ackerman J D (1989) Geographic and seasonal variation in fragrance choices and preferences of male euglossine bees. *Biotropica* 21: 340-347.
- Aguiar C M L (2005) Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera, Apidae) em uma área de Caatinga (Itatim, Bahia, Brasil). *Rev Bras Zool* 20: 457-467.
- Aguiar C M L, Zanella F C V (2005) Estrutura da comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae) de uma área na margem do domínio da caatinga (Itatim - BA). *Neotrop Entomol* 34: 15-24.
- Aguiar W M, Gaglianone M C (2008) Comunidade de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em remanescentes de mata estacional semidecidual sobre o tabuleiro no estado do Rio de Janeiro. *Neotrop Entomol* 37: 118-125.
- Albuquerque P M C, Camargo J M F, Mendonça J A C (2007) Bee community of a beach dune ecosystem on Maranhão Island, Brazil. *Braz Arch Biol Tech* 50: 1005-1018.
- Armbruster W S (1993) Within habitat heterogeneity on baiting samples of male euglossina, possible causes and implications. *Biotropica* 25: 127-128.
- Alatalo R, Alatalo R (1977) Components of diversity: Multivariate analysis with interaction. *Ecology* 58: 900-906.
- Alvarenga P E F, Freitas R F, Augusto S C (2007) Diversidade de Euglossini (Hymenoptera, Apidae) em áreas de cerrado do Triângulo Mineiro. *Biosci J* 23: 30-37.
- Bawa K S (1974) Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- Bawa K S, Perry D R, Beach J H (1985) Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer J Bot* 72: 331-345.
- Brito C M S, Rêgo M M C (2001) Community of male Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a secondary forest, Alcântara, MA, Brazil. *Braz J Biol* 61: 631-638.
- Carvalho C C, Rêgo M M C, Mendes F N (2006) Dinâmica de populações de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em mata Ciliar, Urbano Santos, Maranhão, Brasil. *Iheringia, Sér Zool*: 96: 249-256.
- Chao A, Shen T J (2005) Program SPADE (species prediction and diversity estimation). Program and user's guide. (2003- 2005) Disponível em: <<http://chao.stat.nthu.edu.tw>>.
- Correia M C R, Pinheiro M C B, Lima H A (2005) Biologia floral e polinização de *Arrabidaea conjugata* (Vell.) Mart. (Bignoniaceae). *Acta Bot Bras* 19: 501-510.
- Costa J A S, Ramalho M (2001) Ecologia da polinização em ambientes de duna tropical (APA do Abaeté, Salvador, Bahia, Brasil). *Stienbus* 1: 141-153.
- Dick C W, Roubik D W, Gruber K F, Bermingham E (2004) Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography. *Mol Ecol* 13: 3775-3785.
- Dodson C H, Dressler R L, Hills H G, Adams R M, Williams N H (1969) Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164: 1243 -1249.
- Dressler R L (1982) Biology of the orchid bees (Euglossini). *Ann Rev Ecol Syst* 13: 373-394.
- Eltz T, Ayasse M, Lunau K (2006) Species-specific antennal responses to tibial fragrances by male orchid bees. *J Chem Ecol* 32: 71-79.
- Farias R C A P, Madeira-da-Silva M C, Pereira-Peixoto M H, Martins C F (2008) Composição e sazonalidade de espécies de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em mata e duna na área de proteção ambiental da Barra do Rio Mamanguape, Rio Tinto, PB. *Neotrop Entomol* 37: 253-258.
- Gathmann A, Tscharntke T (2002) Foraging ranges of solitary bees. *J Anim Ecol* 71: 757-764.
- Gomes L F, Lacerda L M (1992) Diversidade e flutuação de população de abelhas da sub-família Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) em dois ecossistemas de São Luís-Maranhão: mata e restinga. *Naturalia* nº especial: 187.
- Gonzalez J M, Gaiani M A (1990) Comentários bionómicos sobre dos nidos de *Euglossa cordata* (L.) (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Bol Entomol Venez* 5: 141-143.
- Gottschberger G, Camargo J M F, Silberbauer-Gottschberger I (1988) A bee pollinated tropical community: the beach dunes vegetation of ilha de São Luís - MA, Brazil. *Bot Jahrb Syst* 109: 469-500.
- Hair Jr J F, Anderson R E, Tatham R L, Black W C (1995) Multivariate data analysis. 3rd ed, New York, Macmillan, 742p.
- Harris L F, Johnson S D (2004) The consequences of habitat fragmentation for plant-pollinator mutualisms. *Int J Trop Insect Sci* 24: 29-43.
- Hill M O (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- IBAMA - Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (2003) Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses – Plano de Manejo. São Luís, Ibama, 2003.

- Janzen D H (1971) Euglossine bees as long distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
- Janzen D H, DeVries P J, Higgins M L, Kimsey L S (1982) Seasonal and site variation in Costa Rican Euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forests. *Ecology* 63: 66-74.
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.
- Kevan P G, Baker H G (1983) Insects as flower visitors and pollinators. *Ann Rev Entomol* 28: 407-453.
- Krebs C J (1999) Ecological methodology. 2nd ed, Addison-Wesley Educational Publisher, Inc, Meulo Park, 620p.
- Kremen C, Williams N M, Aizen M A, Gemmill-Herren B, LeBuhn G, Minckley R, Parker L, Potts S G, Roulston T, Steffan-Dewender I, Vázquez D P, Winfree R, Adams L, Crone E E, Greenleaf S S, Keitt T H, Klein A M, Regetz J, Ricketts T (2007) Pollination and other ecosystems services produced by mobile organisms: a conceptual framework of the effects of land-use change. *Ecol Lett* 10: 299-314.
- Kroodsma D E (1975) Flight distance of male Euglossine bees in orchid pollination. *Biotropica* 7: 71-72.
- Machado I C, Lopes A V, Sazima M (2006) Plant sexual systems and a review of the breeding systems studies in the caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Ann Bot* 97: 277-287.
- Magnussen T J B, Boyle T J B (1995) Estimating sample size for inference about the Shannon-Weaver and the Simpson indices of species diversity. *Forest Ecol Manag* 78: 71-84.
- Magurran AE (2004) Measuring biological diversity, Blackwell Science, Oxford, 256p.
- Marquardt D W (1970) Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics* 12: 591-256.
- Martins C F, Souza A K P (2005) Estratificação vertical de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em uma área de Mata Atlântica, Paraíba, Brasil. *Rev Bras Zool* 22: 913-918.
- May M L, Casey T M (1983) Thermoregulation and heat exchange in euglossine bees. *Phys Zool* 56: 541-551.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente (1996) Macrodiagnóstico da zona costeira brasileira. Ministério do Meio Ambiente e da Amazônia Legal, Brasília, 280p.
- MMA/IBAMA (2002) Plano de Manejo do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses. Ministério do meio Ambiente e da Amazônia Legal/ Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis, Brasília, 499p.
- Nemésio A, Morato E F (2006) The orchid-bee fauna (Hymenoptera, Apidae) of Acre State (northwestern Brazil) and a re-evaluation of euglossine bait-trapping. *Lundiana* 7: 59-64.
- Nemésio A, Silveira F A (2006) Edge effects on the orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae: Apini: Euglossina) at a large remnant of Atlantic Rain Forest. *Neotrop Entomol* 35: 313-323.
- Nemésio A, Silveira F A (2007) Orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) of Atlantic Forest fragments inside an urban area in southeastern Brazil. *Neotrop Entomol* 36: 186-191.
- Neves E L, Viana B F (1997) Inventário da fauna de Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) do baixo sul da Bahia, Brasil. *Rev Bras Zool* 14: 831-837.
- Neves E L, Viana B F (1999) Comunidade de machos de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) das matas ciliares da margem esquerda do Médio Rio São Francisco, Bahia. *An Soc Entomol Brasil* 28: 201-210.
- Oliveira M L (1999) Sazonalidade e horário de atividade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae), em floresta de terra firme na Amazônia Central. *Rev Bras Zool* 16: 83-90.
- Oliveira M L, Campos L A O (1995) Abundância, riqueza e diversidade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera: Apidae) em florestas contínuas de terra firme na Amazônia Central, Brasil. *Rev Bras Zool* 12: 547-556.
- Oliveira M L, Campos L A O (1996) Preferência por estratos florestais e por substâncias odoríferas em abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). *Rev Brasil Zool* 13: 1075-1085.
- Oliveira-Rebouças P, Gimenes M (2004) Abelhas (Apidae) Visitantes de flores de *Comoloia ovalifolia* DC Triana (Melastomataceae) em uma área de restinga na Bahia. *Neotrop Entomol* 33: 315-320.
- Pearson D L, Dressler R L (1985) Two-year study of male orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) attraction to chemical baits in lowland South-Eastern Peru. *J Trop Ecol* 1: 37-54.
- Peet R K (1974) The measurement of species diversity. *Ann Rev Ecol Syst* 5: 285-307.
- Peruquetti RC, Campos L A O (1997) Aspectos da biologia de *Euplusia violacea* Blanchard, 1840. *Rev Bras Zool* 4: 91-97.
- Peruquetti R C, Campos L A O, Coelho C D P, Abrantes C M V, Lisboa L C O (1999) Abelhas Euglossini (Apidae) de áreas de Mata Atlântica: abundância, riqueza e aspectos biológicos. *Rev Bras Zool* 16: 101-118.
- Ramos J A, Wolda H (1985) Description and distribution of two new species of *Selymbria* from Panamá (Homoptera, Cicadidae, Tibicinidae). *Carib J Sci* 21: 177-185.
- Rebêlo J M M, Cabral A J M (1997) Abelhas Euglossinae de Barreirinhas, zona litorânea da baixada oriental maranhense. *Acta Amazônica* 27: 145-152.
- Rebêlo J M M, Garofalo C A (1991) Diversidade e sazonalidade de machos de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) e preferências por iscas-odores em um fragmento de floresta no sudeste do Brasil. *Rev Bras Biol* 51: 787-799.
- Rickleffs R E, Adams R M, Dressler R L (1969) Species diversity of *Euglossa* in Panama. *Ecology* 50: 713-716.
- Roubik D W, Ackerman J D (1987) Long-term ecology of euglossine orchid-bees (Apidae: Euglossina) in Panamá. *Oecologia* 73: 321-333.
- Roubik D W, Hanson P E (2004) Orchids bees: biology and field guide. San Jose, Costa Rica, INBIO, 370p.
- Silva F S, Rebêlo J M M (1999) Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) of Buriticupu, Amazonia of Maranhão, Brazil. *Acta Amazônica* 29: 587-599.

- Silva F S, Rebêlo J M M (2002) Population dynamics of Euglossinae bees (Hymenoptera, Apidae) in a early second-growth forest of Cajual Island, in the State of Maranhão, Brasil. *Braz J Biol* 62: 15-23.
- Silva O, Rebêlo J M M, Albuquerque P M, Rêgo M M C Abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em área de cerrado, cerradão e mata de cocais do Nordeste do Maranhão, Brasil. *Neotrop Entomol* (no prelo).
- Sofia S H, Santos A M, Silva (C R M 2004) Euglossine bees (Hymenoptera, Apidae) in a remnant of Atlantic Forest in Paraná State, Brazil. *Iheringia* 94: 217-222.
- Sokal R R, Rohlf F J (1995) Biometry: the principles and practices of statistics in biological research. 3rd ed, N. York, Freeman, 887p.
- Souza A K P, Hernández M I M, Martins C F (2005) Riqueza, abundância e diversidade de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em três áreas da Reserva Biológica Guaribas, Paraíba, Brasil. *Rev Bras Zool* 22: 320-325.
- Stone G N, Willmer P G (1989) Endothermy and temperature regulation in bees: a critique of 'Grab and Stab' measurement of body temperature. *J Exp Biol* 143: 211-223.
- Ter Braak C J F (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- Ter Braak C J F (1988) CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (Version 2.1). Wageningen: Institute of Applied Computer Science, (1988. 95 p. (Technical Report LWA-88-02, TNO).
- Tonhasca Jr AG S, Blackmer JM, Albuquerque G S (2002) Abundance and diversity of Euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 34: 416-422.
- Viana B F (1999) A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae) das dunas interiores do rio São Francisco, Bahia, Brasil. *Neotrop Entomol* 28: 635-645.
- Viana B F, Alves-dos-Santos I (2002) Bee diversity of the coastal sand dunes of Brazil, p.135-153. In Kevan P, Imperatriz Fonseca V L (eds), *Pollination bees – The conservation link between agriculture and nature* – Ministry of Environment/Brasília, 313p.
- Viana B F, Kleinert A M P, Neves E L (2002) Comunidade de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) das dunas litorâneas do Abaeté, Salvador, Bahia, Brasil. *Rev Bras Entomol* 46: 539-545.
- Viana B F, Neves E L, Silva S O (2001) Aspectos da biologia de nidificação de *Euplusia mussitans* (Fabricius) (Hymenoptera, Apidae, Euglossina). *Rev Brasil Zool* 18: 1081-1087.
- Zahl S (1977) Jackknifing an index of diversity. *Ecology* 58: 907-913.
- Zar J K (1996) Biostatistical analisys. New Jersey: Prentice Hall. 662p
- Zimmerman J K, Madrinan S R (1988) Age structure of male *Euglossa imperialis* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) at nectar and chemical sources in Panama. *J Trop Ecol* 4: 303-306.
- Zucchi R, Sakagami S F, Camargo, J M F (1969) Biological observations on a neotropical parassocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. *J Fac Sci Hokkaido Univ, Series IV, Zool*, 17: 271-382.
- White G M, Boshier D H, Powell W (2002) Increase pollen flow counteracts fragmentation in the tropical dry forest: An example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *PNAS* 99: 2038-2042.
- Williams N H, Dodson C H (1972) Selective attraction of male euglossine bees to orchid floral fragrance and its importance in long distance pollen flow. *Evolution* 26: 84-95.
- Wittman D, Hoffmann M, Scholz E (1988) Southern distributional limits of euglossine bees in Brazil linked to habitats of the Atlantic – and subtropical rain forest (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Entomol Gen* 14: 53-60.
- Wolda H (1978) Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *J Anim Ecol* 47: 369-381.
- Wolda H (1988) Insect seasonality: Why? *Annu Rev Ecol Syst* 19: 1-18.

Received 25/IX/07. Accepted 10/II/09.