



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

María Argenis Bonilla Gómez

Caracterização da estrutura espaço-temporal da comunidade de abelhas euglossinas (Hymenoptera, Apidae) na Hiléia Baiana.

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) María Argenis Bonilla Gómez e aprovada pela Comissão Julgadora.

01/12/99 *[Signature]*

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas para obtenção do Título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

200000280

Campinas, dezembro de 1999

UNIVERSIDADE :  
UNICAMP  
B642e  
Ex.  
IBO BC/ 39841  
C. 278/00  
:  D   
CO 06.11.00  
A. 0810112000  
CPD

CM-00133179-3

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

**B642e** **Bonilla Gómez, María Argenis**  
Caracterização da estrutura espaço-temporal da comunidade de abelhas euglossinas (*Hymenoptera, Apidae*) na Hiléia Baiana/ María Argenis Bonilla Gómez.-- Campinas, SP: [s.n], 1999.  
174f: ilus.

Orientador: Woodruff Whitman Benson  
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Abelhas euglossinas. 2. Brasil. 3. Reserva Florestal de Linhares.  
I. Benson, Woodruff Whitman. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data da Defesa: 01/12/1999

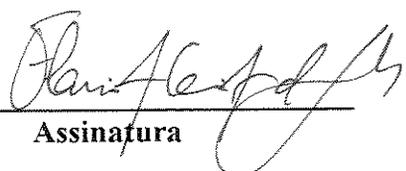
**Banca Examinadora**

**Titulares:**

**Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson (Orientador)**

\_\_\_\_\_  
Assinatura

**Prof. Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos (Presidente indicado)**

  
\_\_\_\_\_  
Assinatura

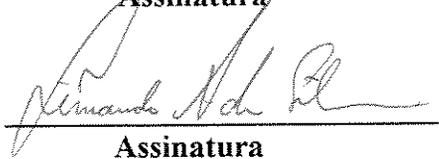
**Prof. Dr. Aricio Xavier Linhares**

  
\_\_\_\_\_  
Assinatura

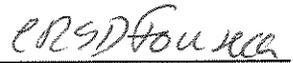
**Prof. Dr. João Vasconcellos Neto**

  
\_\_\_\_\_  
Assinatura

**Prof. Dr. Fernando Amaral da Silveira**

  
\_\_\_\_\_  
Assinatura

**Dr. Carlos Roberto Sorensen Dutra da Fonseca**

  
\_\_\_\_\_  
Assinatura

**Suplentes:**

**Profa. Dra. Maria Alice Garcia**

\_\_\_\_\_  
Assinatura

**Prof. Dr. José Roberto Trigo**

\_\_\_\_\_  
Assinatura

Dedico este trabalho a meus pais Carmen e Pedro,  
já que por seu esforço e suas renúncias eu consegui chegar até aqui.

## AGRADECIMENTOS

Ao professor Benson por sua orientação e apoio constante ao longo destes anos. Também porque acreditou em mim e esse fato mudou minha vida.

Ao professor Keith Brown cujo apoio e solidariedade foram fundamentais para mim durante a realização do doutorado.

A Paul Sammarco, Rodolfo Dirzo, Alberto Acosta e Paulo de Marco Jr. Pela leitura crítica dos primeiros manuscritos e pelas sugestões que contribuíram a melhorar notavelmente a forma e fundo da tese.

Aos professores Drs. Keith Brown, Aricio Xavier Linhares e Fernando da Silveira pelas sugestões e comentários durante a Pre-banca.

Ao Senhor Renato de Jesus, Gerente Ambiental da Reserva Florestal de Linhares por seu apoio e colaboração durante a fase de campo da tese na Reserva.

Aos funcionários da Reserva Florestal de Linhares pela amizade e apoio brindados durante o ano de realização da tese na Reserva. Muito especialmente a Dona Luzia e Dona Zenit.

Ao Senhor Antonio Coelho de Sousa quem me assistiu na coleta de campo, me abriu as portas de sua casa e me permitiu conhecer a realidade do povo brasileiro simples e sincero.

A CNPq, Programa Estudante Convênio de Pós-Graduação (PEC-PG) pela concessão de uma bolsa de estudos para a realização do doutorado. (Processo 190053/95-0).

A FAEP pela concessão de auxílio econômico para a terminação do curso (Auxílio Ponte).

A Arlindo, Gabi, Patto e Sergio pela amizade sincera ao longo destes anos e por compartilhar a solidão durante a fase de campo em Linhares. Nunca vou esquecer a moqueca da lagoa Juparaná.

A minha família: Carmen, Pedro, Cony, Lili, Blanca e recentemente Miguel Alejandro, por seu apoio e amor incondicionais necessários para se sobreviver longe de casa.

Finalmente, a Alberto por seu amor concreto e prático e sua enorme paciência que me obrigaram a por os pés no chão sempre que foi necessário.

## SUMÁRIO

Lista de Figuras Capítulo 1 .....	i
Lista de Tabelas Capítulo 1 .....	iv
Lista de Figuras Capítulo 2 .....	vii
Lista de Tabelas Capítulo 2.....	viii
Lista de anexos.....	ix
Resumo Geral.....	x
Abstract.....	xi
Introdução Geral.....	1
História natural e ecologia das abelhas euglossinas.....	4
Objetivos.....	9
Hipóteses biológicas e predições.....	10
Capítulo I. Distribuição espacial e temporal da diversidade das abelhas euglossinas (Hymenoptera: Apidae) na mata Atlântica do Espírito Santo, Brasil.....	12
Resumo.....	12
Introdução.....	14
Área de Estudo.....	15
Material e Métodos.....	17
Análise dos dados.....	19
Curvas de acumulação de espécies.....	19
Estimativas da riqueza de espécies.....	20
Modelo de distribuição da abundância das espécies.....	22

Distribuição espaço-temporal da abundância e riqueza de espécies.....	23
Distribuição espaço-temporal da diversidade.....	25
Resultados.....	27
Fauna .....	27
Curvas de acumulação de espécies.....	27
Estimativas da riqueza de espécies.....	30
Modelo de distribuição da abundância das espécies.....	32
Distribuição temporal da riqueza e da abundância.....	36
Distribuição espacial da riqueza e da abundância.....	47
Análise multivariada.....	50
Análise de agrupamento.....	50
Análise de componentes principais.....	55
Variação espacial e temporal da diversidade.....	57
Discussão.....	67
Capítulo 2. Análise morfológica da estrutura da comunidade de abelhas euglossinas da Reserva Florestal de Linhares (ES, Brasil).....	80
Introdução.....	82
Material e métodos.....	85
Análise dos dados.....	86
Variação sazonal na distribuição do tamanho corporal e do comprimento da glossa..	88
Espaço morfológico.....	88
Análises univariadas.....	88
Análises multivariadas.....	90

Estrutura morfológica da comunidade.....	91
Volume do espaço morfológico.....	92
Comunidades aleatórias.....	92
Resultados.....	94
Variação sazonal da distribuição do tamanho corporal.....	98
Variação sazonal da distribuição do comprimento da glossa.....	99
Espaço morfológico.....	102
Análises univariadas.....	102
Análises multivariadas.....	104
Análise de agrupamento.....	106
Análise de componentes principais.....	107
Estrutura morfológica da comunidade.....	112
Volume do espaço morfológico.....	112
Distância ao vizinho mais próximo.....	112
Comparação com comunidades aleatórias.....	114
Discussão.....	119
Considerações Finais.....	129
Literatura Citada .....	133
Anexos.....	153

## Lista de Figuras - Capítulo 1

- Figura 1. Localização da Reserva Florestal de Linhares e das áreas amostradas. Cada número representa uma réplica por cada área.....16
- Figura 2. Curva de coletor para as amostras espaciais de abelhas euglossinas coletadas em nove pontos de mata alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil; cada ponto foi amostrado durante 12 meses entre setembro de 1996 e agosto de 1997. Na curva inferior, cada ponto representa a média de 500 aleatorizações da ordem dos nove pontos. As barras de erro são os desvios padrão correspondentes de cada média do número acumulado de espécies; somente foram incluídos os desvios negativos por clareza na figura. A curva superior representa o número esperado de espécies estimado usando a curva de Coleman. O esforço de coleta é o total anual acumulado de horas de amostragem para cada um dos nove pontos (60 horas/ponto).....29
- Figura 3. Curva de acumulação de espécies para as amostras temporais de abelhas euglossinas coletadas durante um ano (setembro de 1996 até agosto de 1997) na mata alta pouco perturbada da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Na curva inferior, cada ponto representa a média de 500 aleatorizações da ordem dos 12 meses amostrados; as barras de erro são os desvios padrão correspondentes de cada média. A curva superior representa o número esperado de espécies estimado usando a curva de Coleman. O incremento no esforço de coleta, no eixo inferior, corresponde ao número total de horas nos nove pontos de amostragem a cada mês (45 horas/mês).....31
- Figura 4. Desempenho de quatro estimadores não paramétricos da riqueza total de espécies de

abelhas euglossinas para a Reserva Florestal de Linhares. (a) Chao 1; (b) Chao 2; (c) jackknife 1 e 2; (d) bootstrap. A curva inferior representa o número observado de espécies em função do esforço de coleta. A curva superior representa a riqueza total estimada com base em tamanhos sucessivamente maiores das amostras. Para todas as curvas, cada ponto representa a média de 500 aleatorizações da ordem das amostras.....33

Figura 5. Distribuição da ordem das abundâncias para as espécies de abelhas euglossinas amostradas na Reserva Florestal de Linhares. (a) abundância acumulada das 31 espécies; (b) ordem da abundância de 28 espécies na área da Peroba Osso; (c) ordem da abundância de 27 espécies na área da Farinha seca; (d) ordem da abundância de 27 espécies na área do Parajú. Em cada área a abundância de cada espécie é a soma nos três pontos de coleta. As espécies estão ordenadas desde a mais abundante até a menos abundante.....35

Figura 6. Distribuição de freqüências das abundâncias de 31 espécies de abelhas euglossinas amostradas durante doze meses na Reserva Florestal de Linhares (Histograma). A curva sólida representa o ajuste à distribuição lognormal truncada ( $\chi^2 = 1,75$ ; g. l. = 6;  $0,90 < p < 0,95$ ). Os parâmetros para a distribuição lognormal truncada foram média = 1,76 e variância = 0,99. O número esperado de espécies ( $S^*$ ), estimado usando os parâmetros da distribuição lognormal (Pielou 1975), foi de 32,07, incluindo-se as espécies ausentes na amostragem.....37

Figura 7. Distribuição temporal do número de espécies de abelhas euglossinas em três áreas de floresta alta pouco perturbada da Reserva Florestal de Linhares amostradas entre setembro de 1996 e agosto de 1997. Cada retângulo representa o erro padrão da média de três pontos por área (Peroba, Farinha, Parajú). A média é o traço central em cada caixa, e as linhas verticais representam o desvio padrão para cada média.....40

Figura 8. Distribuição temporal do número de indivíduos das 31 espécies de abelhas euglossinas amostradas em três áreas de floresta alta pouco perturbada da Reserva Florestal de Linhares. Cada retângulo representa o erro padrão da média de três pontos por área (Peroba, Farinha, Parajú). A média é o traço central em cada barra, e as linhas verticais representam o desvio padrão para cada média.....41

Figura 9. Variação sazonal da abundância das espécies de Euglossa, Eulaema e Exaerete. (a) Número total de indivíduos das espécies de Euglossa sem incluir a Eg. cordata e esta última apresentada separadamente; (b) Número acumulado de indivíduos de todas as espécies de Eulaema e Exaerete. Para os dois gráficos cada ponto representa a soma da abundância nos nove pontos amostrados.....44

Figura 10. Variação temporal da abundância das espécies de Eulaema. (a) Número acumulado de indivíduos de El. cingulata, e El. bombiformis; (b) El. nigrita e El. meriana. Cada ponto representa a soma da abundância nos nove pontos amostrados.....45

Figura 11. Variação temporal da abundância de Exaerete frontalis e Ex. smaragdina. Cada ponto no gráfico representa a soma da abundância nos nove pontos amostrados.....46

Figura 12. Variação sazonal da abundância das euglossinas parasitas do gênero Exaerete e seus hospedeiros de Eulaema (Kimsey 1979). (a) El. meriana, e Ex. frontalis; (b) El. nigrita e Ex. smaragdina.....48

Figura 13. Dendrogramas para nove pontos de amostragem de abelhas euglossinas na Reserva Florestal de Linhares. (a) Matriz sem transformar da abundância de 31 espécies, distância Bray Curtis; (b) matriz transformada extraíndo raiz quadrada da abundância de 19 espécies, excluímos 8 espécies de Euglossa e 4 de Eufriesea, distância Bray Curtis; (c) matriz sem transformar da abundância de 31 espécies, distância Euclidiana; (d) matriz transformada

igual que em (b), distância Euclidiana. Todos os dendrogramas foram construídos usando o método de ligação de média de grupo (UPGMA). Cofen é o coeficiente de correlação cofenética.....	54
Figura 14. Resultado da análise de componentes principais das amostras de 31 espécies de abelhas euglossinas coletadas entre setembro de 1996 e agosto de 1997 em nove pontos de floresta alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares.....	58
Figura 15. Contribuição dos componentes espaciais e temporais na determinação da diversidade $\beta$ para as amostras de abelhas euglossinas coletadas na Reserva Florestal de Linhares. (a) contribuição de cada área amostrada para a diversidade $\beta$ ; (b) contribuição de cada estação do ano para a diversidade $\beta$ .....	65
Figura 16. Número estimado de espécies compartilhadas (NEEC) em duas amostras aleatórias de 10, 100, 1000 e 10000 de indivíduos para (a) as áreas amostradas e (b) as estações do ano.....	66

### Lista de Tabelas – Capítulo 1

Tabela 1. Distribuição sazonal da abundância de 31 espécies de abelhas euglossinas capturadas entre setembro de 1996 e agosto de 1997 na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. As espécies estão organizadas em ordem decrescente de abundância total.....	28
Tabela 2. Riqueza estimada de abelhas euglossinas para 240, 360 e 540 horas de amostragem na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Cada valor representa a média para 500 aleatorizações da ordem das amostras espaciais.....	34
Tabela 3. Resumo dos resultados das análises de variância de dois fatores (mês e ponto de amostragem) sem replicação para (a) a riqueza e (b) a abundância das espécies de abelhas	

euglossinas amostradas em três áreas de floresta alta da Reserva Florestal de Linhares durante doze meses. Transformei os dados de riqueza de espécies usando a transformação Box-Cox [(riqueza)<sup>1,58</sup>] e os de abundância pela raiz quadrada. A análise de variância foi modelo misto; a variável fixa foi o mês e a variável aleatória o ponto (Zar 1996).....39

Tabela 4. Correlação (coeficiente  $\tau$  de Kendall) entre a riqueza e a abundância de abelhas euglossinas para os 12 meses amostrados na Reserva Florestal de Linhares. O total é a correlação para todos os meses entre a riqueza e a abundância somados os nove pontos. As probabilidades em negrito foram estatisticamente significativas para  $\alpha = 0,05$ .....42

Tabela 5. Distribuição espacial da abundância de 31 espécies de abelhas euglossinas coletadas em nove pontos de floresta alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Cada ponto foi amostrado durante 12 meses entre setembro de 1996 e agosto de 1997. As espécies foram ordenadas em ordem decrescente da abundância.....49

Tabela 6. Correlação (coeficiente  $\tau$  de Kendall) entre a riqueza e a abundância de abelhas euglossinas nos 9 pontos amostrados na Reserva Florestal de Linhares. O total é a correlação para cada ponto somados todos os 12 meses de amostragem. As probabilidades em negrito foram estatisticamente significativas para  $\alpha = 0,05$ .....51

Tabela 7. Resumo dos resultados da análise de variância da sazonalidade da abundância das três espécies de abelhas euglossinas mais comuns, Euglossa cordata, Eg. analis, e El. nigrita.....52

Tabela 8. Análise componentes principais da distribuição espacial da abundância de 31 espécies de abelhas euglossinas amostradas em nove pontos na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil.....56

Tabela 9. Parâmetros de diversidade estimados para amostras de abelhas euglossinas coletadas em três áreas de floresta alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo,

entre setembro de 1996 e agosto de 1997. Para as áreas cada entrada na tabela corresponde à média de três pontos, para as estações climáticas cada entrada corresponde à média de três meses.....59

- Tabela 10. Resumo dos resultados da análise de variância de um fator para a diversidade de amostras espaciais (entre áreas) e amostras temporais (entre estações climáticas) de abelhas euglossinas coletadas na Reserva Florestal de Linhares.....61
- Tabela 11. Resumo da variação espacial e temporal da diversidade  $\alpha$  e  $\beta$  para o conjunto de abelhas euglossinas amostradas entre Setembro de 1996 e agosto de 1997 em nove pontos da mata primária da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil.....62
- Tabela 12. Similaridade entre as riquezas de espécies, estimada pelo número esperado de espécies compartilhadas (NECC) em uma amostra aleatória de tamanho definido (Grassle e Smith 1976). (a) pares de áreas e (b) pares de estações.....64
- Tabela 13. Distribuição da abundância das espécies de abelhas euglossinas compartilhadas entre a Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil e outros locais do Neotrópico. As espécies foram ordenadas em ordem decrescente de abundância.....69

## Lista de Figuras - Capítulo 2

- Figura 17. Características morfológicas medidas nas abelhas euglossinas. (a) Cabeça de *Euglossinae* mostrando as características morfológicas relacionadas com o forrageamento de néctar, analisadas no estudo. (b) Características morfológicas relacionadas com tamanho corporal e a coleta de fragrâncias aromáticas. Explicação das abreviações de cada variável no texto....87
- Figura 18. Distribuição de frequências de (a) comprimento da asa anterior direta (ASA), variável indicativa de tamanho geral do corpo, (b) comprimento da glossa (GLS), e (c) largura da base da tíbia posterior (TPB). Todas as medidas são em milímetros. Dados sem transformação...96
- Figura 19. Distribuição da ordem do comprimento da asa anterior (a) e da glossa (b) para as 31 espécies de abelhas euglossinas coletadas na Reserva Florestal de Linhares.....100
- Figura 20. (a) Distribuição sazonal da abundância em cada categoria de tamanho corporal. (b) Distribuição sazonal da abundância em cada categoria de comprimento da glossa.....101
- Figura 21. Diagrama de classificação das 31 espécies de abelhas euglossinas, agrupadas usando uma matriz de distâncias euclidianas simples das 12 características morfológicas medidas para cada espécie. O método de ligação foi o de vizinho mais próximo. As abreviaturas das espécies como no Anexo 1.....105
- Figura 22. Componentes principais do espaço morfológico multidimensional definido por 12 características morfológicas medidas em 31 espécies de abelhas euglossinas e três subconjuntos do conjunto maior. À esquerda os componentes principais 1 e 2, à direita os componentes 1 e 3.....109
- Figura 23. Distribuição de frequências das distâncias ao vizinho mais próximo (DVP) no espaço morfológico ocupado por três subconjuntos de espécies e o conjunto total (31 espécies)..113

- Figura 24. Distribuição de frequências da média da distância ao vizinho mais próximo (MDVP). (a) Para 144 comunidades aleatórias e o conjunto real, com 31 espécies cada. (b) Para 203 comunidades aleatórias e o conjunto real com as espécies abundantes, com 12 espécies cada. A posição da MDVP para a comunidade real é destacada na figura.....117
- Figura 25. Padrão de associação entre DPDVP e MDVP. (a) 144 comunidades aleatórias e o conjunto real, com 31 espécies cada. (b) 203 comunidades aleatórias e o conjunto real, com 12 espécies cada. A posição da MDVP para cada comunidade real é destacada na figura..118

### Lista de Tabelas - Capítulo 2

- Tabela 14. Matriz de correlação entre a média aritmética das variáveis morfológicas transformadas usando logaritmo comum. A explicação de cada abreviatura é apresentada nos Materiais e Métodos. Os valores na tabela são coeficientes de correlação simples não corrigidos para comparações múltiplas.....95
- Tabela 15. Resumo dos resultados dos testes univariados para analisar a distribuição das espécies de diferentes conjuntos no espaço morfológico definido pelo tamanho corporal (asa) e o comprimento da glossa (glossa). O conjunto principal é o formado pelas 31 espécies encontradas durante um ano. Os outros conjuntos são subconjuntos do principal formados de acordo com os critérios explicados no texto.....103
- Tabela 16. Análise de componentes principais do espaço morfológico multidimensional definido por 12 características morfológicas medidas em 31 espécies de abelhas euglossinas, e três subconjuntos do conjunto maior.....108

Tabela 17. Análise de componentes principais. Autovetores para as 12 variáveis morfológicas medidas em 31 espécies de abelhas euglossinas encontradas na Reserva Florestal de Linhares, e três subconjuntos deste conjunto principal.....	110
Tabela 18. Média da distância ao vizinho mais próximo (MDVP), desvio padrão da distância ao vizinho mais próximo (DPDVP) e diferença (MDVP - DPDVP) observados para o conjunto de abelhas euglossinas, e porcentagem de comunidades aleatórias apresentado valores maiores ou iguais ao dos conjuntos reais.....	115

### Lista de Anexos

Anexo 1. Valores médios das variáveis morfológicas (transformados pelo $\log_{10}$ ) medidas para caracterizar o espaço morfológico ocupado por 31 espécies de abelhas euglossinas. Explicação das abreviações em Material e métodos. N é o número de abelhas medidas para cada espécie.....	153
--	-----

## RESUMO GERAL

Para caracterizar os padrões espaço-temporais da riqueza, abundância e morfologia de um conjunto de machos das abelhas euglossinas, amostramos as abelhas mensalmente com iscas de odor das fragrâncias de orquídeas em três áreas selecionadas aleatoriamente na mata alta de terra firme da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. As 16.177 euglossinas atraídas e identificadas ao longo de 12 meses, entre setembro de 1996 e agosto de 1997, pertenceram a 31 espécies. As espécies dominantes foram Euglossa cordata, Eg. analis e Eulaema nigrita. A análise de variância não forneceu evidência de heterogeneidade espacial na distribuição da riqueza na floresta estudada em Linhares, porém a riqueza mudou sazonalmente, com picos no começo (novembro) e no fim (abril) da estação quente e chuvosa. A abundância total das abelhas euglossinas apresentou um pico no fim da época de chuvas (março-abril) e durante a época seca (agosto). Estes resultados indicam que as amostragens de abelhas euglossinas restritas sazonal e espacialmente podem não ser representativas da abundância nem da composição das comunidades de abelhas euglossinas.

Para categorizar as espécies de abelhas euglossinas em grupos morfologicamente semelhantes, comparei os comprimentos da asa anterior e da glossa (variáveis morfológicas relacionadas com o forrageamento de néctar em flores com morfologias diferentes) das 31 espécies de abelhas euglossinas; nos grupos morfológicos conformados analisei a distribuição sazonal das espécies. A abundância das abelhas com comprimentos diferentes de asa anterior (pequenas, mediana e grandes) e de glossa (curta e comprida) foi altamente sazonal. As abelhas pequenas de glossa curta, representando mais do 50% da abundância total para cada estação do ano, foram mais abundantes durante a época de chuvas (janeiro a março) e na seca (julho e agosto). As abelhas médias e as grandes de glossa comprida, embora presentes ao longo do ano, foram menos

abundantes que as pequenas; as médias foram mais abundantes no fim das chuvas (abril a junho) e as grandes durante a estação chuvosa (outubro-março). Tanto as abelhas médias quanto as grandes diminuíram em abundância durante a estação seca quando as abelhas pequenas foram mais comuns. Adicionalmente, procurei padrões de espaçamento morfológico, agregado aleatório ou regularmente disperso, sugestivos de deslocamento de caracteres, analisando a distribuição estatística dos comprimentos das asas e das glossas. As análises baseadas no conjunto completo com as 31 espécies de abelhas euglossinas mostraram um padrão agregado de distribuição das espécies nas duas variáveis analisadas. Em contraste, o espaçamento das 12 espécies mais abundantes foi disperso, sugerindo que as interações ecológicas entre as espécies dominantes podem favorecer as espécies que são morfológicamente divergentes em suas adaptações para alimentar-se e deste modo contribuir na estruturação destas comunidades.

## ABSTRACT

To characterize the spatiotemporal patterns in species richness, abundance, and morphology of an assemblage of forest-inhabiting male euglossine, I sampled bees monthly with orchid fragrance baits in three arbitrarily selected areas of a continuous old-growth tropical coastal Atlantic forest in the Linhares Forest Preserve in southeastern Brazil. The 16,117 euglossines sampled and identified in the 12 months between September, 1996 and August, 1997 belonged to 31 species. The dominant species were Euglossa cordata, Eg. analis and Eulaema nigrita. Analysis of variance provided no evidence for spatial heterogeneity in euglossine richness within Linhares forest, however it varied seasonally, with peaks at the beginning (November) and end (April) of the summer rainy season. Total euglossine abundance peaked at the end of the rainy season (March-April) and a second time near the middle of the dry season (August). These results indicate that seasonally and spatially

restricted samples may not be representative of the abundance and composition of euglossine bee communities.

Forewing and glossa lengths (variables related to nectar acquisition from flowers of differing morphologies) were used to categorize species into morphologically similar groups and these were analyzed for seasonal partitioning of resources. The abundance of bees of different forewing lengths (small, medium and large) and glossa lengths (small and large) was highly seasonal. The smaller short-tongued bees, providing more than 50% of the bees present at any time of the year, were more abundant during the rainy (January-March) and dry season (July-August). Medium and large long-tongued bees, although present all year, were relatively rarer, with medium bees peaking during April and June and large bees exhibiting a broad October through March peak. Both size classes decreased in abundance during the dry season when small bees were common. Additional univariate analyses searched for spacing patterns in the statistical distributions of forewing and glossa measurements suggestive of character displacement. Analyses based on the entire assemblage of 31 species showed significant aggregation of species with respect to the two variables. In contrast, spacing in the 12 most abundant species was overdispersed, suggesting that ecological interactions among the dominant bees may favor species that are morphologically divergent in feeding adaptations and thereby contribute to the organization of these communities.

## INTRODUÇÃO GERAL

A estrutura de uma comunidade tem sido identificada pela existência de padrões morfológicos, fisiológicos, comportamentais e de ocupação e uso do hábitat não aleatórios entre espécies que coexistem localmente (Pianka 1994, Begon *et al.* 1996). A estrutura, refletida em algumas características dos indivíduos que as constituem, pode ser demonstrada quando: (1) a distribuição de tais características dentro de um grupo de espécies que coexistem é diferente da esperada caso a estrutura fosse gerada pelo acaso, ou (2) essas características estiverem distribuídas diferencialmente em vários conjuntos de espécies coexistentes mais freqüentemente do que o esperado caso as espécies tivessem sido reunidas aleatoriamente a partir de um conjunto regional de espécies (Brown 1995). Estes padrões não aleatórios tem sido procurados nas relações de abundância entre as espécies, nas correlações entre o tamanho do corpo e a abundância, na distribuição das espécies no espaço ecomorfológico, nas diferenças em tamanho corporal das espécies, nas relações entre as diversidades  $\alpha$ ,  $\beta$ , e  $\gamma$ , e em tendências geográficas como gradientes latitudinais em características de histórias de vida e diversidade de espécies (Roughgarden e Diamond 1986).

Uma questão central na busca destes padrões não aleatórios é o estudo de como as condições do hábitat e os processos populacionais determinam a abundância e distribuição das espécies que coexistem numa área (Sugihara 1980, Brown 1984, 1995, Pearson 1986). Para muitas espécies o hábitat está distribuído em manchas ao longo da paisagem e, assim, o número total de indivíduos na paisagem depende de dois fatores: o número de manchas ocupadas pelas espécies e o tamanho das populações em cada mancha (Hanski 1982, Maurer 1990). O primeiro destes fatores é a distribuição e o segundo é a abundância das espécies (Hanski 1982, Brown 1984, Maurer 1990). Assim, a distribuição da abundância entre as espécies de uma comunidade reflete a forma pela qual a variação

das condições do habitat afeta independentemente a abundância das populações locais de cada espécie (Brown et al. 1995).

Outro aspecto importante da caracterização da estrutura das comunidades está na procura de padrões morfológicos no conjunto de espécies coocorrentes estudadas (Hespenheide 1973, Ricklefs e Travis 1980, Daly 1985, Miles et al. 1987, Gaston e Lawton 1988, Lawton 1989, 1990, Ricklefs 1990, Douglas e Matthews 1992). Abordagens empíricas e teóricas desta questão têm mostrado que as espécies abundantes e as espécies raras possuem padrões morfológicos diferentes, e que as espécies pequenas são mais comuns que as grandes (Elton 1972 citado por Lawton 1989, Blackburn et al. 1990). Este padrão tem sido explicado pelo uso diferenciado de recursos por organismos pequenos e grandes. O uso per capita de recursos por espécies de indivíduos de corpo pequeno que o uso por espécies maiores; assim a mesma quantidade de recursos sustenta um número maior de organismos pequenos que grandes (Peters 1983). As análises das relações entre o tamanho corporal e abundância das populações de cada espécie devem levar em consideração o número de espécies de tamanhos diferentes na comunidade e a distribuição de frequências das abundâncias das espécies. A evidência sugere que populações de espécies de corpo pequeno podem flutuar mais em média que as populações de espécies de corpos grandes (Pagel et al. 1991). Então, as diferenças provavelmente refletem uma maior vulnerabilidade dos organismos pequenos a distúrbios independentes da abundância (Lawton 1990).

Estudos morfológicos têm sido usados para se estimar diferenças nos recursos usados por espécies coexistentes, com a premissa de que as diferenças morfológicas refletem diferenças na utilização dos recursos (Hespenheide 1973). Os indicadores morfológicos mais usados têm sido o tamanho do corpo e as dimensões das estruturas alimentares, as quais são geralmente correlacionados com características ecológicas como abundância, distribuição geográfica e altitudinal

, estratégias de forrageamento e tipo e tamanho do alimento, entre outras (Inouye 1980, Pyke 1982, Miles e Ricklefs 1987).

Diversos estudos tem mostrado que as diferenças do tamanho corporal das espécies coexistentes podem refletir padrões ecológicos que explicam a dinâmica das populações e que regulam a estrutura das comunidades (Marquet et al. 1995). Por exemplo, espécies grandes e pequenas possuem taxas metabólicas e capacidades de termorregulação diferentes que podem explicar parcialmente suas abundâncias locais e sua sazonalidade; espécies grandes podem ter uma capacidade de dispersão maior que espécies pequenas o que pode implicar em uma capacidade intrínseca maior de colonização e procura de recursos em habitats distantes; espécies grandes são em geral mais longevas que espécies pequenas; espécies grandes e pequenas podem forragear em porções distintas do habitat, por exemplo no dossel ou no sub-bosque. Além disto, o tamanho do indivíduo pode restringir seu acesso a recursos. Por exemplo, espécies grandes podem não caber em orifícios pequenos preexistentes para nidificar ou podem ter seu acesso restrito a certas fontes de alimento (Peters 1983, Brown 1995). Mesmo assim, o comprimento das estruturas envolvidas na alimentação têm mostrado ser um bom indicador da importância relativa da partilha de recursos como mecanismo estruturador das comunidades animais (Ricklefs 1990, Pianka 1994). Em abelhas estudos ecomorfológicos realizados com mamangabas do gênero Bombus, têm demonstrado, por um lado, a existência de competição interespecífica (Inouye 1978) e por outro, sua importância como força estruturadora nestas comunidades (Inouye 1978, Pyke 1982). A competição interespecífica exploratória é o mecanismo primário envolvido na partilha de recursos (Inouye 1978, 1980) porque indivíduos de espécies de abelhas com comprimentos de probóscide maiores poderiam causar diminuição da quantidade de néctar disponível para indivíduos de outras espécies com probóscide mais curta (Heinrich 1976, Pyke 1982).

Nas abelhas euglossinas têm-se estudado isoladamente alguns dos padrões de distribuição da abundância antes mencionados (ver Historia Natural mais adiante) mas, até agora, nenhum estudo procurou uma aproximação mais completa que permita a identificação, avaliação estatística e a integração dos padrões de abundância, distribuição espacial e temporal, e morfologia para caracterizar a estrutura de suas comunidades.

## HISTORIA NATURAL E ECOLOGIA DAS ABELHAS EUGLOSSINAS

As abelhas euglossinas (Apidae: Euglossini), com pouco mais de 200 espécies e cinco gêneros (Michener 1990), são endêmicas da região neotropical. Elas habitam as florestas úmidas tropicais e subtropicais e as savanas e matas ciliares desde 32° de latitude Sul no Brasil até 25° Norte no México, ocupando uma faixa altitudinal entre o nível do mar até aproximadamente 2000 m nas áreas próximas ao equador (Dressler 1982, Kimsey 1982, Roubik 1989).

A maior importância das abelhas euglossinas nas florestas úmidas encontra-se no seu papel como polinizadores. Das plantas as abelhas obtêm alimento (néctar e pólen) para adultos e larvas, material para construção de ninhos (resinas, pedaços de casca de árvore) e fragrâncias aromáticas (Dressler 1982). As fêmeas e os machos são visitantes e polinizadores de numerosas espécies de plantas dos diversos estádios de sucessão, no dossel e no sub-bosque da floresta. As fêmeas podem transportar pólen de uma flor para outra por distâncias muito grandes (Janzen 1971, Williams e Dodson 1972) - em alguns casos superiores a 5 quilômetros (Ackerman *et al.* 1982). Algumas das famílias de plantas visitadas por machos e fêmeas a procura de néctar são: Apocynaceae, Bignoniaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Gesneriaceae, Lecythidaceae, Fabaceae, Malvaceae, Marantaceae, Musaceae, Nyctaginaceae, Polygalaceae, Rubiaceae, Tiliaceae, Verbenaceae, Violaceae e Zingiberaceae (Dressler 1982, Ackerman 1985, K. S. Brown, comunicação pessoal).

Outras famílias visitadas só pelas fêmeas procura de pólen ou resinas são: Anacardiaceae, Bixaceae, Burseraceae, Cochlospermaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Clusiaceae, Haemodoraceae, Leguminosae, Myrtaceae, Ochnaceae e Solanaceae (Dressler 1982). Por outro lado, os machos coletam fragrâncias florais e polinizam as flores de Orchidaceae, Araceae, Gesneriaceae, Solanaceae, Euphorbiaceae, Bignoniaceae e Haemodoraceae (Dodson *et al.* 1969, Williams e Dodson 1972, Dressler 1982), usando para isso estruturas especializadas presentes nas patas (Dressler 1982, Kimsey 1984, Michener 1990).

Com relação as Orchidaceae, os machos das abelhas euglossinas têm sido um fator seletivo muito importante no processo de especiação de aproximadamente 55 gêneros com um total de 625 espécies das subtribos Catasetinae e Stanhopeinae, e algumas de Zygopetalinae e Oncidiinae. Porém, várias espécies de orquídeas são polinizadas por uma única espécie de abelha que recebe os polinários em partes específicas do corpo, ou são atraídas por odores específicos produzidos por ligeiras modificações na estrutura química das fragrâncias florais (Ackerman 1983b, Dressler 1990, 1993).

Embora as abelhas sejam essenciais para a reprodução das orquídeas e as orquídeas possuam adaptações específicas para estas abelhas, as plantas podem estar se “aproveitando” de um comportamento preexistente das abelhas e, assim, respostas evolutivas recíprocas não teriam acontecido. Ackerman (1983b) concluiu que as euglossinas não são absolutamente dependentes de orquídeas, uma vez que seus machos podem coletar fragrâncias em diversas outras fontes naturais.

Outro fato muito importante é que tanto os machos como as fêmeas têm uma estratégia de forrageamento conhecida como “trap-lining”. Nesta estratégia cada abelha visita uma seqüência de plantas usando uma rota fixa, a intervalos regulares de tempo ao longo de cada dia, durante vários dias sucessivos (Ackerman *et al.* 1982). A “fidelidade” das abelhas e a formação de rotas podem

garantir para as planta o exocruzamento, enquanto as abelhas obtém um recurso (néctar ou pólen) previsível e relativamente contínuo no tempo e no espaço.

O comportamento de coleta de substâncias aromáticas têm sido descrito para várias espécies (revisão em Dressler 1982, Kimsey 1984). No entanto, ainda não se conhece a função destas fragrâncias na biologia das abelhas. As principais hipóteses propõem que elas têm algum papel no acasalamento. Assim, (1) os machos utilizariam as fragrâncias que coletam como precursores de feromônios sexuais para atrair as fêmeas (revisão em Dressler 1982, Schemske e Lande 1984), ou (2) os machos utilizariam os compostos para atrair outros machos da mesma espécie (Dodson 1975). A primeira hipótese é a mais aceita.

Estudos realizados em diversas áreas da região neotropical têm mostrado que a composição, riqueza e abundância das euglossinas apresentam uma forte variação geográfica e sazonal (Amazônia brasileira e peruana: Braga 1976, Powell e Powell 1987, Armbruster et al. 1989, Becker et al. 1991, Morato 1994, Morato et al. 1992, Oliveira e Campos 1995, 1996, Pearson e Dressler 1985; Mata Atlântica: Raw 1989, Wittman et al. 1988, Soares et al. 1989, Wittman et al. 1989, Rebêlo e Garófalo 1991, 1997, Neves e Viana 1997; Floresta úmida da Guiana, Suriname e Trinidad: Williams e Dodson 1972, Armbruster e McCormick 1990; Florestas úmidas da região Pacífica da Colômbia: Sandino 1995, Otero-Ospina 1996; Florestas úmidas de Centro América: Janzen 1981a, 1981b, Janzen et al. 1982, Ackerman 1983a, 1985, 1989, Roubik e Ackerman 1987, Roubik 1993).

Os horários de coleta das substâncias aromáticas pelos machos das euglossinas não são bem documentados e, na maioria dos trabalhos, os horários de atividade são citados como “observações pessoais”. Armbruster e McCormick (1990) e Armbruster e Berg (1994) mostraram que a temperatura do ar, a hora do dia e a cobertura de nuvens podem afetar direta e indiretamente a

atividade dos machos. Entretanto, normalmente, existe um pico máximo de atividade entre as 11 e 12 h para todos os gêneros. Segundo Armbruster e McCormick (1990), este padrão diário de coleta de fragrâncias aromáticas parece ter sido um fator seletivo para os horários de antese das espécies do gênero Dalechampia (Euphorbiaceae) polinizadas por machos dessas abelhas.

O estudo dos ninhos é fundamental para se esclarecer diversos aspectos da biologia básica, a evolução da socialidade em Apidae e dos fatores ecológicos que atuam sobre eles. Entretanto, a nidificação nessas abelhas é pouco conhecida devido principalmente às dificuldades para se achar os ninhos. A maioria dos ninhos estudados foi construída pelas abelhas em locais expostos ou em construções humanas (Dressler 1982). Desde meados dos anos oitenta, o conhecimento da biologia de nidificação dos Euglossini tem progredido principalmente devido aos trabalhos realizados com ninhos armadilha. Atualmente se conhecem os ninhos de 8 espécies de Eufriesea, 3 espécies de Eulaema e 21 espécies de Euglossa (revisão em Garófalo 1994). Recentemente foi estudada a biologia da nidificação de Euglossa nigropilosa, uma espécie das montanhas do Sul da Colômbia (Otero-Ospina 1996).

As espécies mais estudadas têm sido Euglossa cordata e Eulaema nigrita, que nidificam com facilidade nos ninhos armadilha (Garófalo 1985, 1992, Santos e Garófalo 1994 e Garófalo et al. 1996). Garófalo et al. (1993), usando ninhos armadilha, conseguiram atrair Eufriesea auriceps e 4 espécies do gênero Euglossa (Eg. pleosticta, Eg. truncata, Eg. townsendi e Eg. aff melanotricha). Recentemente, Peruquetti (1998) apresentou dados sobre a razão sexual e longevidade de adultos de Euglossa townsendi emergidos de ninhos armadilha. Peruquetti e Campos (1997) estudaram diversos aspectos da biologia da nidificação de Eufriesea violacea em Viçosa, MG.

Embora as abelhas euglossinas pertençam a um grupo monofilético de abelhas corbiculadas, é a única subfamília dentro de Apidae que não apresenta espécies com comportamento eusocial,

diferenciando-se neste aspecto de Apinae (abelhas melíferas), Meliponinae (abelhas sem ferrão) e Bombinae (mamangabas sociais). Estas outras abelhas são altamente sociais, com uma complexa estrutura de castas e com um comportamento altamente altruísta por parte das operárias (Michener 1990).

Os Euglossini, entre tanto, apresentam diversos níveis de organização social, desde abelhas completamente solitárias com células únicas nos ninhos, até abelhas que apresentam cooperação na construção e cuidado das células (Dressler 1982). Assim, ainda que sejam encontrados ninhos coletivos em algumas espécies de Eufriesea e Eulaema, não há evidência de divisão de trabalho nem da presença de castas, sendo que todas as fêmeas são férteis (Dressler 1982, Garófalo 1994). Também é importante destacar o fato que as euglossinas dos gêneros Exaerete e Aglae são parasitas e põem seus ovos nos ninhos de outras espécies. Este parasitismo parece ter surgido por vias diferentes em cada gênero (Kimsey 1987).

Coletas intensivas de machos das espécies de Euglossini têm sido feitas com iscas aromáticas (na maioria das vezes passando de 1000 exemplares) mas, em muitos casos, os resultados das pesquisas são meras contagens de indivíduos ao longo dos períodos de estudo. No entanto, esses enormes números de indivíduos fornecem uma inusitada oportunidade de se realizar estudos ecomorfológicos contando com um volume de informação difícil ou mesmo impossível de ser obtido para outros grupos animais. Estranhamente, até agora, poucas pesquisas têm sido efetuadas sobre a morfologia dessas abelhas, embora trabalhos nesta linha tenham sido amplamente difundidos em grupos como besouros (Pearson e Juliano 1991), dípteros (Gilbert 1985) e insetos aquáticos (Juliano e Lawton 1991).

Ackerman (1985), Pearson e Dressler (1985) e Roubik (1992) mediram o tamanho do corpo e o comprimento da glossa dos machos das abelhas euglossinas e os relacionaram com variações na

abundância e na riqueza de espécies. Ackerman (1985) mediu o tamanho do corpo e o comprimento da probóscide, sendo que esta última foi com a probóscide dobrada, o que não reflete o “comprimento funcional” quando uma abelha suga o néctar de uma flor (Harder 1982). Pearson e Dressler (1985) também mediram o tamanho do corpo, mas usaram o comprimento das abelhas desde a cabeça até a ponta do abdômen, medida que é pouco confiável uma vez que o comprimento da abelha pode variar dependendo da inclinação da cabeça e da telescopagem dos segmentos do abdômen.

## OBJETIVOS

O objetivo principal deste trabalho foi o de explorar quantitativamente os padrões espaciais e temporais de distribuição da riqueza, da abundância, e da morfologia (tamanho corporal e estruturas relacionadas com o forrageamento de néctar e fragrâncias), e as relações entre estes padrões para se caracterizar a estrutura da comunidade de abelhas euglossinas.

Os objetivos específicos deste estudo foram:

Estabelecer a composição de espécies de abelhas euglossinas que coexistem na Reserva Florestal de Linhares.

Estabelecer os padrões de variação espacial e temporal, ao longo de um ano, na composição e abundância das espécies de abelhas euglossinas e a relação existente entre estes padrões e fatores meteorológicos locais.

Caracterizar quantitativamente e analisar estatisticamente a estrutura morfológica da comunidade de abelhas euglossinas que coexistem na Reserva Florestal de Linhares.

Determinar no conjunto de abelhas euglossinas os padrões de posição das espécies no espaço morfológico definido pelo tamanho corporal e as características morfológicas envolvidas na coleta de néctar e fragrâncias aromáticas.

Identificar os padrões de distribuição temporal do tamanho corporal e as características morfológicas envolvidas na coleta de néctar e fragrâncias aromáticas e sua relação com as variações sazonais na abundância.

Testar a aleatoriedade dos padrões morfológicos encontrados usando modelos nulos.

### **HIPÓTESES BIOLÓGICAS E PREDIÇÕES**

Se o conjunto local de espécies estudado representa um conjunto não aleatório de espécies da fauna de abelhas euglossinas presentes na Hiléia Baiana, espera-se que exista uma estrutura apresentando padrões não aleatórios de distribuição espaço-temporal da riqueza, da abundância e da morfologia, e que estes padrões estejam relacionados.

Sendo esta hipótese verdadeira pode-se prever os seguintes parâmetros que caracterizariam a estrutura do conjunto de abelhas estudado na Reserva Florestal de Linhares:

No conjunto de espécies devem aparecer poucas espécies abundantes e muitas espécies raras.

As espécies raras podem estar restritas a locais específicos, enquanto as espécies abundantes devem estar amplamente distribuídas nos locais amostrados.

As abundâncias das espécies raras podem oscilar menos ao longo do ano que as das dominantes.

Espécies raras localmente, terão distribuição geográfica restrita.

Espécies abundantes e espécies raras devem possuir padrões morfológicos diferentes.

Ao longo do tempo (ano de amostragem) as abundâncias das espécies de corpo pequeno variam mais que as de as populações de espécies de corpo maior.

As espécies pequenas terão abundâncias maiores e uma distribuição local mais ampla que as espécies de tamanho corporal maior que terão distribuição restrita e abundância baixa.

Espécies com tamanhos semelhantes das estruturas envolvidas na coleta de néctar e fragrâncias devem diferir em outros aspectos como abundância, sazonalidade, ou distribuição no hábitat.

A tese foi desenvolvida em dois capítulos, cada um deles analisando perguntas específicas que em conjunto contribuíram para caracterizar a estrutura da comunidade estudada de abelhas euglossinas. No primeiro capítulo testei a hipótese de que as abelhas euglossinas são aleatoriamente distribuídas no espaço e no tempo. Procurei evidências para rejeitar esta hipótese utilizando a análise de variância da distribuição espacial e temporal da riqueza, a abundância e a diversidade das espécies de abelhas euglossinas. Quando apropriado, também utilizei testes não paramétricos.

No segundo capítulo analisei a estrutura morfológica das espécies de abelhas euglossinas e testei a hipótese nula de que as espécies que coexistem na Reserva Florestal de Linhares representam um conjunto aleatório de morfologias, contra a hipótese alternativa de que a interação entre as espécies pode estar determinando padrões morfológicos não aleatórios. Construí "comunidades aleatórias", contra as quais testei os padrões morfológicos encontrados no conjunto observado de abelhas euglossinas.

## CAPITULO 1

**DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DA DIVERSIDADE DAS ABELHAS  
EUGLOSSINAS (HYMENOPTERA: APIDAE) NA MATA ATLÂNTICA  
DO ESPÍRITO SANTO, BRASIL.**

## RESUMO

Neste estudo testei a hipótese de que as abelhas euglossinas estão aleatoriamente distribuídas no espaço e no tempo. Mensalmente, entre setembro de 1996 e agosto de 1997, amostréi os machos dessas abelhas atraídos a cinco iscas de odor em três áreas próximas de floresta alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Atrai 16.177 indivíduos de 31 espécies. Euglossa cordata, Eg. analis, Eg. imperialis e Eulaema nigrita foram as espécies mais abundantes. A riqueza máxima total estimada usando os métodos não paramétricos Chao 2 e jackknife 2 foi de 33 espécies, estando somente duas espécies acima da riqueza observada de 31 espécies. A distribuição de frequências das abundâncias ajustou-se à distribuição lognormal truncada, a riqueza estimada pelos parâmetros desta distribuição foi de 32,07 espécies; a integral sob a curva na porção truncada da distribuição mostrou que faltou uma espécie para ser amostrada. As riquezas máximas de espécies ocorreram no início e durante a época de chuvas (novembro/96 a abril/97). Das 31 espécies de abelhas euglossinas, 19 foram coletadas nos 9 pontos de amostragem mas somente 13 estiveram presentes durante todos os meses do ano. As 4 espécies de Eufriesea apareceram somente no início da estação de chuvas (outubro a dezembro) e também mostraram distribuição espacial restrita. A análise de variância de dois fatores mostrou que a riqueza de espécies não foi significativamente diferente entre as áreas amostradas e variou significativamente

entre os meses. Em contraste, a abundância total variou significativamente entre as áreas e os meses, indicando que as flutuações na abundância total nas diferentes áreas não foram sincronizadas. O padrão temporal de distribuição da abundância foi bimodal, com um pico no final da época de chuvas (março-abril) e outro na época seca do ano (agosto). A análise de agrupamento separou claramente as áreas amostradas sugerindo que existe uma estruturação espacial da abundância das espécies de abelhas euglossinas. A análise de variância dos índices de Shannon, Simpson e Berger-Parker revelou que a diversidade foi significativamente diferente entre as áreas e entre as estações do ano. A diversidade entre as áreas e entre as estações (diversidade  $\beta$ ) foi maior que a diversidade média ponderada (diversidade  $\alpha$ ). Os resultados deste estudo mostraram que a composição e a abundância das abelhas euglossinas amostradas durante um ano na Reserva Florestal de Linhares não estiveram aleatoriamente distribuídas nas áreas amostradas nem nas estações do ano, apresentando uma alta sazonalidade e uma forte estruturação espacial da abundância. A abundância destas abelhas não pode ser caracterizada pela amostragem de um único local ou época do ano, ainda que em áreas aparentemente homogêneas. As amostragens realizadas num único local também não seriam representativas da riqueza real da área porque, embora a riqueza seja semelhante para áreas próximas, a composição de espécies pode ser diferente para cada área. Os resultados desta pesquisa sugerem que o uso destas abelhas em estudos de conservação, deve levar em conta a estruturação espacial e temporal destas comunidades.

Palavras chave: abelhas euglossinas; Brasil; curva de acumulação de espécies; distribuição lognormal truncada; diversidade  $\alpha$  e  $\beta$ ; estimadores de riqueza não paramétricos; estruturação espacial da abundância; Hiléia Baiana; mata Atlântica; Reserva Florestal de Linhares; variação sazonal da abundância.

## INTRODUÇÃO

Os padrões de distribuição espacial e temporal da abundância e da riqueza de espécies têm sido amplamente utilizados para caracterizar diversos aspectos da estrutura das comunidades biológicas (Hanski 1982, Hanski e Cambefort 1991, Brown 1984, 1995, Brown et al. 1995, Hughes 1986, Gaston 1991, 1996, Gaston e McArdle 1994, Maurer 1990, 1999, Pimm 1991, Lawton 1993, Wilson et al. 1996).

Apesar da grande riqueza de espécies de insetos nas florestas tropicais (Erwin 1982, 1983 1988, May 1988, 1990, Stork 1988, Thomas 1990, Gaston 1991, Brown 1991), e de sua reconhecida importância na manutenção de processos fundamentais como herbivoria, parasitismo, polinização, dispersão e predação de sementes, decomposição e ciclagem de nutrientes (Samways 1994, Didham et al. 1996), poucos estudos tem analisado os padrões de variação espaço-temporal da abundância e da diversidade dos insetos tropicais (Wolda 1983, 1988, 1992, Basset e Kitching 1991, Hanski e Cambefort 1991, De Vries et al. 1997, Didham et al. 1998).

As abelhas neotropicais da subfamília euglossinae (Hymenoptera: Apidae) são um grupo intensamente estudado (Roubik 1989). Nos trabalhos realizados sobre a composição e diversidade de comunidades destas abelhas, foram amostrados de um a três pontos em uma floresta para representar áreas enormes como as florestas úmidas de terra firme da Amazônia (Braga 1976, Pearson e Dressler 1985, Powell e Powell 1987, Becker et al. 1991, Morato et al. 1992, 1994, Oliveira e Campos 1995, 1996) e as florestas úmidas da Costa Rica e o Panamá (Janzen et al. 1982, Ackerman 1983, 1985, 1989, Roubik e Ackerman 1987). Porém, Armbruster (1993) demonstrou que as amostragens realizadas num único ponto não são representativas nem do hábitat nem de áreas maiores, já que em diferentes áreas da região neotropical os conjuntos de abelhas euglossinas

estudados apresentaram uma forte heterogeneidade na distribuição da abundância, entre pontos dentro do mesmo hábitat.

Um melhor entendimento da estrutura das comunidades de abelhas euglossinas deveria incluir, além do componente temporal repetidamente estudado nos trabalhos anteriormente citados, um desenho experimental que permitisse avaliar explicitamente a estruturação espacial da abundância (Armbruster 1993), da riqueza de espécies e dos componentes da diversidade (Lande 1996) e sua relação com as variações sazonais. Este tipo de estudos permitiria testar hipóteses relacionadas com a dinâmica espacial e temporal das florestas tropicais, as quais podem contribuir na formulação de medidas de manejo e conservação nestas áreas.

Neste estudo testei a hipótese de que as abelhas euglossinas estão aleatoriamente distribuídas no espaço local (porções diferentes do mesmo hábitat) e no tempo (ao longo de um ano). Para isto descrevi e analisei estatisticamente os padrões espaço-temporais de distribuição da abundância, da riqueza de espécies e da diversidade total  $\alpha$  e  $\beta$  do conjunto de abelhas euglossinas encontradas na Reserva Florestal de Linhares. Discuti as implicações dos padrões encontrados e sua utilidade para estabelecer estratégias de uso e conservação da floresta no local de estudo.

### **ÁREA DE ESTUDO**

Realizei esta pesquisa entre setembro de 1996 e agosto de 1997 na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil, 19°06' - 19°18' S e 39°45' - 40°19' W), localizada nos municípios de Linhares e São Mateus (Fig. 1). A Reserva tem uma extensão de 21.787 hectares e 81% da área consiste de floresta alta pouco perturbada (Jesus 1987).

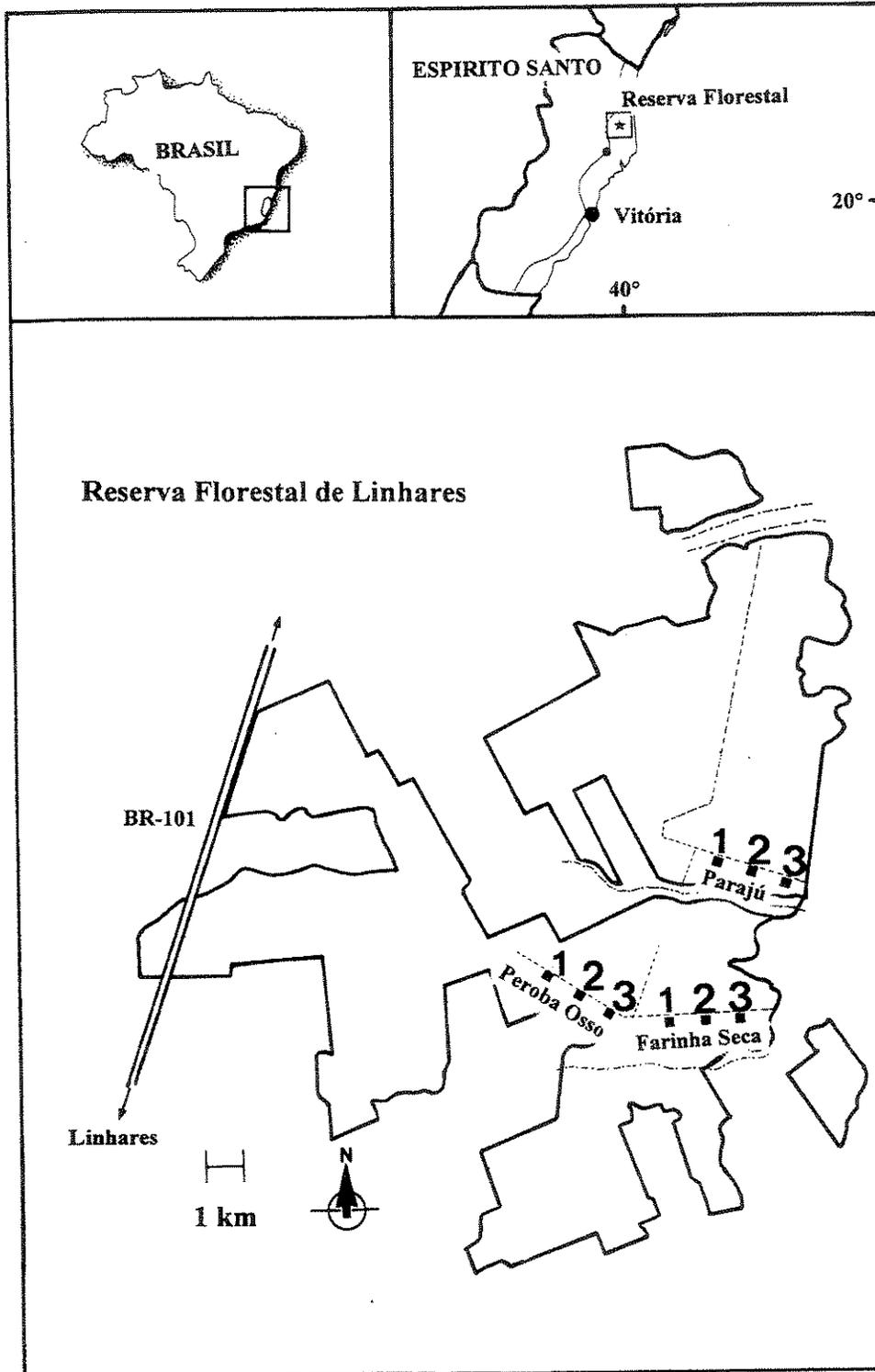


Figura 1. Localização da Reserva Florestal de Linhares e das áreas amostradas. Cada número representa uma réplica por cada área.

A vegetação, descrita como Hiléia Baiana por Peixoto e Gentry (1990), corresponde climaticamente a uma floresta subtropical úmida (Holdridge 1967). Na Reserva são encontradas quatro formações: 1) floresta alta de terra firme, cujo dossel pode atingir 40 m de altura (cerca de 68% da área total da Reserva); 2) floresta de mussununga, com árvores mais esparsas e de menor altura crescendo em solo arenoso (cerca de 8% da área); 3) floresta de várzea, associada às áreas alagáveis (4% da área) e 4) campos nativos (cerca de 6% da área) (Peixoto e Gentry 1990). O clima da região é caracterizado por uma temperatura média anual de 23,6°C e uma precipitação média anual de 1.403 mm, com uma estação seca de maio a setembro, sendo julho e agosto os meses mais secos do ano. O mês mais chuvoso é janeiro com uma taxa média de 242 mm (Peixoto e Gentry 1990). Durante a época de estudo (setembro de 1996 a agosto de 1997) os meses mais chuvosos foram novembro e março com 273,4 mm e 198, 2 mm respectivamente, e os mais secos junho, julho e agosto (3,1 mm até 13,2 mm). As temperaturas médias mensais mais altas apresentaram-se entre dezembro a fevereiro e as menores entre maio e setembro. A umidade relativa manteve-se acima de 80% durante todos os meses menos em agosto.

## MATERIAL E MÉTODOS

No texto, os nomes dos gêneros das abelhas euglossinas foram abreviados assim: Eufriesea - Ef., Euglossa - Eg., Eulaema - El., e Exaerete - Ex. segundo Dressler (1982a).

Na mata primária da Reserva Florestal de Linhares selecionei arbitrariamente (sem conhecimento prévio) três áreas principais de amostragem ao longo das estradas Peroba Osso, Parajú e Farinha Seca. Em cada área estabeleci três pontos de amostragem (réplicas) distantes 1km entre si e a 100 m da beira da estrada, dentro da mata (Fig. 1). No texto, refiro cada ponto pelas duas

primeiras letras da área onde ele se situa, acrescidas de um número, por exemplo Fa-1, Fa-2 e Fa-3 para os pontos de amostragem da Farinha Seca.

Monitorei os nove pontos por um dia (entre 8 h e 13 h), mensalmente ao longo de um ano. Restrições logísticas impediram a amostragem simultânea dos pontos. Mensalmente, em cada dia de amostragem, sorteei e amostrava cada ponto até que os nove pontos fossem amostrados.

Atraí os machos das abelhas euglossinas usando como iscas de odor substâncias aromáticas que ocorrem nas fragrâncias florais de orquídeas (Williams 1982, Dressler 1990, 1993), aráceas (Dressler 1982, Ackerman 1983) e algumas espécies de euforbiáceas do gênero Dalechampia (Armbruster 1981, 1986, 1988, Armbruster *et al.* 1989) polinizadas por eles. As iscas empregadas foram cineol (eucaliptol), salicilato de metila, escatol, vanilina e eugenol.

Usei as substâncias puras (reagentes de grau analítico), sem misturas. Apliquei os reagentes líquidos (cineol, salicilato de metila e eugenol) com pipeta diretamente sobre pedaços de papel mata-borrão de 7 x 7 cm até que estivessem saturados. Solubilizei os cristais de vanilina com etanol absoluto e fundi os de escatol com uma chama suave antes de serem aplicados ao papel. Para manter a atratividade da isca, a cada duas horas molhei os pedaços de papel até a saturação. Uma abelha era considerada visitante da isca se pousava no papel, raspava com o primeiro par de patas a superfície do mesmo e transferia a substância coletada para a tíbia traseira (Ackerman 1983).

A cada 15 minutos, coletei com puçá todas as abelhas que chegaram nas iscas e identifiquei, com uma lupa de mão 20x, cada indivíduo até espécie comparando-o com uma coleção de referência previamente estabelecida. No mesmo dia e no mesmo ponto de coleta liberei a maioria das abelhas, coletando somente indivíduos de identificação duvidosa ou difícil no campo, mais alguns portadores de polínias de orquídeas e outros para medições morfológicas (ver resultados no capítulo 2).

Identifiquei até espécie as abelhas coletadas usando as chaves disponíveis (Dressler 1979, 1982b, 1982c, 1982d, 1985, Bonilla e Nates 1992, Rebêlo e Moure 1995), enviei material a especialistas deste grupo, e comparei com material previamente identificado na coleção de abelhas da Universidade de São Paulo.<sup>1</sup>

## ANÁLISE DOS DADOS

### Curvas de acumulação de espécies.

A curva de acumulação de espécies, ou curva do coletor, representa o número acumulado de espécies descobertas,  $S(n)$ , em função de alguma medida  $n$  de esforço realizada para capturar as espécies (Colwell e Coddington 1994).

Para efeitos de comparação construí duas curvas de acumulação de espécies de abelhas euglossinas para a floresta alta pouco perturbada amostrada na Reserva Florestal de Linhares. Construí a primeira curva de acumulação com as amostras espaciais plotando o número acumulado de espécies em função do número acumulado de horas amostradas em cada ponto de coleta, amostrado por 5 horas ao mês durante 12 meses, num total de 60 horas de amostragem ao ano por cada ponto (total acumulado = 540 horas). Na segunda curva, com as amostras temporais, plotei o número acumulado de espécies em função do número de horas amostradas a cada mês, mensalmente amostrando nove pontos durante 5 horas por ponto, para 45 horas por mês, num total de 540 horas nos 12 meses.

Pelo fato de que o formato da curva de acumulação é afetado pela ordem na qual as amostras são agregadas, usei o programa EstimateS versão 5.0 para aleatorizar 500 vezes a ordem das

---

<sup>1</sup> Márcio Luiz de Oliveira. Depto de Biologia, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, Universidade de São Paulo. 14040-901 Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil.

amostras espaciais e temporais; o programa calcula a média e o desvio padrão do número acumulado de espécies para cada valor do esforço de amostragem (Colwell 1997).

Avaliei a homogeneidade das amostras comparando a média aleatorizada e o desvio padrão da curva de acumulação observada com a curva esperada de riqueza de espécies. Se a discrepância entre a curva estimada e a observada é grande, então as amostras são mais heterogêneas que o esperado somente pelo acaso (Colwell e Coddington 1994).

A curva esperada pode ser gerada pelo método de "localização aleatória" de Coleman (Colwell e Coddington 1994) ou pelo método de rarefação de Hurlbert (1971). Brewer e Williamson (1994) e Colwell e Coddington (1994) recomendam o uso da curva de Coleman já que ela é idêntica à de rarefação (para amostragem sem reposição) mas a curva de Coleman é mais simples de calcular. Construí as curvas usando o programa EstimateS versão 5.0 (Colwell 1997).

### **Estimativas da riqueza de espécies.**

Estimei a riqueza total esperada de espécies de abelhas euglossinas para as amostras espaciais usando os métodos não paramétricos Chao 1 (1984 citado por Colwell e Coddington 1994), Chao 2 (Chao 1987), jackknife 1 e 2 (Burnham e Overton 1978, 1979), e bootstrap (Smith e van Belle 1984).

Chao 1 estima o número de espécies num conjunto com base no número de espécies raras presentes nas amostras,

$$\text{Chao 1} = S_{\text{obs}} + \frac{a^2}{2b}, \quad \text{onde:}$$

$S_{\text{obs}}$  = número observado de espécies em uma amostra,  $a$  = número de espécies observadas representadas por um único indivíduo (número de "singletons"), e  $b$  = número de espécies observadas representadas exatamente por dois indivíduos nessa amostra (número de "doubletons")

(Colwell e Coddington 1994). Embora este método subestime ligeiramente o número verdadeiro de espécies, tem um bom desempenho em conjuntos onde a maioria das espécies são raras, como acontece em conjuntos com riqueza grande de espécies (Chao 1984, citado por Colwell e Coddington 1994).

Chao 2, estima o número de espécies com base na presença ou ausência das espécies nas amostras,

$$\text{Chao 2} = S_{\text{obs}} + (\underline{L}^2 / 2\underline{M}), \text{ onde:}$$

$\underline{L}$  = número de espécies que ocorrem somente em uma amostra (espécies únicas) e  $\underline{M}$  = número de espécies que ocorrem em exatamente duas amostras. Este método, baseado em dados de presença - ausência das espécies, tem mostrado ser altamente acurado mesmo com amostras pequenas (Colwell e Coddington 1994).

O "jackknife" é uma técnica usada para reduzir a tendenciosidade dos estimadores; nas estimativas de riqueza de espécies é utilizado para reduzir as subestimativas do número verdadeiro de espécies nas amostras (Colwell e Coddington 1994). Burnham e Overton (1978, 1979) desenvolveram uma série de estimadores "jackknife" para estimar tamanhos populacionais por marcação e recaptura, os quais foram aplicados posteriormente para se estimar a riqueza de espécies.

O jackknife de primeira ordem (JACK 1) baseia-se no número de espécies que ocorrem somente em uma amostra ( $\underline{L}$ ),

$$\text{JACK 1} = S_{\text{obs}} + \underline{L} [(\underline{n} - 1) / \underline{n}],$$

este reduz as subestimativas na ordem de  $1 / \underline{n}$ , onde  $\underline{n}$  é número de amostras.

O jackknife de segunda ordem (JACK 2) utiliza o número de espécies que ocorrem em uma única amostra ( $\underline{L}$ ), e também o número que ocorre em exatamente duas amostras ( $\underline{M}$ ),

$$\text{JACK 2} = S_{\text{obs}} + \{[\underline{L} (2\underline{n} - 3) / \underline{n}] - [\underline{M} (\underline{n} - 2)^2 / \underline{n} (\underline{n} - 1)]\}.$$

Smith e van Belle (1984) desenvolveram o estimador bootstrap de riqueza de espécies,

$$\text{BOOT} = S_{\text{obs}} + \sum_{j=1}^{S_{\text{obs}}} (1 - p_j)^n, \text{ onde:}$$

$p_j$  = proporção de amostras que contem cada espécie  $j$ .

Avaliei a efetividade da amostragem da comunidade de abelhas euglossinas comparando a curva de acumulação de espécies observada com as curvas de riqueza estimada pelos métodos não paramétricos descritos anteriormente. Usei o programa EstimateS versão 5.0 (Colwell 1997) para obter a riqueza estimada pelos métodos não paramétricos.

#### **Modelo de distribuição da abundância das espécies.**

Analisei a distribuição da abundância entre as espécies de abelhas euglossinas encontradas na Reserva Florestal de Linhares plotando, em ordem decrescente, as suas abundâncias transformadas pelo logaritmo de base decimal (May 1975). Este gráfico é de grande ajuda na identificação do modelo que melhor se ajusta à distribuição da abundância das espécies (Magurran 1988).

Ajuste a distribuição de frequências das abundâncias das espécies a uma curva de distribuição lognormal truncada (Preston 1948), plotando o número de espécies contra as abundâncias transformadas com  $\log_{10}$  (Magurran 1988). Testei o ajuste através do  $\chi^2$ , usando o procedimento descrito por Pielou (1975). Este procedimento permite o cálculo do número total esperado de espécies, incluindo a espécie, ou espécies, que está na porção truncada da distribuição.

### **Distribuição espaço-temporal da abundância e riqueza de espécies.**

Estudei a distribuição espacial da abundância das espécies de abelhas euglossinas usando testes de hipóteses específicas (análises paramétricas e não paramétricas) e análise multivariada de classificação e ordenamento, duas abordagens complementares (Green 1978).

Testei a hipótese de que a riqueza de espécies e a abundância total das abelhas euglossinas estão aleatoriamente distribuídas no espaço e no tempo usando análise de variância de dois fatores sem replicação, modelo misto, tendo como variável fixa "mês" e como variável aleatória o "ponto" de coleta (Zar 1996). Previamente à análise de variância transformei os dados para obter normalidade e homoscedasticidade (Sokal e Rohlf 1997). Procurei a melhor transformação para cada conjunto de dados usando a transformação Box-Cox, mediante o programa estatístico BIOMstat, versão 3.2 (Rohlf e Slice 1996). A avaliação da efetividade da transformação foi avaliada para o conjunto de dados realizando o teste de homogeneidade das variâncias ( $F_{\max}$  e Bartlett) e inspecionando os gráficos da variância em função da média (Sokal e Rohlf 1997).

Avaliei a relação entre a riqueza e a abundância para os nove pontos amostrados e os 12 meses, usando o Coeficiente Tau de Correlação de Kendall para dados não transformados e ordenados por categorias de abundância (Zar 1996).

A variação na composição de espécies e na abundância entre os pontos de amostragem foi explorada com a Análise de Agrupamento e a Análise de Componentes Principais (PCA).

A análise de agrupamento "cluster" é uma técnica multivariada que busca classificar conjuntos de objetos com base nas suas diferenças ou semelhanças. Na análise de comunidades os objetos a classificar são as amostras de espécies de locais ou épocas diferentes (Pielou 1984). O processo de classificação começa ao se agrupar as duas amostras mais semelhantes e envolve o

agrupamento sucessivo das amostras restantes até que todas sejam combinadas num único dendrograma (Ludwig & Reynolds 1988, Magurran 1988).

Para se avaliar o efeito das espécies dominantes e das insuficientemente amostradas sobre o agrupamento (cluster), transformei a matriz original extraíndo a raiz quadrada da abundância e excluí da análise as espécies de distribuição restrita (4 espécies de *Eufriesea*) e de abundância reduzida (< 10 indivíduos). Analisei vários dendrogramas gerados usando a matriz com os dados transformados, matrizes de distância euclidiana e distância Bray Curtis e o método de agrupamento não ponderado de grupos por pares empregando a média aritmética (UPGMA). Comparei os dendrogramas quanto à concordância dos grupos formados, e a “fidelidade” de representação das distâncias da matriz original usando o coeficiente de correlação cofenética; se os dendrogramas geram grupos semelhantes pode-se confiar que existam grupos bem definidos na matriz original (Ludwig e Reynolds 1988).

A análise de componentes principais é um método de ordenação no qual um conjunto multivariado de dados é projetado várias vezes em diferentes espaços bidimensionais para reduzir a dimensionalidade do conjunto original (Pielou 1984). Esta análise roda os  $n$  eixos originais definidos pelas variáveis do conjunto de dados (neste caso as espécies em cada ponto de amostragem) para derivar  $n$  eixos transformados que são combinações lineares das variáveis originais. O primeiro componente principal é um vetor que atravessa um conjunto  $n$ -dimensional de pontos onde a variância das projeções dos pontos no vetor é maximizada. Os componentes seguintes são construídos para maximizar a quantidade de variância remanescente com a limitação de que cada novo eixo deve ser ortogonal (perpendicular) ao anterior; os eixos derivados na análise de componentes principais são independentes (não correlacionados). Os autovetores (factor loadings)

descrevem a contribuição relativa de cada variável na determinação do ângulo de rotação para os eixos novos (Manly 1994).

Realizei a análise de componentes principais das amostras de abelhas euglossinas coletadas em nove pontos da Reserva Florestal de Linhares em uma matriz de variância-covariância da abundância das espécies transformada pela raiz quadrada. Esta transformação faz com que as abundâncias assumam uma distribuição normal (Zar 1996). Os autovalores da matriz de variância-covariância são as variâncias das posições das espécies projetadas em cada componente principal (Manly 1994). Para as análises multivariadas usei o pacote estatístico FITOPAC 1 (Shepherd 1996).

### **Distribuição espaço-temporal da diversidade**

Medi a diversidade nas áreas (Peroba, Farinha e Parajú), nas estações climáticas (início das chuvas, chuvas, fim das chuvas e seca) e a diversidade total usando cinco parâmetros: riqueza observada de espécies (S), índice de diversidade de Shannon-Weiner ( $H'$ ), índice de diversidade de Simpson ( $1/\lambda$ ), índice de dominância de Berger-Parker e equidade (May 1975, Pielou 1975, Magurran 1988). Estes parâmetros foram obtidos usando os programas EstimateS 5.0 (Colwell 1997) e Species Diversity and Richness 1.2 (Henderson e Seaby 1997).

Avaliei as diferenças na diversidade entre as áreas amostradas (Peroba, Farinha e Parajú) e entre as estações climáticas usando a análise de variância de um fator para os índices de Shannon, Simpson e Berger Parker (Magurran 1988, Lande 1996), seguida do teste a posteriori de Tukey-Kramer para comparação das médias (Sokal e Rohlf 1997). É possível usar análise de variância para se comparar as diferenças entre estes índices já que para uma área, as medidas replicadas de diversidade usualmente estão normalmente distribuídas (Magurran 1988).

Calculei as diversidades  $\alpha$ ,  $\beta$  e total para espaço (áreas) e tempo (estações climáticas) pelos índices de Shannon, Simpson e Berger Parker usando o procedimento proposto por Lande (1996). Analisei a diversidade total dividindo-a em seus componentes aditivos dentro (diversidade  $\alpha$ ) e entre amostras (diversidade  $\beta$ ). A diversidade total é a diversidade do conjunto completo de dados para os nove pontos durante o ano de amostragem. A diversidade  $\alpha$  é a média ponderada pelo tamanho da amostra da diversidade dentro de cada amostra, e a diversidade  $\beta$  é a diversidade total menos a diversidade  $\alpha$  (Lande 1996).

A similaridade total da diversidade entre as áreas amostradas e entre as estações do ano foi calculada como (diversidade  $\alpha$  / diversidade total) (Lande 1996). A similaridade na composição de espécies entre pares de áreas (3 comparações) e entre pares de estações climáticas (6 comparações) foi calculada usando o índice quantitativo NESS (Normalized Expected Species Shared), uma extensão do índice de Morisita desenvolvida por Grassle e Smith (1976).

## RESULTADOS

### Fauna.

Durante doze meses de amostragem na Reserva Florestal de Linhares encontrei 16.177 indivíduos de 31 espécies de abelhas euglossinas. Do total de indivíduos 84,6% pertenciam ao gênero Euglossa, 14,0% a Eulaema, 1,2% a Exaerete, e 0,2% a Eufriesea (Tabela 1).

As espécies mais abundantes foram: Euglossa cordata (>7.000 indivíduos), Eg. analis, Eg. imperialis e Eulaema nigrita com mais de 1.000 indivíduos cada. Estas quatro espécies representaram 78% do total de indivíduos registrados (Tabela 1). Considerei raras oito espécies com menos de 10 indivíduos coletados durante um ano de amostragem: três de Eufriesea e cinco de Euglossa (1 a 5 indivíduos). Cinco espécies de abelhas euglossinas registradas para as matas de Linhares e Conceição da Barra (Dressler 1982b, Kimsey 1982, Rebêlo e Moure 1995) não foram encontradas na Reserva Florestal de Linhares durante este estudo: Euglossa avicula, Eg. annectans, Eulaema seabrai, Eufriesea surinamensis e Ef. superba.

### Curvas de acumulação de espécies.

Para as amostras espaciais, determinei o esforço de coleta somando o número de horas amostradas durante um ano em cada ponto (Peroba Osso: Pe-1, Pe-2 e Pe-3, Farinha Seca: Fa-1, Fa-2 e Fa-3, e Parajú: Pa-1, Pa-2 e Pa-3) (Fig. 2).

Com um esforço mínimo de 60 horas (equivalente à amostragem de 1 ponto por 5 horas ao mês durante 12 meses), obtive uma média de  $24 \pm 1,29$  espécies (77,7% do total). Com um esforço acumulado de 360 horas (equivalente à amostragem de 6 pontos durante um ano), consegui amostrar em média  $30,38 \pm 0,69$  espécies (98% do total) (Fig. 2).

Tabela 1. Distribuição sazonal da abundância de 31 espécies de abelhas euglossinas capturadas entre setembro de 1996 e agosto de 1997 na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. As espécies estão organizadas em ordem decrescente de abundância total.

Espécies	SET	OUT	NOV	DEZ	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	TOTAL
<u>Eg. cordata</u>	602	160	160	463	461	876	1.074	713	122	292	1.059	1.164	7.146
<u>Eg. analis</u>	19	25	126	234	74	367	242	497	293	294	224	337	2.732
<u>El. nigrita</u>	53	46	185	264	168	173	264	236	95	63	60	45	1.652
<u>Eg. imperialis</u>	62	30	28	43	17	84	198	229	150	140	83	92	1.156
<u>Eg. chalybeata</u>	54	30	105	125	56	129	140	168	74	64	23	27	995
<u>Eg. ignita</u>	34	15	12	13	6	37	85	102	92	65	27	19	507
<u>El. cingulata</u>	54	67	31	31	16	8	28	54	27	26	45	63	450
<u>Eg. cognata</u>	25	19	8	35	24	30	65	57	4	26	37	47	377
<u>Eg. augaspis</u>	55	20	3	7	6	18	34	50	10	19	16	46	284
<u>Eg. pleosticta</u>	19	2	3	6	6	20	25	17	1	15	9	37	160
<u>Ex. smaragdina</u>	3	9	2	8	5	4	20	28	6	10	9	11	115
<u>El. meriana</u>	0	10	6	6	42	29	8	2	0	0	0	0	103
<u>Ex. frontalis</u>	3	22	6	4	8	21	14	3	0	0	1	0	82
<u>El. bombiformis</u>	0	18	13	5	3	3	7	11	3	1	3	14	81
<u>Eg. retroviridis</u>	1	4	1	2	4	17	7	14	1	7	10	4	72
<u>Eg. securigera</u>	3	8	4	12	1	5	4	2	0	1	1	1	42
<u>Eg. violaceifrons</u>	6	0	2	7	4	1	7	7	0	1	1	6	42
<u>Eg. leucotricha</u>	1	0	1	1	2	7	10	4	0	7	5	3	41
<u>Eg. mixta</u>	1	0	2	1	3	3	3	10	0	5	2	6	36
<u>Eg. crassipunctata</u>	3	1	0	4	0	1	3	3	0	1	1	2	19
<u>Eg. townsendi</u>	1	0	0	0	2	0	0	5	1	0	5	5	19
<u>Eg. sp3</u>	0	4	1	1	1	0	0	2	0	1	3	4	17
<u>Ef. violacea</u>	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17
<u>Ef. ornata</u>	0	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	8
<u>Ef. duckei</u>	0	0	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<u>Eg. sp5</u>	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	5
<u>Ef. mussitans</u>	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<u>Eg. magnipes</u>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<u>Eg. fimbriata</u>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<u>Eg. parvula</u>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<u>Eg. mourei</u>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
TOTAL	1.001	509	711	1.283	909	1.833	2.238	2.217	879	1.039	1.624	1.934	16.177
Número de espécies	20	21	25	24	21	20	20	25	14	20	21	21	31
Diversidade (H')	1,60	2,40	2,05	1,90	1,71	1,73	1,83	2,05	1,89	2,00	1,40	1,50	1,92
Equidade (J)	0,47	0,70	0,60	0,55	0,50	0,50	0,53	0,60	0,55	0,58	0,40	0,43	0,56

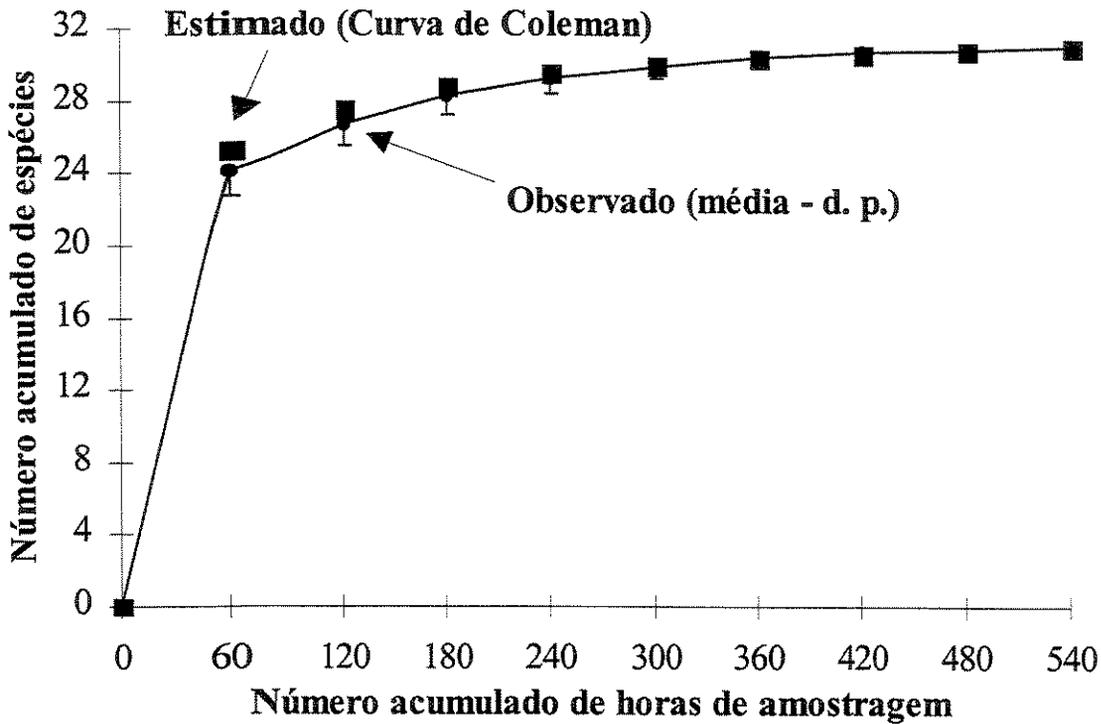


Figura 2. Curva de coletor para as amostras espaciais de abelhas euglossinas coletadas em nove pontos de mata alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil; cada ponto foi amostrado durante 12 meses entre setembro de 1996 e agosto de 1997. Na curva inferior, cada ponto representa a média de 500 aleatorizações da ordem dos nove pontos. As barras de erro são os desvios padrões correspondentes de cada média do número acumulado de espécies; somente foram incluídos os desvios negativos por clareza na figura. A curva superior representa o número esperado de espécies estimado usando a curva de Coleman. O esforço de coleta é o total anual acumulado de horas de amostragem para cada um dos nove pontos (60 horas/ponto).

Comparando-se a curva observada de acumulação de espécies com a curva estimada de Coleman, fica claro que a primeira está subestimando o número de espécies em cada ponto de amostragem, já que a discrepância entre as duas curvas é pequena. A curva acumulada observada está no máximo 1,29 desvios padrão abaixo da curva estimada, em uma única amostra (Fig. 2). Esta baixa discrepância entre as duas curvas sugere que as amostras espaciais sejam pouco heterogêneas.

Já para as amostras temporais, determinei o esforço de coleta como a soma total de horas amostradas a cada mês (Fig. 3). Amostrando-se os nove pontos durante um único mês (a ordem cronológica aleatorizada 500 vezes), obtive em média  $21 \pm 2,7$  espécies (68.7% do total), enquanto que amostrando os nove pontos durante 8 meses (360 horas no total) encontrei em média  $29,46 \pm 1,5$  espécies (95% do total) (Fig. 3). A discrepância entre a curva observada de acumulação de espécies e a curva estimada de Coleman foi grande para as amostras temporais, indicando alta heterogeneidade. A curva acumulada observada cai abaixo da estimada para nove dos doze meses amostrados, e o desvio padrão foi próximo de ou superior a 2 para 7 das amostras (Fig. 3). Esta heterogeneidade é devida à sazonalidade da abundância apresentada pela maioria das espécies na Reserva (Tabela 1).

### **Estimativas da riqueza de espécies.**

A riqueza total máxima de abelhas euglossinas para a Reserva Florestal de Linhares, estimada usando cinco métodos não paramétricos, esteve entre 33,33 para Chao 2 e 33,17 para jackknife de segunda ordem (Tabela 2). Esta riqueza estimada superou a observada (31 espécies) em apenas 2 espécies (Fig. 4).

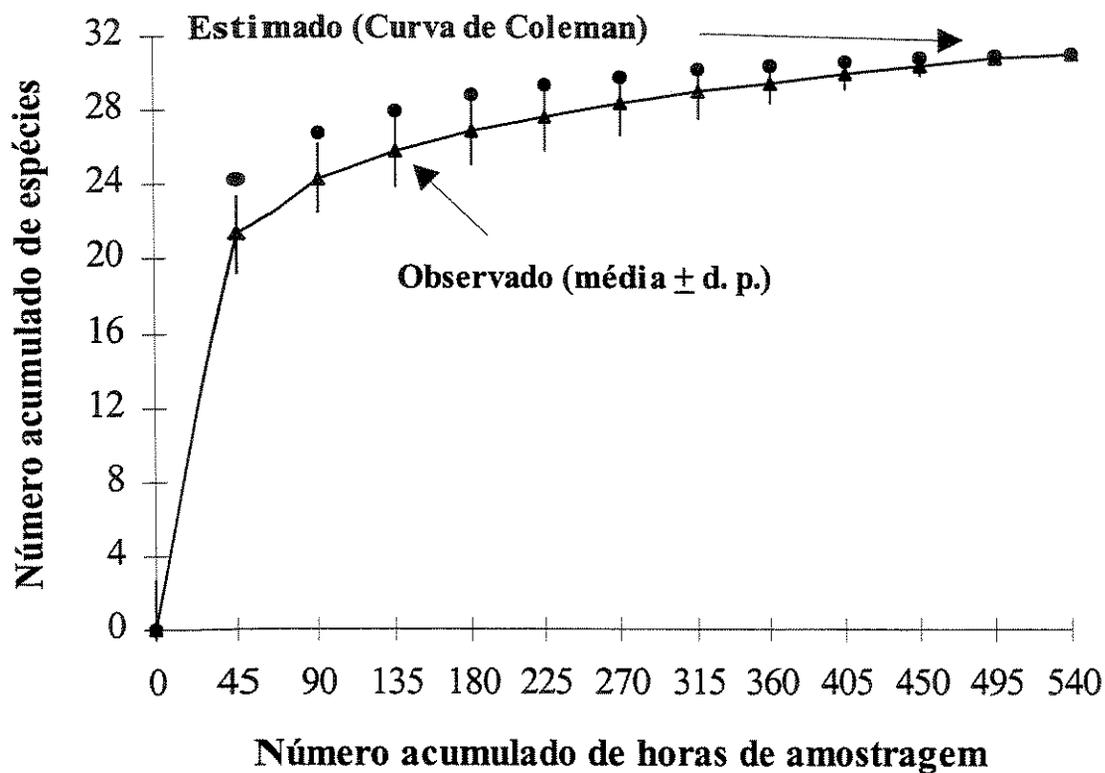


Figura 3. Curva de acumulação de espécies para as amostras temporais de abelhas euglossinas coletadas durante um ano (setembro de 1996 até agosto de 1997) na mata alta pouco perturbada da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Na curva inferior, cada ponto representa a média de 500 aleatorizações da ordem dos 12 meses amostrados; as barras de erro são os desvios padrões correspondentes de cada média. A curva superior representa o número esperado de espécies estimado usando a curva de Coleman. O incremento no esforço de coleta, no eixo inferior, corresponde ao número total de horas nos nove pontos de amostragem a cada mês (45 horas/mês).

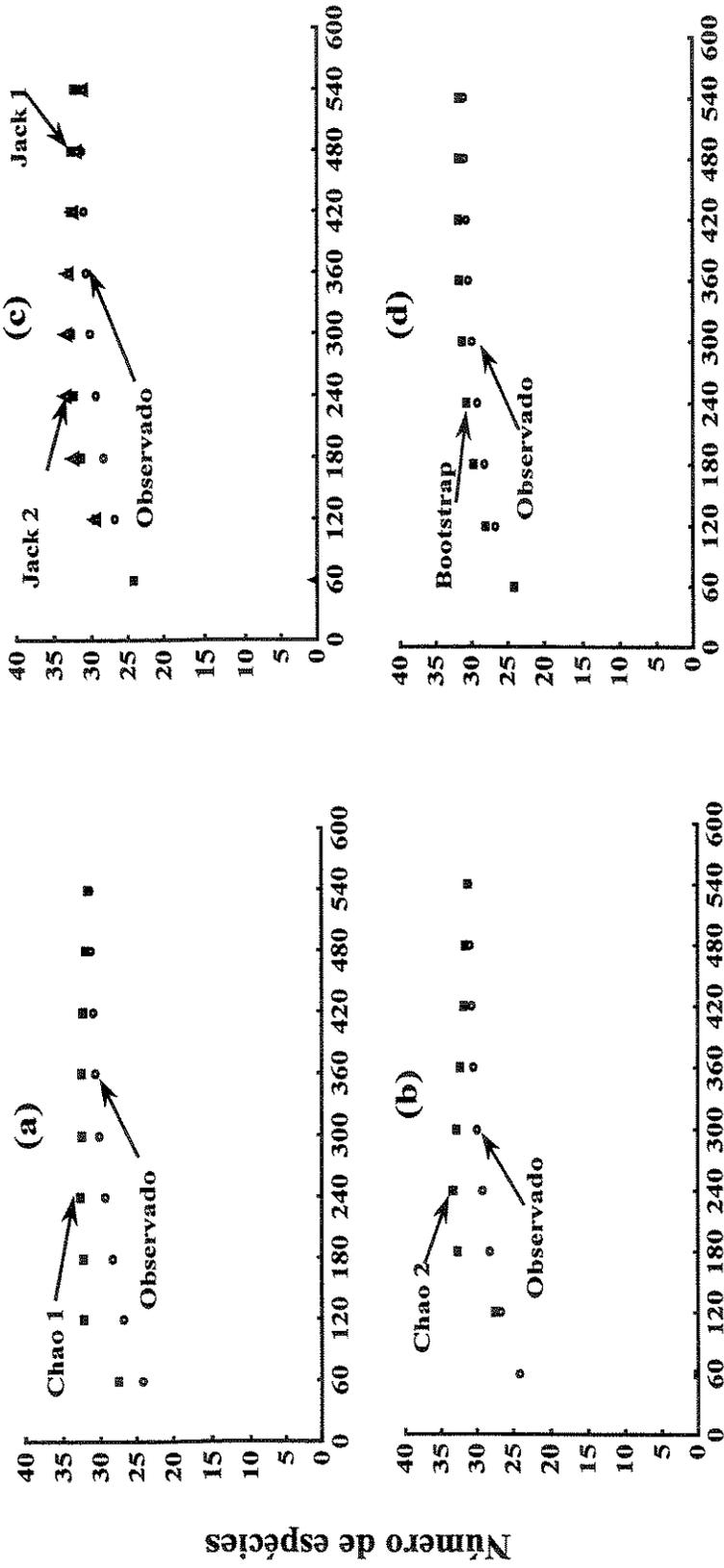
Com amostras pequenas (obtidas em 60 horas, equivalentes à amostragem de um ponto durante um ano), jackknife 1 e bootstrap subestimaram a riqueza total assumindo valores iguais à riqueza observada (Figs. 4c, d). Já com amostras obtidas em mais de 240 horas (equivalentes à amostragem de 4 pontos durante um ano) Chao 2 e jackknife 2 estimaram uma riqueza máxima de 33 espécies (Figs. 4b, c, Tabela 2). A riqueza estimada com estes 5 métodos convergiu para a máxima observada em 480 horas.

### **Distribuição da abundância das espécies.**

Entre as 31 espécies de abelhas euglossinas amostradas na Reserva Florestal de Linhares 8 espécies foram representadas por menos de 10 indivíduos, 11 espécies apresentaram abundâncias intermediárias (entre 10 e 100 indivíduos) e 12 espécies foram representadas por mais de 100 indivíduos (Fig. 5a). A diferença entre as abundâncias totais das espécies raras e das mais abundantes foi de três ordens de magnitude. A espécie mais abundante foi Euglossa cordata com 7.146 indivíduos e as mais raras, com um a três indivíduos foram Eg. mourei, Eg. parvula, Eg. magnipes e Eg. fimbriata.

Em geral, as espécies muito abundantes e as muito raras tiveram representação aproximadamente igual no conjunto total de espécies, sendo ligeiramente maior a representação das espécies raras que a das muito abundantes. A maioria das espécies teve abundâncias intermediárias (Fig. 5a).

A ordem da abundância das espécies difere pouco para as três áreas amostradas (Fig. 5b, c, d); houve uma concordância altamente significativa na ordem das abundâncias entre as espécies para as três áreas (coeficiente de concordância de Kendall  $W_c = 19,01$ ,  $\chi^2 = 1.710,97$ ,  $p < 0,001$ ).



### Número acumulado de horas de amostragem

Figura 4. Desempenho de 4 estimadores não paramétricos da riqueza total de espécies de abelhas euglossinas para a Reserva Florestal de Linhares. (a) Chao 1; (b) Chao 2; (c) jackknife 1 e 2; (d) bootstrap. A curva inferior representa o número observado de espécies em função do esforço de coleta. A curva superior representa a riqueza total estimada com base em tamanhos sucessivamente maiores das amostras. Para todas as curvas, cada ponto representa a média de 500 aleatorizações da ordem das amostras.

Tabela 2. Riqueza estimada de abelhas euglossinas para 240, 360 e 540 horas de amostragem na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Cada valor representa a média para 500 aleatorizações da ordem das amostras espaciais.

Estimador da riqueza de espécies	número acumulado de horas amostradas		
	240	360	540
Espécies observadas	29,26	30,38	31,00
Individuos	7.181,09	10.789,13	16.177
Chao1	32,52	32,28	31,25
Chao2	33,33	32,32	31,17
Jack1	32,24	32,69	31,89
Jack2	33,17	32,77	30,63
Bootstrap	30,72	31,63	31,73

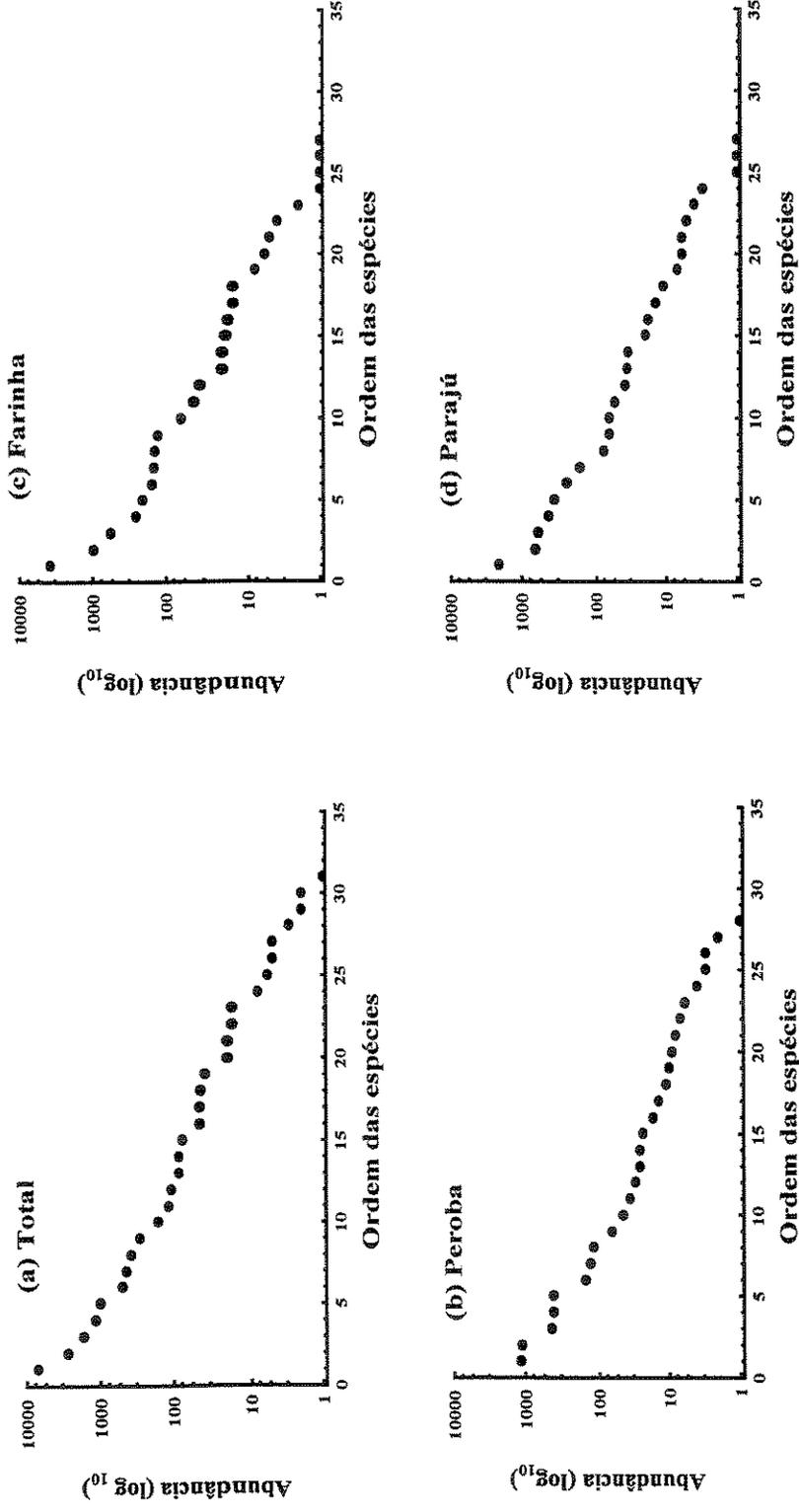


Figura 5. Distribuição da ordem das abundâncias para as espécies de abelhas euglossinas amostradas na Reserva Florestal de Linhares. (a) abundância acumulada das 31 espécies; (b) ordem da abundância de 28 espécies na área da Peroba Osso; (c) ordem da abundância de 27 espécies na área da Farinha seca; (d) ordem da abundância de 27 espécies na área do Parajú. Em cada área a abundância de cada espécie é a soma nos três pontos de coleta. As espécies estão ordenadas desde a mais abundante até a menos abundante.

Euglossa cordata foi a espécie mais abundante nas três áreas, porém não foi igualmente abundante em todas elas. Na Farinha representou 57% da abundância total (Fig. 5c); no Parajú 42% (Fig. 5d) e na Peroba somente 26% do total (Fig. 5b). Em número absolutos, esta espécie foi três vezes mais abundante na Farinha que na Peroba e duas vezes mais na Farinha que no Parajú. Na área da Peroba Eg. analis foi tão abundante quanto Eg. cordata, cada uma contribuindo com 26% (Fig. 5b).

Ao plotar a distribuição de frequências das abundâncias para as 31 espécies de abelhas euglossinas, encontrei que seu ajuste não foi significativamente diferente da distribuição lognormal truncada ( $\chi^2=1,75$ , g. l. = 6,  $0,90 < p < 0,95$ ) (Fig. 6). A riqueza total esperada, estimada pelos parâmetros da distribuição lognormal truncada, foi de 32,07 espécies. Ao integrar a área sob a curva normal à esquerda da porção truncada, é possível estimar o número esperado de espécies ausentes na amostragem total (Pielou 1975). Para o conjunto de espécies de abelhas euglossinas estimei que faltou apenas 1 espécie na amostragem total.

### **Distribuição temporal da riqueza e da abundância.**

A análise de variância de dois fatores mostrou que a riqueza não foi significativamente diferente entre os pontos de amostragem, mas foi significativamente diferente entre os meses (Tabela 3a, Fig. 7). Embora o número de espécies seja aproximadamente o mesmo para todos os meses, observei mudanças na composição de espécies de um mês para o outro (Tabela 1).

A análise de variância mostrou que a abundância total das abelhas euglossinas foi significativamente diferente entre os pontos de amostragem, sendo mais abundantes em média na Farinha e menos na Peroba, e entre os meses (Tabela 3b), indicando que as variações na abundância total nos diferentes pontos não são sincronizadas (Fig. 8).

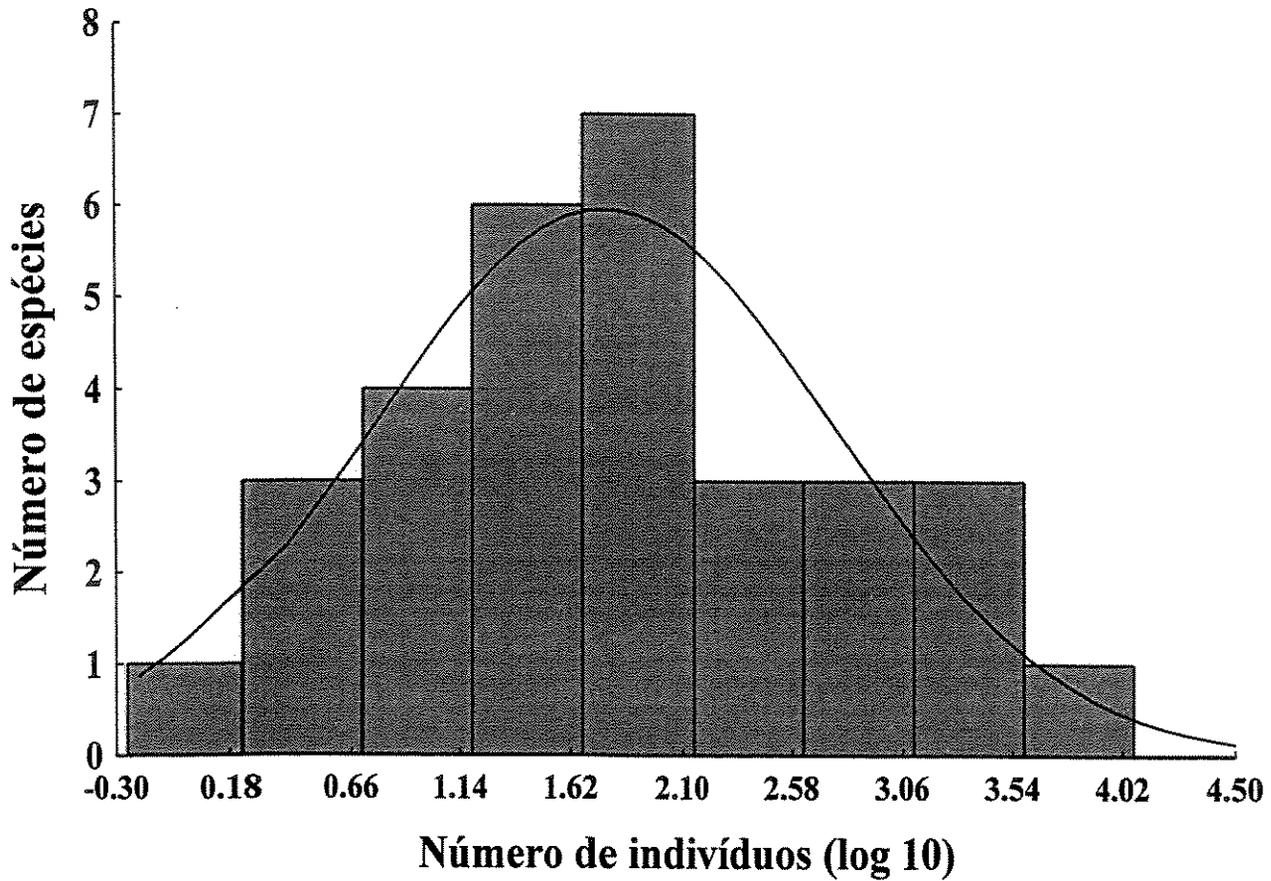


Figura 6. Distribuição de freqüências das abundâncias de 31 espécies de abelhas euglossinas amostradas durante doze meses na Reserva Florestal de Linhares (Histograma). A curva sólida representa o ajuste à distribuição lognormal truncada ( $\chi^2 = 1,75$ , g. l. = 6,  $0,90 < p < 0,95$ ). Os parâmetros para a distribuição lognormal truncada foram média = 1,76 e variância = 0,99. O número esperado de espécies ( $S^*$ ), estimado usando os parâmetros da distribuição lognormal (Pielou 1975), foi de 32,07, incluindo-se as espécies ausentes na amostragem.

A riqueza e a abundância total variaram sazonalmente (Fig. 7, Tabela 1) mas não estiveram correlacionadas (coeficiente de Correlação de Kendall  $\tau = 0,0169$ ,  $p = 0,939$ ). Porém, quando analisei a correlação entre abundância e riqueza nas amostras realizadas no mesmo mês encontrei que entre dezembro e fevereiro (época de chuvas), e julho e agosto (época seca) não houve uma correlação significativa, entanto que para os outros meses a correlação entre a abundância e a riqueza foi alta e significativa (Tabela 4).

O número máximo de espécies apresentou-se no início (novembro de 1996) e no final da época de chuvas (abril de 1997). A composição de espécies foi um pouco diferente ao longo dos meses, sendo que 12 espécies ocorreram em todos os meses, as 4 espécies de Eufriesea ocorreram somente entre outubro e dezembro, período em que as 5 espécies raras de Euglossa (Eg. fimbriata, Eg. magnipes, Eg. mourei, Eg. parvula e Eg. sp5) apareceram com maior frequência (Tabela 1).

Para o conjunto de espécies de abelhas euglossinas o padrão temporal de distribuição da abundância foi bimodal, apresentando o pico maior entre março e abril, no final da época de chuvas, e o menor em agosto, no final da época mais seca do ano. As menores abundâncias apresentaram-se em outubro e novembro exatamente na época de maior riqueza de espécies (Figs 7 e 8).

Das 31 espécies de euglossinas registradas na Reserva, somente 12 (39%) estiveram presentes em todas as amostras mensais. Das 19 restantes, 12 espécies apareceram em meses diferentes sem mostrar um padrão sazonal claro. Em conjunto, as espécies de Euglossa e Eulaema foram as mais abundantes durante o ano todo. Euglossa (excluído Eg. cordata) apresentou as abundâncias máximas em abril, durante a época de chuvas (Fig. 9a). Eg. cordata, a espécie mais abundante, também variou sazonalmente (Fig. 9a) com maior abundância na época seca (julho a setembro) e durante a época de chuvas (janeiro a março) e apresentando diminuição no final (outubro-novembro) e no início da época seca (abril - junho).

Tabela 3. Resumo dos resultados das análises de variância de dois fatores (mês e ponto de amostragem) sem replicação para (a) a riqueza e (b) a abundância das espécies de abelhas euglossinas amostradas em três áreas de floresta alta da Reserva Florestal de Linhares durante doze meses. Transformei os dados de riqueza de espécies usando a transformação Box-Cox [(riqueza)<sup>1,58</sup>] e os de abundância pela raiz quadrada. A análise de variância foi modelo misto; a variável fixa foi o mês e a variável aleatória o ponto de coleta (Zar 1996).

Fonte de variação	Soma de Quadrados	Graus de liberdade	Quadrado Médio	F	Probabilidade
(a) Variação na riqueza total entre os nove pontos amostrados e entre os 12 meses do ano.					
Mês	17.016,13	11	1.546,92	3,98	p < 0,001
Pontos	4.705,62	8	588,20	1,51	0,2 < p < 0,5
Remanescente	34.219,40	88	388,86		
Total	55.941,14	107			
(b) Variação na abundância total entre os nove pontos amostrados e entre os 12 meses do ano.					
Mês	761,36	11	69,21	7,67	p < 0,001
Pontos	195,82	8	24,48	2,71	0,02 < p < 0,05
Remanescente	794,42	88	9,03		
Total	1.751,60	107			

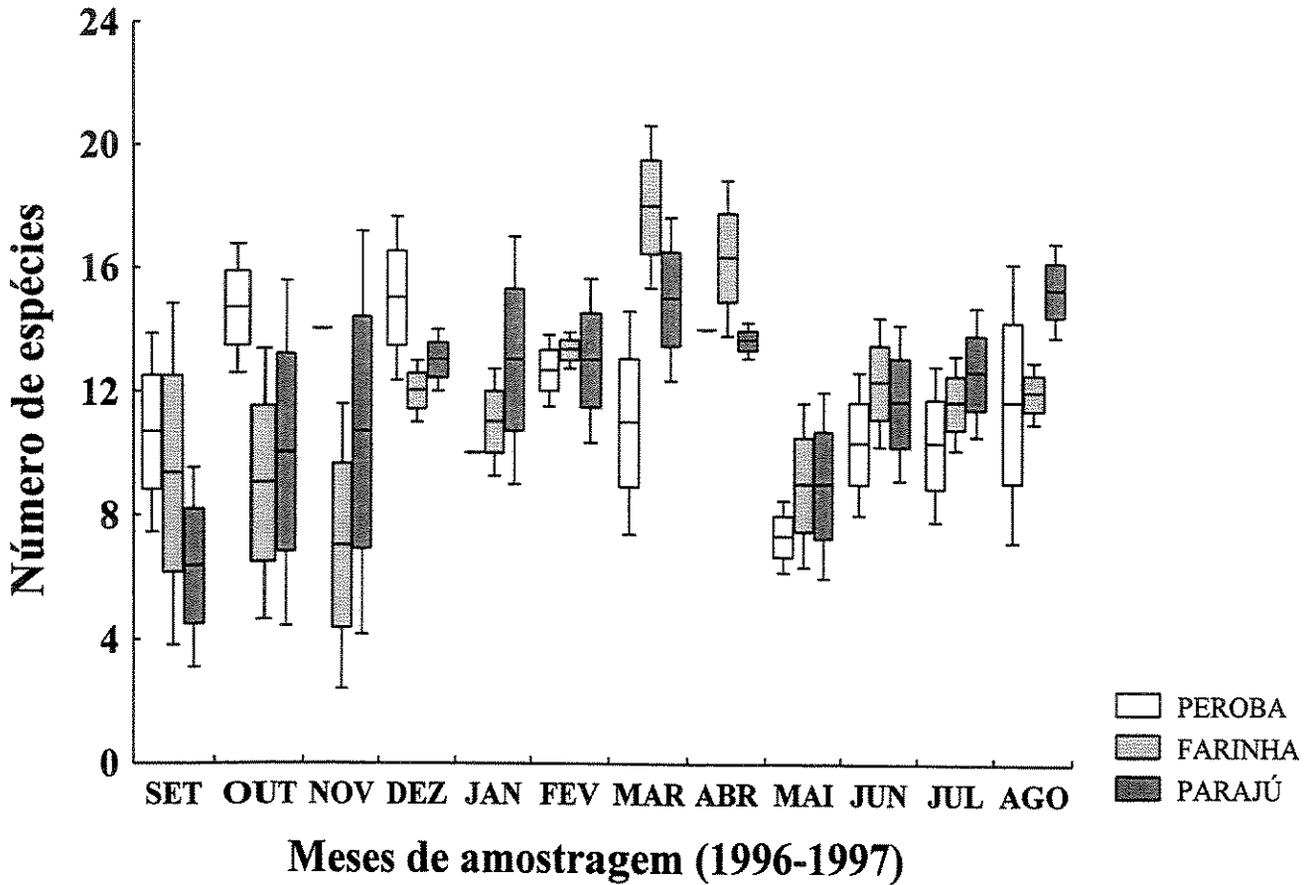


Figura 7. Distribuição temporal do número de espécies de abelhas euglossinas em três áreas de floresta alta pouco perturbada da Reserva Florestal de Linhares amostradas entre setembro de 1996 e agosto de 1997. Cada retângulo representa o erro padrão da média de três pontos por área (Peroba, Farinha, Parajú). A média é o traço central em cada caixa, e as linhas verticais representam o desvio padrão para cada média.

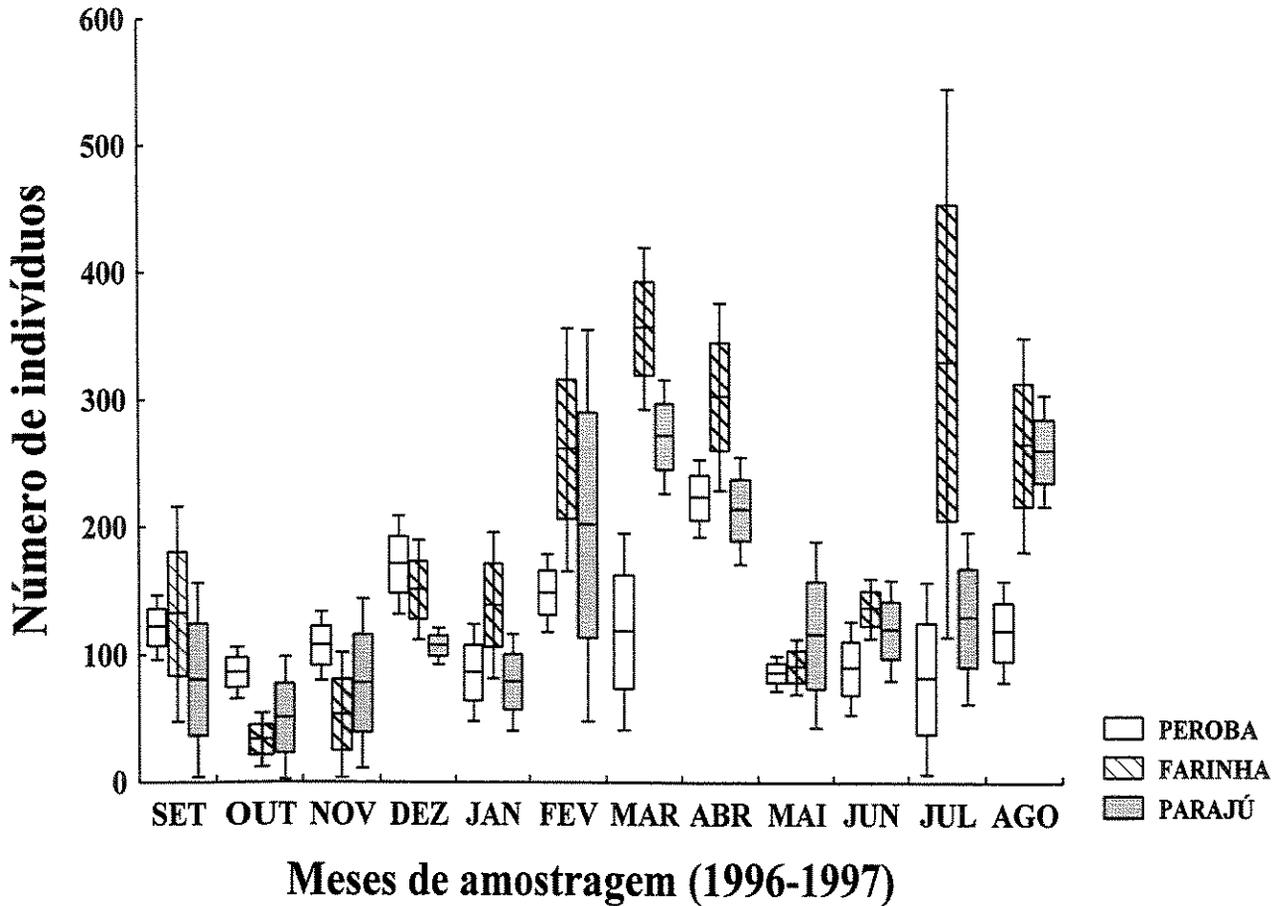


Figura 8. Distribuição temporal do número de indivíduos das 31 espécies de abelhas euglossinas amostradas em três áreas de floresta alta pouco perturbada da Reserva Florestal de Linhares. Cada retângulo representa o erro padrão da média de três pontos por área (Peroba, Farinha, Parajú). A média é o traço central em cada barra, e as linhas verticais representam o desvio padrão para cada média.

Tabela 4. Correlação (coeficiente de Kendall  $\tau$ ) entre a riqueza e a abundância de abelhas euglossinas para os 12 meses amostrados na Reserva Florestal de Linhares. O total é a correlação para todos os meses entre a riqueza e a abundância somados os nove pontos. As probabilidades em negrito foram estatisticamente significativas para  $\alpha = 0,05$ .

Mês	Kendall $\tau$	Probabilidade
setembro	0,571	<b>0,032</b>
outubro	0,928	<b>0,0005</b>
novembro	0,841	<b>0,0016</b>
dezembro	0,029	0,910
janeiro	0,089	0,736
fevereiro	0,425	0,110
março	0,647	<b>0,015</b>
abril	0,545	<b>0,040</b>
maio	0,648	<b>0,015</b>
junho	0,546	<b>0,040</b>
julho	0,493	0,064
agosto	0,366	0,169
TOTAL	0,016	0,939

Eulaema foi mais abundante no início e durante a época de chuvas (dezembro e março - abril) (Fig. 9b). A abundância de Exaerete variou relativamente pouco ao longo do ano, apresentando os valores máximos no final da época seca (outubro/96) e durante a época chuvosa (março-abril) coincidindo com os outros gêneros. As quatro espécies de Eufriesea apareceram unicamente no início da época chuvosa e quente (outubro - dezembro/96). Três das quatro espécies de Eulaema apresentaram um padrão bimodal na distribuição temporal da abundância, com os picos máximos de abundância ocorrendo antes e depois da estação chuvosa (Fig. 10a, b). As duas espécies de Exaerete apresentaram padrões de abundância bem diferentes (Fig. 11). Ex. smaragdina apresentou um pico forte no final da estação chuvosa (abril), e Ex. frontalis um padrão bimodal com picos no final da estação seca (outubro) e durante a estação chuvosa (fevereiro).

As abelhas do gênero Exaerete são parasitas de outras euglossinas. As fêmeas não constroem ou provisionam ninhos, mas colocam seus ovos nos ninhos já construídos e provisionados por outras euglossinas (Dressler 1982a). Ex. frontalis parasita os ninhos de Eulaema meriana e Ex. smaragdina tem sido encontrada parasitando os ninhos de Eulaema nigrita (Kimsey, 1979). Analisando a relação entre as abundâncias das espécies de Exaerete encontradas na Reserva Florestal de Linhares e as de seus hospedeiros conhecidos de Eulaema, encontrei uma correlação positiva significativa entre as abundâncias de El. meriana e Ex. frontalis (coeficiente de correlação de Spearman  $r = 0,909$ ,  $p = 0,0013$ ) (Fig. 12a), mas não entre El. nigrita e Ex. smaragdina (correlação de Spearman  $r = 0,039$ ,  $p = 0,449$ ) (Fig. 12b).

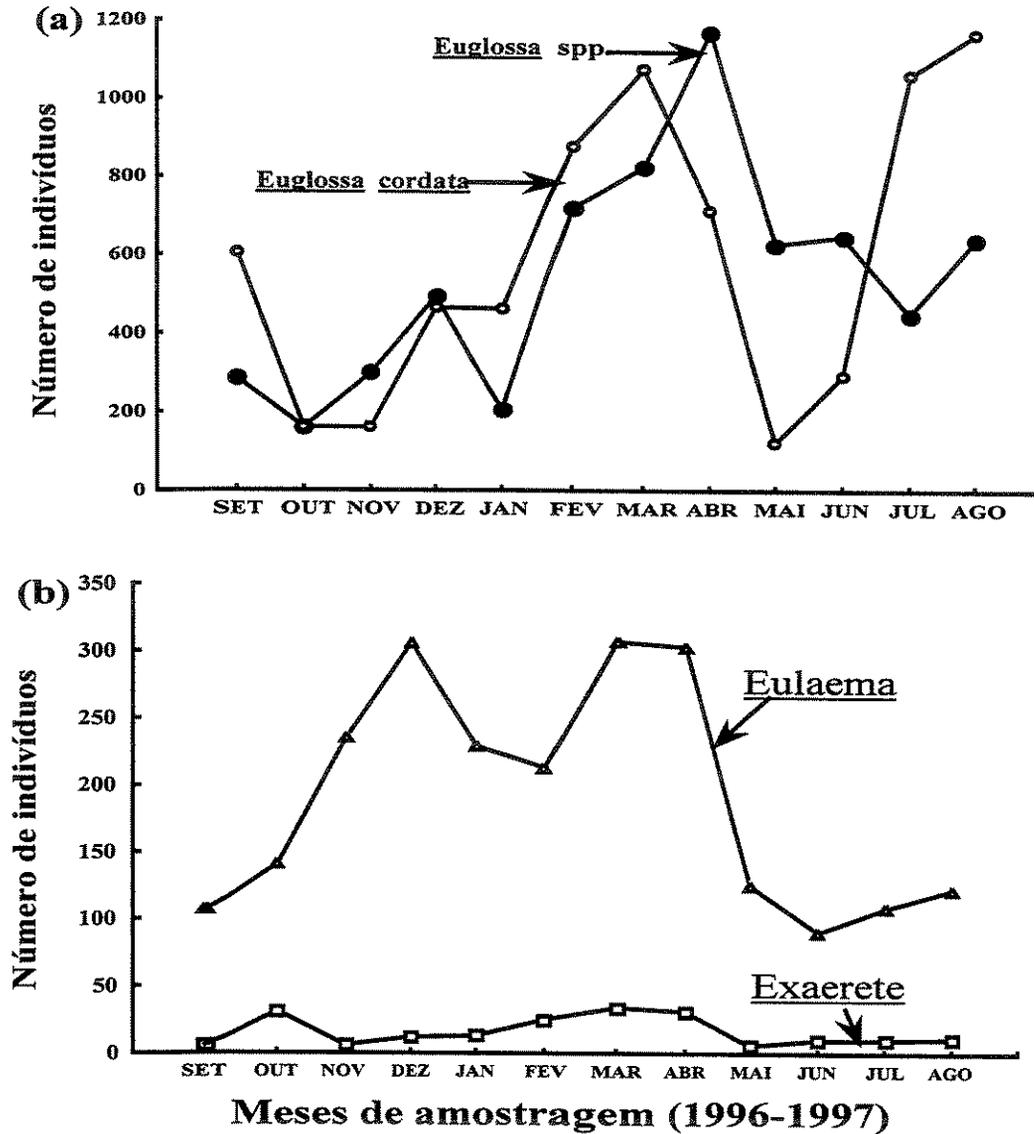


Figura 9. Variação sazonal da abundância das espécies de *Euglossa*, *Eulaema* e *Exaerete*. (a) Número total de indivíduos das espécies de *Euglossa* sem incluir a *Eg. cordata* e esta última apresentada separadamente; (b) Número acumulado de indivíduos de todas as espécies de *Eulaema* e *Exaerete*. Para os dois gráficos cada ponto representa a soma da abundância nos nove pontos amostrados.

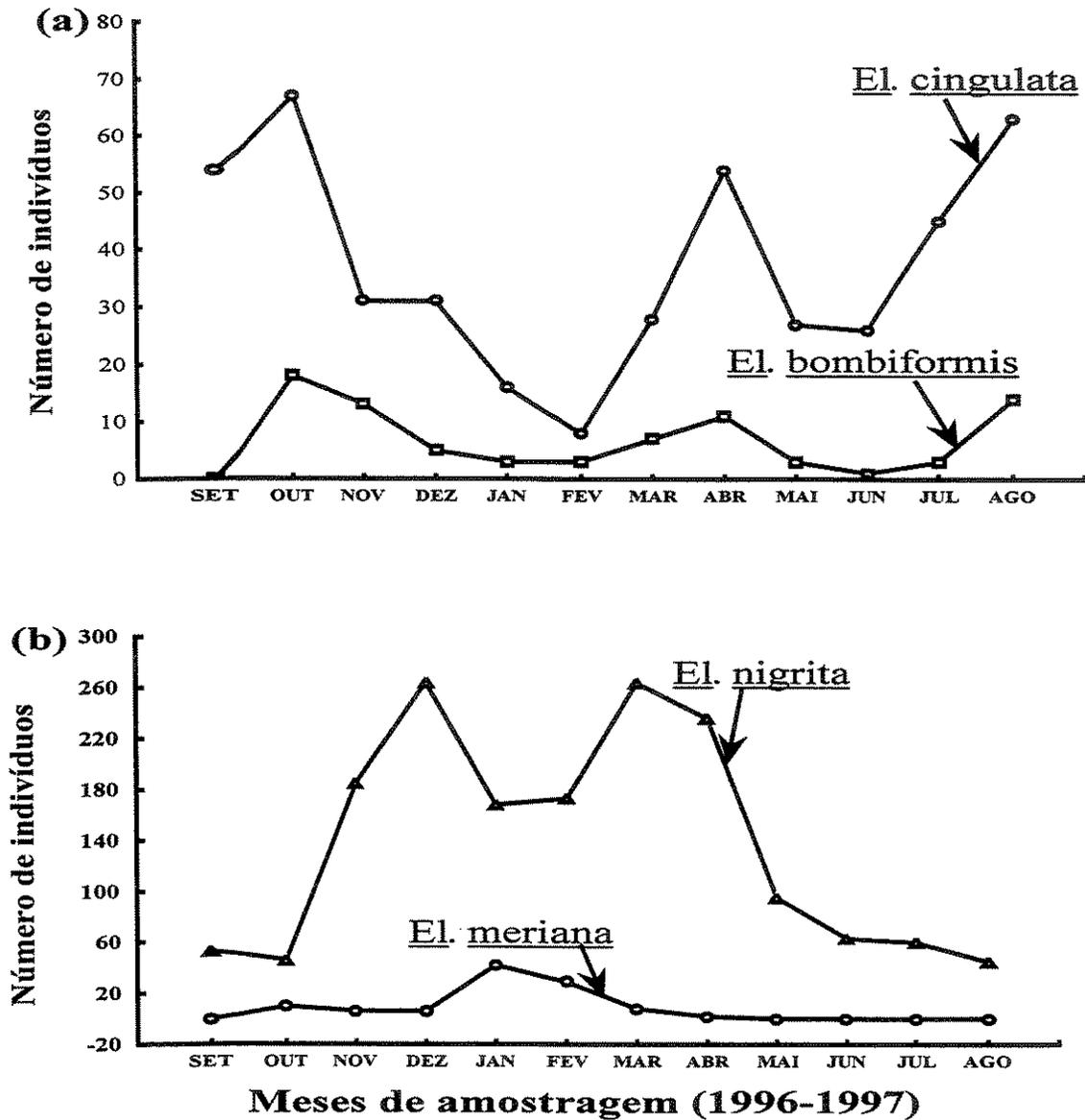


Figura 10. Variação temporal da abundância das espécies de *Eulaema*. (a) Número acumulado de indivíduos de *El. cingulata*, e *El. bombiformis*; (b) *El. nigrita* e *El. meriana*. Cada ponto representa a soma da abundância nos nove pontos amostrados.

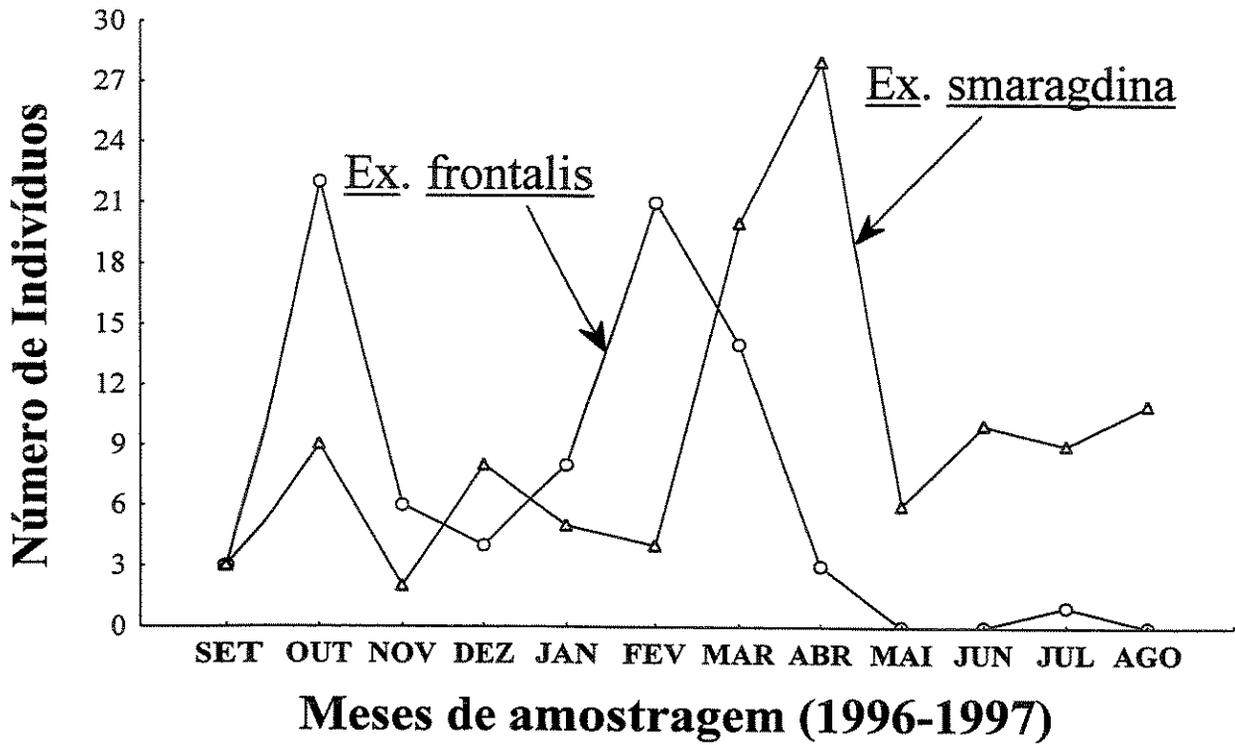


Figura 11. Variação temporal da abundância de Exaerete frontalis e Ex. smaragdina. Cada ponto no gráfico representa a soma da abundância nos nove pontos amostrados.

### Distribuição espacial da riqueza e da abundância.

Das 31 espécies de abelhas euglossinas amostradas na Reserva Florestal de Linhares, 19 (61%) foram registradas nos nove pontos de amostragem (Tabela 5). As espécies de Euglossa, Eulaema, e Exaerete, com mais de 20 indivíduos ao longo de um ano, foram coletadas em todos os pontos de amostragem. Porém, a abundância de cada espécie foi diferente em cada ponto de coleta. Por exemplo, a espécie mais abundante, Eg. cordata, apresentou as maiores abundâncias nos três pontos da Farinha seca e as menores na área da Peroba. Em contraste, Eg. chalybeata foi muito abundante nos três pontos da Peroba e menos abundante nos pontos da Farinha (Tabela 5).

Em geral, as espécies com menos de 20 indivíduos não foram encontradas em todas as pontos de amostragem. As quatro espécies de Eufriesea apresentaram a distribuição espacial mais disjunta. Ef. violacea (n= 17) e Ef. mussitans (n= 5) estiveram restritas à área da Peroba Osso; Ef. duckei (n= 6) foi encontrada no Parajú, entanto Ef. ornata (n= 8) teve uma distribuição menos restrita apresentando-se em dois pontos do Parajú e um da Farinha Seca e Peroba (Tabela 5).

A abundância e a riqueza variaram entre os nove pontos de amostragem (Tabela 5) e estiveram correlacionadas na maioria deles, exceto em pe-1, pe-2 e pa-3 (Tabela 6). A riqueza máxima total foi de 28 espécies na Peroba Osso. Porém nesta mesma área ocorreram as menores abundâncias totais. As maiores abundâncias totais foram verificadas na área da Farinha Seca, mais de 1900 indivíduos em cada ponto de amostragem ao longo do ano (Tabela 5).

A análise de variância para dois fatores (meses e pontos de amostragem) mostrou que a abundância das três espécies mais comuns, Eg. cordata, Eg. analis, e El. nigrita, foi significativamente diferente entre os pontos amostrados e entre os meses do ano (Tabela 7).

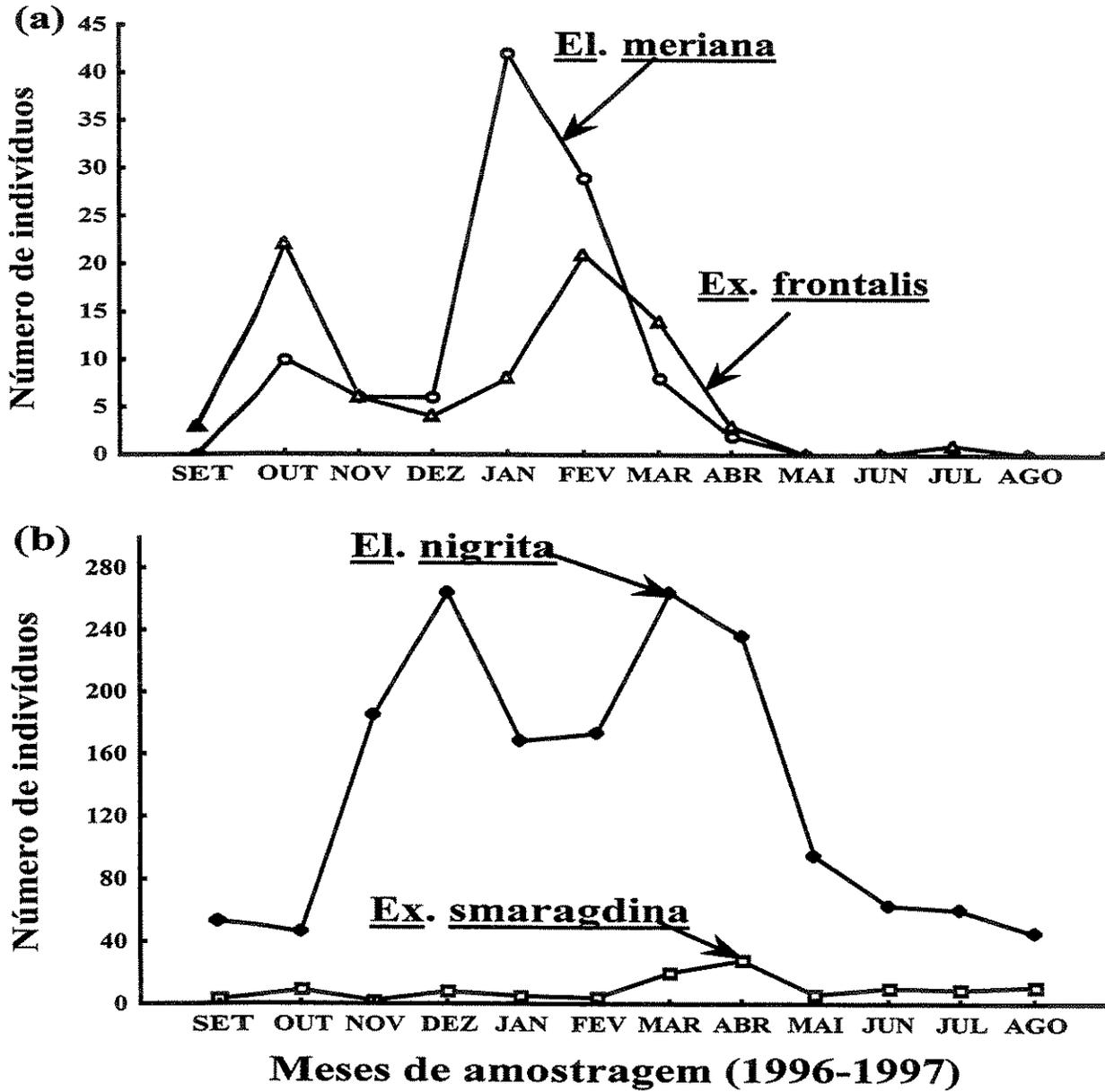


Figura 12. Variação sazonal da abundância das euglossinas parasitas do gênero *Exaerete* e seus hospedeiros de *Eulaema* (Kimsey 1979). (a) *El. meriana*, e *Ex. frontalis*; (b) *El. nigrita* e *Ex. smaragdina*.

Tabela 5. Distribuição espacial da abundância de 31 espécies de abelhas euglossinas coletadas em nove pontos de floresta alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Cada ponto foi amostrado durante 12 meses entre setembro de 1996 e agosto de 1997. As espécies foram ordenadas em ordem decrescente da abundância.

Espécies	pe-1	pe-2	pe-3	fa-1	fa-2	fa-3	pa-1	pa-2	pa-3	TOTAL
<u>Eg. cordata</u>	477	198	471	872	1755	1239	870	605	659	7146
<u>Eg. analis</u>	426	349	362	438	356	199	383	144	75	2732
<u>El. nigrita</u>	138	126	149	132	230	217	128	203	329	1652
<u>Eg. imperialis</u>	125	171	149	121	55	85	209	73	168	1156
<u>Eg. chalybeata</u>	136	161	115	70	77	65	160	33	178	995
<u>Eg. ignita</u>	57	36	27	48	31	51	98	61	98	507
<u>El. cingulata</u>	60	39	36	40	40	65	34	36	100	450
<u>Eg. cognata</u>	64	46	45	68	61	27	24	10	32	377
<u>Eg. augaspis</u>	22	22	21	50	55	35	20	16	43	284
<u>Eg. pleosticta</u>	12	19	5	25	20	14	24	14	27	160
<u>Ex. smaragdina</u>	6	14	6	9	9	17	13	18	23	115
<u>El. meriana</u>	7	12	7	11	19	11	5	15	16	103
<u>Ex. frontalis</u>	13	10	7	6	5	6	13	7	15	82
<u>El. bombiformis</u>	11	4	9	7	5	6	7	10	22	81
<u>Eg. retroviridis</u>	26	13	7	12	4	4	2	3	1	72
<u>Eg. securigera</u>	8	1	2	7	4	9	3	2	6	42
<u>Eg. violaceifrons</u>	5	3	1	4	6	5	8	6	4	42
<u>Eg. leucotricha</u>	3	1	2	4	3	8	8	4	8	41
<u>Eg. mixta</u>	9	2	3	2	2	4	3	8	3	36
<u>Eg. crassipunctata</u>	2	6	2	2	1	3	0	3	0	19
<u>Eg. townsendi</u>	3	0	4	0	4	1	3	1	3	19
<u>Eg. sp3</u>	5	2	1	0	2	2	0	1	4	17
<u>Ef. violacea</u>	6	4	7	0	0	0	0	0	0	17
<u>Ef. ornata</u>	0	3	0	0	0	1	1	0	3	8
<u>Ef. duckei</u>	0	0	0	0	0	0	1	0	5	6
<u>Eg. sp5</u>	2	0	1	1	0	0	0	0	1	5
<u>Ef. mussitans</u>	2	1	1	0	1	0	0	0	0	5
<u>Eg. magnipes</u>	1	1	0	0	0	0	1	0	0	3
<u>Eg. fimbriata</u>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2
<u>Eg. parvula</u>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2
<u>Eg. mourei</u>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
TOTAL	1626	1244	1441	1931	2745	2075	2020	1272	1823	16.177
Número espécies	26	25	26	23	23	24	24	22	24	31
Diversidade (H')	2,13	2,20	1,98	1,81	1,39	1,60	1,85	1,84	2,10	1,92
Equidade (J)	0,62	0,64	0,58	0,53	0,40	0,46	0,54	0,54	0,61	0,56

A espécie mais abundante, Eg. cordata, foi superada pela segunda espécie mais abundante, Eg. analis, nos três pontos da Peroba, na Farinha-1 e no Parajú-1; as maiores diferenças na abundância total entre os pontos de coleta apresentaram-se na Peroba-2 (Tabela 5).

### **Análise multivariada.**

#### **Análise de Agrupamento.**

Para a análise de agrupamento, das nove amostras espaciais contendo a abundância total (ao longo de um ano) das 31 espécies de abelhas euglossinas, usei uma matriz com dados sem transformação e outra com dados transformados pela raiz quadrada; as distâncias empregadas foram Bray Curtis e Euclidiana; o método de agrupamento foi o não ponderado com o emprego das médias aritméticas (UPGMA) (Figs. 13a, b).

Independentemente da matriz usada (sem ou com transformação), a formação dos grupos nos dendrogramas foi determinada basicamente pela relação de abundância das espécies dominantes em cada ponto de amostragem.

Os quatro dendrogramas mantiveram os grupos constituídos pelos três pontos da Peroba Osso (pe-1+pe-3 e pe-2) e o grupo com fa-1+pa-1 (Figs 13a, b, c, d). Em pe-1 e pe-3 a abundância de Euglossa cordata e Eg. analis esteve repartida de forma aproximadamente equitativa representando, juntas, mais de 55% da abundância total para estes pontos (Tabela 5); em pe-2 Eg. cordata apresentou sua menor abundância representando somente 18% do total, enquanto Eg. analis representou 28% do total. Em fa-1 e pa-1 Eg. cordata foi a espécie dominante representando respectivamente 45 e 43% da abundância total em cada ponto, enquanto Eg. analis foi menos importante que nos pontos da Peroba representando 23 e 19% para cada ponto.

Tabela 6. Correlação (coeficiente  $\tau$  de Kendall) entre a riqueza e a abundância de abelhas euglossinas nos 9 pontos amostrados na Reserva Florestal de Linhares. O total é a correlação para cada ponto somados todos os 12 meses de amostragem. As probabilidades em negrito foram estatisticamente significativas para  $\alpha = 0.05$ .

Ponto	Kendall $\tau$	Probabilidade
peroba-1	0,375	0,089
peroba-2	0,497	<b>0,024</b>
peroba-3	0,381	0,080
farinha-1	0,701	<b>0,015</b>
farinha-2	0,583	<b>0,008</b>
farinha-3	0,657	<b>0,003</b>
parajú-1	0,678	<b>0,002</b>
parajú-2	0,830	<b>0,000</b>
parajú-3	-0,244	0,270
TOTAL	-0,270	0,312

Tabela 7. Resumo dos resultados da análise de variância da sazonalidade na abundância das três espécies mais comuns de abelhas euglossinas, Euglossa cordata, Eg. analis, e El. nigrita.

Fonte de variação	Graus de liberdade	F	P
<b>(a) <u>Euglossa cordata</u></b>			
Mês	11	7,94	p<0,001
Ponto de coleta	8	6,70	p<0,001
<b>(b) <u>Euglossa analis</u></b>			
Mês	11	16,02	p<0,001
Ponto de coleta	8	7,92	p<0,001
<b>(c) <u>Eulaema nigrita</u></b>			
Mês	11	9,96	p<0,001
Ponto de coleta	8	4,42	p<0,001

O dendrograma produzido com os dados sem transformação e a matriz de distância Bray Curtis (Fig. 13a), e o dendrograma obtido com os dados transformados e a matriz de distância euclidiana (Fig. 13d) foram completamente congruentes em relação aos grupos formados, mas diferenciaram-se no coeficiente de correlação cofenética (cofen), que mede a fidelidade com que o dendrograma reflete as similaridades ou distâncias na matriz original. O primeiro dendrograma com um cofen de 0,75 representou as distâncias originais com maior fidelidade do que o dendrograma obtido com os dados transformados e a matriz de distância euclidiana, para a qual o cofen foi de 0,68 (Fig. 13d). Nestes dois dendrogramas ficaram separados fa-2 e fa-3 e pa-2 e pa-3; em fa-2 e fa-3 Euglossa cordata contribuiu com mais de 60% do total de abelhas, enquanto em pa-2 e pa-3 sua frequência correspondeu respectivamente a 47 e 36%. Os pontos pa-2 e pa-3 estiveram mais distantes entre si que fa-2 e fa-3, mas os dois primeiros estiveram mais perto dos pontos da Peroba (pe-1, pe-2 e pe-3) que os da Farinha (fa-2 e fa-3) (Figs. 13a, d).

Os dendrogramas nas figuras 13b e 13c agruparam de maneira diferente os pontos fa-2, fa-3, pa-2 e pa-3. No dendrograma obtido com os dados sem transformação e a matriz de distância Bray Curtis (Fig. 13b) os pontos fa-2 e fa-3 formaram um grupo e pa-2 e pa-3 ficaram separados.

Em fa-2 e fa-3 60% da abundância deveu-se a uma única espécie, Eg. cordata, no entanto, em pa-2 e pa-3 Eg. cordata e Eulaema nigrita compartilharam o posto de espécies dominantes, representando 63 e 54% do total, respectivamente; El. nigrita foi mais abundante em pa-3 que em pa-2 e Eg. cordata foi mais abundante em pa-2 que em pa-3 (Tabela 5).

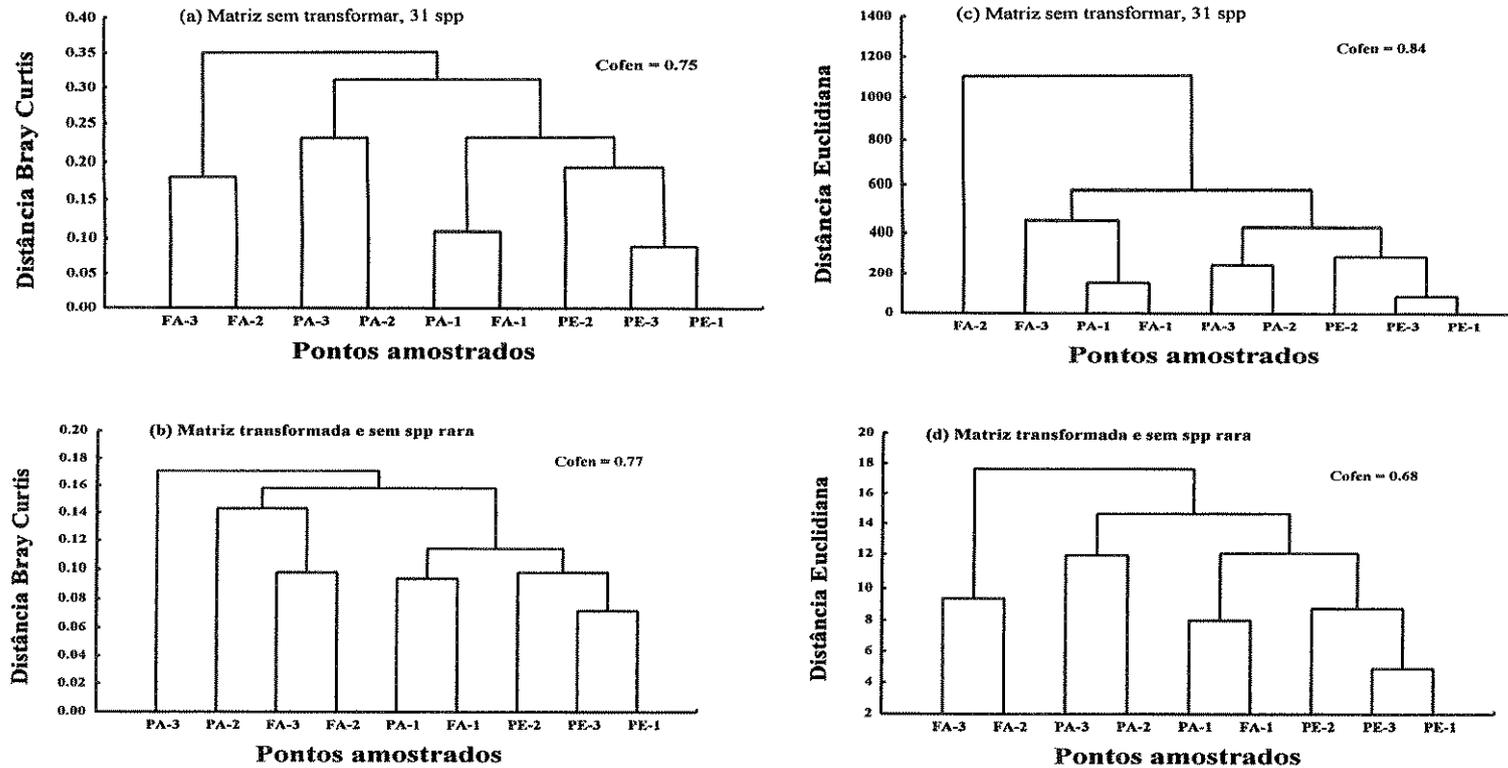


Figura 13. Dendrogramas para nove pontos de amostragem de abelhas euglossinas na Reserva Florestal de Linhares. (a) Matriz sem transformar da abundância de 31 espécies, distância Bray Curtis; (b) matriz transformada extraíndo raiz quadrada da abundância de 19 espécies, excluímos 8 espécies de *Euglossa* e 4 de *Eufriesea*, distância Bray Curtis; (c) matriz sem transformar da abundância de 31 espécies, distância Euclidiana; (d) matriz transformada igual que em (b), distância Euclidiana. Construí os dendrogramas usando o método de agrupamento não ponderado por pares com emprego da média aritmética (UPGMA). Cofen é o coeficiente de correlação cofenética.

Já no dendrograma construído com os dados sem transformação e uma matriz de distâncias euclidianas (Fig. 13c), foi dado grande peso à abundância absoluta das espécies, fato que isolou fa-2 de todos os outros pontos. Em fa-2 a espécie dominante, Euglossa cordata, representou 64% do total de abelhas (Tabela 5). Neste dendrograma pa-2 e pa-3 ficaram juntos porque as abundâncias absolutas de Eg. cordata foram semelhantes (Fig 13c, Tabela 5).

O dendrograma construído com base nos dados não transformados e na matriz de distâncias euclidianas foi o que apresentou o maior coeficiente de correlação cofenética (cofen = 0,84) e por isto foi escolhido como a melhor representação das relações de similaridade entre os pontos amostrais. Este dendrograma indicou que os pontos amostrados formaram um mosaico onde a abundância da espécie dominante, Eg. cordata, foi marcadamente diferente. Esta diferenciação não parece ser aleatória e sim relacionada com a área maior na qual se encontra o ponto amostrado.

### **Análise de Componentes Principais.**

Na análise de componentes principais das amostras de abelhas euglossinas coletadas nos 9 pontos amostrais (Tabela 5) 61% da variância foi explicada pelo primeiro componente e 96% da variância acumulada foi explicada pelos quatro primeiros eixos (Tabela 8).

Os pontos amostrados foram ordenados no primeiro componente (eixo 1) com base na variação espacial da abundância de Euglossa cordata, 99% de correlação com o eixo 1. O ordenamento neste eixo mostrou a presença de um gradiente de diversidade. Peroba-2 ficou no extremo positivo com a maior diversidade e equidade - neste ponto, Eg. cordata teve sua menor abundância; Farinha-2 ficou no extremo negativo com baixas diversidade e a equidade, sendo alta a dominância de Eg. cordata (Tabela 6, Fig. 14).

Tabela 8. Análise componentes principais da distribuição espacial da abundância de 31 espécies de abelhas euglossinas amostradas em nove pontos na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil.

Ponto	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 4
Autovalores	73,02	27,20	10,19	4,85
% de variância explicada	60,66	22,60	8,46	4,03
% de variância acumulada	60,66	83,26	91,73	95,76

O segundo eixo explicou 23% da variância e separou os pontos com base na variação da abundância de Eg. analis (99% de correlação com o eixo 2). Parajú-3, onde a abundância de Eg. analis foi menor, ficou no extremo positivo; Farinha-1, onde a abundância de Eg. analis foi máxima, ficou no extremo negativo. As espécies de tamanho grande, Eulaema nigrita, El. cingulata, El. bombiformis, Exaerete smaragdina, Eufriesea duckei e Ef. ornata, estiveram alta e positivamente correlacionadas com o eixo 2 contribuindo para o posicionamento extremo de Parajú-3 no eixo.

### **Variação espacial e temporal da diversidade**

Na Tabela 9 apresento um resumo dos parâmetros usados para estimar a diversidade de abelhas euglossinas da Reserva Florestal de Linhares.

Das três áreas amostradas, a Peroba teve a maior riqueza média de espécies (média dos três pontos) e a maior diversidade de Shannon e Simpson. Nesta área, a dominância de Eg. cordata foi a menor das três áreas e a equidade foi máxima (Tabela 9). As áreas da Farinha e Paraju tiveram a mesma riqueza média, mas diferiram na composição de espécies. Por exemplo, Eg. mourei e Eg. parvula foram coletadas na Farinha mas não em Paraju, enquanto que Ef. duckei e Ef. ornata apareceram no Paraju mas não na Farinha (Tabela 5).

Na Farinha tanto a diversidade de Shannon- Wiener quanto a de Simpson foram menores que no Paraju devido à maior dominância de Eg. cordata na primeira e, portanto, menor equidade.

A análise de variância mostrou que as diversidades de Shannon-Wiener, Simpson e dominância de Berger-Parker foram significativamente diferentes entre as áreas (Tabela 10). O teste a posteriori de Tukey-Kramer, para a diferença entre as médias mostrou que a diversidade da Farinha foi significativamente diferente da diversidade da Peroba, mas não do Paraju.

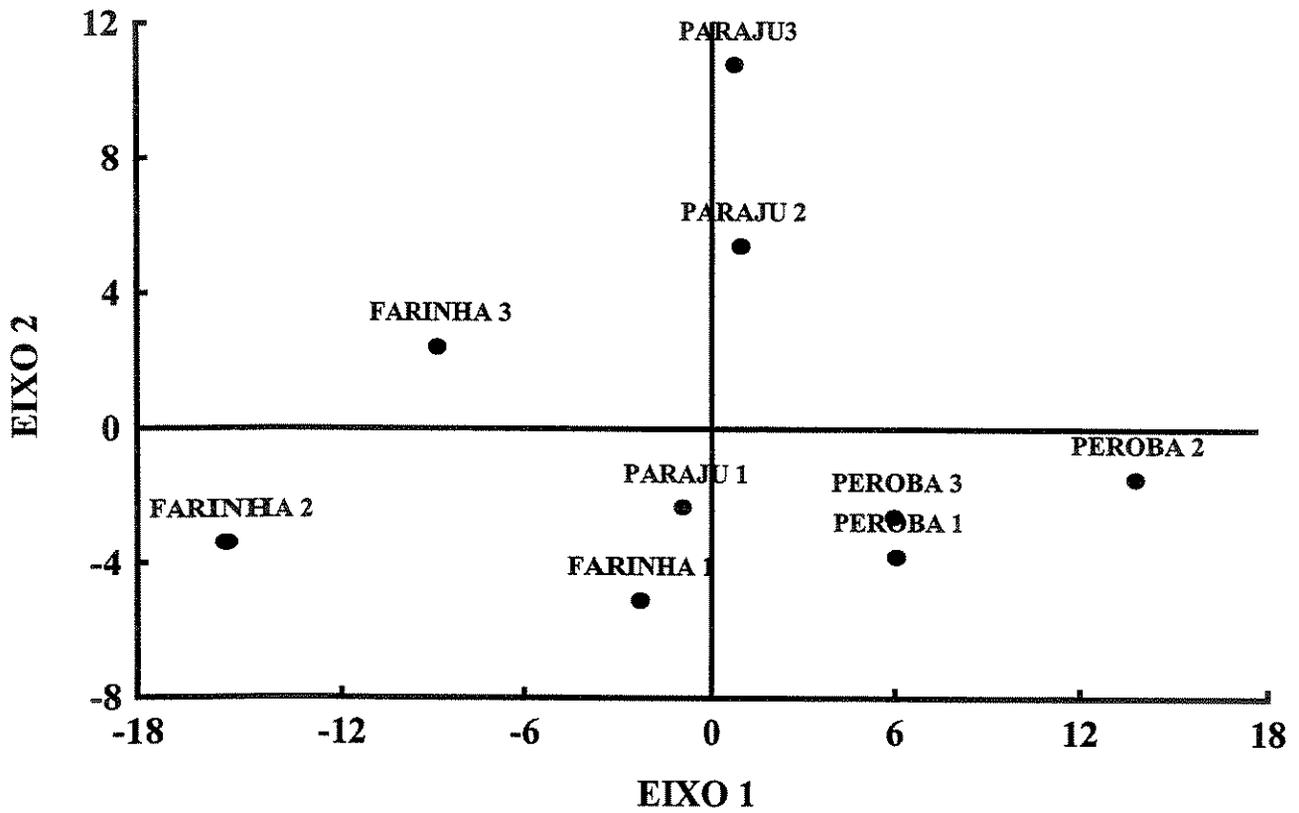


Figura 14. Resultado da análise de componentes principais das amostras de 31 espécies de abelhas euglossinas coletadas entre setembro de 1996 e agosto de 1997 em nove pontos de floresta alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares.

Tabela 9. Parâmetros de diversidade estimados para amostras de abelhas euglossinas coletadas em três áreas de floresta alta pouco perturbada na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, entre setembro de 1996 e agosto de 1997. Para as áreas cada entrada na tabela corresponde à média de três pontos, para as estações climáticas cada entrada corresponde à média de três meses.

	Riqueza observada (S)	Diversidade de Shannon (H')	Diversidade de Simpson (1/λ)	Dominância Berger-Parker (d)	Eqüidade (J)
(a) Áreas amostradas na Reserva Florestal de Linhares					
Peroba	25,67	2,11	5,72	0,30	0,61
Farinha	23,33	1,60	2,88	0,56	0,46
Paraju	23,33	1,93	4,34	0,42	0,56
(b) Estações climáticas amostradas					
Início das chuvas (out-dez)	23,3	2,23	5,80	0,31	0,62
Chuvas (jan-mar)	20,33	1,75	3,50	0,48	0,51
Fim das chuvas (abr-jun)	19,66	1,98	5,31	0,31	0,57
Seca (jul-set)	20,66	1,50	2,46	0,61	0,43

Para as estações do ano, as maiores diversidades de Shannon-Wiener e de Simpson apresentaram-se no início das chuvas (out-dez) quando a equidade também foi maior (Tabela 9). A menor diversidade apresentou-se na época seca quando a dominância de Eg. cordata foi máxima (Tabelas 5 e 9). A riqueza média foi semelhante para as épocas de chuvas, fim das chuvas e seca e foi maior no início das chuvas. A dominância de Eg. cordata foi em média igual para o início das chuvas e o fim das chuvas, mas na primeira a equidade foi maior.

A análise de variância dos índices de diversidade de Shannon-Wiener e Simpson e do índice de dominância de Berger-Parker mostrou que as estações diferiram significativamente com relação a esses parâmetros (Tabela 10b). O teste a posteriori de Tukey-Kramer mostrou que a diversidade na época seca foi significativamente diferente da diversidade no início das chuvas e no fim das chuvas, mas não foi diferente da época de chuvas.

A diversidade  $\alpha$  para as áreas amostradas na Reserva Florestal de Linhares, estimada pela riqueza observada foi de 27,30 (número médio de espécies obtidas em um ano de amostragem) e a  $\beta$  de 3,70. Em média, indo de uma área para outra 27 espécies foram repetidas e somente 4 inéditas foram registradas. Com o índice de diversidade de Shannon-Wiener, que leva em conta a abundância relativa das espécies, a diversidade  $\alpha$  ficou em 1,86 e a  $\beta$  foi de 2,43, indicando que houve diferenças na distribuição da abundância das abelhas euglossinas entre as áreas (Tabela 11).

A maior contribuição na diversidade  $\beta$  para as áreas foi das amostras da Peroba (Fig. 15a). Nesta área houve uma riqueza maior e a abundância da espécie dominante foi menor que nas outras áreas. As áreas tiveram 88% de similaridade na riqueza de espécies, mas apresentaram similaridades baixas para o índice de Shannon-Wiener, o qual salienta as diferenças entre as áreas devido à variação espacial na distribuição da abundância das espécies (Tabela 11).

Tabela 10. Resumo dos resultados da análise de variância de um fator para a diversidade de amostras espaciais (entre áreas) e amostras temporais (entre estações climáticas) de abelhas euglossinas coletadas na Reserva Florestal de Linhares.

Parâmetro	F	P
<b>(a) Variação na diversidade entre as áreas</b>		
Diversidade de Shannon	7,660	0,022
Diversidade de Simpson	9,743	0,013
Dominância de Berger-Parker	11,490	0,008
<b>(b) Variação na diversidade entre as estações climáticas</b>		
Diversidade de Shannon	9,970	4,5 E-3
Diversidade de Simpson	7,320	7,0E-4
Dominância de Berger-Parker	61,150	7,4E-6

Tabela 11. Resumo da variação espacial e temporal da diversidade  $\alpha$  e  $\beta$  para o conjunto de abelhas euglossinas amostradas entre Setembro de 1996 e agosto de 1997 em nove pontos da mata primária da Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil.

Índice	ESPAÇO				TEMPO			
	Div. $\alpha$ (dentro)	Div. $\beta$ (entre)	Total	Similaridad e	Div. $\alpha$ (dentro)	Div. $\beta$ (entre)	Total	Similaridade
Riqueza	27,30	3,70	31	0,88	24,30	6,70	31	0,78
Shannon	1,86	2,43	4,29	0,43	1,83	2,98	4,81	0,38

Entre as estações climáticas, a diversidade  $\alpha$ , calculada para a riqueza de espécies, foi de 24,3 e a  $\beta$  de 6,70. A diversidade  $\beta$ , calculada pelo índice de Shannon-Wiener, foi maior que a  $\alpha$ , indicando que a variação na abundância relativa das espécies de uma estação para outra foi maior que a abundância média para todas as estações. Esta variação também foi maior na dimensão temporal que na espacial, o que é indicado pelo maior valor da diversidade  $\beta$  para as estações climáticas que para as áreas (Tabela 11).

A época do início das chuvas foi a que mais contribuiu para a diversidade  $\beta$  (Fig. 15b). Nesta época coletei as 4 espécies de Eufriesea. As estações tiveram 78% de similaridade na riqueza de espécies, mas esta foi menor quando a abundância relativa das espécies foi levada em conta através do índice de Shannon-Wiener (Tabela 11).

A similaridade da diversidade estimada com o índice de Shannon-Wiener foi menor entre as estações do ano que entre as áreas, mostrando que a distribuição temporal da abundância relativa das espécies de abelhas euglossinas foi menos equitativa que a distribuição espacial (Tabela 11).

O número esperado de espécies compartilhadas (NEEC) para duas amostras aleatórias tomadas na mesma área sempre foi maior na área da Peroba, seguida pelo Paraju e pela Farinha (Fig. 16a). Já para as amostras temporais, o número esperado de espécies compartilhadas (NEEC) para duas amostras aleatórias tomadas na mesma estação foi maior na época do início das chuvas que nas outras estações do ano (Fig. 16b).

Por outro lado, o número esperado de espécies compartilhadas por duas amostras de áreas diferentes (diversidade  $\beta$ ) foi maior para a Peroba e Farinha (em todos os tamanhos amostrais) que para os outros pares de áreas. Com duas amostras aleatórias pequenas (10 indivíduos por área), todos os pares de áreas comparados compartilharam aproximadamente 3 espécies; com amostras grandes (1.000 indivíduos) as áreas compartilharam 20 espécies (Tabela 12a).

Tabela 12. Similaridade entre as riquezas de espécies, estimada pelo número esperado de espécies compartilhadas (NECC) em uma amostra aleatória de tamanho definido (Grassle e Smith 1976). (a) pares de áreas e (b) pares de estações.

Pares em comparação	10 indivíduos	100 indivíduos	1000 indivíduos	10000 indivíduos
<b>(a) Comparação entre áreas</b>				
PerobaxFarinha	2,75	9,66	20,23	26,50
PerobaxParaju	2,45	9,14	19,508	26,02
FarinhaxParaju	2,63	9,57	19,26	26,73
<b>(b) Comparação entre estações climáticas</b>				
IníciouxChuvas	2,99	10,20	20,70	25,14
IníciouxFim	3,35	10,20	20,11	27,00
IníciouxSeca	2,56	10,00	20,50	25,83
ChuvaxFim	3,04	9,60	18,07	23,07
ChuvaxSeca	2,40	9,40	18,35	22,23
FimxSeca	2,60	9,40	17,90	23,66

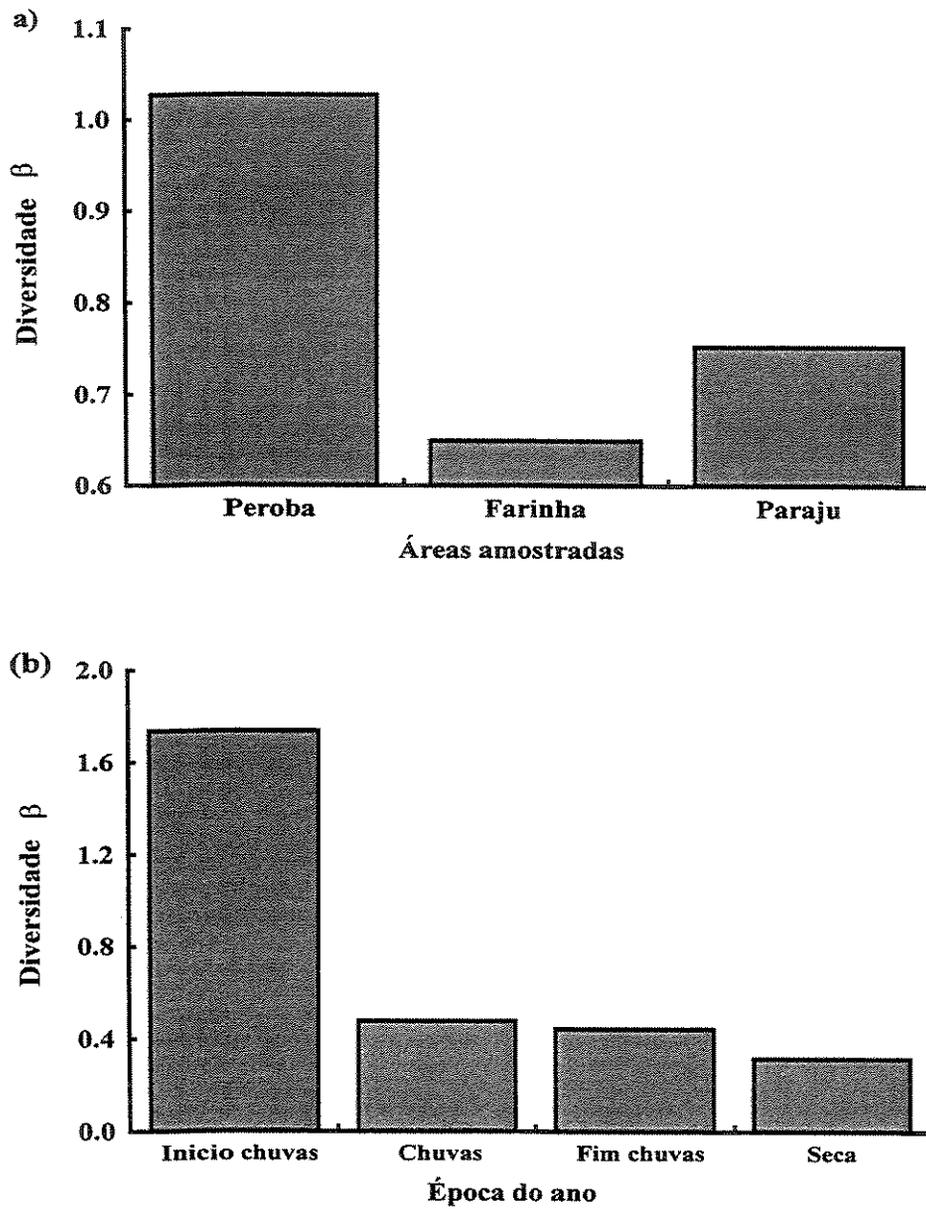


Figura 15. Contribuição dos componentes espaciais e temporais na determinação da diversidade  $\beta$  para as amostras de abelhas euglossinas coletadas na Reserva Florestal de Linhares. (a) contribuição de cada área amostrada para a diversidade  $\beta$ ; (b) contribuição de cada estação do ano para a diversidade  $\beta$ .

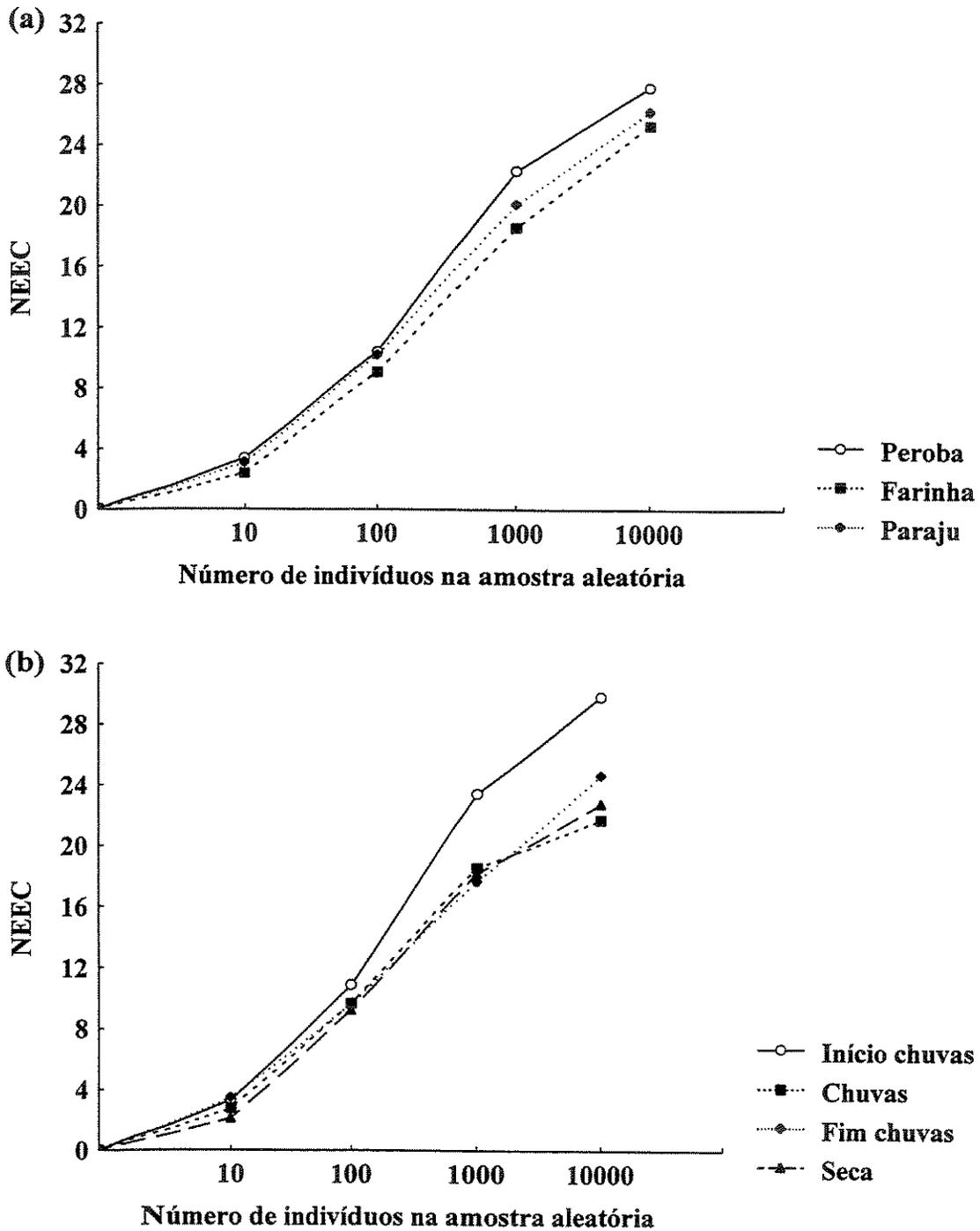


Figura 16. Número estimado de espécies compartilhadas (NEEC) em duas amostras aleatórias de 10, 100, 1.000 e 10.000 de indivíduos para (a) as áreas amostradas e (b) as estações do ano.

## DISCUSSÃO

### Fauna

A fauna de abelhas euglossinas encontrada na Reserva Florestal de Linhares contém espécies com distribuições geográficas amplas na região neotropical e outras regionalmente restritas. Do total de 31 espécies, 12 (38,7% do total) apresentam amplas distribuições geográficas, 11 espécies (35,5%) ocorrem até a Bacia Amazônica e 8 espécies (25,8%) são da Mata Atlântica (Tabela 13). Não encontrei espécies claramente endêmicas à sub-região baiana. Porém 2 espécies que não puderam ser identificadas (Eg. sp3 e Eg. sp5), podem ser novas (M. de Oliveira, com. pessoal).

A riqueza de 31 espécies de abelhas euglossinas encontrada neste estudo é a maior já assinalada para uma área localizada na Mata Atlântica. Outros estudos registraram 7 espécies para as matas ciliares do Sul da Bahia (Neves e Viana 1997), 14 espécies para as matas semidecíduas do nordeste de São Paulo (Rebêlo e Garófalo 1997), 11 espécies para as matas próximas de Viçosa, MG (Abrantes 1990), e 6 espécies num fragmento de mata semidecídua de Campinas, SP (M. A. Bonilla, obs. pessoal).

A riqueza de abelhas euglossinas da Reserva Florestal de Linhares é comparável às riquezas encontradas em locais equatoriais intensamente amostrados, tais como os arredores de Manaus, AM com 38 espécies (Oliveira e Campos 1995), a Reserva Tambopata no Peru com 28 espécies registradas durante dois anos (Pearson e Dressler 1985), e o Parque Nacional Corcovado na Costa Rica com 27 espécies (Janzen et al. 1982). Alta riqueza de espécies também tem sido encontrada para outros grupos na Reserva Florestal de Linhares. Segundo Peixoto e Gentry (1990), existe na Reserva uma alta riqueza de espécies de plantas possivelmente relacionada a fatores com sua posição geográfica, conexões passadas com a floresta Amazônica e a floresta Atlântica, e a alta heterogeneidade de habitats representada em diferentes tipos de vegetação.

Embora a riqueza de espécies de abelhas euglossinas seja semelhante à de outros locais no neotrópico, há diferenças importantes na abundância das espécies compartilhadas com estas áreas. Três espécies de abelhas euglossinas consideradas tipicamente amazônicas, Eg. analis, Eg. imperialis e Eg. ignita, estiveram pouco representadas nas amostragens da Amazônia Central (ver Oliveira e Campos 1995) mas foram muito abundantes na Reserva Florestal de Linhares. Euglossa analis foi a segunda espécie mais abundante em Linhares e é o principal polinizador da orquídea Coryanthes speciosa (Bonilla 1998). Euglossa fimbriata e Eg. mourei, raras na Reserva Florestal de Linhares (1 e 2 indivíduos registrados respectivamente), foram abundantes em outros locais (Tabela 13). Euglossa fimbriata foi uma das espécies mais abundantes nas matas semidecíduas do nordeste de São Paulo (Rebêlo e Garófalo 1997), e Eg. mourei foi capturada frequentemente em Tambopata na Amazônia peruana (Pearson e Dressler 1985).

Cinco espécies de abelhas euglossinas não encontradas nas amostragens realizadas na Reserva Florestal de Linhares (Euglossa avicula, Eg. annectans, Eulaema seabrai, Eufriesea surinamensis e Ef. superba) têm sido capturadas em outros locais do neotrópico usando-se iscas diferentes às comumente utilizadas ou enquanto forrageavam em flores.

Eulaema seabrai é uma espécie com ampla distribuição geográfica mas que não é atraída por nenhuma das fragrâncias usadas como iscas (Ackerman 1983). Kennedy (1978) observou fêmeas procurando por néctar em várias espécies de Calathea (Marantaceae) no Panamá, Silva (1997) a observou nas flores de Passiflora pentagona (Passifloraceae) na vegetação de restinga nos arredores de Vitória, Espírito Santo, Brasil.

Euglossa annectans é uma espécie comum nas matas de Rio de Janeiro e tem sido coletada nas matas semidecíduas do nordeste de São Paulo (Rebêlo e Garófalo 1991, 1997, Rebêlo e Moure 1995) e na mata semidecídua de Campinas em iscas de eugenol e cineol (M. A. Bonilla, obs. pessoal).

Tabela 13. Distribuição da abundância das espécies de abelhas euglossinas compartilhadas entre a Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil e outros locais do Neotrópico. As espécies foram ordenadas em ordem decrescente de abundância.

Espécies	BCI <sup>1</sup>	Manaus <sup>2*</sup>	Tambopata <sup>3</sup>	NE São Paulo <sup>4</sup>	R.F. Linhares	Distribuição geral <sup>5</sup>
<u>Eg. cordata</u>				7	7.146	Ampla
<u>Eg. analis</u>		5			2.732	Bacia Amazônica
<u>El. nigrita</u>	1.786			334	1.652	Ampla
<u>Eg. imperialis</u>	5.168	12	251	2	1.156	Ampla
<u>Eg. chalybeata</u>		352	658		995	Bacia Amazônica
<u>Eg. ignita</u>	1	24	708		507	Bacia Amazônica
<u>El. cingulata</u>	1.688	6	44		450	Ampla
<u>Eg. cognata</u>	170	12	70		377	Ampla
<u>Eg. augaspis</u>		296	212		284	Bacia Amazônica
<u>Eg. pleosticta</u>				778	160	Mata Atlântica
<u>Ex. smaragdina</u>	20	10	48	55	115	Ampla
<u>El. meriana</u>	1.215	80	176		103	Ampla
<u>Ex. frontalis</u>	137	80	13		82	Ampla
<u>El bombiformis</u>	24	13	16		81	Ampla
<u>Eg. retroviridis</u>		19			72	Bacia Amazônica
<u>Eg. securigera</u>				1	42	Mata Atlântica
<u>Eg. violaceifrons</u>				1	42	Mata Atlântica
<u>Eg. leucotricha</u>				1	41	Mata Atlântica
<u>Eg. mixta</u>	363	67	237		36	Ampla
<u>Eg. crassipunctata</u>	182	151			19	Ampla
<u>Eg. townsendi</u>	2			3	19	Ampla
<u>Eg. sp3</u>					17	Mata Atlântica
<u>Ef. violacea</u>				43	17	Mata Atlântica
<u>Ef. ornata</u>		9			8	Bacia Amazônica
<u>Ef. duckei</u>	4				6	Bacia Amazônica
<u>Eg. sp5</u>					5	Mata Atlântica
<u>Ef. mussitans</u>					5	Bacia Amazônica
<u>Eg. magnipes</u>			15		3	Bacia Amazônica
<u>Eg. fimbriata</u>				283	2	Mata Atlântica
<u>Eg. parvula</u>		32			2	Bacia Amazônica
<u>Eg. mourei</u>		42	71		1	Bacia Amazônica
TOTAL					16.177	
Número espécies	13	17	13	11	31	

<sup>1</sup>Ackerman (1983); <sup>2</sup>Oliveira e Campos (1995); <sup>3</sup>Pearson e Dressler (1985); <sup>4</sup>Rebêlo e Garófalo (1997). <sup>5</sup>Distribuição geral baseada nos registros de Dressler (1979), Kimsey (1982), Kimsey e Dressler (1986), e Rebêlo e Moure (1995).

Euglossa avicula, descrita originalmente para as matas de Linhares e Conceição da Barra (Espírito Santo, Brasil), não foi coletada na Reserva, mas é uma espécie comum nas amostras da Amazônia Central (Oliveira e Campos 1995).

Eufriesea surinamensis é uma espécie com distribuição geográfica ampla (Kimsey 1982) mas pouco atraída pelas iscas comumente utilizadas. Ackerman (1989) a capturou no Panamá usando vanilina, 2-fenil etil acetato e 2-fenil etil álcool; Ackerman (1985) observou machos e fêmeas nas flores de duas espécies de Costus (Zingiberaceae) no Panamá e Silva (1997) a encontrou polinizando flores de Passiflora pentagona (Passifloraceae) na restinga da região litorânea de Espírito Santo, próximo a Vitória.

Eufriesea superba é uma espécie amazônica que alcança as matas do norte de Espírito Santo (Kimsey 1982). Pearson e Dressler (1985) a capturaram em baixo número na floresta de terra firme da Reserva Tambopata, na Amazônia peruana, usando álcool benzílico e benzil acetato.

Em geral, a abundância das espécies de euglossinas varia enormemente de um local para outro, mas a comparação direta das abundâncias é difícil porque os estudos tem usado metodologias diferentes de amostragem. Muito provavelmente as armadilhas comumente usadas nas amostragens selecionam as abelhas, por tamanho ou por comportamento, dificultando ainda mais as comparações de abundância (Becker et al. 1991).

A alta riqueza e abundância das espécies de euglossinas encontradas na Reserva podem estar relacionadas com a alta diversidade de plantas de famílias como Leguminosae, Bignoniaceae, Apocynaceae e Rubiaceae (Peixoto e Gentry 1990), que são fontes de alimento para machos e fêmeas destas abelhas (Ackerman 1985). Ainda durante a época mais fria e seca na Reserva, julho a setembro, as euglossinas encontram alimento em algumas espécies de Marantaceae e Lecythidaceae (M. A. Bonilla, obs. pessoal).

A amostragem revelou que a mata da Reserva abriga populações de pelo menos 4 espécies de Eufriesea que podem ser vulneráveis à extinção local por apresentar distribuição espacial muito restrita (ocorrendo em apenas 1 ou 2 pontos de amostragem) e abundâncias muito baixas (Gaston 1994). A eventual extinção destas espécies na Reserva implicaria não só no seu desaparecimento na área mas também possivelmente sua "extinção" do norte do estado de Espírito Santo já que as Reservas de Linhares e Sooretama são os maiores fragmentos de floresta Atlântica remanescentes neste setor do estado.

### **Curvas de acumulação de espécies**

A análise das curvas observadas de acumulação de espécies geradas usando-se amostras espaciais e temporais, mostrou que as duas subestimaram o número esperado de espécies. Porém, a subestimação foi maior quando a curva foi construída usando-se as amostras temporais. Por exemplo, para as amostras espaciais, coletando-se em três pontos durante um ano (60 horas por ponto, 180 horas acumuladas) a riqueza observada foi em média de  $28,23 \pm 1,2$  espécies do total de 31 (aproximadamente 92%). Em contraste, para as amostras temporais, amostrando-se um número igual de horas (nove pontos de coleta amostrados 5 horas por mês durante 4 meses da um total acumulado 180 horas) a riqueza observada foi de  $26,8 \pm 1,97$  espécies, equivalente a 86% do total.

Esta subestimativa maior da riqueza de espécies nas curvas temporais pode estar relacionada com o efeito que a distribuição relativa da abundância das espécies tem sobre o formato da curva (Colwell e Coddington 1994). Para as amostras temporais de abelhas euglossinas na Reserva Florestal, a abundância de cada espécie foi mais variável que para as amostras espaciais, devido basicamente à distribuição sazonal da abundância e até à presença das espécies nas amostras. Este fato será discutido em detalhe mais adiante. Esta alta sazonalidade da abundância e riqueza de

espécies, compartilhada por outras comunidades de abelhas euglossinas na região neotropical (Janzen et al. 1982, Ackerman 1983, Pearson e Dressler 1985, Roubik e Ackerman 1987, Oliveira e Campos 1995, Rebêlo e Garófalo 1991, 1997), faz com que as amostras temporais sejam muito heterogêneas e assim pouco confiáveis para se construir as curvas de acumulação de espécies.

Por outro lado, os resultados encontrados pela curva de acumulação de espécies gerada com as amostras espaciais, confirmam a questão levantada por Armbruster (1993) sobre a falta de representatividade das amostragens de abelhas euglossinas realizadas num único ponto do habitat. Na Reserva Florestal de Linhares, amostrando-se as euglossinas num único ponto durante doze meses (primeiro ponto da figura 2) foram registradas em média 24 espécies do total de 31, subestimando-se a riqueza total observada em 7 espécies. Aumentando-se para 4 o número de pontos amostrados durante um ano, a riqueza média observada foi de 29 espécies, aumentando-se em 5 espécies o total observado e reduzindo-se a subestimativa para 2 espécies. Claramente, um único ponto de amostragem estaria subestimando em 23% o número de espécies observadas e não seria representativo da riqueza de espécies presente na área como um todo.

Assim, os estudos de abelhas euglossinas realizados em outros locais do Neotrópico onde foram amostrados de 1 a 3 pontos como representativos de grandes áreas (Janzen et al. 1982, Ackerman 1983, Pearson e Dressler 1985, Oliveira e Campos 1995, Rebêlo e Garófalo 1991, 1997), devem estar subestimando tanto a riqueza quanto a abundância das abelhas euglossinas na área. Também não é possível, com os dados publicados, saber o quanto foi subestimada a riqueza de euglossinas para estas áreas e assim poder fazer comparações confiáveis da riqueza entre as áreas. Além disso, se a abundância das espécies é diferente para cada área é de se esperar que o formato da curva de acumulação de espécies também seja diferente para cada área (Colwell e Coddington 1994).

Como foi discutido por Colwell e Coddington (1994), este tipo de curva permitiria estimar a quantidade de esforço de amostragem necessária para atingir uma determinada riqueza de espécies, mas não pode ser usada para se estimar a riqueza total da área já que subestimam fortemente a riqueza esperada.

### **Estimativas da riqueza de espécies.**

Usando-se cinco métodos não paramétricos (Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, jackknife 2 e bootstrap), a riqueza máxima total estimada para a mata alta pouco perturbada amostrada na Reserva Florestal de Linhares foi de 33 espécies, somente 2 espécies a mais que a riqueza observada de 31 espécies. Interpretei esta proximidade entre a riqueza estimada e a observada como um indicativo de que a amostragem de abelhas euglossinas realizada na Reserva Florestal de Linhares foi quase completa. Foi amostrada uma grande porcentagem (94%) do total esperado.

Embora as euglossinas sejam um grupo de abelhas intensamente estudado (Roubik 1989), até o presente nenhum estudo tinha avaliado a efetividade das amostragens para se determinar a riqueza de espécies da área, e por isso é arriscado fazer comparações sobre a distribuição da riqueza destas abelhas ao longo do neotrópico. Como já foi discutido, além das diferentes metodologias utilizadas, muitos destes estudos foram realizados com poucos pontos de amostragem. Não é fácil estabelecer realmente o efeito destes fatores sobre as estimativas de riqueza. Porém, várias linhas de evidência com as apresentadas neste estudo, sugerem que os registros de número de espécies para outras áreas podem ser subestimativas da riqueza real de abelhas euglossinas.

A riqueza máxima de espécies de abelhas euglossinas registrada para duas áreas repetidamente amostradas foi de 50 espécies para o Panamá central (Roubik e Ackerman 1987) e de 47 para a Amazônia Central, Manaus e arredores (Oliveira e Campos 1995). Devido à alta

intensidade temporal da amostragem nestes locais, é possível que seus valores de riqueza de espécies de abelhas euglossinas estejam menos subestimados que para outros locais pouco amostrados, embora não exista nenhuma estimativa sobre a acurácia destes valores de riqueza.

Para o conjunto de amostras de abelhas euglossinas da Reserva Florestal de Linhares os métodos que estimaram o número máximo de espécies esperadas foram Chao 2 e jackknife 2 usando-se 240 horas acumuladas de amostragem (4 pontos amostrados durante um ano). Estes dois métodos não paramétricos de estimativa de riqueza de espécies tem mostrado uma grande acurácia na estimativa do número verdadeiro de espécies, em casos onde este número é previamente conhecido. Tanto Chao 2 como jackknife 2 têm uma notável acurácia com amostras pequenas e têm a grande vantagem de não requerirem dados de abundância para cada espécie mas simplesmente dados de presença-ausência (Palmer 1990, 1991, Colwell e Coddington 1994).

Em geral, todos estes estimadores não paramétricos tendem a reduzir a subestimativa na riqueza total de espécies obtida com a curva de acumulação de espécies. Porém, devem subestimar o número real de espécies se as amostras forem pequenas e contenham poucas espécies do total verdadeiro; com amostras muito pequenas sempre serão estimadas riquezas menores que as verdadeiras (Colwell e Coddington 1994).

### **Distribuição da abundância.**

O exame dos gráficos de distribuição da ordem das abundâncias das abelhas euglossinas amostradas na Reserva Florestal de Linhares e de sua distribuição de freqüências, deixou claro que o modelo que melhor descreve estas distribuições é o lognormal truncado (Preston 1948). O modelo lognormal surge quando um grande número de fatores atua para determinar a abundância (May 1975, Magurran 1988).

Diversas comunidades biológicas, desde diatomáceas até mamíferos ajustam-se a esta distribuição (May 1975, Sugihara 1980, Uglan e Gray 1982). Porém, vários autores argumentam que os parâmetros desta distribuição não representam características ecológicas das comunidades (por exemplo diversidade), e são meramente a consequência das propriedades estatísticas dos conjuntos grandes de dados (May 1975, Hughes 1986, Tokeshi 1991).

Por outro lado, Sugihara (1980) interpretou biologicamente o ajuste à distribuição lognormal como sendo uma representação da estrutura hierárquica dos nichos nas comunidades, indicando uma subdivisão seqüencial dos recursos. Taper e Marquet (1996) confirmaram o modelo de Sugihara (1980) e enfatizaram que a distribuição das abundâncias das espécies é um bom indicador da forma na qual as espécies dividem os recursos nas comunidades. Uglan e Gray (1982) propuseram que o ajuste à distribuição lognormal é uma característica de comunidades que se encontram num equilíbrio dinâmico. Se a comunidade é perturbada muitas espécies mudam suas abundâncias de forma que estas já não se ajustam à distribuição lognormal.

Para os conjuntos de abelhas euglossinas, o único estudo que explorou diretamente os modelos de distribuição da abundância, trata de uma comunidade com apenas 14 espécies, estudada num remanescente muito fragmentado de Mata Atlântica no nordeste de São Paulo, onde a distribuição das abundâncias ajustou-se à série logarítmica (Rebêlo e Garófalo 1997). O modelo da série logarítmica, com um número pequeno de espécies abundantes e uma proporção relativamente maior de espécies raras, é melhor aplicado quando há poucos fatores determinando os padrões de abundância das espécies (Maguran 1988).

Reanalizando a distribuição de freqüências das abundâncias para as 44 espécies de euglossinas registradas por Ackerman (1983) no Panamá e as 38 espécies registradas por Oliveira e Campos (1995) para Manaus, encontrei que os dois conjuntos apresentaram um grande ajuste à

distribuição lognormal truncada (Panamá:  $\chi^2 = 0,83$ , g. l. = 3,  $p > 0,75$ ; Manaus:  $\chi^2 = 3,44$ , g. l. = 4,  $p > 0,25$ ).

### **Distribuição temporal de riqueza e abundância.**

Variação sazonal da riqueza e abundância tem sido registrada para vários grupos de insetos neotropicais (Wolda 1978, Wolda e Roubik 1986, DeVries et al. 1997). Em Linhares, a composição, a riqueza, e a abundância das abelhas euglossinas mudaram sazonalmente. Este é um padrão compartilhado com outros conjuntos de abelhas euglossinas (Janzen et al. 1982, Ackerman 1983, Pearson e Dressler 1985, Rebêlo e Garófalo 1997, Oliveira 1999).

O padrão sazonal das espécies de Eufriesea e sua presença restrita à época de chuvas, encontrado na Reserva de Linhares, tem sido registrado também para outras espécies do mesmo gênero no Panamá (Ackerman 1983, Roubik e Ackerman 1987), na Costa Rica (Janzen et al. 1982) e em Tambopata, Peru (Pearson e Dressler 1985). Em Manaus Oliveira (1999) também encontrou a Ef. ornata restrita à época do início das chuvas, entre outubro e janeiro.

Em geral, a riqueza máxima de espécies de abelhas euglossinas ocorre no final da época seca e durante a época de chuvas, desde a Costa Rica até o Brasil. Mas em meses diferentes para cada latitude. Na Reserva de Linhares, Euglossa cordata foi a espécie dominante representando 44% da abundância total durante um ano. No Panamá as espécies dominantes foram Eg. tridentata representado 26% de todos os indivíduos coletados e Eg. imperialis (23%). Em Tambopata (Peru) a abundância da espécie dominante (Eg. ignita) não passou de 24%, e em Manaus a abundância de Eg. stilbonota foi de 32%. Eg. cordata e El. nigrita foram as espécies mais abundantes nos manguezais do sul de Bahia (Brasil) representando respectivamente 44 e 49% do total de indivíduos coletados durante um ano. Já nas matas semidecíduas do nordeste de São Paulo a espécie dominante

foi Eg. pleosticta, representando 47% do total de indivíduos amostrados, enquanto Eg. cordata representou 0,4% do total.

O padrão bimodal de distribuição temporal da abundância encontrado na Reserva de Linhares, com um pico na época de chuvas (março - abril) e outro na época seca (agosto), também foi registrado por Pearson e Dressler (1985) para as florestas úmidas de Tambopata (Peru). Este padrão bimodal de abundância na Reserva é devido fundamentalmente ao fato de que durante a época fria e seca (julho - agosto) a abundância de Eg. cordata e Eg. analis, as duas espécies mais comuns, aumenta enquanto que na maioria das outras espécies a abundância diminui. Este fato contrasta com as idéias de May e Casey (1983) segundo o qual durante a estação fria deveriam predominar as espécies grandes e peludas (como as de Eulaema), com uma relação pequena área-volume e maior capacidade de retenção do calor interno, e não as pequenas e sem pelos como as duas espécies de Euglossa. É possível que a predominância destas duas espécies de Euglossa em épocas do ano com condições fisiológicas adversas seja resultado de fatores bióticos como a maior disponibilidade de flores "adequadas" (pequenas e de corolas curtas) para estas abelhas pequenas e de glossa curta.

Ackerman (1983), propôs que as flutuações sazonais na abundância das abelhas euglossinas podem ser causadas por padrões locais de nidificação e emergência das abelhas. Porém, na Reserva de Linhares as abelhas novas constituíram, a cada mês, mais do 70% (média = 82%) de todas as abelhas amostradas (M. A. Bonilla, obs. pessoal), indicando que a construção e aprovisionamento dos ninhos por parte das fêmeas não estariam restritos ou concentrados em uma época particular do ano, resultando em emergências contínuas de abelhas. Por outro lado, na Reserva os picos de abelhas novas e os de abundância não coincidiram; o pico de abelhas novas aconteceu em janeiro e o de abundância em abril - março. É possível que a emergência contínua de abelhas ao longo do ano

esteja relacionada com a alta diversidade de plantas no local e sua reduzida sazonalidade reprodutiva, com oferta de recursos ao longo do ano.

### **Distribuição espacial de riqueza e a abundância.**

A análise de variância para dois fatores mostrou que a riqueza não variou entre os pontos de amostragem mas foi altamente sazonal, e que a abundância foi significativamente diferente tanto entre os pontos quanto entre os meses. Este fato estaria indicando que para amostragens de riqueza os pontos de coleta poderiam fornecer estimativas semelhantes mas com variações na composição de espécies dependendo tanto do ponto quanto da época do ano na qual é realizada a amostragem.

Estes resultados apoiam a questão levantada por Armbruster (1993) sobre o fato de que um único ponto de amostragem não é representativo nem da composição de espécies e muito menos da abundância das abelhas euglossinas em uma área maior. Por outro lado, estes dados podem estar mostrando que as três áreas estudadas foram igualmente subamostradas quanto à riqueza de espécies e que aumentando o esforço de amostragem poderiam-se ter as mesmas 31 espécies de abelhas euglossinas em todas as áreas.

Os pontos de amostragem com as maiores abundâncias não tiveram as maiores riquezas. A área da Peroba apresentou algumas particularidades que merecem destaque. Teve as maiores riquezas, as menores abundâncias totais, as menores abundâncias para Eg. cordata, as maiores para Eg. analis, e 2 das 4 espécies de Eufriesea.

A decomposição da diversidade em seus componentes aditivos  $\alpha$  e  $\beta$  revelou a preponderância da diversidade  $\beta$  na determinação da diversidade total das abelhas euglossinas na Reserva Florestal de Linhares. Esta foi um componente importante da diversidade total nas dimensões espacial e temporal (Tabela 9). A alta diversidade  $\beta$  encontrada pode estar refletindo

variações espaciais locais e sazonais na quantidade, qualidade e disponibilidade de recursos para as espécies presentes em cada local. Por outro lado, também é possível que as diferenças na diversidade entre os locais sejam devidas a particularidades da estrutura da mata que estariam afetando a amostragem como altura do dossel, a densidade de árvores ou o biótipo das plantas, que poderiam afetar a estrutura das plumas de odor percebidas pelas abelhas. Estas características influir na dispersão no ambiente das fragrâncias usadas como iscas e, assim, na distância máxima de atração para as abelhas. Porém, segundo Murlis et al. (1992), outros fatores como diferenças na temperatura do ar e na velocidade e direção do vento poderiam ser as causas primárias da formação de plumas de odor diferentes para cada local.

Em conclusão, os resultados deste estudo mostraram que as abelhas euglossinas amostradas na Reserva Florestal de Linhares não estiveram aleatoriamente distribuídas no tempo nem no espaço. O conjunto mostrou uma forte sazonalidade da riqueza e da abundância e variação espacial da composição de espécies e da abundância mas não da riqueza.

## CAPITULO 2

**ANÁLISE MORFOLÓGICA DA ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE ABELHAS  
EUGLOSSINAS DA RESERVA FLORESTAL DE LINHARES (ES, BRASIL).****RESUMO**

Neste estudo analisei estatisticamente a estrutura morfológica de um conjunto de 31 espécies de abelhas euglossinas, amostradas na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo, Brasil. Análises univariadas foram usadas para medir o espaçamento das espécies ao longo de um gradiente do tamanho corporal e do comprimento da glossa. A análise de componentes principais foi usada para avaliar a contribuição dos logaritmos de 12 características morfológicas na construção do espaço morfológico e do volume morfológico ocupado pelas espécies em três conjuntos: Um com todas as 31 espécies, outro com as 12 espécies mais abundantes e outro com as 10 espécies grandes. Construí dois modelos nulos usando como fonte para a construção das espécies sintéticas o espaço morfológico definido pelos componentes principais dos conjuntos com as 31 espécies e com as 12 espécies mais abundantes. O tamanho das abelhas variou entre 6,9 mm (*Euglossa crassipunctata*) e 21,4 mm (*Eulaema bombiformis*). As abelhas pequenas de língua curta foram mais abundantes em todas as estações do ano. Apresentaram dois picos de abundância no ano, o primeiro durante a época de chuvas e o segundo e maior, na época seca. As abelhas medianas foram mais abundantes no final da época de chuvas (abril a junho), e as abelhas grandes de glossa muito comprida, foram mais abundantes durante a época de chuvas. Para as 12 espécies mais abundantes o comprimento da glossa e o tamanho corporal estiveram mais dispersos no espaço morfológico unidimensional que o esperado pelo acaso. Estas 12 espécies apresentaram uma maior diversidade morfológica que as

espécies dos outros conjuntos ocupando um volume maior no espaço morfológico; 3,6 vezes maior que o conjunto com as 21 espécies de Euglossa e 2,4 vezes maior que o conjunto das 10 espécies grandes. Os resultados das análises uni e multivariadas sugerem que as espécies abundantes não são um subconjunto aleatório do conjunto total de espécies coletadas na Reserva Florestal de Linhares.

Palavras Chave: Abelhas euglossinas, competição, comprimento da glossa, comunidades aleatórias, deslocamento de caracteres, distância ao vizinho mais próximo, espaço morfológico, estrutura morfológica da comunidade, Mata Atlântica, modelos nulos, tamanho corporal.

## INTRODUÇÃO

Nas últimas duas décadas houve uma grande ênfase na caracterização morfológica de comunidades de aves, roedores, morcegos, e peixes, o que deu uma contribuição importante para o entendimento das forças estruturadoras das comunidades, especialmente o papel da competição (Cody e Diamond 1975, Strong et al. 1984, Diamond e Case 1986, Wainwright e Reilly 1994, Brown 1995). Esta caracterização morfológica tem focalizado a análise de características morfológicas relacionadas com o tamanho corporal e o forrageamento procurando evidência de deslocamento de caracteres entre as espécies coexistentes na comunidade (Hespenheide 1973, Pianka 1994). O deslocamento de caracteres relacionado ao tamanho corporal ou das estruturas envolvidas na coleta do alimento (partes bucais, bicos e garras) tem sido assinalado para alguns lagartos, aves, mamíferos e insetos, evidenciando a separação dos nichos alimentares para reduzir a competição interespecífica. O deslocamento de caracteres é esperado em situações nas quais os competidores estão presentes o tempo todo explorando microhábitats idênticos (Pianka 1994).

O tamanho corporal de um animal é uma característica morfológica complexa que envolve e reflete particularidades ecológicas, fisiológicas e evolutivas dos indivíduos e das espécies, e não é fácil discernir suas causas e conseqüências (Bartholomew 1981, Peters 1983). Para diversos grupos de organismos o tamanho corporal têm sido relacionado com diferenças em os requerimentos energéticos, a taxa de conversão de energia em progênie, a capacidade de termo e osmorregulação, a capacidade de aquisição e monopólio de recursos, a capacidade de obter, defender e manter territórios de alimentação ou acasalamento, a abundância e densidade das populações, e variados aspectos da evolução das histórias de vida (Bartholomew 1981, Casey 1981, Heinrich 1981, Peters 1983, Stone e Willmer 1989, Lawton 1989, 1990, Blackburn et al. 1990, Pagel et al. 1991, Brown et al. 1993, Blackburn e Lawton 1994, Marquet et al. 1995, Klingenberg e Spence 1997).

Por outro lado, as características morfológicas do aparelho trófico (tamanho e forma são importantes) estão estreitamente ligadas ao tipo de alimento de cada animal; por exemplo o tamanho e a estrutura do bico ou das garras estão fortemente correlacionados com o tamanho da presa para aves e lagartos, o diâmetro do colmilho para felinos e com o comprimento da mandíbula em besouros predadores (Hespenheide 1973, Ricklefs 1990, Pianka 1994).

Além da contribuição teórica e da polêmica gerada, alguns estudos introduziram uma aproximação multivariada para caracterizar a estrutura morfológica das comunidades, e forneceram um protocolo explícito para testar as hipóteses usando modelos nulos (Strong *et al.* 1979, Ricklefs e Travis 1980, Simberloff e Boecklen 1981, Colwell e Winkler 1984, Gilbert 1985, Juliano e Lawton 1990, Pleasants 1990, Hertel e Lehman 1998). Análises multivariadas e modelos nulos têm sido amplamente usados para caracterizar a estrutura morfológica de comunidades de animais desde meados dos anos 70, especialmente para aves, roedores, morcegos e peixes (revisão em Gotelli e Graves 1996), mas só na década passada estas técnicas começaram a ser utilizadas em insetos (Strong 1982, Gilbert 1985 a, b, Gilbert *et al.* 1985, Juliano e Lawton 1990).

O uso de modelos nulos na caracterização da estrutura morfológica das comunidades, têm sido polêmico e fortemente criticado (vários artigos em Strong *et al.* 1984). Porém, estes têm sido importantes para o desenvolvimento e construção da teoria em ecologia de comunidades (exemplos em Gotelli e Graves 1996), e têm sido amplamente utilizados para testar diversas hipóteses em ecologia de populações, genética, e evolução (Manly 1997).

As comunidades de abelhas euglossinas têm sido caracterizadas basicamente pela descrição da variação sazonal e geográfica da composição, a abundância e a preferência de fragrâncias, baseada na observação de machos atraídos a iscas de odor (revisão no capítulo 1). Poucos estudos têm analisado algum aspecto ecomorfológico destas abelhas além da variação sazonal do tamanho e

do comprimento da glossa (Ricklefs *et al.* 1969, Ackerman 1985, Pearson e Dressler 1985, Roubik 1992), e a estrutura morfológica de comunidades destas abelhas é relativamente desconhecida. Em contraste, para outros grupos de abelhas da família Apidae, como as mamangabas do gênero Bombus das regiões temperadas, têm-se enfatizado a caracterização dos padrões de distribuição do comprimento da glossa em distintas comunidades (Hanski 1982, Ranta 1982, 1983, Ranta e Vepsäläinen 1981), e a análise do papel da competição interespecífica e a partilha de recursos na estruturação destas comunidades (Heinrich 1976, Inouye 1978, 1980, Pyke 1978, 1982, Inoue e Kato 1992). A premissa básica é que o comprimento da glossa deveria refletir a partilha de recursos e que a competição interespecífica e o deslocamento de caracteres seriam processos importantes na estruturação destas comunidades (Inouye 1978, 1980, Hanski 1982). Inoue e Kato (1992) demonstraram que, além do comprimento da glossa, outras características como a largura da base das mandíbulas e da cabeça são importantes para analisar a partilha de recursos neste grupo, já que por exemplo, abelhas com a cabeça mais alongada e a área malar (base da mandíbulas) mais estreita podem alcançar uma profundidade maior nas corolas estreitas que abelhas com cabeças mais largas. Aceitando-se a premissa de que as características morfológicas das espécies refletem suas relações ecológicas (Ricklefs e Travis 1980, Miles e Ricklefs 1984, Miles *et al.* 1987, Douglas e Matthews 1992), então a análise dos padrões morfológicos em uma comunidade pode dar luzes para identificar estruturas não aleatórias e os mecanismos responsáveis para sua evolução e manutenção (Fox e Brown 1993).

À luz desta premissa e destas perspectivas de avanço no conhecimento da estrutura das comunidades de abelhas euglossinas, o objetivo deste estudo foi de caracterizar a estrutura morfológica do conjunto de espécies de abelhas euglossinas encontrado na floresta alta da Reserva Florestal de Linhares. Para isto, descrevi quantitativamente e analisei estatisticamente o espaço

morfológico definido por 12 características morfológicas relacionadas com o forrageamento de néctar e a acessibilidade as flores, o forrageamento de fragrâncias aromáticas e o tamanho corporal. Os padrões morfológicos encontrados no conjunto estudado foram comparados com aqueles gerados em comunidades aleatórias usando testes por aleatorização (Manly 1997) amplamente conhecidos em estudos de comunidades de vertebrados e mais recentemente com insetos (Gilbert 1985, Juliano e Lawton 1990). Esta abordagem conjunta de análise multivariada e uso de modelos nulos não tinha sido utilizada previamente para estudar a estrutura de comunidades de abelhas.

## MATERIAL E MÉTODOS

As características gerais da Reserva Florestal de Linhares (RFL) e os detalhes da metodologia empregada para capturar os machos das abelhas euglossinas foram apresentados no capítulo 1 da tese.

As análises morfológicas foram baseadas em 12 caracteres medidos em até 44 indivíduos de cada espécie de abelha. As características morfológicas escolhidas (Fig. 17) relacionam-se com o forrageamento de néctar e fragrâncias aromáticas, e com o tamanho geral das abelhas (Anexo 1). Todas as medidas foram realizadas com uma precisão de 0,1 mm com paquímetro, em abelhas recém mortas. As médias aritméticas para cada medida foram transformadas em  $\log_{10}$  para as análises posteriores.

As características morfológicas relacionadas com o forrageamento de néctar foram os comprimentos do premento (PRM), da glossa (GLS) e da probóscide (PRO, uma soma do premento e a glossa) (Fig. 17a, Harder 1982, 1983). Adicionalmente medi três características morfológicas da cabeça relacionadas com a acessibilidade às flores: altura da cabeça (ACA, desde os ocelos até a

base do clípeo), largura da cabeça (LCA, maior distância externa entre os olhos), e largura da base das mandíbulas (BMA).

As características relacionadas com o forrageamento de fragrâncias aromáticas foram os comprimentos da tibia média (TM), e dos três lados do triângulo obtuso formado na tibia posterior para armazenar as fragrâncias coletadas, lado interno (TPI, é o lado da tibia oposto a fenda), lado externo (TPE, é o lado da fenda) e a base do triângulo (TPB) (Fig. 17b). Como medidas do tamanho das abelhas usei a largura no tórax (TX) e o comprimento da asa anterior direita (ASA, medido desde a tégula até a ponta da célula radial) (Fig. 17c, Morse 1977, Harder 1982).

Ao longo do texto os nomes dos gêneros de abelhas são referidos com as seguintes abreviações: Eufriesea - Ef., Euglossa - Eg., Eulaema - El., e Exaerete - Ex. (Dressler 1982).

## ANÁLISE DOS DADOS

### **Análises preliminares.**

As análises preliminares incluíram a identificação de grandes padrões no conjunto de variáveis morfológicas estudadas. Para isto, fiz uma análise da correlação entre as variáveis e identifiquei grupos de variáveis altamente correlacionadas. Esta informação daria uma idéia geral do grau de redundância (repetitividade) das variáveis analisadas, e sua potencialidade para separar grupos de espécies nas análises posteriores de classificação (cluster) e de ordenamento (análise de componentes principais).

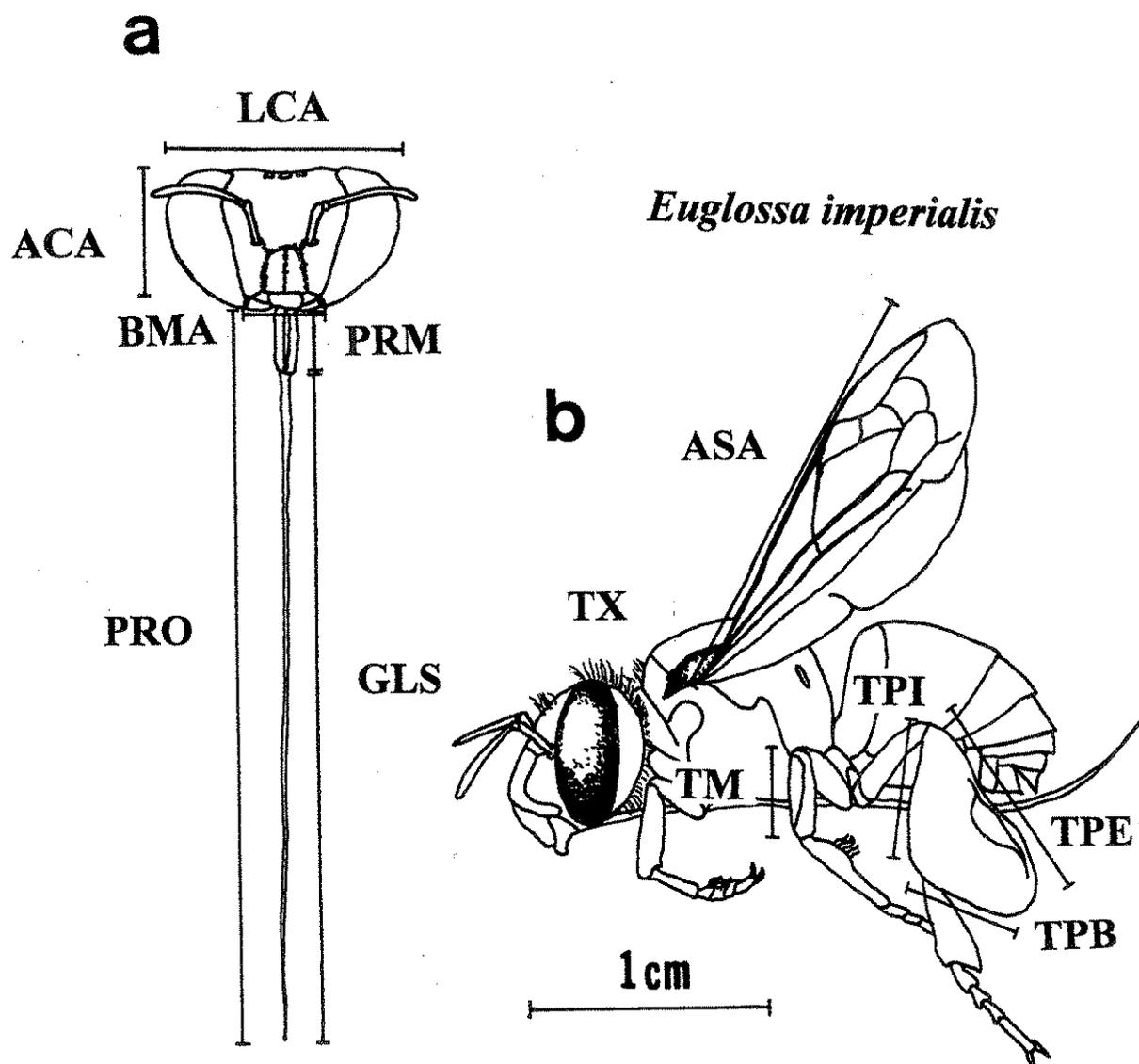


Figura 17. Características morfológicas medidas nas abelhas euglossinas. (a) Cabeça de Euglossinae mostrando as características morfológicas relacionadas com o forrageamento de néctar, analisadas no estudo. (b) Características morfológicas relacionadas com tamanho corporal e a coleta de fragrâncias aromáticas. Explicação das abreviações de cada variável no texto.

Adicionalmente, para cada conjunto encontrado, selecionei uma variável altamente correlacionada com as demais, e analisei sua distribuição de frequências para as 31 espécies estudadas. A distribuição de frequências deu uma idéia de como a variável está repartida no conjunto de espécies.

### **Variação Sazonal na distribuição do tamanho corporal e do comprimento da glossa**

Analisei a distribuição sazonal do tamanho corporal no conjunto de abelhas euglossinas, primeiramente, determinando categorias num gradiente de tamanho das 31 espécies, ordenando as espécies de maior a menor. Conformei as categorias de tamanho, primeiro, procurando "descontinuidades" na distribuição do ordenamento do tamanho. E em segundo lugar, incluindo a abundância de cada espécie na categoria de tamanho correspondente em cada estação do ano. Testei a hipótese testada foi que a abundância em cada categoria de tamanho corporal foi independente da estação do ano (Teste G de independência, Sokal e Rohlf 1997).

Da mesma maneira explicada anteriormente, procurei categorias de comprimento da glossa e a distribuição temporal da abundância das mesmas das 31 espécies nestas categorias. Usando o teste G de independência (Sokal e Rohlf 1997), testei a hipótese de que a abundância em cada categoria de comprimento da glossa foi independente da estação do ano.

### **Espaço morfológico**

#### **Análises univariadas**

Usei as análises univariadas para medir o espaçamento das espécies ao longo de um gradiente de tamanho corporal e de comprimento da glossa. O espaçamento nos gradientes de tamanho corporal e comprimento da glossa é uma medida da similaridade morfológica das espécies e por

tanto da forma na qual as interações entre as espécies delimitam o nicho de cada uma (Pianka 1994). Tanto para o tamanho como para o comprimento da glossa testei a hipótese nula testada foi que os tamanhos das abelhas são valores aleatoriamente espaçados da distribuição de tamanhos das abelhas euglossinas, contra a hipótese alternativa de que os tamanhos das abelhas estão uniformemente distribuídos ou agregados (Williams 1995).

O espaçamento entre as espécies para estas duas variáveis foi definido usando o procedimento proposto por Poole e Rathcke (1979), com a modificação sugerida por Williams (1995). Para um conjunto de  $n$  espécies colocadas ao longo de um gradiente de tamanho corporal ou de comprimento da glossa,

$$V = \frac{SS}{(n-2)(\max-\min)^2}$$

onde  $V$  é a variância padronizada das distâncias entre as espécies,

$$SS = \sum_{i=1}^{n-1} (d_i - \bar{d})^2,$$

$d = (x_{i+1} - x_i)$  é a distância entre espécies adjacentes;  $\bar{d}$  é a média da distância entre todos os pares de espécies adjacentes;  $x_{i+1}$  é a espécie maior e  $x_i$  é a menor em cada dupla de espécies adjacentes;  $n$  é o número de espécies;  $\max-\min$  é a diferença entre a espécie maior e a menor no conjunto.

Analisei quatro conjuntos de dados, primeiramente um contendo todas as espécies de abelhas euglossinas encontradas ao longo do ano, e os outros consistindo de subconjuntos deste. Os subconjuntos consistiram das 21 espécies de Euglossa (18 espécies pequenas e três de tamanho médio), das 10 espécies dos outros gêneros amostrados (abelhas grandes dos gêneros Eulaema, Exaerete, e Eufriesea), e das 12 espécies mais abundantes (> 100 indivíduos registrados durante um ano), consideradas comuns e, portanto, com maior possibilidade de dominar a comunidade e

interagir fortemente entre si. Para subconjuntos com mais de 10 espécies o valor de V foi comparado contra os valores críticos da distribuição  $\chi^2$  seguindo o procedimento de Poole e Rathcke (1979). Para conjuntos de até 10 espécies Williams (1995) apresenta uma tabela de valores críticos obtidos com aleatorizações.

### **Análises multivariadas**

As análises multivariadas tiveram como objetivo caracterizar o espaço morfológico multidimensional ocupado pelas abelhas euglossinas encontradas na Reserva Florestal de Linhares. Este espaço está constituído pelas 12 variáveis morfológicas (os caracteres morfológicos expressos em escala logarítmica) medidas nas abelhas. A matriz inicial de dados morfológicos tinha nas colunas as 12 variáveis morfológicas e nas linhas as 31 espécies. O corpo da matriz consistiu dos logaritmos comuns das médias aritméticas de cada variável morfológica para cada espécie (Anexo 1).

O uso da escala logarítmica tem duas finalidades. Primeiro, a transformação logarítmica tende a reduzir a assimetria das medidas originais e a homogeneiza as variâncias. E segundo, os logaritmos relacionam as variáveis em termos de razões ou proporções entre os valores. Diferenças em proporções são freqüentemente mais apropriadas para expressar diferenças ecológicas entre as espécies. As combinações lineares dos logaritmos representam produtos e divisões das variáveis dependendo do sinal (Ricklefs e Travis 1980, Gauch 1982, Miles e Ricklefs 1984).

Explorei a estrutura do espaço morfológico usando a análise de agrupamento na matriz das variáveis transformadas. A distância de ligação foi calculada numa matriz de distância euclidiana simples e o método de ligação foi o vizinho mais próximo (Gauch 1982).

Posteriormente, realizei uma análise de componentes principais (PCA) com base numa matriz de covariância das variáveis originais transformadas com logaritmo. Esta análise permite avaliar a contribuição relativa das características morfológicas medidas na construção do espaço morfológico (Ricklefs e Travis 1980, Ricklefs, Miles e Ricklefs 1984, Hertel e Lehman 1998).

A análise de componentes principais foi realizada nos quatro conjuntos de dados indicados anteriormente: todas as 31 espécies de abelhas euglossinas encontradas na RFL, as 21 espécies de porte menor do gênero Euglossa, as 10 espécies grandes dos gêneros Eulaema, Eufriesea e Exaerete e, finalmente, as 12 espécies mais abundantes (>100 indivíduos ao longo do ano de amostragem). A separação nos dois primeiros subconjuntos foi realizada para pesquisar agrupamentos filogeneticamente mais homogêneos, e no último com espécies dominantes cuja morfologia pode refletir a partilha dos principais nichos. As análises de cluster e componentes principais foram realizadas com o pacote estatístico FITOPAC (Shepherd 1996, programas CLUSTER e ORD 1,0).

### **Estrutura da Comunidade**

Calculei uma matriz de distâncias euclidianas simples entre os 31 pares de espécies (465 comparações) para as 12 variáveis morfológicas (StatSoft 1995, módulo Cluster Analysis). Nesta matriz, identifiquei o vizinho mais próximo de cada espécie, calculei a média e o desvio padrão para os vizinhos mais próximos e a diferença (D) entre MDVP e DPDVP (Ricklefs, Cochran e Pianka 1981, Juliano e Lawton 1990).

A distância ao vizinho mais próximo é a menor distância Euclidiana que existe entre dois pontos quando muitos pontos estão distribuídos numa região do espaço. Quando comparado com grupos independentes de pontos, este parâmetro é indicativo do grau no qual os conjuntos de pontos estão agrupados (Hertel e Lehman 1998).

A média aritmética da distância ao vizinho mais próximo (MDVP) é um índice da densidade do "empacotamento" das espécies no espaço morfológico. Valores altos de MDVP sugerem a existência de deslocamento de caracteres resultado de competição interespecífica ou outro processo ecológico.

O desvio padrão da distância ao vizinho mais próximo (DPDVP) é um índice da regularidade do espaçamento entre as espécies na comunidade (Ricklefs, Cochran e Pianka 1981, Juliano e Lawton 1990). D é grande quando as espécies estão ampla e regularmente espaçadas, e decresce quando o espaço morfológico é estreito e variável (Juliano e Lawton 1990).

### **Volume do espaço morfológico.**

Calculei os desvios padrões dos autovalores obtidos no PCA com as 31 espécies, como um índice do tamanho de cada componente na comunidade. Já que cada autovalor mede a variância explicada por cada componente, o desvio padrão de cada autovalor é simplesmente a raiz quadrada do autovalor. O volume ocupado pela comunidade é o produto dos desvios padrão dos 5 primeiros componentes (Ricklefs e Travis 1980, Hertel e Lehman 1998).

### **Comunidades aleatórias.**

Construí dois modelos nulos usando como fonte para a construção das espécies sintéticas o espaço morfológico definido pelos componentes principais na comunidade real, segundo o procedimento descrito por Ricklefs e Travis (1980).

O primeiro modelo usa o espaço morfológico definido pelas 31 espécies de abelhas euglossinas encontradas neste estudo. O segundo, inclui somente o espaço definido pelas 12 espécies mais abundantes (as espécies com mais de 100 indivíduos).

Para o primeiro modelo, construí 150 comunidades aleatórias gerando ao acaso 31 espécies sintéticas dentro do espaço dos componentes principais ocupado pelas espécies reais neste estudo. Para o segundo modelo, construí 200 comunidades aleatórias gerando aleatoriamente 31 espécies, e 12 das quais foram aleatoriamente designadas como as mais abundantes.

Derivei o valor para cada espécie sintética (seu "escore") em cada um dos 5 eixos principais usando um gerador de número aleatórios com base numa distribuição normal com média igual a 0 e desvio padrão igual a 1. Multipliquei cada número aleatório pela raiz quadrada dos autovalores obtidos com as 31 espécies reais. Finalmente, para cada comunidade aleatória construí uma matriz de distâncias euclidianas dos valores para cada espécie sintética e calculei MDVP, DPDVP e D.

Testei a aleatoriedade dos padrões da estrutura do espaço morfológico da comunidade observada determinando a porcentagem de valores que foram tão extremos ou mais extremos que os valores de MDVP, DPDVP e D na distribuição de frequências destes mesmos parâmetros nas comunidades aleatórias (teste bicaudal). Esta porcentagem é o nível de significância do parâmetro testado; se for menor que 2,5%, forneceria alguma evidência de que o valor do parâmetro na comunidade observada é maior que o esperado pelo acaso. Pelo contrário, se for maior que 97,5 % haveria evidência de que o valor na comunidade observada é menor que o esperado pelo acaso.

Testei as seguintes hipóteses nulas sobre a estrutura morfológica da comunidade:

- (1) A distância morfológica média para o vizinho mais próximo das espécies reais na comunidade estudada não difere significativamente da encontrada nos conjuntos aleatórios de espécies.
- (2) O DPDVP das espécies reais na comunidade não difere significativamente do encontrada nos conjuntos aleatórios de espécies.
- (c) A diferença MDVP e DPDVP é igual para o conjunto aleatório de espécies e para o conjunto observado.

## RESULTADOS

Das 12 variáveis morfológicas analisadas neste estudo, 11 estiveram significativamente correlacionadas (Tabela 14). TPB (largura da base da tíbia posterior) apresentou as menores correlações, porém estatisticamente significativas; não esteve correlacionada com TM (comprimento da tíbia média).

Os comprimentos da glossa (GLS), a probóscide (PRO) e da base das mandíbulas (BMA) estiveram significativamente correlacionados com todas as outras variáveis. Porém, a correlação foi menor que a apresentada pelas outras variáveis. Para as outras oito variáveis o coeficiente de correlação foi superior a 0,95.

Identifiquei três grupos de variáveis morfológicas, o primeiro consistindo de nove variáveis altamente correlacionadas com o tamanho corporal. O segundo grupo de GLS e PRO está relacionado com tamanho da glossa, e o terceiro com TPB, pouco correlacionado com as outras variáveis, expressa a forma geral da tíbia posterior.

Neste estudo, o comprimento da asa anterior direita (ASA) foi escolhido como variável representativa do tamanho corporal geral devido à sua alta correlação com as outras variáveis morfológicas medidas. Esta variável também permite comparações com os trabalhos de Ricklefs *et al.* (1969), Morse (1977, 1978) e Ackerman (1985) que também usaram o comprimento da asa anterior como indicador geral de tamanho em abelhas.

O comprimento da tíbia média (TM) mostrou ser uma boa medida de tamanho corporal, ao estar correlacionada em mais de 98 % com o comprimento do lado interno da tíbia posterior (TPI), a largura do tórax (TX), a largura da cabeça (LCA), a altura da cabeça (ACA) e o comprimento da asa (ASA).

Tabela 14. Matriz de correlação entre a média aritmética das variáveis morfológicas transformadas usando logaritmo comum. A explicação de cada abreviatura é apresentada nos Materiais e Métodos.

Os valores na tabela são coeficientes de correlação simples não corrigidos para comparações múltiplas.

	TPE	TPB	TM	TX	LCA	ACA	BMA	ASA	PRM	GLS	PRO
TPI	0,98	0,39	0,99	0,98	0,98	0,98	0,87	0,99	0,95	0,78	0,82
TPE	1	0,47	0,98	0,98	0,98	0,97	0,88	0,98	0,96	0,79	0,83
TPB		1	0,32	0,36	0,45	0,36	0,44	0,39	0,48	0,51	0,51
TM			1	0,99	0,98	0,99	0,87	0,98	0,95	0,75	0,80
TX				1	0,99	0,98	0,88	0,98	0,94	0,73	0,77
LCA					1	0,98	0,89	0,97	0,95	0,75	0,80
ACA						1	0,89	0,97	0,95	0,76	0,80
BMA							1	0,87	0,83	0,67	0,84
ASA								1	0,96	0,80	0,84
PRM									1	0,90	0,93
GLS										1	0,99

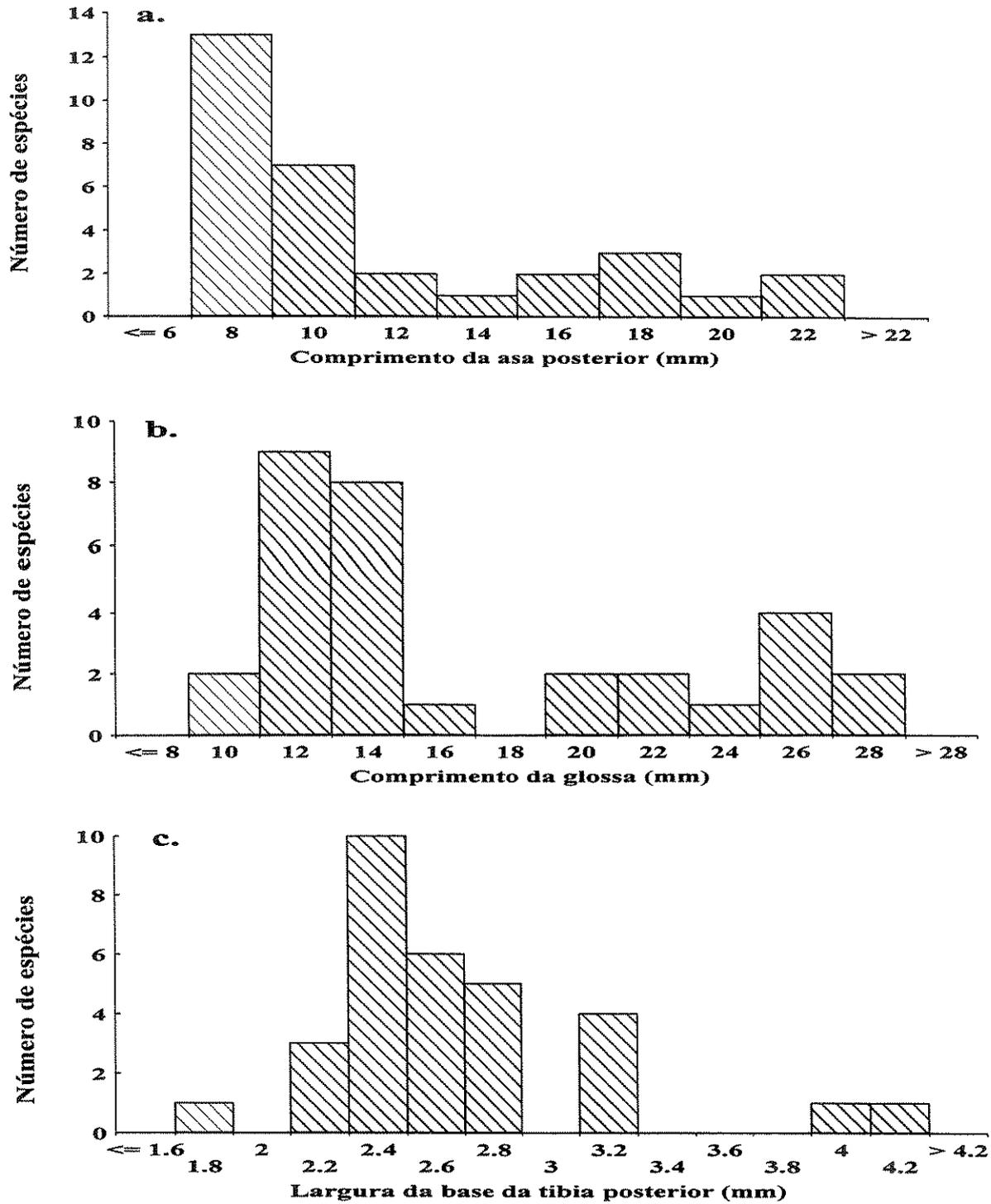


Figura 18. Distribuição de freqüências de (a) comprimento da asa anterior direta (ASA), variável indicativa de tamanho geral do corpo, (b) comprimento da glossa (GLS), e (c) largura da base da tibia posterior (TPB). Todas as medidas são em milímetros. Dados sem transformação.

A distribuição de frequências do comprimento da asa anterior (ASA) é apresentada na Figura 18a. ASA variou entre 6,9 mm para a espécie menor (Euglossa crassipunctata), e 21,4 mm para a maior (Eulaema bombiformis). Para 64,5 % das espécies (20 espécies do gênero Euglossa) ASA foi inferior a 10 mm. Quatro espécies de Eulaema tiveram ASA entre 14,8 mm e 21,4 mm, sendo El. nigrita a menor e El. bombiformis a maior. El. bombiformis e Exaerete smaragdina tiveram ASA superior a 20 mm. Para as quatro espécies de Eufriesea ASA variou entre 10,4 mm (Ef. violacea) e 17,9 (Ef. ornata).

O comprimento da glossa (GLS) variou entre 8,9 mm para Eg. sp5 e 26,4 mm para Ex. frontalis (Fig. 18b). A maioria das espécies (64,5% do total) apresentaram glossa relativamente curta (8,9 a 14,5 mm). Eg. analis e Eg. sp5 tiveram a glossa muito curta (menos de a 10 mm). Dezoito espécies tiveram GLS entre 10 e 15 mm, 16 das quais foram de Euglossa e 2 de Eufriesea (Ef. mussitans e Ef. violacea). Onze espécies tiveram comprimento da glossa superior a 18 mm. A maioria destas abelhas são de tamanho grande, exceto três espécies de Euglossa, de tamanho médio (Eg. chalybeata, Eg. imperialis e Eg. ignita).

O comprimento da base da tíbia posterior (TPB) variou entre 1,7 e 4,0 mm. Ef. violacea teve o menor TPB e El. bombiformis o maior (Fig. 18c). A grande maioria das espécies (81 %) teve TPB pequeno, entre 1,7 e 2,8 mm. Quatro espécies de Euglossa (Eg. chalybeata, Eg. imperialis, Eg. ignita e Eg. cognata) tiveram TPB entre 3 e 3,2 mm. El. bombiformis e El. meriana tiveram tíbias muito largas (TPB maior que 3,8 mm). As distribuições de frequências de ASA e GLS foram semelhantes, enquanto a de TPB foi bastante distinta. ASA e GLS coincidiram no número de espécies e na identidade das mesmas em cada classe. Assim abelhas pequenas apresentaram glossas curtas e muito curtas e abelhas grandes apresentaram glossas compridas. As exceções foram Ef. mussitans e Ef. violacea que apresentaram glossas muito curtas considerando seu tamanho. Ao

ordenar decendentemente o tamanho das espécies, as duas espécies de Eufriesea ocuparam a 9ª e 10ª posição. No entanto, ao se ordenar as espécies com base no comprimento da glossa, estas mesmas espécies ocuparam a 22ª e a 15ª posição respectivamente. As três espécies de Euglossa ocuparam a 11ª e 13ª posição na ordenação do tamanho e a 5ª e 6ª posição respectivamente na ordenação do comprimento da glossa.

A distribuição de frequências de TPB foi menos assimétrica que a de ASA e GLS. TPB reuniu mais do 80 % das espécies nas primeiras categorias, numa faixa de 1 mm (ver figura 18c). A distribuição de frequências desta variável teve pouca influência do tamanho corporal geral, como é evidente ao ordená-la decendentemente. Por exemplo, Ex. smaragdina, uma espécie considerada como grande, ocupou o 29º lugar no ordenamento de TPB e o 5º no ordenamento de ASA. Ef. violacea, considerada de tamanho médio ocupou o último lugar no ordenamento de TPB.

### **Variação Sazonal da distribuição do tamanho corporal**

Para se determinar se o padrão de abundância sazonal correlaciona-se com o tamanho do corpo das diferentes espécies de euglossinas, realizei uma análise em abelhas divididas em três categorias de tamanho. As classes de tamanho foram definidas de acordo com quebras naturais na distribuição de tamanhos das espécies. Assim, ao ordenar decendentemente o comprimento da asa anterior (ASA) das 31 espécies foram reveladas duas "quebras" ou saltos na continuidade da distribuição (Figs. 18a, 19a) usadas para separar as espécies em três categorias de tamanho.

A primeira quebra apresentou-se após a 9ª espécie (Ef. mussitans), separando um conjunto de nove espécies consideradas como grandes (19,9 a 21,4 mm). A segunda, apresentou-se após a 14ª espécie (Eg. cognata), separando cinco espécies medianas (8,8 a 10,4 mm) e 17 pequenas (6,8 a 8,3

mm). A abundância das abelhas em cada categoria de tamanho não foi independente da estação do ano (Teste G de Independência  $G= 1073,98$ , g. l. = 6,  $p \ll 0,0001$ ).

As abelhas pequenas apresentaram dois picos de abundância durante o estudo, um durante a época de chuvas e outro maior na estação seca (Fig. 20a). A menor abundância apresentou-se durante o começo das chuvas (outubro-dezembro). Esta categoria de tamanho dominou na Reserva Florestal de Linhares, representando mais do 50% do total de indivíduos observados em qualquer época do ano. As abelhas medianas foram mais abundantes no final da época de chuvas (abril a junho) e tiveram menor abundância na época seca e no começo da época de chuvas. As abelhas grandes foram mais abundantes no começo da época de chuvas e durante a época de chuvas. Percentualmente, foram mais abundantes que as mediana durante as primeiras chuvas, quando a abundância das abelhas pequenas foi a menor.

### **Variação Sazonal da distribuição do comprimento da glossa**

Somente uma "quebra" existia na continuidade da distribuição do comprimento da glossa (GLS) (Fig. 19b). Assim obtivemos somente duas classes gerais de comprimento da glossa, comprida entre 18,0 e 26,4 mm e curta entre 8,9 mm e 14,5 mm. A quebra apresentou-se após a 11ª espécie (*El. nigrita*), separando um grupo de 11 espécies com a glossa comprida e outro com 20 espécies de glossa curta. Não foi possível identificar grupos de língua muito curta e de língua mediana.

A abundância das abelhas nas duas categorias de comprimento de glossa não foi independente da estação do ano (Teste G de Independência  $G= 857,05$ , g. l. = 6,  $p \ll 0,0001$ ). O padrão de distribuição sazonal do comprimento da glossa foi semelhante ao apresentado pelo tamanho.

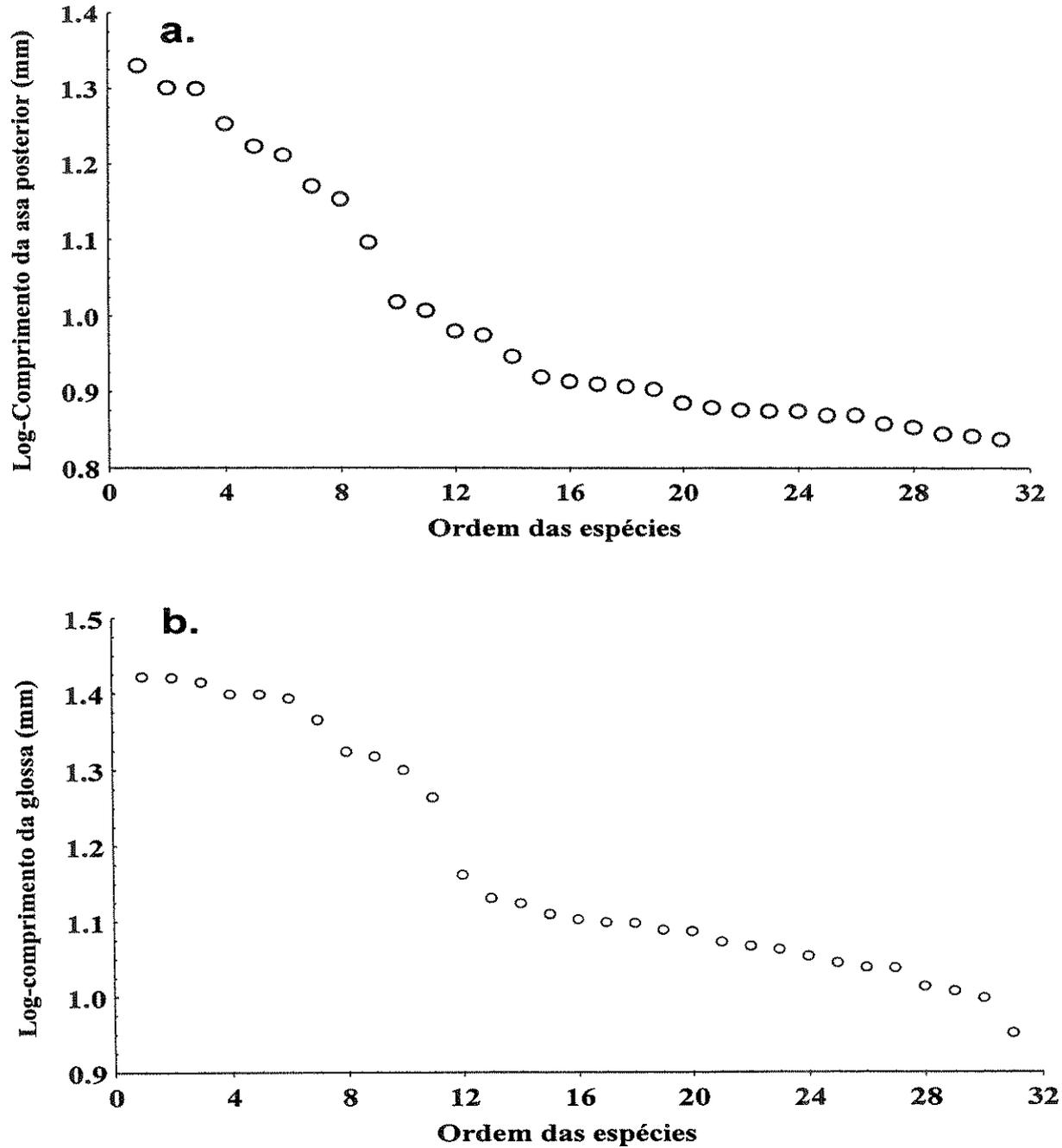


Figura 19. Distribuição da ordem do comprimento da asa anterior (a) e da glossa (b) para as 31 espécies de abelhas euglossinas coletadas na Reserva Florestal de Linhares.

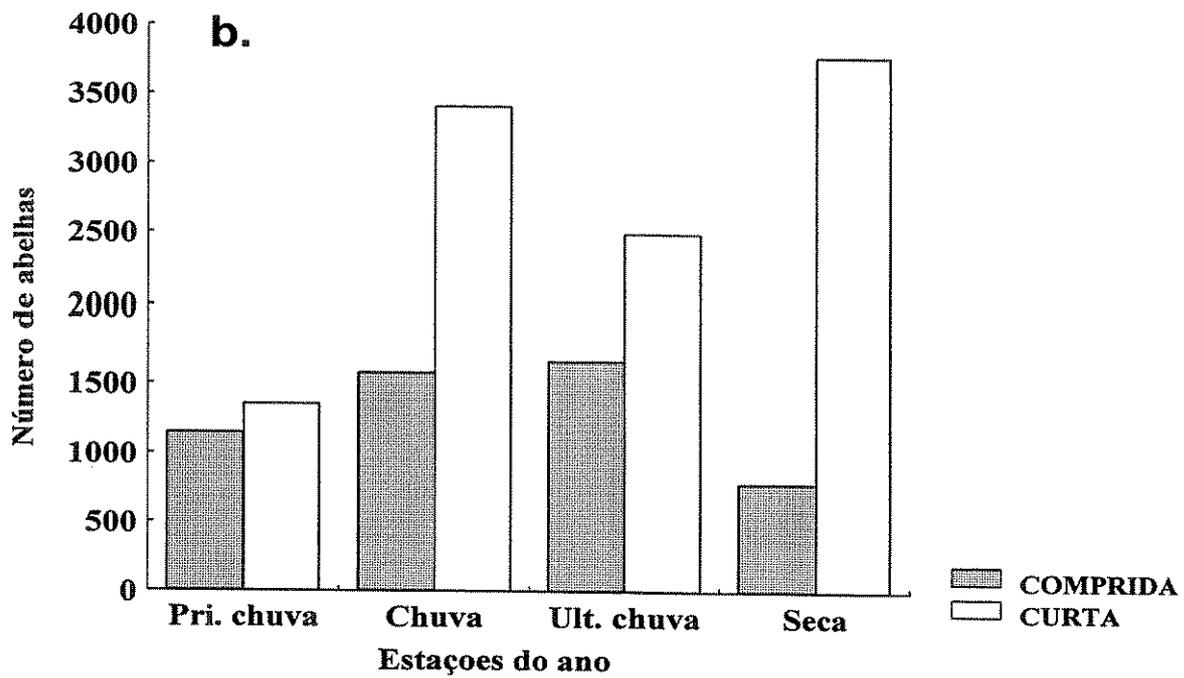
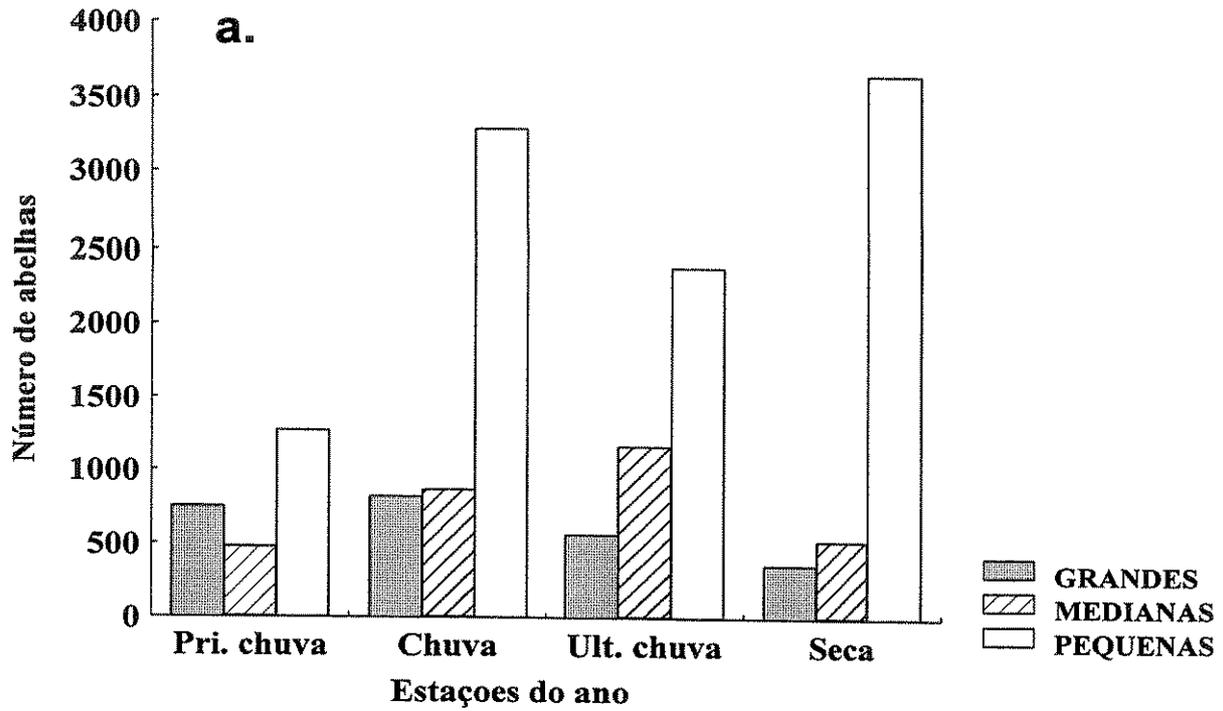


Figura 20. (a) Distribuição sazonal da abundância em cada categoria de tamanho corporal.

(b) Distribuição sazonal da abundância em cada categoria de comprimento da glossa.

As abelhas de glossa curta apresentaram dois picos de abundância no ano, o primeiro durante a época de chuvas e um segundo maior na época seca (Fig. 20b). Sua menor abundância apresentou-se durante o começo das chuvas (outubro-dezembro). Em contraste, as abelhas de glossa comprida foram mais abundantes desde as primeiras chuvas até as últimas, e somente diminuíram na época seca, quando dominaram as espécies de glossa curta. As abelhas de glossa curta foram as mais abundantes em todas as estações do ano, representando mais do 50% dos indivíduos observados em cada estação.

## **Espaço morfológico**

### **Análises univariadas**

Os resultados dos testes univariados são apresentados na tabela 15. Para o conjunto com a amostra global de 31 espécies, a análise univariada revelou que o comprimento da asa anterior (ASA) e o comprimento da glossa (GLS) estiveram significativamente mais agregados no espaço morfológico que o esperado pelo acaso (Tabela 15). O subconjunto contendo as 21 espécies de Euglossa apresentou um padrão aleatório de distribuição da asa anterior, enquanto a distribuição do comprimento da glossa esteve significativamente mais agregada que o esperado somente pelo acaso. O subconjunto composto das 10 espécies dos gêneros Eufriesea, Eulaema e Exaerete apresentou uma distribuição de comprimento da asa e do comprimento da glossa não significativamente diferente do gerado pela hipótese nula. Os subconjuntos com as 10 e as 12 espécies mais abundantes (> 100 indivíduos ao longo de um ano) estiveram significativamente mais dispersos no espaço morfológico do tamanho corporal e do comprimento da glossa que o esperado somente pelo acaso. A dispersão uniforme destes caracteres no espaço morfológico das espécies abundantes evidencia uma organização comunitária em abelhas euglossinas do tipo previsto pela competição interespecífica.

Tabela 15. Resumo dos resultados dos testes univariados para analisar a distribuição das espécies de diferentes conjuntos no espaço morfológico definido pelo tamanho corporal (asa) e o comprimento da glossa (glossa). O conjunto principal é o formado pelas 31 espécies encontradas durante um ano. Os outros conjuntos são subconjuntos do principal formados de acordo com os critérios explicados no texto.

Conjunto	Variável	P <sup>a</sup> ou V <sup>b</sup>	P/e(P) <sup>c</sup>	$\chi^2$	Graus liberdade	Probabilidade	Padrão
31 espécies	asa	0,0015 <sup>a</sup>	1,62	50,22	31	<0,025	Agregado
	glossa	0,0018 <sup>a</sup>	2,07	64,2	31	<0,001	Agregado
21 espécies de <u>Euglossa</u>	asa	0,0029 <sup>a</sup>	1,54	32,43	21	>0,053 NS	Aleatório
	glossa	0,0043 <sup>a</sup>	2,32	48,68	21	<0,001	Agregado
10 espécies sem <u>Euglossa</u> *	asa	0,0059 <sup>b</sup>	-----	-----	10	>0,05 NS	Aleatório
	glossa	0,0192 <sup>b</sup>	-----	-----	10	>0,9	Aleatório
10 espécies abundantes	asa	0,0002 <sup>b</sup>	-----	-----	10	<0,001	Disperso
	glossa	0,0001 <sup>b</sup>	-----	-----	10	<0,001	Disperso
12 espécies abundantes	asa	0,0004 <sup>a</sup>	0,07	0,89	12	<0,001	Disperso
	glossa	0,0001 <sup>a</sup>	0,02	0,27	12	<0,001	Disperso

P<sup>a</sup> : Estatístico calculado segundo o procedimento de Poole e Rathke (1979); V<sup>b</sup> : Estatístico calculado segundo o procedimento de

Williams (1995), somente para conjuntos entre 1 e 10 espécies; e(P)<sup>c</sup> : variância esperada (Poole e Rathcke 1979). \* Gêneros Eufriesea,

Eulaema, e Exaerete.

O subconjunto com as 10 espécies dos gêneros Eufriesea, Eulaema e Exaerete apresentou um padrão distribuição do tamanho e do comprimento da glossa não significativamente diferente do gerado somente pelo acaso.

## **Análise Multivariada**

### **Análise de agrupamento**

A análise de agrupamento revelou que, em geral, as distâncias morfológicas entre as espécies são relativamente pequenas, especialmente entre as espécies de Euglossa. Usando um critério de corte de 75% de dissimilaridade foram encontrados quatro grupos (Fig. 21).

O primeiro grupo (Eg. imperialis + Eg. chalybeata + Eg. ignita) consistia de três espécies altamente diferenciadas, separadas basicamente por possuir glossas extremadamente compridas e tamanho corporal médio. Nestas três espécies o comprimento total da glossa variou entre 23 e 25 mm e o comprimento da asa anterior entre 9 e 10 mm (Anexo 1). No conjunto total, o comprimento maior da glossa foi de 26 mm para Exaerete frontalis e maior asa anterior foi de 21 mm para El. bombiformis. As outras espécies com a glossa comprida (Ex. frontalis, Ex. smaragdina, El. bombiformis, El. meriana e Ef. ornata) tiveram a asa posterior o dobro do tamanho das espécies compondo este agrupamento. O segundo grupo continha 18 espécies do gênero Euglossa de tamanho corporal pequeno (7 a 8 mm) e glossa relativamente curta (9 a 15 mm), e o terceiro grupo consistia de Eufriesea violacea e Ef. mussitans, duas espécies com asas de comprimento intermediário (entre 11 e 13 mm) e glossa relativamente curta (entre 12 e 13 mm) comparada com a do grupo 1. O quarto grupo foi composto por quatro espécies de Eulaema, as duas de Exaerete, e Ef. ornata + Ef. duckei, espécies grandes de língua comprida (asas anteriores entre 14 e 21 mm e comprimento da glossa entre 18 e 26 mm).

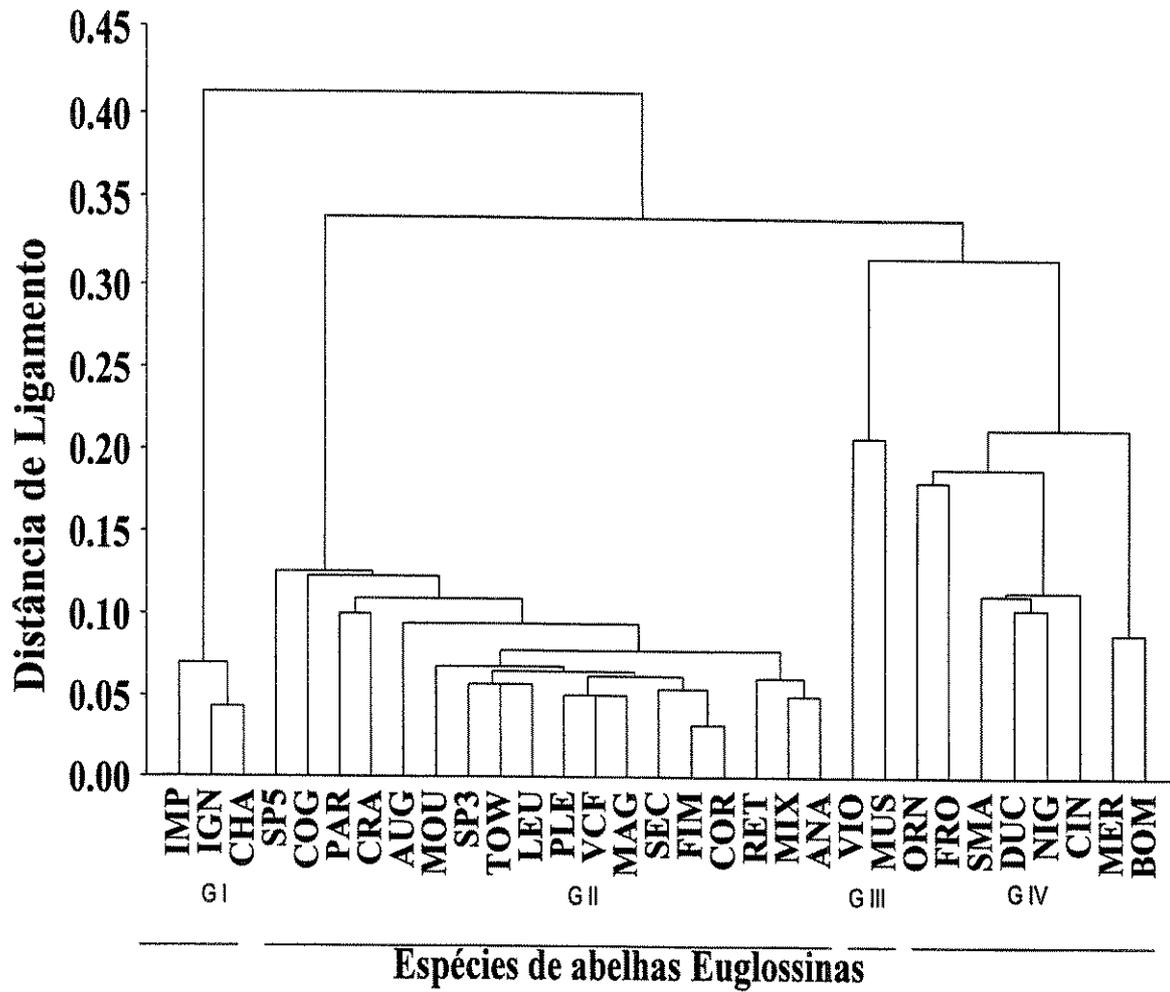


Figura 21. Diagrama de agrupamento das 31 espécies de abelhas euglossinas, agrupadas usando uma matriz de distâncias euclidianas simples das 12 características morfológicas medidas para cada espécie. O método de ligação foi o de vizinho mais próximo. As abreviaturas das espécies como no Anexo 1.

### Análise de Componentes Principais.

Para o conjunto total com as 31 espécies, a análise de componentes principais mostrou que 89,7% da variância esteve associada com o primeiro componente e 99% com os três primeiros eixos (Tabela 16, Fig. 22a). O primeiro componente (eixo 1) foi interpretado como um gradiente geral de tamanho (Fig. 22a), com todos os autovetores positivos (Tabela 17). Este eixo separou as espécies grandes (todas as espécies de Eulaema e Exaerete e Ef. duckei e Ef. ornata), as de tamanho intermédio (Ef. violacea, Ef. mussitans e Eg. imperialis + Eg. chalybeata + Eg. ignita) e as pequenas (18 espécies de Euglossa). Todas as variáveis morfológicas estiveram altamente correlacionadas com o primeiro componente (tamanho geral), com  $r$  variando entre 0,99 (premento) e 0,87 (glossa), exceto o comprimento da base da tibia posterior (TPB) cujo  $r$  foi de 0,46. O segundo componente (eixo 2) explicou 7% da variância e separou as espécies com base na razão entre o tamanho geral do corpo e o comprimento da glossa (tamanho geral/glossa). No extremo negativo do eixo ficaram Eg. imperialis, Eg. chalybeata e Eg. ignita com uma razão tamanho/glossa comparativamente pequena. No extremo oposto do eixo ficou Ef. mussitans com uma razão tamanho/glossa relativamente alta. As abelhas grandes de glossa comprida (por exemplo, El. bombiformis) e as pequenas de glossa curta (por exemplo, Eg. analis) ocuparam posições intermédias no eixo 2 (Fig. 22a).

O eixo 3 explicou 2% da variância total e separou as espécies com base numa relação entre o comprimento da glossa e comprimento da base da tibia posterior (GLS/TPB). Num extremo ficou Ef. violacea com uma relação GLS/TPB muito alta. No outro extremo ficou Eg. mixta com a glossa menor que Ef. violacea porém com quase o dobro do comprimento da base da tibia posterior.

Na análise das espécies mais abundantes (12 espécies >100 indivíduos durante o ano), o primeiro eixo explicou 84% da variância e os três primeiros eixos, em conjunto, explicaram 99% (Tabela 16, Fig. 22b). Como no caso anterior, o primeiro eixo foi interpretado como um gradiente

geral de tamanho com todos os fatores com cargas positivas (Tabela 17). Num extremo ficaram as espécies grandes de Eulaema e Exaerete e no outro as pequenas de Euglossa. Eg. chalybeata, Eg. ignita e Eg. imperialis ocuparam posições intermédias no ordenamento (Fig 22b).

O segundo eixo separou as espécies com base numa razão entre a largura do tórax (um indicador geral de tamanho corporal) e o comprimento da glossa (TX/GLS). As espécies de glossa curta e tórax pequeno ficaram num extremo (Eg. analis, Eg. cognata). No outro extremo ficaram as espécies de tórax largo e glossa muito cumprida (Eg. chalybeata, Eg. ignita e Eg. imperialis).

O terceiro eixo explicou 3% da variância com base na razão TPB/GLS. Num extremo ficaram as espécies com as tíbias posteriores largas em relação ao comprimento da glossa (El. meriana), e no outro as espécies com as tíbias posteriores estreitas. Neste grupo, Ex. smaragdina apresentou a menor razão com as tíbias posteriores muito curtas em relação ao comprimento da glossa.

A análise isolada das 21 espécies de Euglossa revelou que o primeiro eixo explicou 84% da variância e os 3 primeiros eixos explicaram o 99% em conjunto (Tabela 16, Fig. 22c). Neste conjunto, o primeiro eixo foi interpretado como um gradiente de comprimento da glossa, relacionado com o tamanho geral do corpo (Fig. 22c). As espécies maiores de glossa muito cumprida foram Eg. imperialis, Eg. chalybeata e Eg. ignita; no extremo oposto ficou a espécie menor e de glossa mais curta (Eg. sp5). A maioria das espécies possui tamanho pequeno e glossa relativamente curta.

Tabela 16. Análise de componentes principais do espaço morfológico multidimensional definido por 12 características morfológicas medidas em 31 espécies de abelhas euglossinas, e três subconjuntos do conjunto maior.

Conjunto	Autovalor	%Variância Explicada	%Acumul.	Desvio Padrão do Autovalor	V1*	V2**
<b>Todas (31 spp)</b>						
Eixo 1	0,1770	89,69	89,69	0,420	0,19733	1,8109E-06
Eixo 2	0,0140	7,13	96,82	0,119		
Eixo 3	0,0043	2,20	99,02	0,066		
Eixo 4	0,0007	0,38	99,40	0,027		
Eixo 5	0,0004	0,21	99,61	0,020		
<b>Abundantes (12 spp)</b>						
Eixo 1	0,1458	83,95	83,95	0,382	0,17366	1,586E-06
Eixo 2	0,0214	12,30	96,25	0,146		
Eixo 3	0,0054	3,13	99,38	0,074		
Eixo 4	0,0005	0,32	99,70	0,023		
Eixo 5	0,0003	0,16	99,85	0,016		
<b>Só <u>Euglossa</u> (21 spp)</b>						
Eixo 1	0,03992	83,33	83,33	0,199	0,04791	7,4115E-08
Eixo 2	0,00666	13,90	97,23	0,081		
Eixo 3	0,00050	1,05	98,28	0,022		
Eixo 4	0,00038	0,80	99,08	0,019		
Eixo 5	0,00013	0,28	99,36	0,011		
<b>Menos <u>Euglossa</u> (10 spp)</b>						
Eixo 1	0,0643	88,15	88,15	0,254	0,07295	4,1512E-07
Eixo 2	0,00491	6,73	94,87	0,070		
Eixo 3	0,00252	3,46	98,34	0,050		
Eixo 4	0,00057	0,78	99,11	0,024		
Eixo 5	0,00038	0,52	99,64	0,019		

Volume do espaço morfológico: \*V1 = volume medido como a soma dos autovalores (variância total); \*\*V2 = volume medido como o produto dos desvios padrões de cada autovalor.

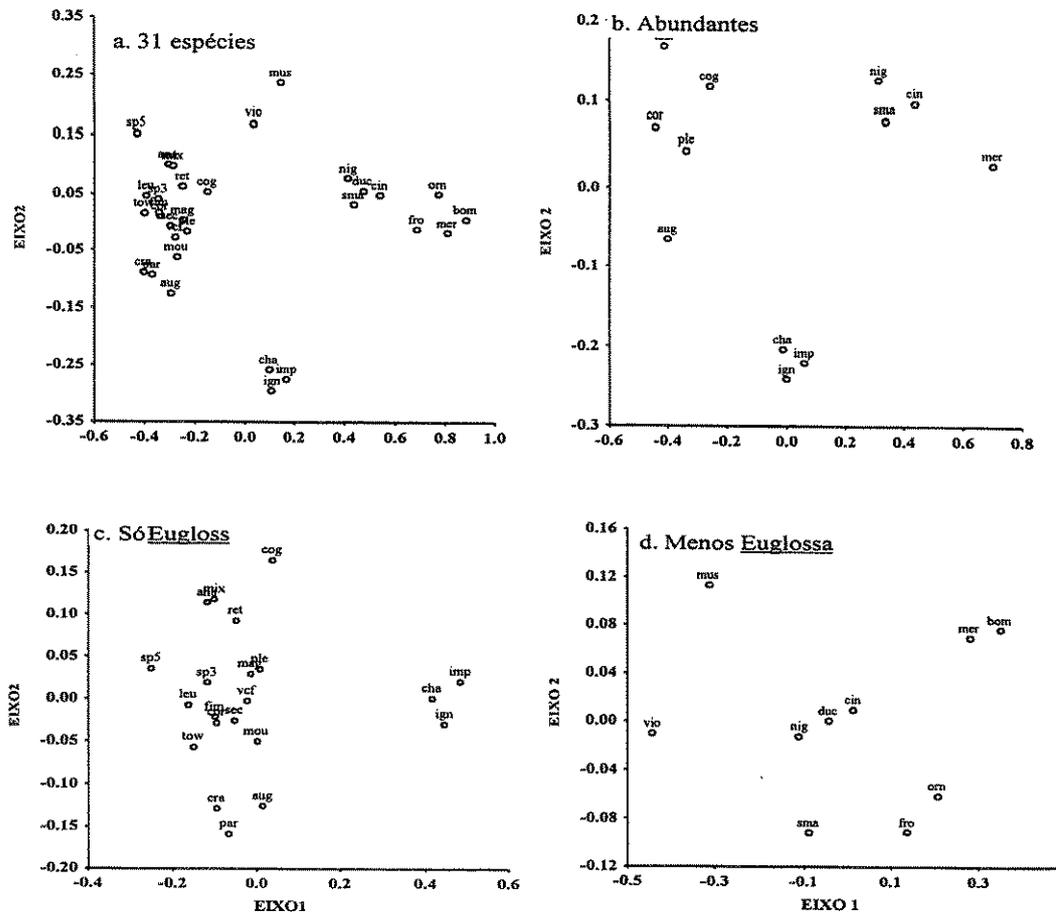


Figura 22. Componentes principais do espaço morfológico multidimensional definido por 12 características morfológicas medidas em 31 espécies de abelhas euglossinas e três subconjuntos do conjunto maior. À esquerda os componentes principais 1 e 2, à direita os componentes 1 e 3.

Tabela 17. Análise de componentes principais. Autovetores para as 12 variáveis morfológicas medidas em 31 espécies de abelhas euglossinas encontradas na Reserva Florestal de Linhares, e três subconjuntos deste conjunto principal.

Variáveis morfológicas *												
Eixos	TPI	TPE	TPB	TM.	TX.	LCA	ACA	BMA	ASA	PRM	GLS	PRO
Todas as espécies (31 spp)												
Eixo 1	0,333	0,295	0,082	0,313	0,312	0,184	0,238	0,243	0,377	0,319	0,319	0,320
Eixo 2	0,194	0,136	-0,239	0,244	0,276	0,121	0,165	0,090	0,173	-0,097	-0,621	-0,524
Eixo 3	-0,008	-0,175	-0,932	0,117	-0,017	-0,119	0,022	-0,059	0,035	0,003	0,202	0,163
Eixo 4	-0,319	-0,175	-0,044	0,066	0,131	0,269	0,312	0,551	-0,575	0,193	-0,021	0,012
Eixo 5	-0,217	0,119	0,004	0,172	0,028	0,016	0,168	-0,638	-0,180	0,642	-0,160	0,002
Espécies Abundantes (12 spp)												
Eixo 1	0,347	0,299	0,061	0,328	0,312	0,177	0,244	0,207	0,382	0,323	0,3121	0,314
Eixo 2	0,189	0,120	-0,187	0,217	0,290	0,092	0,126	0,064	0,220	-0,087	-0,6373	-0,540
Eixo 3	0,058	0,122	0,930	-0,100	0,007	0,167	0,033	0,115	-0,145	0,008	-0,1635	-0,128
Eixo 4	0,404	0,058	0,088	0,032	-0,254	-0,131	-0,298	0,114	0,388	-0,682	0,1561	0,006
Eixo 5	0,280	0,004	0,039	0,368	0,371	0,104	-0,221	-0,580	-0,442	-0,199	0,0967	0,067
Só <u>Euglossa</u> (21 spp)												
Eixo 1	0,180	0,186	0,207	0,139	0,099	0,103	0,106	0,144	0,205	0,311	0,607	0,556
Eixo 2	0,308	0,363	0,404	0,237	0,336	0,259	0,141	0,226	0,271	-0,041	-0,365	-0,302
Eixo 3	0,736	-0,280	-0,457	0,127	-0,025	0,005	0,191	0,063	0,060	-0,318	0,077	0,015
Eixo 4	-0,266	0,242	-0,696	0,224	0,391	0,303	0,076	0,065	-0,089	0,262	-0,057	-0,001
Eixo 5	0,042	0,194	0,160	0,174	0,131	-0,097	0,547	-0,580	-0,474	-0,105	0,061	0,026
Menos <u>Euglossa</u> (10 spp)												
Eixo 1	0,304	0,308	0,382	0,232	0,293	0,184	0,214	0,297	0,370		0,46	
Eixo 2	0,023	0,128	0,745	-0,020	-0,017	0,148	0,125	-0,139	-0,161		-0,586	
Eixo 3	-0,108	-0,121	-0,226	0,208	0,188	0,277	0,361	0,630	-0,439		-0,212	
Eixo 4	0,205	0,143	-0,320	0,335	0,146	-0,180	-0,047	0,073	0,541		-0,605	
Eixo 5	-0,211	-0,451	0,127	0,096	0,786	0,014	-0,275	-0,178	0,017		0,009	

O segundo eixo separou as espécies relacionando a largura do tórax (TX, um indicador geral de tamanho corporal), e o tamanho geral das tíbias posteriores (TPB x TPE). Assim, num extremo ficaram as espécies robustas com tórax largo e tíbias relativamente largas (TPB grande) e alongadas (TPE grande; Eg. cognata, Eg. mixta e Eg. analis), e no outro extremo ficaram as espécies "finas" de tórax estreito, com as tíbias posteriores estreitas na base e curtas (Eg. parvula, Eg. crassipunctata e Eg. augaspis). Em geral, este eixo é interpretado como um gradiente de robustez corporal e de tamanho das tíbias posteriores (Fig. 22c).

O terceiro eixo explicou 1% da variância e separou as espécies com base na razão TPI/TPB. Num extremo ficaram Eg. sp5 e Eg. parvula com TPI grande e base da tíbia posterior (TPB) pequena, e no outro extremo ficaram Eg. crassipunctata, Eg. mourei e Eg. pleosticta, com TPI pequeno e base da tíbia maior.

Para o subconjunto constituído pelas 10 espécies dos gêneros Eulaema, Eufriesea e Exaerete, o primeiro eixo explicou 88% da variância e os três primeiros em conjunto explicaram 98% (Tabela 3, Fig. 22d). Aqui, o primeiro eixo foi interpretado como um gradiente geral de tamanho; as espécies maiores foram El. bombiformis e El. meriana, e a menor Ef. violacea (Fig. 22d). O segundo eixo explicando 7% da variância, separou as espécies com base na razão TPB/GLS. A espécie com o maior valor para a razão TPB/GLS foi Ef. mussitans, com o menor comprimento da glossa. No outro extremo ficaram Ex. smaragdina e Ex. frontalis com a glossa mais comprida e a base das tíbias relativamente estreitas (Fig. 22d). O eixo 3, explicando 3,5% da variância, separou as espécies com base na razão BMA/ASA. Num extremo ficou Ef. ornata com a base das mandíbulas muito larga e asas compridas, e no outro ficou Ex. smaragdina.

## **Estrutura da comunidade**

### **Volume do espaço morfológico**

O maior volume no espaço morfológico foi ocupado pelo conjunto total com as 31 espécies de abelhas euglossinas. Os três subconjuntos ocuparam volumes menores, mas cada subconjunto teve características próprias (Tabela 16). O subconjunto taxonomicamente mais homogêneo (21 espécies de Euglossa; 10 espécies de Eulaema, Exaerete e Eufriesea) apresentou os menores volumes morfológicos. Em contraste, o subconjunto composto com as 12 espécies mais abundantes ocupou um volume similar ao conjunto total de espécies. Assim, o volume do espaço morfológico parece mais associado à composição taxonômica da amostra do que ao número de espécies. O subconjunto com as 12 espécies mais abundantes ocupou um volume 3,6 vezes maior que o subconjunto com as 21 espécies de Euglossa, e 2,4 vezes maior que o subconjunto com as espécies de Eufriesea, Eulaema e Exaerete. O volume ocupado pelas 12 espécies mais abundantes corresponde a aproximadamente 88% do volume morfológico ocupado pelas 31 espécies de abelhas euglossinas, destacando sua grande contribuição à estruturação do espaço morfológico.

Embora os três primeiros autovalores de todos os subconjuntos explicaram quase 99 % da variância total, seus valores foram muito pequenos indicando, por um lado, que as espécies são muito semelhantes para as variáveis morfológicas medidas, e por outro que as variáveis usadas foram redundantes contribuindo relativamente pouco para separar as espécies em cada eixo.

### **Distância ao vizinho mais próximo.**

As distâncias ao vizinho mais próximo (DVP) no espaço morfológico, definido pelas 12 características morfológicas, são apresentadas na figura 23.

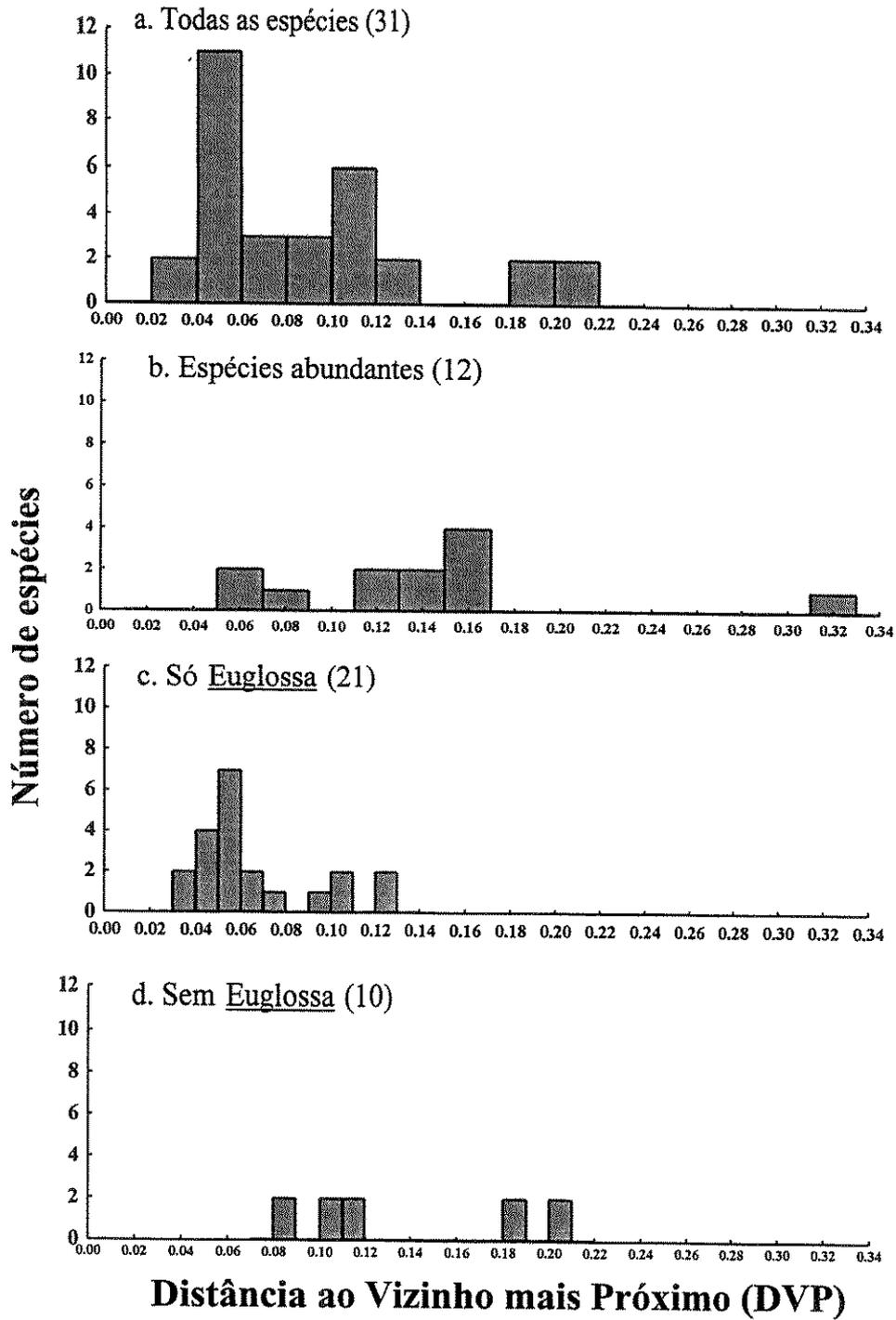


Figura 23. Distribuição de freqüências das distâncias ao vizinho mais próximo (DVP) no espaço morfológico ocupado por três subconjuntos de espécies e o conjunto total (31 espécies).

Para as 12 espécies mais abundantes (Fig. 23b), a diferença entre a DVP maior e a menor foi maior ( $0,314 - 0,043 = 0,271$ ), que a dos outros subconjuntos (Total = 0,176; só Euglossa = 0,094; sem Euglossa = 0,118). As espécies neste conjunto estiveram mais distantes entre si que as espécies dos outros conjuntos. El. meriana. foi a espécie mais distante na distribuição, a maior no conjunto.

A distribuição de frequências de DVP para as 21 espécies de Euglossa (Fig. 23c), foi algo semelhante a distribuição do conjunto total com as 31 espécies. Porém, a diferença entre a distância maior e a menor foi menor para o conjunto das espécies de Euglossa ( $0,126 - 0,0322 = 0,094$ ) que para as 31 espécies ( $0,208 - 0,0322 = 0,176$ ). Em geral, as espécies de Euglossa apresentaram DVP pequenas, mostrando com isto uma grande semelhança morfológica. A espécie mais distante na distribuição foi Eg. sp5, com a glosa mais curta de todas as espécies.

O subconjunto com 10 espécies, formado sem incluir as espécies de Euglossa (Fig. 23d), apresentou distâncias maiores que o conjunto de Euglossa (23c), porém menor que o conjunto das espécies mais abundantes (23b). As espécies mais distantes na distribuição foram Ef. mussitans e Ef. violacea.

### **Comparação com comunidades aleatórias.**

Os valores observados da média da distância ao vizinho mais próximo (MDVP), o desvio padrão da distância ao vizinho mais próximo (DPDVP), a diferença entre MDVP e DPDVP, e as comparações com comunidades aleatórias são apresentados na Tabela 18. Para os dois conjuntos de dados analisados (um com todas as 31 espécies e outro com as 12 mais abundantes) mais de 97,5% das comunidades aleatórias apresentaram valores de MDVP iguais ou superiores aos valores observados.

Tabela 18. Média da distância ao vizinho mais próximo (MDVP), desvio padrão da distância ao vizinho mais próximo (DPDVP) e diferença (MDVP - DPDVP) observados para o conjunto de abelhas euglossinas, e porcentagem de comunidades aleatórias apresentado valores maiores ou iguais ao dos conjuntos reais. \*\* valores altamente significativos  $p < 0,01$ .

Conjunto	No.	MDVP	DPDVP	Diferença	No.
	espécies				aleatorizações
Todas (Observado)	31	0,089	0,049	0,040	145
% $\geq$ que a		99,31**	77,24	86,2	
Observado		0,69	22,76	13,8	
% $\leq$ que a					
Observado					
Abundantes	12	0,129	0,070	0,059	203
(Observado)					
% $\geq$ que a		98,52**	69,46	85,22	
Observado		1,48	30,54	14,78	
% $\leq$ que a					
Observado					

A média da distância ao vizinho mais próximo (MDVP) para cada um dos conjuntos reais ficou no extremo esquerdo da distribuição de frequências (Figs. 24a, b), indicando que o valor observado de MDVP para o conjunto observado foi significativamente menor que o esperado pelo acaso, e que as espécies estiveram mais agregadas no espaço morfológico do que o esperado pelo acaso.

Nem DPDVP nem a diferença entre MDVP e DPDVP foram significativamente diferentes dos gerados pelas comunidades aleatórias (Tabela 18). Para os dois conjuntos, MDVP e DPDVP estiveram alta e positivamente correlacionados (Fig. 25a  $r = 0,58$ ,  $p < 0,0001$ ; Fig. 25b  $r = 0,56$ ,  $p < 0,0001$ ). Isto implica que as combinações de MDVP altas e DPDVP pequenas são muito raras. Provavelmente por isso a diferença entre MDVP e DPDVP não difere significativamente das esperadas pelo acaso.

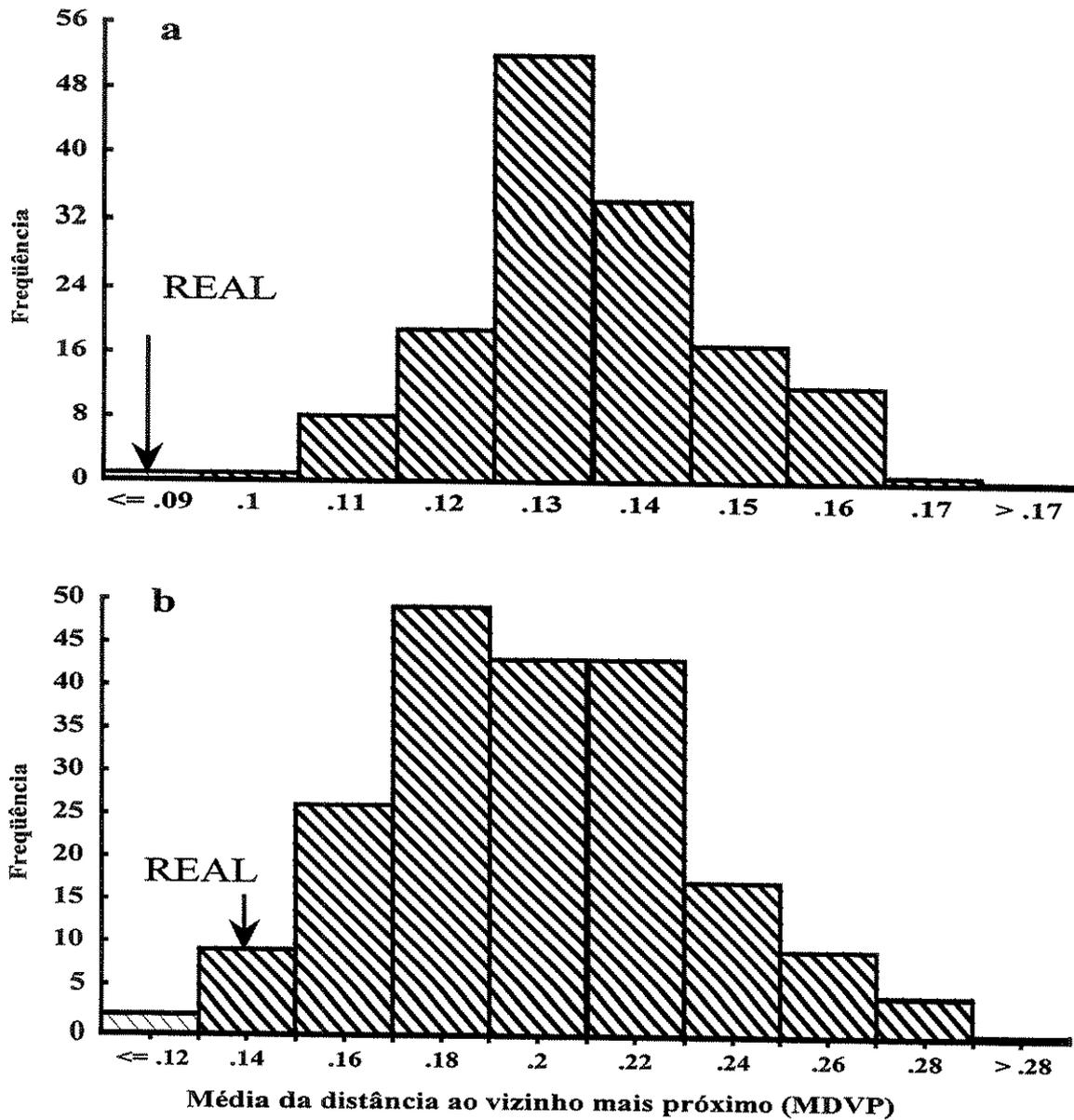


Figura 24. Distribuição de frequências da média da distância ao vizinho mais próximo (MDVP). (a) Para 144 comunidades aleatórias e o conjunto observado, com 31 espécies cada. (b) Para 203 comunidades aleatórias e o conjunto observado com as espécies abundantes, com 12 espécies cada. A posição da MDVP para a comunidade observada é destacada na figura.

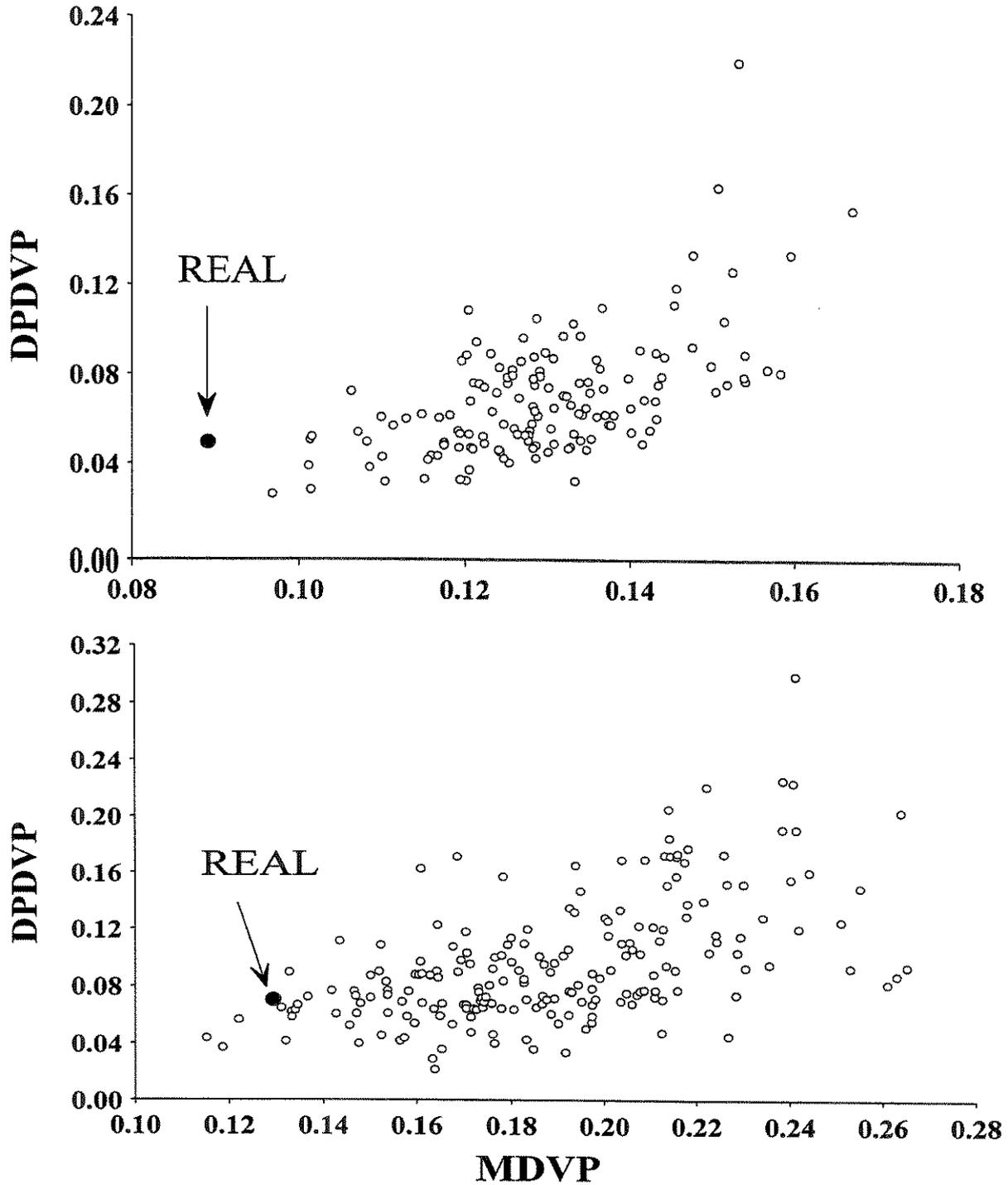


Figura 25. Padrão de associação entre DPDVP e MDVP. (a) 144 comunidades aleatórias e o conjunto observado, com 31 espécies cada. (b) 203 comunidades aleatórias e o conjunto observado, com 12 espécies cada. A posição da MDVP para cada comunidade observada é destacada na figura.

## DISCUSSÃO

### **Análises preliminares**

A análise de correlação das 12 variáveis morfológicas mostrou uma alta redundância na informação nas medidas. Oito das doze variáveis, representando relações alométricas de tamanho corporal, estiveram correlacionadas em mais de 95% (Tabela 14).

Quatro variáveis (GLS, PRO, BMA e TPB) mostraram menor ou nenhuma correlação com as variáveis descritoras de tamanho corporal, indicando sua potencialidade para se explorar outros aspectos da estrutura morfológica do conjunto de abelhas estudado. De fato, na análise de componentes principais estas quatro variáveis determinaram o segundo e terceiro componente para os quatro diferentes conjuntos de espécies analisados.

### **Variação sazonal da distribuição do tamanho corporal e do comprimento da glossa**

O conjunto de 31 espécies de abelhas euglossinas analisadas durante um ano na Reserva Florestal de Linhares apresentou uma marcada segregação temporal da distribuição do tamanho corporal. As abelhas grandes foram relativamente mais abundantes na época quente das primeiras chuvas (outubro até dezembro), e as pequenas em plena época quente de chuvas e durante a seca e fria (julho - setembro).

Esta segregação pode ser causada por múltiplos fatores atuando sinergicamente mas com força diferente em cada época do ano. Por uma parte, estão atuando fatores extrínsecos às abelhas como a segregação temporal das suas fontes de alimentação, fragrâncias e nidificação, e as variações na abundância dos seus inimigos naturais (parasitas e predadores). Por outra, fatores

intrínsecos das espécies e dos indivíduos como as limitações fisiológicas relacionadas com as mudanças climáticas ao longo do ano.

Assim, seria esperado que cada grupo de tamanho de euglossinas fosse mais abundante quando as condições climáticas estejam menos severas em relação a seu tamanho, quando suas fontes de néctar, pólen, resinas e fragrâncias estejam mais disponíveis ou sejam mais abundantes e quando seus predadores e parasitas tenham baixas abundâncias.

Um padrão bimodal de segregação temporal da distribuição do tamanho corporal semelhante ao encontrado nas euglossinas da Reserva Florestal de Linhares, foi reportado por Ackerman (1985) para as abelhas euglossinas do Panamá central. Ali as abelhas grandes predominaram durante as estações úmidas média e tardia, e as abelhas pequenas na época seca e no começo da estação úmida. No Panamá, a época seca é quente (meados de dezembro até março) e a época úmida é relativamente mais fria.

No Panamá, os estudos de Ackerman (1985) revelaram que durante a época seca predominavam as fontes de néctar com floração massiva de curta duração, com flores de corolas largas pouco especializadas. Durante a época de chuvas predominaram as plantas que produzem poucas flores por longos períodos de tempo e com flores de corola comprida e estreita que requerem polinizadores mais específicos. Ackerman (1985) concluiu que a disponibilidade temporal de estratégias diferenciadas de floração deve ser a causa das mudanças sazonais na distribuição do tamanho corporal.

Na reserva de Tambopata (Peru), Pearson e Dressler (1985) não encontraram um padrão bimodal tão marcado como o apresentado pelas euglossinas de Linhares e do Panamá. Ali as abelhas grandes foram virtualmente assazonais, as de tamanho médio foram mais abundantes durante a época seca e as pequenas durante a época quente e úmida. Segundo esses autores as diferenças na

capacidade de termorregulação entre abelhas pequenas e abelhas grandes poderiam explicar o padrão encontrado por eles. Além disso, segundo eles, durante a época fria e seca outras abelhas parasitas das euglossinas também diminuem sua atividade. Assim a pressão por parasitismo seria menor nesta época.

Para as abelhas euglossinas da Reserva Florestal de Linhares, não há informações sobre a fenologia da floração das plantas visitadas por estas abelhas, nem sobre seus predadores e parasitas.

Por outro lado, características particulares das espécies, não diretamente associadas com o tamanho corporal, como a cor e a presença de pêlos também têm influência sobre a capacidade termorregulatória dos organismos (Casey 1981, Heinrich 1981). Abelhas de tamanhos e cores diferentes possuem características térmicas diferentes e portanto padrões de forrageamento diferentes (Heinrich 1976, 1981).

As variações ambientais ao longo do ano estariam impondo limites às atividades de forrageamento das abelhas euglossinas e possivelmente determinando mudanças comportamentais nas estratégias de forrageamento. Por exemplo, abelhas euglossinas grandes, escuras e peludas com problemas de superaquecimento (May e Casey 1983, Willmer 1988) poderiam ter vantagem no forrageamento nas épocas mais frias do ano.

Porém, a endotermia destas abelhas (May e Casey 1983) limitaria sua atividade nestas épocas porque o custo energético para atingir uma temperatura interna inicial entre 36 e 38° C poderia ser muito alto se a temperatura ambiental for muito baixa. Nestas condições, as decisões para começar e parar o forrageamento estão limitadas por um "trade-off" entre o risco de superaquecimento nos horários mais quentes do dia e o alto custo energético de iniciar o vôo em condições ambientais frias. Como mostraram Armbruster e McCormick (1990) e Armbruster e Berg (1994) as abelhas euglossinas grandes (Eulaema) apresentaram problemas de superaquecimento nas horas mais

quentes do dia, mas não as pequenas de Euglossa. Para abelhas grandes e pequenas o forrageamento de fragrâncias aromáticas esteve afetado pelas baixas temperaturas do ar cedo de manhã.

Além das restrições relacionadas com a termorregulação, as abelhas, ao alimentar-se usando o néctar das flores, ainda têm que enfrentar as restrições impostas pela sua capacidade de osmoregulação relacionada com seu tamanho corporal. Abelhas pequenas seriam mais dependentes da água do néctar que abelhas grandes (Willmer 1988, Nicolson 1990). Então, a alimentação usando o néctar das flores, implica para as abelhas a necessidade de se fazer um balanço entre o ganho energético com os açúcares e gasto energético requerido para excretar a água ingerida com o néctar. Bertsch (1984) encontrou que para uma espécie de Bombus a estratégia para maximizar o ganho energético ao alimentar-se nas flores seria a de minimizar a quantidade de água ingerida.

Provavelmente devido às restrições impostas por este balanço as abelhas euglossinas se alimentariam preferencialmente de néctar com altas concentrações de açúcar (40 % em média) e pouco diluído (Katto et al. 1992). Neste sentido, as euglossinas pequenas com maior dependência da água do néctar deveriam alimentar-se em espécies de plantas com néctar mais diluído e as abelhas grandes em fontes de néctar mais concentrados.

Contudo, é evidente que não existe uma única causa associada às mudanças sazonais da distribuição do tamanho corporal, e também é possível que cada um destes fatores tenha peso diferente em cada época do ano. Necessitamos mais estudos a diferentes escalas espaciais e a longo prazo que incluam procedimentos explícitos para avaliar o efeito destas variáveis sobre a estrutura morfológica das comunidades de abelhas.

### **Análises univariadas e multivariadas**

As análises multivariadas (componentes principais) mostraram que as principais diferenças entre as espécies de abelhas euglossinas estão baseadas primariamente em características morfológicas relacionadas com o tamanho corporal, e secundariamente com o comprimento da glossa e a largura da base da tíbia posterior.

Não se sabe se este padrão é compartilhado por outros conjuntos de abelhas euglossinas ou outras comunidades abelhas, pois as análises da estrutura morfológica de diferentes comunidades de abelhas como as mamangabas, estiveram baseadas unicamente nas diferenças no comprimento da glossa (Ranta 1982, 1983), embora existam marcadas diferenças intra e interespecíficas no tamanho corporal (Morse 1978) e também nas estratégias de forrageamento (Heinrich 1981).

Em outros grupos de insetos como as moscas da família Syrphidae que se alimentam do néctar das flores, Gilbert (1985a) encontrou que as maiores diferenças entre as espécies estão relacionadas com o comprimento da probóscide e só secundariamente com aspectos do tamanho corporal não correlacionados com o comprimento da glossa.

As análises uni e multivariadas do conjunto total com as 31 espécies coincidiram na identificação de um padrão não aleatório da distribuição das espécies no espaço morfológico. As 31 espécies de abelhas euglossinas estiveram mais agregadas no espaço morfológico que o esperado pelo acaso, indicando uma altíssima similaridade geral das espécies.

A teoria de estrutura das comunidades e competição prediz que é pouco provável que coexistam espécies de tamanhos corporais e morfologia semelhante (Wiens 1984, Pianka 1994). Os resultados deste estudo estão em conflito com a teoria. O padrão encontrado de distribuição agregada pode estar indicando os seguintes aspectos: (a) que a competição interespecífica não existe neste conjunto de abelhas euglossinas; (b) que a competição pode existir mas não se manifesta no

conjunto total, pode ser intensa entre algumas espécies mas não como importante força estruturadora no conjunto total; (c) que a competição existe mas não se manifesta nas características morfológicas analisadas; (d) que as análises realizadas não foram adequadas para se discriminar a existência de competição.

A existência de competição interespecífica como força estruturadora em comunidades de abelhas têm sido demonstrada para as comunidades de mamangabas do gênero *Bombus* de América do Norte (Inouye 1978, Pyke 1982, Pleasants 1990). Estas comunidades mostraram competição difusa e complementaridade dos nichos (Pyke 1982). O mecanismo básico implicado na partilha de recursos é a interferência na exploração. A competição por néctar acontece por esgotamento dos recursos, e o comprimento da probóscide é um bom indicador de utilização dos recursos (Inouye 1978, 1980). Porém, nem todas as comunidades de *Bombus* estão estruturadas pela competição. Para as comunidades de *Bombus* da Europa, a competição interespecífica pelos recursos parece não ser importante e, além disso, as espécies de abelhas são muito semelhantes no comprimento da glossa (Ranta 1982, 1983, Ranta e Vepsäläinen 1981). Ranta e Vepsäläinen (1981) sugeriram que a imprevisibilidade espacial e temporal das fontes de néctar e pólen podem ser fatores-chave para relaxar o efeito da competição interespecífica e permitir a coexistência de espécies muito semelhantes morfológicamente.

Para as abelhas euglossinas não há um conhecimento tão detalhado sobre a relação com suas fontes de néctar, basicamente porque estas abelhas forrageiam grande parte do ano no dossel da floresta onde são praticamente inacessíveis para observação (Ackerman 1985). As análises de Ackerman (1985) sugerem que a coexistência de um número muito grande de espécies de abelhas euglossinas é possível porque as abelhas evitam a competição mediante uma segregação temporal no uso dos recursos. Assim, abelhas pequenas de língua curta predominam numa época do ano e

abelhas grandes de língua comprida em outra. Além disso, ao longo do ano estes dois tipos de abelhas estariam explorando recursos diferentes. Neste caso as abelhas não competiriam pelos recursos presentes numa determinada época do ano.

Porém, ainda é possível que exista competição pelos recursos em cada categoria de tamanho corporal e de comprimento da glossa, pois a competição poderia ser intensa entre espécies morfológicamente semelhantes que usam os mesmos recursos (Hawkins e MacMahon 1989). Seria de se esperar que as espécies de cada subconjunto, de tamanho corporal ou comprimento da glossa, estivessem mais dispersas no espaço morfológico que o esperado somente pelo acaso. As análises uni e multivariadas realizadas no presente estudo mostraram que para os subconjuntos com as 21 espécies pequenas e medianas de *Euglossa* e as 10 espécies grandes de *Eufriesea*, *Exaerete* e *Eulaema* o padrão de distribuição das espécies no espaço morfológico não foi diferente do gerado pelo acaso para o tamanho corporal e foi agregado para o comprimento da glossa. Nestes subconjuntos definidos pelo tamanho e o comprimento da glossa a competição interespecífica também parece não ser importante.

Quando o critério empregado para gerar os subconjuntos foi a abundância, as análises univariadas do tamanho corporal e do comprimento da glossa mostraram que as 12 espécies mais abundantes estiveram mais dispersas no espaço morfológico que o esperado pelo acaso. Havia evidência para se rejeitar a hipótese nula de distribuição aleatória das espécies no espaço morfológico. Este padrão de distribuição mais dispersa que a esperada pelo acaso pode ser um indicativo e que a interação entre as espécies tem influenciado a estrutura morfológica deste subconjunto (Juliano e Lawton 1990). Este seria o resultado esperado se a competição interespecífica por néctar fosse significativa (Inouye 1978, Ranta 1982, 1983).

Estes resultados com as espécies mais abundantes de abelhas euglossinas coincidem com as previsões de Hanski (1982), quem tem sugerido que se a competição interespecífica é importante na estruturação das comunidades. Então, as espécies mais abundantes localmente deveriam estar mais dispersas nos seus nichos que as espécies raras e localmente restritas. Assim, as espécies abundantes não seriam um subconjunto aleatório do total de espécies. De fato, as diversas análises uni e multivariadas realizadas sugerem que o subconjunto das espécies abundantes não é um subconjunto morfológicamente aleatório do conjunto total com as 31 espécies.

Juliano e Lawton (1990), num estudo com besouros aquáticos, também encontraram que os padrões de dispersão morfológica foram mais evidentes nas espécies mais abundantes. As espécies raras podem escurecer os padrões de dispersão no espaço morfológico porque podem ser muito semelhantes às espécies abundantes ou ser transitórias na comunidade e pouco influenciadas por forças estruturadoras como competição ou predação (Ranta 1982, Juliano e Lawton 1990).

Estes resultados com as abelhas euglossinas apoiam estas hipóteses. Foi possível mostrar, de um lado, que existe uma grande semelhança morfológica entre as espécies e que esta é maior quando são incluídas as espécies raras, e de outro, que quando as espécies raras (a maioria de *Euglossa*) são incluídas nas análises, como no conjunto total com as 31 espécies e os subconjuntos com as 21 espécies de *Euglossa* e as 10 dos outros gêneros, os padrões de distribuição no espaço morfológico foram agregados ou aleatórios. Quando as espécies raras foram excluídas das análises apareceu um padrão de distribuição no espaço morfológico mais disperso que o esperado pelo acaso.

Em geral, o padrão de dispersão no espaço morfológico encontrado no subconjunto com as espécies mais abundantes coincide com as previsões da teoria de competição interespecífica. Porém, o fato de se encontrarem padrões não aleatórios de dispersão no espaço morfológico não pode ser tomado como evidência de competição (James e Boecklen 1984, Strong 1984). Neste caso, é

necessário explorar os mecanismos que geraram estes padrões para determinar a intensidade e a importância da competição na estruturação morfológica deste subconjunto e da comunidade (Wise 1984, Feinsinger e Tiebut 1991, Welden e Slauson 1986).

Estes mecanismos podem ser explorados mediante experimentos como os realizados por Inouye (1978, 1980) e as análises de transectos altitudinais realizadas por Pyke (1982). Também é possível que o padrão de dispersão no espaço morfológico apresentado pelo subconjunto das espécies mais abundantes não seja devido à competição interespecífica, senão ao efeito da predação ou do parasitismo (Strong 1984).

Finalmente, as análises multivariadas mostraram que as espécies abundantes estiveram mais agregadas no espaço morfológico que o esperado pelo acaso. Estas análises não confirmaram o padrão de dispersão encontrado com as análises univariadas.

Os resultados mostraram que a variação morfológica interespecífica é pequena, e na medida que estas são incluídas na análise as distâncias morfológicas entre as espécies, medidas como distância ao vizinho mais próximo, são cada vez menores fazendo com que as espécies pareçam muito semelhantes, mascarando as diferenças em variáveis ecologicamente importantes para as abelhas como o tamanho corporal e o comprimento da glossa. Isto têm como consequência que as espécies apareçam muito agregadas no espaço morfológico multidimensional.

Segundo estes resultados, somente umas poucas variáveis têm relevância para separar os grupos de espécies. Como foi confirmado na análise de componentes principais, muitas das variáveis morfológicas medidas foram redundantes e estiveram altamente correlacionadas fornecendo pouca informação para se separar as espécies. A maioria das variáveis estiveram alta e positivamente correlacionadas com o primeiro componente indicando relações alométricas de tamanho corporal, e o comprimento da glossa e a largura da base da tibia posterior (TPB) estiveram

correlacionadas com o segundo e terceiro componentes, respectivamente. Neste caso a inclusão na análise de um grande número de variáveis altamente correlacionadas pode contribuir a "criar ruído" e ocultar os padrões morfológicos.

Por outro lado, é de se esperar que espécies filogeneticamente próximas sejam morfológicamente muito semelhantes o que poderia obscurecer as comparações morfológicas (Harvey e Pagel 1991). Assim, é necessário fazer-se um "ajuste" nos dados para se poder diferenciar o componente funcional (ecológico) do filogenético (histórico) para estabelecer a posição das espécies no espaço morfológico (Gittleman e Kot 1990, Hertel e Lehman 1998).

Como demonstraram Hertel e Lehman (1998), as análises morfológicas multivariadas usando a distância ao vizinho mais próximo como parâmetro para comparar com comunidades aleatórias, somente detectaram dispersão no espaço morfológico depois do ajuste filogenético. É possível que esta seja uma medida necessária nas análises multivariadas com as abelhas euglossinas para elucidar as diferenças morfológicas devidas às interações entre as espécies, das diferenças ou semelhanças devidas a restrições filogenéticas.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

### CAPÍTULO 1

O conjunto de abelhas euglossinas amostrado entre setembro de 1996 e agosto de 1997 na mata alta pouco perturbada da Reserva Florestal de Linhares apresentou os seguintes padrões gerais de composição de espécies e variação espaço-temporal da riqueza e da abundância.

A fauna de abelhas euglossinas da Reserva Florestal de Linhares esteve composta por 31 espécies pertencentes aos gêneros Euglossa (21 espécies), Eulaema (4 espécies), Eufriesea (4 espécies) e Exaerete (4 espécies). Esta riqueza é a maior já assinalada para uma área localizada na Mata Atlântica. A distribuição de frequências das abundâncias das 31 espécies ajustou-se à lognormal truncada; este modelo surge quando um grande número de fatores atuam para determinar a abundância das espécies.

A riqueza de espécies não mostrou variação espacial significativa mas foi altamente sazonal. Embora a riqueza de espécies seja semelhante entre as áreas e os pontos, a composição de espécies variou 23% entre as áreas e 39% entre os pontos. A maior riqueza de espécies apresentou-se no início (novembro de 1996) e no fim da época de chuvas (abril de 1997). A abundância das espécies foi altamente sazonal e também variou espacialmente na Reserva. As maiores abundâncias ocorreram na área da Farinha, seguida do Paraju e a Peroba; os pontos do mesmo local mostraram abundâncias similares se comparados com os pontos de outras áreas. Estes resultados sugerem que as amostragens de abelhas euglossinas realizadas num único ponto não são representativas da abundância nem da composição das espécies e não deveriam ser utilizadas para extrapolar os resultados a áreas maiores. O padrão temporal da distribuição da abundância foi bimodal apresentando um pico no fim da época de chuvas (março-abril) e outro na época seca (agosto).

A análise estatística de estes padrões de distribuição espacial e temporal da riqueza e da abundância forneceu evidências para rejeitar a hipótese nula de que as abelhas euglossinas estiveram aleatoriamente distribuídas no espaço e no tempo. Este conjunto de 31 espécies mostrou alta variação espacial da abundância das espécies abundantes e das raras e também uma alta sazonalidade. As 4 espécies de Eufriesea apresentaram uma distribuição espacial muito restrita e estiveram presentes apenas no início da época chuvosa e quente (outubro a dezembro). Estas espécies podem ser vulneráveis a extinção local devido a alta sazonalidade, a distribuição espacial muito restrita e sua baixa abundância.

## CAPÍTULO 2

A estrutura morfológica do conjunto de abelhas euglossinas amostradas na Reserva Florestal de Linhares foi caracterizado, por um lado, analisando-se as variações na distribuição sazonal de três categorias de tamanho corporal (abelhas pequenas, medianas e grandes) e duas de comprimento da glossa (curta e comprida), e por outro a aleatoriedade do padrão de distribuição das espécies no espaço morfológico do tamanho corporal e do comprimento da glossa. Estas duas variáveis morfológicas estão relacionadas diretamente com a capacidade das abelhas para explorar um recurso potencialmente limitante como é o néctar das flores.

A maioria das espécies amostradas (65%) foram pequenas. O comprimento da glossa foi maior que o comprimento da asa anterior, que foi tomada como medida do tamanho corporal em todas as espécies amostradas. O comprimento da glossa das abelhas euglossinas variou entre 8.5 mm (Eg. sp5) e 26.4 mm (Ex. frontalis). Em geral as espécies pequenas apresentaram glossas muito curtas e curtas e as espécies grandes tiveram glossas compridas.

As abelhas pequenas de glossa curta representaram mais do 50% da abundância total para cada estação do ano e foram mais abundantes na época de chuvas e na seca. As abelhas de tamanho mediano foram mais abundantes no fim das chuvas e as abelhas grandes alcançaram seu máximo durante a estação chuvosa (outubro-março).

O espaço morfológico definido pelo tamanho corporal e o comprimento da glossa das espécies de abelhas euglossinas foi diferente para o conjunto global com as 31 espécies e os subconjuntos com as 21 espécies de Euglossa, as 10 de Eufriesea, Eulaema e Exaerete e as 12 espécies mais abundantes. Para o conjunto global com as 31 espécies o tamanho corporal e o comprimento da glossa estiveram significativamente mais agregados no espaço morfológico que o esperado pelo acaso. O subconjunto com as 21 espécies de Euglossa apresentou um padrão aleatório de distribuição do tamanho corporal e um padrão significativamente agregado da distribuição do comprimento da glossa. O subconjunto composto das 10 espécies de Eufriesea, Eulaema e Exaerete apresentou uma distribuição do tamanho corporal e do comprimento da glossa que não foi significativamente diferente do gerado por acaso. O subconjunto com as 12 espécies mais abundantes esteve significativamente mais disperso no espaço morfológico do tamanho corporal e do comprimento da glossa que o esperado pelo acaso. A uniformidade do espaçamento morfológico das 12 espécies mais abundantes, tanto no tamanho corporal como no comprimento da glossa, fornece uma evidência de que as interações ecológicas entre as espécies estão influenciando a estrutura morfológica da comunidade. Complementarmente, os resultados deste estudo parecem indicar que as espécies menos abundantes nesta comunidade não participam do padrão de divergência de caracteres exibido pelas espécies abundantes. A análise dos padrões morfológicos das abelhas euglossinas mostrou que nesta comunidade existe uma estruturação morfológica do tamanho corporal e do comprimento da glossa. As 12 espécies mais abundantes não foram um subconjunto

morfológico aleatório do conjunto total de espécies e a dispersão destas espécies no espaço morfológico do tamanho corporal e da glossa foi uma evidência a favor da existência de competição interespecífica como força estruturadora das relações morfológicas entre as espécies deste subconjunto.

## LITERATURA CITADA

- Abrantes, C. M. 1990. Amostragem de Euglossini (Hymenoptera - Apidae) em Viçosa - MG com uso de armadilhas. Monografia. Universidade Federal de Viçosa. 34 pp.
- Ackerman, J. D. 1983. Diversity and seasonality of male euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in Central Panama. *Ecology* 64:274-283.
- Ackerman, J. D. 1985. Euglossine bees and their nectar host. Pág. 225-233 in W. G. D'Arcy e M. D. Correa A., eds. *The Botany and Natural History of Panama*. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO. USA.
- Ackerman, J. D. 1989. Geographic and seasonal variation in fragrance choices and preferences of male euglossine bees. *Biotropica* 21:340-347.
- Ackerman, J. D., M. R. Mesler, K. L. Lu, e A. M. Montalvo. 1982. Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): Vagabonds or trappiners? *Biotropica* 14:241-248.
- Armbruster, W. S. 1981. Divergent pollination systems in sympatric species of south american Dalechampia (Euphorbiaceae). *American Midland Naturalist* 108:325-337.
- Armbruster, W. S. 1986. Reproductive interactions between sympatric Dalechampia species: Are natural assemblages "random" or organized? *Ecology* 67:522-533.
- Armbruster, W. S. 1988. Multilevel comparative analysis of the morphology, function and evolution of Dalechampia (Euphorbiaceae) blossoms. *Ecology* 69:1746-1761.
- Armbruster, W. S. 1993. Within-habitat heterogeneity in baiting samples of male euglossine bees: Possible causes and implications. *Biotropica* 25:122-128.
- Armbruster W. S., e E. E. Berg. 1994. Thermal ecology of male euglossine bees in a tropical wet forest: Fragrance foraging in relation to operative temperature. *Biotropica* 26:50-60.

- Armbruster, W. S. e K. D. McCormick. 1990. Diel foraging patterns of male euglossine bees: Ecological causes and evolutionary response by plants. *Biotropica* 22:160-171.
- Armbruster, W. S., C. S. Keller, M. Matsuki, e T. P. Clausen. 1989. Pollination of Dalechampia magnoliifolia (Euphorbiaceae) by male euglossine bees (Apidae: Euglossini). *American Journal of Botany* 76:1279-1285.
- Bartholomew, G. A. 1981. A matter of size: An examination of endothermy in insects and terrestrial vertebrates. Pág. 45-78 in B. Heinrich, ed. *Insect Thermoregulation*. Wiley, New York, USA.
- Begon, M., J. L. Harper, e C. R. Townsend. 1996. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Third Edition. Blackwell Science. Oxford, UK.
- Bertsch, A. 1984. Foraging in male bumblebees (Bombus lucorum L.): Maximizing energy or minimizing water load? *Oecologia* 62:325-336.
- Basset, Y, e R. L. Kitching. 1991. Species number, species abundance and the body length of arboreal arthropods associated with Australian rain forest. *Ecological Entomology* 16:391-402.
- Becker, P., J. S. Moure, e J. A. Peralta. 1991. More about euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 23:586-591.
- Blackburn, T. M., e J. Lawton. 1994. Population abundance and body size in animal assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series Biology* 343:33-39.
- Blackburn, T. M., P. H. Harvey, e M. D. Pagel. 1990. Species number, population density and body size relationships in natural communities. *Journal of Animal Ecology* 59:335-345.
- Bonilla, M. A., e G. Nates. 1992. Abejas euglosinas de Colombia. I: Claves Ilustradas. *Caldasia* 17:149 - 172.
- Bonilla, M. A. 1998. Fenología de la floración de orquídeas polinizadas por machos de las abejas euglosinas en le "Hileia Baiana" brasileña. Pág. 105. Livro de resumos do VII Congresso

Latinoamericano de Botánica. Diversidad y conservación de los recursos vegetales en Latinoamérica. Ciudad de México, México.

- Braga, P. I. 1976. Atração de abelhas polinizadoras de Orchidaceae com auxílio de iscas-odores na campina, campinarana e floresta tropical úmida da região de Manaus. *Ciência e Cultura* 28:767-773.
- Brewer, A., e M. Williamson. 1994. A new relationship for rarefaction. *Biodiversity and Conservation* 3:373-379.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124:255-279.
- Brown, J. H., D. W. Mehlman, e G. C. Stevens. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* 76:2028-2043.
- Brown, J. H., P. A. Marquet, e M. L. Taper. 1993. Evolution of body size: Consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist* 142:573-584.
- Brown, K. S. Jr. 1991. Conservation of neotropical environments: Insects as indicators. Pág. 449-504 in N. M. Collins e J. A. Thomas, eds. *The Conservation of Insects and their Habitats*. Academic Press, London. UK.
- Burnham, K. P., e W. S. Overton. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology* 60:927-936.
- Burnham, K. P., e W. S. Overton. 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65:623-633.
- Casey, T. M. 1981. Behavioral Mechanisms of Thermoregulation. Pág. 79-114 in B. Heinrich, ed. *Insect Thermoregulation*. Wiley, New York, USA.

- Casey, T. M., M. L. May, e K. R. Morgan. 1985. Flight energetics of euglossine bees in relation to morphology and wing stroke frequency. *Journal of Experimental Biology* 116:271-289.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43:783-791.
- Cody, M. L., e J. M. Diamond. 1975. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- Colwell, R. K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5.0. User's Guide and application. Publicado em <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K., e J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series Biology* 345:101-118.
- Colwell, R. K., e D. W. Winkler. 1984. A null model for null models in biogeography. Pág. 344-359 in D. R. Strong, Jr., D. Simberloff, L. G. Abele e A. B. Thistle, eds. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Daly, H. V. 1985. Insect morphometrics. *Annual Review of Entomology* 30:415-438.
- DeVries, P. J., D. Murray, e R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62:343-364.
- Didham, R. K., P. Hammond, J. Lawton, P. Eggleton, e N. E. Stork. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68:295-323.
- Didham, R. K., J. Ghazoul, N. E. Stork, A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forest: A functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11:255-259.
- Diamond, J., e T. J. Case. 1986. *Community ecology*. Harper & Row, New York, USA.

- Dodson, C. H. 1975. Coevolution of orchids and bees. Pág. 91-99 in L. Gilbert and P. Raven, eds. Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, Austin, TX, USA.
- Dodson, C. H., R. L. Dressler, H. G. Hills, R. M. Adams, e N. H. Williams. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. Science 164:1243-1249.
- Douglas, M. E. e W.J. Matthews. 1992. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing within a freshwater stream fish assemblage. Oikos 65:213-224.
- Dressler, R. L. 1977. El uso de los polinarios en la sistemática de las orquídeas. Orquideologia 12:155-165.
- Dressler, R. L. 1979. Eulaema bombiformis, Eulaema meriana, and Müllerian mimicry in related species (Hymenoptera: Apidae). Biotropica 11:144-151.
- Dressler, R. L. 1982a. Biology of the orchid bees (Euglossini). Annual Review of Ecology and Systematics 13:373-394.
- Dressler, R. L. 1982b. New species of Euglossa. II. (Hymenoptera: Apidae). Revista de Biología Tropical 30:121-129.
- Dressler, R. L. 1982c. New species of Euglossa. III. The bursigera species group (Hymenoptera: Apidae). Revista de Biología Tropical 30:131-140.
- Dressler, R. L. 1982d. New species of Euglossa. IV. The cordata and purpurea species group (Hymenoptera: Apidae). Revista de Biología Tropical 30:141-150.
- Dressler, R. L. 1985. Euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) of the Tambopata reserved zone, Madre de Dios, Perú. Revista Peruana de Entomología 27:75 -79.
- Dressler, R. L. 1990. The Orchids: Natural History and Classification. Harvard University Press, MA, USA.

- Dressler, R. L. 1993. *Phylogeny and classification of the orchid family*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Erwin, T. L. 1982. Tropical Forest: Their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterist Bulletin* 36:74 - 82.
- Erwin, T. L. 1983. Beetles and other arthropods of the tropical forest canopies at Manaus, Brasil, sampled with insecticidal fogging techniques. Pág. 59-75 in S. L. Sutton, T. C. Whithmore, e A. C. Chadwick, eds. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. UK.
- Erwin, T. L. 1988. The tropical forest canopy. The heart of biotic diversity. Pág. 145-154 in E. O. Wilson, ed. *Biodiversity*. National academy Press, Washington, D. C, USA.
- Feinsinger, P. e H. M. Tiebout III. 1991. Competition among plants sharing hummingbird pollinators: Laboratory experiments on a mechanism. *Ecology* 72:1946-1952.
- Fox, B. J., e J. H. Brown. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos* 67: 358-370.
- Gaston, J. K. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology* 5: 283-296.
- Gaston, J. K. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, London. UK.
- Gaston, J. K. 1996. *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, London, UK.
- Gaston K. J, e B. H. McArdle. 1994. The temporal variability of animal abundances: Measures, methods and patterns. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series Biology* 345:335-358.
- Gaston, K. J. e J. H. Lawton. 1988. Patterns in body size, population dynamics, and regional distribution of bracken herbivores. *American Naturalist* 132:662-680.

- Garófalo, C. A. 1985. Social Structure of Euglossa cordata nests (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Entomologia General* 11:77-83.
- Garófalo, C. A. 1992. Comportamento de nidificação e estrutura de ninhos de Euglossa cordata (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Revista Brasileira de Biologia* 52:187-198.
- Garófalo, C. A. 1994. Biologia de nidificação dos Euglossinae (Hymenoptera: Apidae). *Anais do Encontro sobre Abelhas* 1:17- 26.
- Garófalo, C. A., E. Camillo, e J. C. Serrano. 1996. Fundações de ninhos por Eulaema nigrita (Hymenoptera, Apidae, Euglossinae). Pág. 331 in *Anais do II Encontro sobre Abelhas*, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brasil.
- Garófalo, C. A., E. Camillo, J. C. Serrano e M. Rebélo. 1993. Utilization of trap nest by Euglossini species (Hymenoptera: Apidae). *Revista Brasileira de Biologia* 53:177-187.
- Gauch, H. G., Jr. 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gilbert, F. S. 1985a. Morphometric patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Proceedings of the Royal Society of London, serie Biology* 224: 79-90.
- Gilbert, F. S. 1985b. Ecomorphological relationships in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Proceedings of the Royal Society of London, serie Biology* 224:91-105.
- Gilbert, F. S., E. F. Harding, J. M. Line, e I. Perry. 1985. Morphological approaches to community structure in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Proceedings of the Royal Society of London, serie Biology*, 224:115- 130.
- Gittleman, J. L. e M. Kot. 1990. Adaptation: Statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Zoologist* 39:227-243.

- Gotelli, N. J., e G. R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- Grassle, J. F., e W. Smith. 1976. A similarity measure sensitive to the contribution of rare species and its use in investigation of variation in marine benthic communities. *Oecologia* 25:13-22.
- Green, R. H. 1978. Optimal impact study design and analysis. Pág. 3-28 in K. L. Dickinson, J. Cairns, Jr., e R. J. Livingston, eds. *Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses*. American Society for Testing and Materials, special technical publication 652, Philadelphia, PA, USA.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38:210-221.
- Hanski, I., e Y. Cambefort. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Harder, L. D. 1982. Measurement and estimation of functional proboscis length in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Canadian Journal of Zoology* 60:1073-1079.
- Harder, L. D. 1983. Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). *Canadian Journal of Zoology* 61:1580-1586.
- Harvey, P. H., e M. D. Pagel. 1991. *The comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Harvey, P. H., R. K. Colwell, J. W. Silvertown, e R. M. May. 1983. Null models in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14:189-211.
- Heinrich, B. 1976. Resource partitioning among some eusocial insects: Bumblebees. *Ecology* 57: 874-889.
- Heinrich, B. 1981. *Insect Thermoregulation*. Wiley, New York, USA.

- Henderson, P. A., e R. M. Seaby. 1997. Species Diversity and Richness. Versão 1.2. Projeto Mamirauá. CNPq. Pisces Conservation Ltd, Lymington, UK.
- Hespenheide, H. A. 1973. Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:213-229.
- Hertel, F., e N. Lehman. 1998. A randomized nearest-neighbor approach for assessment of character displacement: The vulture guild as a model. *Journal of Theoretical Biology* 190:51-61.
- Holdridge, L. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Hughes, R. G. 1986. Theories and models of species abundance. *American Naturalist* 128:879-899.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology* 52:576-586.
- Inoue, T., e M. Katto. 1992. Inter-and intraspecific morphological variation in bumblebee species, and competition in flower utilization. Pág. 393-427 in M. D. Hunter, T. Ohgushi e P. Price, eds. *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, USA.
- Inouye, D. W. 1978. Resource partitioning in bumblebees: Experimental studies of foraging behavior. *Ecology* 59:672-678.
- Inouye, D. W. 1980. The effect of proboscis and corolla tube lengths on the patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia* 45:197-201.
- James, F. C., e W. J. Boecklen. 1984. Interspecific morphological relationships and the densities of birds. Pág. 458-477 in Strong, D. R. Jr., D. Simberloff, L. G. Abele, e A. B. Thistle, eds. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Janzen, D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171:203-205.

- Janzen, D. H. 1981. Bee arrival at two Costa Rican female *Catasetum* orchid inflorescences, and a hypothesis on euglossine population structure. *Oikos* 36:177-183.
- Janzen, D. H., P. J. De Vries, M. L. Higgins, e L. S. Kimsey. 1982. Seasonal and site variation in Costa Rican euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forests. *Ecology* 63:66-74.
- Jesus, R. M. de. 1987. Mata Atlântica de Linhares: Aspectos Florestais. Pág. 35-71 in Desenvolvimento econômico e impacto ambiental em áreas do trópico úmido brasileiro. A experiência da CVRD. Anais do seminário, SEMA, IWRB, Companhia Vale do Rio Doce, Rio de Janeiro, Brasil.
- Juliano, S. A. e J. H. Lawton. 1990. The relationship between competition and morphology. I. Morphological patterns among co-occurring dytiscid beetles. *Journal of Animal Ecology* 59: 403-419.
- Kato, M., D. W. Roubik, e T. Inoue. 1992. Foraging behavior and concentration preference of male euglossine bees (Apidae: Hymenoptera). *Tropics* 1: 259-264.
- Kennedy, H. 1978. Systematic and pollination of the "closed-flowered" species of *Calathea* (Marantaceae). University of California Publications in Botany 71:1-90.
- Kimsey, L. 1979. An Illustrated key to the Genus *Exaerete* with descriptions of male genitalia and biology (Hymenoptera: Euglossini, Apidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 52:735-746.
- Kimsey, L. 1982. Systematics of bees of the genus *Eufriesea*. University of California Publications in Entomology 95:1-125.
- Kimsey, L. 1984. The behavioural and structural aspects of grooming and related activities in euglossine bees (Hymenoptera: Apidae). *Zoological Society of London* 204:541-550.

- Kimsey, L., e R. L. Dressler. 1986. Synonymic species list of Euglossini. *Pan-Pacific Entomologist* 62:229-236.
- Klingenberg, C. P., e J. R. Spence. 1997. On the role of body size for life-history evolution. *Ecological Entomology* 22: 55-68.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76:5-13.
- Lawton, J. H. 1989. What is the relationship between population density and body size in animals? *Oikos* 55: 429-434.
- Lawton, J. H. 1990. Species richness and population dynamics of animal assemblages. Patterns in body size-abundance space. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, serie Biology* 330: 283-291.
- Lawton, J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 8:409-413.
- Ludwig, J. A. & J. F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology. A Primer on Methods and Computing*. Wiley, New York, USA.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Manly, B. F. 1994. *Multivariate Statistical Methods. A primer*. Chapman & Hall, London.
- Manly, B. F. J. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology. Second Edition*. Chapman & Hall, London, UK.
- Marquet, P.A., S. A. Navarrete, e J. C. Castilla. 1995. Body size, population density, and the energetic equivalence rule. *Journal of Animal Ecology*. 64:325-332.

- Maurer, B. A. 1990. The relationship between distribution and abundance in patchy environment. *Oikos* 58:181-189.
- Maurer, B. A. 1999. *Untangling Ecological Complexity. The Macroscopic Perspective*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- May, M. L., e T. M. Casey. 1983. Thermoregulation and heat exchange in euglossine bees. *Physiological Zoology* 56:541-551.
- May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. Pág. 81-120 in M. Cody e J. Diamond, eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA.
- May, R. M. 1988. How many species are there on Earth? *Science* 241:1441-1449.
- May, R. M. 1990. How many species? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series Biology* 330:293-304.
- Michener, C. 1990. Classification of the Apidae. *University of Kansas Scientific Bulletin*, 54:75-164.
- Miles, D. B., R. E. Ricklefs, e J. Travis. 1987. Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. *American Naturalist* 129:347-364.
- Miles, D. B., e R. E. Ricklefs. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. *Ecology* 65:1629-1640.
- Morato, E. F., L. A. Campos, e J. S. Moure. 1992. Abelhas Euglossini (Hymenoptera, Apidae) coletadas na Amazônia Central. *Revista Brasileira de Entomologia* 36:767-771.
- Morato, E. F. 1994. Abundância e riqueza de machos de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em mata de terra firme e áreas de derrubada, nas vizinhanças de Manaus (Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia* 10:95-105.
- Morse, D. H. 1977. Estimating proboscis length from wing length in bumblebees (*Bombus* spp). *Annals of the Entomological Society of America* 70:311-315.

- Morse, D. H. 1978. Size-related foraging differences of bumblebee workers. *Ecological Entomology* 3:189-192.
- Murlis, J., J. S. Elkinton, e R. T. Cardé. 1992. Odor plumes and how insects use them. *Annual Review of Entomology* 37:505-532.
- Neves, E. L., B. F. Viana. 1997. Inventario da fauna de Euglossinae do baixo Sul da Bahia. *Revista Brasileira de Zoologia* 14:831-837.
- Nicolson, S. W. 1990. Osmoregulation in a nectar-feeding insect, the carpenter bee Xylocopa capitata: Water excess and ion conservation. *Physiological Entomology* 15:433-440.
- Oliveira, M. L. de. 1999. Sazonalidade e horários de atividade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) em florestas de terra firme na Amazônia Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:83-90.
- Oliveira, M. L. de., e L. C. de O. Campos. 1995. Abundância, riqueza e diversidade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) em florestas contínuas de terra firme na Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12:547-556.
- Oliveira, M. L. de., e L. C. de O. Campos. 1996. Preferências por estratos florestais e por substâncias odoríferas em abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 13:1075-1085.
- Otero-Ospina, J. T. 1996. Aportes al conocimiento de la biología de Euglossa nigropilosa (Euglossinae: Apidae). Trabajo de Grado para optar al título de Biólogo (Botánico). Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Palmer, M. W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71:1195-1198.
- Palmer, M. W. 1991. Estimating species richness: The second order jackknife reconsidered. *Ecology* 72:1512-1513.

- Pagel, M. A., P. H. Harvey, e H. C. J. Godfray. 1991. Species-abundance, biomass, and resource-use distributions. *American Naturalist* 138:836-850.
- Pearson, D. L. 1986. Community structure and species co-occurrence: A basis for developing broader generalizations. *Oikos* 46:416-423.
- Pearson, D. L., e S. A. Juliano. 1991. Mandible length ratios as a mechanism for co-occurrence: Evidence from a world-wide comparison of tiger beetle assemblages (Cicindelidae). *Oikos* 61:223-233.
- Pearson, D. L., e R. L. Dressler. 1985. Two-year study of male orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) attraction to chemical baits in lowland south-eastern Perú. *Journal of Tropical Ecology* 1:37-54.
- Peixoto, A., e A. W. Gentry. 1990. Diversidade e composição florística da mata de tabuleiro na Reserva Florestal de Linhares (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 13:19-25.
- Peruquetti, R. C. e L. A. Campos. 1997. Aspectos da biologia de Euplusia violacea (Hymenoptera, Apidae, Euglossinae). *Revista Brasileira de Zoologia* 14:91-97.
- Peruquetti, R. C. 1998. Notes on Adults of Euglossa townsendi Cockerell (Apidae: Euglossini) reared from a trap nest. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 27:309-311.
- Peters, R. H. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Pianka, E. R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Fifth Edition. Harper Collins, New York, USA.
- Pianka, E. R., R. B. Huey, e L. R. Lawlor. 1979. Niche segregation in desert lizards. Pág. 67-115 in D. J. Horn, R. Mitchell, e G. R. Stairs, eds. *Analysis of Ecological Systems*. Ohio University Press, Columbus, USA.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley, New York, USA.

- Pielou, E. C. 1984. *The Interpretation of Ecological Data. A Primer on Classification and Ordination.* Wiley, New York, USA.
- Pleasants, J. M. 1990. Null-model test for competitive displacement: The fallacy of not focusing on the whole community. *Ecology* 71:1078-1084.
- Poole, R. W., e B. J. Rathcke. 1979. Regularity, randomness, and aggregation in flowering phenologies. *Science* 203:470-471.
- Powell, A. H. and G. V. Powell. 1987. Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica* 19:176-179.
- Preston, F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254-283.
- Pyke, G. H. 1978. Optimal foraging in bumblebees, and coevolution with their plants. *Oecologia* 36:281-293.
- Pyke, G. H. 1982. Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: Competition and community structure. *Ecology* 63:555-573.
- Ranta, E. 1982. Species structure of north european bumblebee communities. *Oikos* 38:202-209.
- Ranta, E. 1983. Proboscis length and the coexistence of bumblebee species. *Oikos* 43:189-196.
- Ranta, E., e K. Vepsäläinen. 1981. Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. *Oikos* 36:28-34.
- Raw, A. 1989. The dispersal of euglossine bees between isolated patches of eastern Brazilian wet forest. *Revista Brasileira de Entomologia* 33:103-107.
- Rebêlo, J. M. M., e C. A. Garófalo. 1997. Comunidades de machos de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em matas semidecíduas do nordeste do Estado de São Paulo. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 26:243-255.

- Rebêlo, J. M. M., e J. S. Moure. 1995. As espécies de Euglossa Latreille do Nordeste de São Paulo (Apidae, Euglossinae). *Revista Brasileira de Zoologia* 12:445-466.
- Rebêlo, J. M. M., e C. A. Garófalo. 1991. Diversidade e sazonalidade de machos de Euglossini (Hymenoptera, Apidae) e preferências por iscas-odores em um fragmento de floresta no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 51:787-799.
- Ricklefs, R. E. 1990. *Ecology*. Third Edition. W. H. Freeman, New York, USA.
- Ricklefs, R. E., D. Cochran, e E. R. Pianka. 1981. A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats. *Ecology* 62:1474 -1483.
- Ricklefs, R. E., e J. Travis. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk* 97:321-338.
- Ricklefs, R. E., R. M. Adams, e R. L. Dressler. 1969. Species diversity of Euglossa in Panama. *Ecology* 50:713-716.
- Rohlf, F. J., e D. E. Slice. 1996. BIOMstat for Windows. Statistical software for biologist, version 3.2. Computer program manual. Exeter Software.
- Roubik, D. W. 1989. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Roubik, D. W. 1992. Loose niches in tropical communities: Why are there so few bees and so many trees? Pág. 327-353 in M. D. Hunter, T. Ohgushi e P. W. Price, eds. *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Roubik, D. W., e J. D. Ackerman. 1987. Long-term ecology of euglossine orchid-bees (Apidae: Euglossini) in Panama. *Oecologia* 73:321-333.
- Roughgarden, J. e J. Diamond. 1986. The role of species interactions in community ecology. Pág. 333-343 in J. Diamond, e T. Case, eds. *Community Ecology*. Harper & Row, New York, USA.

- Samways, M. J. 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman and Hall, London, UK.
- Sandino, J. C. 1995. Primer inventario de abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae: Euglossinae) en la vertiente del Pacífico del Suroccidente de Colombia: Diversidad, distribución altitudinal y efectos de la perturbación humana. Tesis de grado para optar al título de biólogo (Zoología). Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Santos, M. L., e C. A. Garófalo. 1994. Nesting biology and nest re-use of Eulaema nigrita (Hymenoptera: Apidae, Euglossini). *Insect Sociaux* 41:99-110.
- Schemske, D. W., e R. Lande. 1984. Fragrance collection and territory display in male orchid bees. *Animal Behavior* 32:935-937.
- Shepherd, G. J. 1996. Pacote estatístico FITOPAC versão 1.0. Manuais dos programas COEF, CLUSTER, MATRIZ, e ORD. Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica. Campinas, São Paulo, Brasil.
- Silva, A. G. da. 1997. Fragâncias e néctar florais na determinação de padrões horários de visitação às flores de cinco espécies vegetais. Tese de doutorado, Instituto de Biologia, UNICAMP, SP, Brasil.
- Simberloff, D., e W. Boecklen. 1981. Santa Rosalia reconsidered: Size ratios and competition. *Evolution* 35:1206-1228.
- Smith, E. P. e G. van Belle. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40:119-129.
- Soberón, J., e J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Sokal, R. R., e F. J. Rohlf. 1997. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Third edition. W. H. Freeman and Company, New York, USA.
- StatSoft, Inc. 1995. *STATISTICA for Windows, version 5.0 [Computer program manual]*. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2325 East 13th Street, Tulsa, OK, USA.

- Stone, G. N., e P. G. Willmer. 1989. Warm-up rates and body temperatures in bees: The importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology* 147:303-328.
- Stork, N. E. 1988. Insect diversity. Facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society* 35:321-337.
- Strong, D. R., Jr. 1984. Exorcising the ghost of competition past: Phytophagous insects. Pág. 28- 44 in D. R Strong, D. S. Simberloff, L. G. Abele, e A. B. Thistle, eds. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Strong, D. R., Jr. 1982. Harmonious coexistence of hispine beetles on Heliconia in experimental and natural communities. *Ecology* 63:1039-1049.
- Strong, D. R. Jr., D. Simberloff, L. G. Abele, e A. B. Thistle. 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Strong, D. R. Jr., L. A. Szyska, e D. Simberloff. 1979. Test of community-wide character displacement against null hypothesis. *Evolution* 33: 897-913.
- Sugihara, G. 1980. Minimal community structure: An explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* 116:770-787.
- Taper, M. L. e P. A. Marquet. 1996. How do species really divide resources? *American Naturalist* 147:1072-1086.
- Thomas, C. D. 1990. Fewer species. *Nature*, London 347:237.
- Tilman, D. R., M. May, C. L. Lehman, e M. A. Novak. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371:65-66.
- Tokeshi, M. 1991. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* 24:111-186.

- Ugland, K. L., e J. S. Gray. 1982. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos* 39:171-178.
- Wainwright, P., e S. M. Reilly. 1994. *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Welden, C. W. e W. L. Slauson. 1986. The intensity of competition versus its importance: An overlooked distinction and some implications. *Quarterly Review of Biology* 61:23-44.
- Wiens, J. A. 1984. On understanding a non-equilibrium world: Myth and reality in community patterns and processes. Pág. 439-457 in Strong, D. R. Jr., D. Simberloff, L. G. Abele, e A. B. Thistle, eds. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Williams, M. R. 1995. Critical values of a statistic to detect competitive displacement. *Ecology* 76:646-647.
- Williams, N. H. 1982. The biology of orchids and euglossine bees. Pág. 119-171 in J. Arditti, ed. *Orchid Biology: Reviews and Perspectives, II*. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA
- Williams, N. H., e C. H. Dodson. 1972. Selective attraction of male euglossine bees to orchid floral fragrances and its importance in long distance pollen flow. *Evolution* 26:84-95.
- Willmer, P. G. 1988. The role of insect water balance in pollination ecology: Xylocopa and Calotropis. *Oecologia* 76:430-438.
- Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran, M. S. Foster. 1996. *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- Winston, M. L. 1979. The proboscis of the long-tongued bees: A comparative study. *University of Kansas Science Bulletin* 51:631-667.

- Wise, D. H. 1984. The role of competition in spider communities: Insights from field experiments with a model organism. Pág. 44-53 in D. R Strong, D. S. Simberloff, L. G. Abele, e A. B. Thistle, eds. Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Wittman, D., M. Hofman, e E. Scholz. 1988. Southern distributional limits of euglossine bees in Brazil linked to habitats of the Atlantic and Subtropical Rain Forest (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). Entomologia General 14:53-60.
- Wittman, D., R. Radtke, M. Hofman, e B. Blochtein. 1989. Seasonality and seasonal changes in preferences for scent baits in Euplusia violacea in Rio Grande do Sul/Brazil (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). Entomologia General 14:217-221.
- Wolda, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. American Naturalist 112:1017-1045.
- Wolda, H. 1983. Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. Pág. 93-105 in Sutton S. L., T. C. Whitmore e A. C. Chadwick., eds. Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Blackwell, Oxford, UK.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: Why?. Annual Review of Ecology and Systematics 19:1-18.
- Wolda, H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. Oecologia 89:47-52
- Wolda, H., e D. W. Roubik. 1986. Nocturnal bee abundance and diurnal bee diversity in panamanian forest. Ecology 67:426-433.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. Third Edition. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ, USA.

## ANEXO 1

Valores médios das variáveis morfológicas (transformados pelo  $\log_{10}$ ) medidas para caracterizar o espaço morfológico ocupado por 31 espécies de abelhas euglossinas. Explicação das abreviações em Material e métodos. N é o número de abelhas medidas para cada espécie.

	TPI	TPE	TPB	TM	TX	LCA	ACA	BMA	ASA	PRM	GLS	PRO	N
<u>El. bomiformis</u> (bom)	0,84	0,98	0,61	0,67	0,82	0,88	0,70	0,58	1,33	0,86	1,42	1,53	20
<u>El. cingulata</u> (cin)	0,74	0,87	0,43	0,61	0,73	0,81	0,61	0,45	1,21	0,74	1,32	1,42	36
<u>El. meriana</u> (mer)	0,82	0,96	0,59	0,64	0,76	0,87	0,69	0,55	1,30	0,84	1,41	1,52	18
<u>El. nigrita</u> (nig)	0,71	0,83	0,36	0,57	0,67	0,77	0,60	0,43	1,17	0,71	1,26	1,37	37
<u>Eg. analis</u> (ana)	0,49	0,63	0,44	0,33	0,45	0,67	0,41	0,30	0,92	0,44	1,00	1,10	36
<u>Eg. augaspis</u> (aug)	0,41	0,59	0,36	0,28	0,39	0,62	0,40	0,29	0,89	0,50	1,16	1,25	35
<u>Eg. cognata</u> (cog)	0,53	0,69	0,49	0,37	0,49	0,70	0,44	0,34	0,95	0,49	1,07	1,17	33
<u>Eg. cordata</u> (cor)	0,42	0,60	0,36	0,31	0,43	0,66	0,41	0,29	0,88	0,46	1,06	1,16	36
<u>Eg. crassipunctata</u> (cra)	0,39	0,57	0,37	0,28	0,36	0,61	0,38	0,24	0,84	0,45	1,10	1,19	14
<u>Eg. chalybeata</u> (cha)	0,54	0,71	0,49	0,38	0,47	0,70	0,47	0,36	0,98	0,60	1,37	1,43	36
<u>Eg. fimbriata</u> (fim)	0,43	0,60	0,36	0,32	0,41	0,65	0,40	0,28	0,88	0,46	1,05	1,15	1
<u>Eg. ignita</u> (ign)	0,54	0,71	0,49	0,38	0,47	0,70	0,46	0,35	0,98	0,62	1,39	1,46	36
<u>Eg. imperialis</u> (imp)	0,56	0,72	0,50	0,40	0,50	0,72	0,48	0,38	1,01	0,63	1,40	1,47	36
<u>Eg. leucotricha</u> (leu)	0,43	0,60	0,38	0,30	0,41	0,64	0,40	0,26	0,86	0,43	1,01	1,11	15
<u>Eg. magnipes</u> (mag)	0,45	0,65	0,41	0,34	0,45	0,67	0,44	0,28	0,90	0,48	1,09	1,18	2
<u>Eg. mixta</u> (mix)	0,46	0,66	0,44	0,34	0,46	0,68	0,45	0,309	0,91	0,44	1,01	1,11	11
<u>Eg. mourei</u> (mou)	0,41	0,63	0,38	0,32	0,43	0,64	0,41	0,28	0,88	0,51	1,12	1,22	1
<u>Eg. parvula</u> (par)	0,44	0,53	0,32	0,28	0,37	0,60	0,42	0,24	0,85	0,45	1,13	1,21	2
<u>Eg. pleosticta</u> (ple)	0,45	0,67	0,42	0,32	0,45	0,67	0,42	0,30	0,91	0,50	1,10	1,20	30
<u>Eg. retroviridis</u> (ret)	0,47	0,66	0,43	0,34	0,46	0,68	0,45	0,31	0,91	0,47	1,04	1,15	13
<u>Eg. securigera</u> (sec)	0,43	0,61	0,36	0,32	0,45	0,66	0,41	0,28	0,87	0,48	1,09	1,18	16
<u>Eg. sp3</u> (sp3)	0,44	0,62	0,39	0,31	0,44	0,65	0,41	0,28	0,87	0,43	1,04	1,13	7
<u>Eg. sp5</u> (sp5)	0,47	0,61	0,32	0,31	0,42	0,64	0,40	0,27	0,85	0,38	0,95	1,05	5
<u>Eg. townsendi</u> (tow)	0,42	0,59	0,34	0,29	0,41	0,63	0,40	0,26	0,84	0,44	1,04	1,14	12
<u>Eg. violaceifrons</u> (vcf)	0,44	0,63	0,41	0,32	0,43	0,65	0,42	0,29	0,88	0,48	1,10	1,19	13
<u>Ex. frontalis</u> (fro)	0,78	0,91	0,40	0,62	0,74	0,81	0,63	0,52	1,30	0,75	1,42	1,51	44
<u>Ex. smaragdina</u> (sma)	0,71	0,84	0,32	0,57	0,65	0,76	0,57	0,44	1,22	0,67	1,32	1,41	34
<u>Ef. duckei</u> (duc)	0,72	0,87	0,39	0,58	0,67	0,82	0,64	0,48	1,15	0,70	1,30	1,40	3
<u>Ef. mussitans</u> (mus)	0,65	0,80	0,36	0,53	0,60	0,76	0,57	0,38	1,10	0,60	1,07	1,19	2
<u>Ef. ornata</u> (orn)	0,79	0,91	0,41	0,68	0,79	0,87	0,70	0,63	1,25	0,80	1,40	1,50	6
<u>Ef. violacea</u> (vio)	0,58	0,71	0,24	0,49	0,59	0,74	0,54	0,39	1,02	0,56	1,11	1,22	7