

FLORA OLEÍFERA E SUA GUILDA DE ABELHAS EM UMA COMUNIDADE DE RESTINGA TROPICAL

MAURO RAMALHO & MAÍSE SILVA

Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia. Campus Universitário de Ondina. 41940-240, Salvador, Bahia, Brasil. (ramauro@ufba.br)

(Flora oleífera e sua guilda de abelhas em uma comunidade de restinga tropical) – As abelhas Centridini destacam-se na comunidade de abelhas da restinga arbustivo-arbórea, onde somam 20% das espécies e 50% dos indivíduos. As 17 espécies dessa guilda de coletores de óleos concentram-se especialmente nas flores de *Byrsonima sericea* D.C. (Malpighiaceae), a única fonte local de óleos florais. *B. sericea* é auto-incompatível e depende de Centridini para polinização cruzada, por isso, a abundância dessas abelhas parece estreitamente relacionada à densidade local excepcionalmente elevada desta fonte de óleo (65 indiv/ha) e *vice-versa*. Este argumento é apoiado, indiretamente, pela correlação positiva entre as diversidades alfa de Centridini e de Malpighiaceae nesta faixa tropical. Em aparente contradição, a abundância de óleos florais oferece explicação mais satisfatória para a diversidade excepcionalmente elevada de Centridini na restinga, do que a riqueza local da flora oleífera. Ricos em óleos florais, os habitats de restinga arbustiva-arbórea funcionam como centro de expansão populacional de Centridini e, por isso, têm papel central na conservação biológica *in situ*.

PALAVRAS-CHAVE: flores oleíferas, Centridini, Malpighiaceae, polinização, conservação, *Byrsonima*.

(Oilflowes and their bee guild in a tropical restinga community) – Centridini is a very diversified oilbee group in the open vegetation habitats of coastal restinga, where it represents 20% of all bee species and 50% of bee individuals sampled on melittophilous flowers. This oilbee guild is packed in *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) flowers, its single oil source in this plant community. *B. sericea* is a self-incompatible species that relies mainly on Centridini bees for cross-pollination, therefore, the high population density of *B. sericea* (65 indiv/ha) in the restinga might be related with the high local abundance of Centridini bees and *vice-versa*. This statement is indirectly supported by the positive relationship between diversity measures of Centridini and Malpighiaceae in the surrounding lowlands. Anyway, to explain the high diversity of Centridini in the restinga, the abundance of oilflowers might be more important than richness of oilflowers. These rich oil patches release population growth of the Centridini bees, and they should play a central role for planning *in situ* biological conservation in the patchy restinga landscape.

KEY WORDS: oilflowers, Centridini, Malpighiaceae, Pollination, Conservation, *Byrsonima*.

INTRODUÇÃO

A relação entre flores produtoras de óleos e abelhas foi descoberta por Vogel, no final da década de 1960 (Endress, 1996). Desde então foram documentados cerca de 80 gêneros em 10 famílias vegetais, cujas flores produzem óleos como atrativos especiais para as abelhas. Este modo de polinização está particularmente bem distribuído nos Trópicos nas famílias Malpighiaceae (40 gêneros), Orchidaceae (11 gêneros) e Scrophulariaceae (9 gêneros). Em contrapartida, poucos grupos de abelhas (15 gêneros e 4 tribos) especializaram-se na coleta e consumo de óleos florais (Neff & Simpson, 1981; Buchmann, 1987; Vogel, 1990; Michener, 2000). Entre esses grupos, destacam-se Centridini (*Centris* e *Epicharis*), Tapinotaspidini (p.ex., *Paratetrapedia*) e Tetrapediini (p.ex., *Tetrapedia*), todos da antiga família Anthophoridae e atualmente agrupados na família Apidae (Apoidea, Hymenoptera).

Com cerca de 250 espécies, Centridini é o grupo de abelhas coletoras de óleos mais diversificado e restrito às Américas. Paralelamente, Malpighiaceae é a principal

família produtora de óleos florais, com a particularidade de que apenas as linhagens americanas (945 espécies) desenvolveram glândulas de óleo (Buchmann, 1987; Vogel, 1990). Admite-se que uma longa história de interações evolutivas conservadoras entre os dois grupos possa ser responsável pelo grande sucesso de Malpighiaceae nas Américas (Anderson, 1979; Vogel, 1990), onde sua riqueza é cerca de uma ordem de grandeza maior do que no Velho Mundo. Por exemplo, levantamentos locais em biomas tropicais de terras baixas no Brasil sugerem que os Centridini apresentam alta diversidade alfa nas comunidades de cerrados (p.ex., Carvalho, 1990; Pedro, 1994; Silveira & Campos, 1995), onde Malpighiaceae também está bem representada (p.ex., Rizzini, 1997).

Este estudo adota como pressupostos gerais (1) o conservadorismo nas relações evolutivas Centridini-Malpighiaceae (e, conseqüentemente, o provável papel central de Centridini na biologia reprodutiva de Malpighiaceae e *vice-versa*) e (2) a aparente relação entre as diversidades de ambos na faixa tropical. A partir de um estudo de caso na restinga tropical, explora a idéia de que as interações populacionais mutualistas entre Centridini e

Malpighiaceae são também ecologicamente estreitas, com efeitos positivos em cascata sobre a diversidade de ambos. Como resultado, prevê que as variações na capacidade de suporte (oferta de óleos florais) entre as porções de habitats em mosaico na planície litorânea determinam a diversidade de Centridini nas comunidades locais e na metacomunidade.

MATERIAL E MÉTODOS

As amostragens e observações foram feitas em uma área de restinga tropical na planície litorânea, no Parque de Pituáçu, nos limites urbanos da cidade de Salvador, Bahia, Brasil (12°57'S; 38°25'W). Segundo a classificação de Köppen (SEI, 1998), o clima é tropical

úmido sem estação seca (pluviosidade média anual acima de 1.500 mm; temperaturas médias dos meses mais frio e mais quente superiores a 18°C e 22°C, respectivamente). O Parque de Pituáçu fica poucos metros acima do nível do mar, com pequenos morros que atingem a cota de 50 m. Com cerca de 450 hectares, apresenta vegetação predominantemente arbustivo-arbórea, entremada por bosques de arvoretas e campos. Nesta vegetação aberta, *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) domina a paisagem e é a única espécie produtora de óleos florais. Num raio de poucas dezenas de quilômetros ao redor do Parque, há fragmentos de florestas baixas de restinga, outras manchas com vegetação arbustivo-arbórea e extensas áreas com vegetação de dunas, em mosaico na paisagem (Fig. 1).

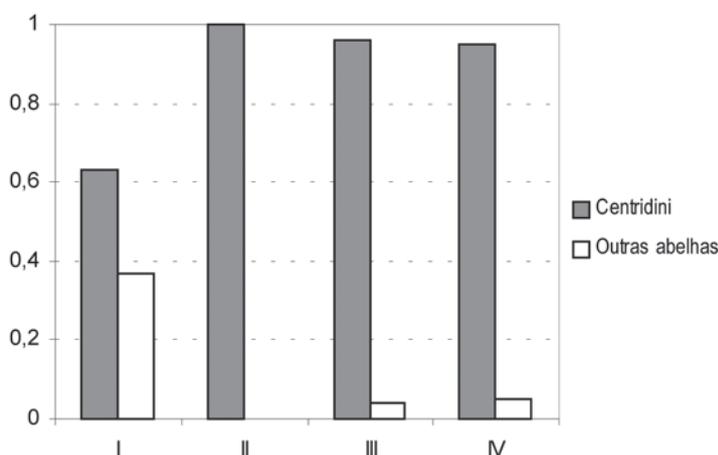


Fig. 1. Abundância relativa de Centridini e outras abelhas (Apoidea-Apiformes) nas flores de quatro espécimes de *Byrsonima sericea* (Malpighiaceae) na restinga arbustivo-arbórea do Parque de Pituáçu (RAAPP). Centridini: *Centris* e *Epicharis*. Outras abelhas: Apinae-Meliponini (*Trigona*), Apinae-Apini (*Apis*), Apinae-Tetrapedini (*Paratetrapedia*) e Halictidae. O espécime IV não apresenta elaióforos. Tempo total de amostragem = 12 horas (3h/espécime; $N_I = 46$; $N_{II} = 60$; $N_{III} = 28$; $N_{IV} = 22$).

Os dados de diversidade alfa de abelhas no Parque Pituáçu resultam, primariamente, das amostragens feitas com rede entomológica manual nas flores melitófilas, entre 1997 e 2001. Durante 1997, foram feitas coletas sistemáticas ao longo do dia, com intervalos de uma a duas semanas ao longo do ano. Nos anos subsequentes, as amostras foram intensificadas, principalmente, em floradas conspícuas e, aparentemente, mais atrativas para as abelhas. Para comparação com outras localidades, foram compilados os dados sobre abundância relativa de Centridini e demais abelhas amostradas durante 1997 e 1998, quando também foram feitas as observações, coletas e experimentos em *B. sericea*. As espécies de abelhas que apareceram nas amostragens dos anos subsequentes (2000-2001) também foram consideradas, mas não seus valores adicionais de abundância.

As amostragens nas flores de *B. sericea* foram feitas ao longo do período de floração, entre os meses de

outubro e janeiro. Durante a primeira floração (1997-1998) um transecto de 2,5 km (em trilha pré-existente) foi percorrido, coletando-se os visitantes florais em todos os indivíduos floridos de *B. sericea*. Na florada seguinte (fins de 1998), foram feitas 12 amostragens de 15 minutos em quatro espécimes de *B. sericea*, distanciados 700 m uns dos outros, em média, para avaliar quão estreita é a interação, em termos ecológicos, na comunidade local (total geral = 48 amostras e 12h). Estas últimas amostragens foram concentradas no período do dia de maior atividade das abelhas nas flores (entre 09:30 e 11:30 horas), que também corresponde ao período em que a maioria das flores de *B. sericea* está “fértil” (com pólen acessível e estigma receptivo).

Através de observações diretas, foram registrados o comportamento de coleta de óleo floral e a atividade polinizadora das abelhas. Avaliou-se o papel de Centridini na polinização e o sistema reprodutivo de *B. sericea* com

experimentos padronizados de polinização (autogamia manual, autogamia espontânea; p.ex., Dafni, 1992). Foram usadas, como controle, inflorescências com livre acesso aos polinizadores/visitantes (polinização natural). Cada tratamento envolveu dez inflorescências, contando-se a quantidade de frutos produzidos por inflorescência. Ao final, estabeleceu-se a proporção entre número de frutos e número de flores em cada inflorescência.

A “ordem de grandeza” de oferta de óleos florais na população local de *B. sericea* foi estimada, com os seguintes parâmetros: a) medidas do volume de óleo floral, usando técnicas de extração a fresco e a seco; b) contagem do número de flores em 20 inflorescências escolhidas ao acaso e do número de inflorescências por área de copa florida, lançando-se um quadrado de 0,25 m² sobre a copa de três espécimes; c) cálculo da densidade de árvores de *B. sericea* pelo método T-square (p.ex., Sutherland, 1996), sorteando-se dez pontos amostrais ao longo de um transecto de 2,5 km de extensão; d) estimativa da proporção de formas com e sem glândulas de óleos (elaióforos epiteliais), através da contagem dos indivíduos ao longo de um transecto de 1.000 m de extensão e dez metros de largura.

Para medir o volume de óleo, foram colhidas inflorescências em três copas, das quais foram extraídas 100 flores. Ainda úmidas, as flores foram separadas em cinco frações (de 20 flores cada), em frascos de 50 ml. Adicionou-se 25 ml de diclorometano, deixando-se em repouso por 48 h. A seguir, a mistura foi transferida para um balão volumétrico de 50 ml e submetida à destilação por pressão reduzida, com o auxílio de um “rotavapor”. Ao final deste processo, obteve-se a separação do óleo. Cada procedimento foi repetido duas vezes a fim de evitar perda de resíduos de óleo. Na extração do óleo com material seco, utilizou-se o mesmo procedimento, após a secagem das flores em estufa a 60°C por 24 h.

Nas análises estatísticas, foi organizada uma matriz com dados publicados selecionados sobre diversidade alfa de abelhas na faixa tropical oriental do Brasil (envolvendo este estudo de caso na restinga): savana-cerrado, estepe-caatinga e domínio tropical Atlântico. Em geral, esses dados resultaram de coletas de abelhas nas flores, durante um a dois anos, com diferenças amostrais (área, tempo, número de indivíduos capturados etc.), que, ainda assim, geram dados comparáveis sobre a riqueza (ver Cure *et al.*, 1990). Em análises de riqueza, alguns autores optam pelo uso de métodos de rarefação, de modo a se obter o número “esperado” de espécies, para um mesmo número amostrado de indivíduos. Como os dados originais de distribuição de abundância de espécies nem sempre estavam disponíveis para rarefação, este procedimento não foi adotado. Foram feitos testes exploratórios de correlação múltipla e análise de redundância (p. ex., Kachigan, 1991).

A seguir, testou-se a correlação entre pares de variáveis que se revelaram potencialmente capazes de prever a diversidade alfa de Centridini. Neste estudo, as extrapolações regionais se referem a essa faixa tropical do Brasil.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A existência de efeitos populacionais positivos e recíprocos entre Centridini e Malpighiaceae é o argumento básico desenvolvido neste artigo, com efeitos em cascata sobre a diversidade. Como fundamentação, buscaram-se evidências de interações ecológicas estreitas nas comunidades locais (ver parágrafo adiante). Particularmente, o estudo de caso em restinga tropical avaliou o papel de Centridini na biologia reprodutiva de *B. sericea* e, em contrapartida, a influência potencial desta fonte de óleos florais sobre as populações dessas abelhas (capacidade de suporte). Em escala regional (faixa tropical do Brasil), lança-se mão de dados publicados para verificar eventuais variações correlatas nas diversidades alfa de Centridini e de Malpighiaceae, que pudessem ser atribuídas aos supostos efeitos recíprocos positivos.

RELAÇÃO *B. SERICEA*-CENTRIDINI: EFEITOS RECÍPROCOS APARENTES

Os Centridini usam óleos florais como alimento larval e têm estruturas especializadas para sua extração (Neff & Simpson, 1981), particularmente dos elaióforos epiteliais típicos das flores de Malpighiaceae, Krameriaceae, além de poucas Orchidaceae. Os demais coletores de óleos dos Neotrópicos (tribo Tapinotaspinidi e gênero *Paratetrapedia*, Apidae) são, via de regra, abelhas delicadas de pequeno porte (< 10 mm), que estão mais bem adaptadas para extração de óleos de elaióforos do tipo tricoma, presentes em Scrophulariaceae, Iridaceae, Primulaceae e Cucurbitaceae (Buchmann, 1987; Vogel, 1990; Endress, 1996; Michener, 2000). Algumas abelhas generalistas, como as abelhas sem-ferrão (Meliponini, Apidae), coletam esporadicamente óleos florais para uso na construção de estruturas do ninho (mas não como alimento).

Assim, a oferta de óleos florais em Malpighiaceae deve ser um bom indicador da capacidade de suporte de Centridini, particularmente. As flores de *B. sericea* possuem dez grandes elaióforos epiteliais que, em conjunto, produzem cerca de 2,0 μ l de óleo (Tabela 1). Usando os valores médios de flores por inflorescência e de inflorescências por área de copa e uma área média de copa de 7 m² (3 m de diâmetro, em média), é possível extrapolar o número de flores por copa (218 x 41 x δr^2) e o total de flores produzidas pela população local de *B. sericea*, com

densidade de 65 indivíduos/ha (estimada pelo método de T-square). Considerando que 2/3 dos indivíduos na população têm elaióforos, chega-se a uma estimativa de oferta de óleo da ordem de 5,5 a 7,5 litros/ha de restinga arbustivo-arbórea.

Tabela 1. Densidade populacional (método de T-square) e estimativa da oferta de óleos florais em *Byrsonima sericea* na restinga arbustivo-arbustiva do Parque de Pituacú (RAAPP).

Parâmetros	Valores	
Indivíduos/ha	65	
Flores/inflorescência (N=20)	41,5 ± 6,0	
Inflorescência/m ² (N=9)	218,7 ± 40,0	
Volume de óleo/flor	a fresco (N=100)	1,94ml ± 0,48
	a seco (N= 100)	2,62ml ± 0,21
Indivíduos sem:com elaióforos	1:2 (13:27)	

Tomando como referência uma abelha *Centris* de porte médio (*Centris leprieuri*), que precisa ao redor de 100 il de óleo para ser gerada (Buchmann, 1987), e a produção de 2,0 il de óleo por flor de *B. sericea*, chega-se à seguinte ordem de grandeza: a “capacidade de suporte” em equivalentes de óleos florais na restinga seria suficiente para manter mais de 55 mil indivíduos/ha de *Centris* (cerca de 18 milhões de indivíduos na área total deste reduzido fragmento de hábitat de restinga). Se for usado o sucesso de frutificação na população local de *B. sericea* (1/4 das flores) como uma estimativa mínima (conservadora) de flores exploradas por Centridini, chega-se à capacidade de suporte de 14 mil indivíduos/ha. Em uma comunidade de deserto no Arizona, relativamente pobre na oferta de óleos florais, Buchmann (1987) estimou que *Krameria* (Krameriaceae) e *Janusia* (Malpighiaceae) produziram óleo suficiente para gerar 4 mil abelhas/ha. Neste contexto comparativo, as estimativas da capacidade de suporte na restinga arbustivo-arbórea são bastante conservadoras.

Os óleos florais fornecem duas a quatro vezes mais energia por unidade de peso do que os carboidratos do néctar (Buchmann, 1987). Além disso, *B. sericea* apresenta pólen abundante e pulverulento, como muitas espécies de *Byrsonima* (Anderson, 1979; Sazima & Sazima, 1989; Teixeira & Machado, 2000), que é extraído das anteras de maneira eficiente por vibração da musculatura de vôo pelos Centridini (Buchmann, 1985). Assim, a alta densidade de *B. sericea* na restinga deve contribuir especialmente para elevar a capacidade de suporte de Centridini, se de fato estas abelhas forem dominantes na exploração desta fonte floral.

As amostragens durante o primeiro período de floração revelaram que Centridini foi o grupo dominante de abelhas visitantes das flores de *B. sericea*: com 17

espécies e mais de 90% dos indivíduos (Tabela 2). Num distante segundo lugar em abundância apareceram pequenas abelhas generalistas (principalmente *Trigona spinipes* e *Augochloropsis callichroa*), via de regra coletando pólen, e raros coletores de óleos de pequeno porte do gênero *Paratetrapedia*, (mais adaptados à extração de óleo de elaióforos do tipo tricoma). Na florada seguinte, nos quatro espécimes selecionados para amostragens intensivas (amplamente dispersos na comunidade), as proporções mínima e máxima de indivíduos de Centridini foram 65% e 100%, respectivamente, com média de 88% (Fig. 1). Portanto, a relação Centridini-*Byrsonima* pode ser considerada ecologicamente estreita (muito freqüente e previsível no tempo e espaço) e preferencial (outros visitantes são freqüentemente menos numerosos) nesta comunidade ecológica.

Se *B. sericea* tem papel importante na determinação da capacidade de suporte de Centridini na restinga, então as espécies que exploram preferencialmente esta fonte floral também deveriam ser as mais abundantes na comunidade. A correlação significativa entre as abundâncias relativas das 17 espécies nas flores de *B. sericea* e na comunidade ($r = 0,92$; $p < 0,001$) apóia esta previsão. Evidentemente, pode-se argumentar que as espécies abundantes na comunidade são simplesmente aquelas mais abundantes nas flores de *B. sericea*. Neste caso, a elevada abundância (e diversidade) de Centridini na restinga deveria ser atribuída a outro fator causal desconhecido e não à oferta de óleos de Malpighiaceae, o que parece pouco lógico.

Os Centridini exibem grande tamanho corporal (> 1,3 mm) adequado à morfologia e estrutura florais de *B. sericea*. Eles contatam as estruturas férteis durante a visita, atuando como polinizadores efetivos. Verificou-se que cada fêmea de *Centris* visita ao redor de seis flores por inflorescência, no pico de floração de *B. sericea*. Essas abelhas são muito rápidas e geralmente deixam uma copa após visitarem poucas inflorescências. Frequentemente permanecem poucos segundos em cada flor (ver também Teixeira & Machado, 2000) e poucos minutos em uma mesma copa. Esta alta mobilidade parece ser um comportamento de forrageio freqüente em Centridini (Sazima & Sazima, 1989; Barros, 1992) que, potencialmente, favorece os deslocamentos entre copas e a polinização cruzada (Frankie & Haber, 1983).

Já as pequenas abelhas generalistas (< 0,8 mm) e *Paratetrapedia* aparecem como meros visitantes ou pilhadores de *B. sericea*: exibem tamanho e comportamento inadequados à polinização cruzada, pois só esporadicamente contatam o estigma, em posição central na flor, e têm mais chances de completar uma carga de pólen e/ou óleo em uma mesma copa (pois cada flor oferece relativamente muito óleo e pólen, comparado à reduzida

Tabela 2. Centridini na restinga arbóreo-arbustiva (Parque de Pituacú, Salvador-BA) e afinidades regionais. Referências na Tabela 4 (ver também Zanella, 1999; Teixeira & Machado, 2000). Estão indicados também os visitantes e polinizadores de *Byrsonima sericea* DC.

Abelhas (Apiformes)	Categoria		Recurso floral		Biomias/Registros Dom. Trop. Atlântico						
	Visit.	Polin.	Óleo	Pólen	RA	FR	D	FAP	CE	CA	CR
Apidae-Centridini (17 spp.; 95% indiv.)											
<i>Centris (Centris) aenea</i> Lepeletier, 1841		x	x	x	•	•	•		•	•	•
<i>Centris (Centris) flavifrons</i> Fabricius, 1775		x	x	x	•	•	•				
<i>Centris (Centris) leprieuri</i> Spinola, 1841		x	x	x	•	•	•				
<i>Centris (Centris) nitens</i> Lepeletier, 1841		x	x	x	•				•		•
<i>Centris (Centris) spilopoda</i> Moure, 1969		x	x	x	•	•	•		•		•
<i>Centris (Hemisiella) tarsata</i> Smith, 1874		x	x	x	•		•	•	•	•	•
<i>Centris (Hemisiella) trigonoides</i> Lepeletier, 1841		x		x	•		•		•	•	
<i>Centris (Heterocentris) analis</i> Fabricius, 1804		x		x	•	•	•		•	•	
<i>Centris (Ptilopus) sponsa</i> Smith, 1854		x	x	x	•		•		•	•	
<i>Centris (Trachina) fuscata</i> Lepeletier, 1841		x	x	x	•	•		•	•	•	•
<i>Centris</i> spp. (2 spp.)		x	x	x	•						
<i>Epicharis (Epicharis) flava</i> Friese, 1899		x	x	x	•	•				•	
<i>Epicharis (Xantepicharis) bicolor</i> Smith, 1854		x	x	x	•	•	•	•	•		
<i>Epicharis (Xantepicharis) nigrita</i> Friese, 1900		x	x	x	•	•	•				
<i>Epicharis (Epicharoides)</i> sp.			x		•						
Apidae-Outros (5 spp.; 4% indiv.)	x		x	x							
Halictidae (1 sp.; 0,5% indiv.)	x			x							

Visit. = Visitante; Polin. = Polinizador; Domínio Tropical Atlântico: RA = restinga arbustivo-arbórea; FR – floresta de restinga; D = vegetação de dunas; FAP – Floresta Pluvial Atlântica no Planalto (acima 700m). CE – Cerrados; CA – Caatingas; CR – Campus

relativamente muito óleo e pólen, comparado à reduzida capacidade de carga dessas pequenas abelhas).

Os experimentos de polinização mostraram que *B. sericea* apresenta auto-incompatibilidade total (Teixeira & Machado, 2000), exigindo polinização cruzada. Em flores isoladas por ensacamento, os testes de autogamia espontânea e autogamia manual resultaram na ausência total de frutos (Tabela 3). Já as inflorescências controle, com livre acesso aos Centridini (polinização natural) produziram frutos em 25% das flores. A extrapolação desta taxa de frutificação para toda a copa, com base no número de flores (ver dados na Tabela 1), resulta em mais de 17.000 frutos, portadores de sementes geradas por polinização cruzada pelos Centridini.

Em uma população de *B. sericea* em floresta secundária na restinga, Teixeira & Machado (2000) verificaram taxa de frutificação de 12% no “tratamento controle” (polinização natural), equivalente a 50% daquela constatada na restinga arbustivo-arbórea (Tabela 3). Como *B. sericea* nessas duas comunidades está associada a uma fauna igualmente rica de Centridini (Tabela 2 e 4), as

diferenças no componente abundância oferece explicação satisfatória para as diferenças observadas no sucesso reprodutivo. A densidade de *B. sericea* na localidade estudada por Teixeira & Machado (2000) é muito baixa (Guedes, 1998) e está associada a uma fauna mais numerosa de abelhas generalistas (Teixeira & Machado, *op. cit.*) e, espera-se, a uma fauna de Centridini menos abundante (ver Tabela 4 e Fig. 2).

Outras espécies de *Byrsonima* estudadas apresentam auto-incompatibilidade, total ou parcial, e são polinizadas predominantemente por Centridini (Rêgo & Albuquerque, 1989; Barros, 1992). Como algumas outras *Byrsonima*, *B. sericea* também apresenta ampla distribuição regional e boa capacidade colonizadora, ocupando áreas antropizadas. Esta capacidade colonizadora e a ampla distribuição sofreriam fortes restrições do seu sistema reprodutivo (auto-incompatibilidade) se não apresentassem relação ecológica estreita (como definida acima) e, ao mesmo tempo, difusa com Centridini (Vogel, 1990), uma guilda de polinizadores previsível nas comunidades abertas regionais. Assim, do

Tabela 3. Sistema reprodutivo de *Byrsonima sericea*: experimentos de polinização no campo.

Tratamento	Frutos/ inflorescência	Frutos/flor
Autogamia espontânea ¹ (N=10)	0	0
Autogamia manual (N=10)	0	0
Polinização natural ² (N1=0)	11,5	0,25

1 = flores ensacadas sem manipulação; 2 = flores não ensacadas, com livre acesso aos polinizadores.

mesmo modo que o conservadorismo da estrutura floral de *Byrsonima*-Malpighiaceae (Anderson, 1979; Endress, 1996), a auto-incompatibilidade neste grupo de plantas também pode estar relacionada às interações ecológicas estreitas com Centridini, grupo capaz de atuar com eficiência na polinização cruzada.

Nos habitats em mosaico da restinga litorânea, as variações na abundância de óleos florais e, mais especificamente, na densidade populacional de *B. sericea* devem estar acompanhadas por variações na diversidade de Centridini e vice-versa. *B. sericea* é freqüente na paisagem litorânea ao longo de centenas de quilômetros ao norte e ao sul da área de estudo, alcançando alta densidade aparente apenas em bolsões de restinga arbustivo-arbórea (p.ex., 65 indiv/ha no Parque de Pituáçu). Na borda de remanescentes de floresta na restinga local são encontrados espécimes de grande porte (> de 8 m), porém em baixa densidade (< 5 indiv/ha; Guedes, 1998). A espécie também é rara na vegetação de dunas nas proximidades do Parque de Pituáçu (ver Fig. 2), por exemplo, com menos de um indivíduo por hectare nas dunas de Abaeté (Vianna, 1999).

DIVERSIDADE ALFA DE CENTRIDINI – VARIÁVEIS CORRELATAS

Com cerca de 250 espécies, Centridini reúne mais de 75% das abelhas coletoras de óleos na região Neotropical (Buchmann, 1987). Em contrapartida, Malpighiaceae agrupa mais de 40% das espécies e cerca de 60% dos gêneros produtores de óleos florais (de um total de 2.402 espécies e 70 gêneros conhecidos; Anderson, 1979; Buchmann, 1987; Endress, 1996). Dos 41 gêneros de Malpighiaceae, *Byrsonima* é o maior com 150 espécies.

Não há dados sistematizados sobre a diversidade de ambos os grupos nos biomas de terras baixas dos trópicos orientais do Brasil, isto é, nas savanas (cerrados), estepes (caatingas) e floresta tropical pluvial (Mata Atlântica). No entanto, Malpighiaceae é considerada uma das famílias predominantes na flora dos cerrados e pouco importante nas caatingas (Rizzini, 1997). Paralelamente, em forte contraste com os cerrados (Pedro, 1994; Silveira & Campos, 1995), a fauna de Centridini também está depauperada na caatinga (Zanella, 1999, 2000), apesar das extensas zonas de contato entre os dois biomas (Ab'Saber, 1977; Rizzini, 1997). Como várias espécies de Centridini têm ampla distribuição e ocupam diferentes formações vegetais abertas nesta faixa oriental (Zanella, 1999, 2000; Tabela 2), o fator limitante da diversidade nas caatingas deve ser a baixa oferta de óleos florais na vegetação do semi-árido.

Mais de 50% da variação na riqueza de Centridini entre as comunidades locais (na faixa tropical oriental) pode ser explicada pelo componente riqueza das variáveis lançadas na matriz (Tabela 4) que, em conjunto, geram

valores significativos no teste de regressão múltipla ($p = 0,026$) e na análise de redundância ($p = 0,015$), tendo a riqueza de Centridini como variável dependente. Isto absolutamente não ocorre com os valores de abundância, que geram valores não-significativos na regressão múltipla ($p = 0,526$) e na análise de redundância ($p > 0,05$). Face ao reduzido número de variáveis na matriz, estes testes foram considerados meramente exploratórios. Por isso, a partir desses resultados, foram feitas medidas de correlação entre pares de variáveis, envolvendo apenas os valores de riqueza (resultantes de amostras nas flores de mais de 500 indivíduos, durante pelo menos um ano) que se revelaram menos espúrios do que os valores de abundância, provavelmente, mais expostos às idiosincrasias das amostragens (v. Material e Métodos) e/ou flutuações ambientais. Foram obtidos, então, valores significativos de correlação entre as seguintes variáveis de riqueza em espécies: Centridini x flora oleífera ($r = 0,6612$; $p < 0,02$); Centridini x flora oleífera/flora melitófila ($r = 0,8366$; $p < 0,001$); Centridini/abelhas x flora melitófila ($r = -0,6300$; $p < 0,05$); Centridini/abelhas x Abelhas ($r = -0,7152$; $p < 0,01$). As correlações não foram significativas nos seguintes casos: Centridini x flora melitófila ($r = 0,0690$; $p > 0,1$); Centridini/abelhas x flora oleífera ($r = -0,1831$; $p > 0,1$); Centridini/abelhas x flora oleífera/flora melitófila ($r = 0,2262$; $p > 0,1$).

Esse quadro geral sugere que a riqueza de Centridini é tanto maior quanto maior a proporção da flora oleífera em relação à flora melitófila nas comunidades. Paradoxalmente, a proporção de Centridini entre a fauna de abelhas (Centridini/abelhas) varia inversamente com a riqueza da flora melitófila (correlação negativa significativa) e não apresenta correlação significativa com a proporção da flora oleífera entre a flora melitófila. Isto acontece porque Centridini também se estabelece com alta diversidade em comunidades com riqueza moderada ou baixa de flora melitófila, desde que a flora oleífera seja abundante (não necessariamente diversificada), como na restinga arbustivo-arbórea. A maior interdependência com subconjunto da flora melitófila, isto é, a flora oleífera também explica a variação inversa na riqueza de Centridini em relação às demais abelhas: mas, neste caso a correlação negativa significativa é contingente, ou seja, depende do que acontece com a riqueza da flora melitófila que afetaria mais diretamente a riqueza das demais abelhas.

Conclui-se que haveria pelo menos duas situações nos trópicos orientais do Brasil que favorecem a coexistência de um elevado número de espécies de Centridini nas comunidades locais. Uma delas se aplica às savanas (cerrados) e se correlaciona com uma maior riqueza (diversidade) de Malpighiaceae. A outra se aplica às porções de restinga, ao longo da planície litorânea, onde a flora oleífera pode ser localmente abundante, porém pouco diversificada (Tabela 4).

Tabela 4. Matriz de dados sobre diversidade alfa de Centridini, demais abelhas (Apiformes, Apoidea) e flora associada, usada na análise de correlação. Dados selecionados a partir de levantamentos pontuais em biomas dos trópicos orientais do Brasil: A) Savanas/Cerrados: 1 (Pedro, 1992, 1994); 2 (Silveira, 1989; Silveira & Campos, 1995); 3 (Carvalho, 1990; Silveira & Campos, 1995); 4 (Campos, 1989; Silveira & Campos, 1995); B) Transição savana/cerrado-campo-rupestre-estepe/caatinga: 5 (Martins, 1994, 1995); C) Estepe-Caatinga: 6 (Martins, 1990, 1994); 7 (Aguiar & Martins, 1997). D) Domínio Tropical Atlântico (DTA) - Restinga arbustivo-arbórea (RAA): 8 (Ramalho & Silva, 1998; Silva *et al.*, in prep.); 9 (Silva, 1998); C2). DTA-Vegetação de dunas: 10 (Viana, 1999; Viana, in prep.); DTA-Floresta Pluvial Atlântica (FPA): 11 (Wilms, 1995; Wilms *et al.*, 1996); 12 (Ramalho, 1995; 1998).

Diversidade alfa nas comunidades, por biomas.												
Abelhas (Apoidea- Apiformes)	1 Cerrado	2 Cerrado	3 Cerrado	4 Cerrado	5 Cer.-Caat.	6 Caatinga	7 Caatinga	8 DTA- RAA	9 DTA- RAA	10 DTA- Dunas	11 DTA-FPA	12 DTA-FPA
Centridini (Cetris e Epicharis)	18 (257)	21 (137)	20 (79)	28 (228)	13 (104)	08 (19)	03 (8)	17 (342)	12 (443)	14 (452)	08 (40)	06 (18)
Total de Abelhas (Apiformes)	194 (1432)	182 (687)	128 (697)	124 (525)	147 (1013)	42 (192)	45 (489)	87 (677)	36(956)	49 (27411)	255(2577)	173 (813)
Centridini/ Apiformes	9% (18%)	12 (20%)	16% (11%)	23% (43%)	09% (10%)	19% (10%)	7% (2%)	20% (51%)	33% (46%)	28% (17%)	3% (2%)	3% (2%)
Flora Espécie Oleíferas	15	13	09	08	03	01	n.d.	01	01	05	05	01
Espécie "melitófilas"	183	106	75	81	81	39	n.d.	30	29	66	207	99
Espécie oleíferas / Espécies "melitófilas"	8%	12%	12%	10%	3%	2%	n.d.	3%	7%	7%	0,3%	1%

Abelhas: estão indicados o número (ou proporção) de espécies e, entre parênteses, o número (ou proporção) de indivíduos. No cálculo da proporção da abundância de Centridini (mas não do número de espécies) em relação a Apiformes foram excluídas as abelhas eusociais Apidae (Meliponini, *sensu* Michener, 2000; e *Apis*). Flora: salvo raras exceções, as flores de óleos são da família Malpighiaceae.

A ampla sobreposição dos Centridini nas flores de óleos (p.ex., Albuquerque & Rego, 1989; Barros, 1992; Pedro, 1994; Silva, 1998; Viana, 1999; Teixeira & Machado, 2000) é o provável denominador comum às duas tendências contrastantes, observadas acima. Assim, enquanto do ponto de vista evolutivo a relação Centridini-Malpighiaceae tem características conservadoras (e.g., Anderson, 1979, Vogel, 1990), do ponto de vista ecológico, a partição de óleos florais não se caracteriza como mecanismo regulador da coexistência e, portanto, da diversidade alfa de Centridini nas comunidades ecológicas. Neste cenário, as possibilidades de coexistência entre espécies seriam maiores, quanto maior a oferta de óleo na comunidade vegetal, com pouca influência da riqueza em espécies na flora oleífera, paradoxalmente.

A maioria das espécies de Centridini da restinga (>60%) é encontrada também em outros biomas regionais e, especialmente, nos cerrados (Tabela 2). Isto sugere que, por um lado, as comunidades na restinga são abertas e não tendem a ser reguladas por restrições à dispersão regional ou à migração local, entre porções de habitats locais. De modo semelhante, a alta diversidade alfa na restinga dificilmente poderia ser atribuída a quaisquer particularidades históricas da planície litorânea (como por exemplo, sua relativa juventude no tempo geológico).

Tendo como pressupostos (1) as influências populacionais positivas entre Centridini e *Byrsonima* na restinga (este estudo); (2) o caráter relativamente aberto das comunidades de Centridini na faixa tropical oriental

(p.ex., Tabela 2); (3) a interação ecológica estreita (frequente) e preferencial entre Centridini e *Byrsonima* (p.ex., Albuquerque & Rego, 1989; Barros, 1992; Pedro, 1994; Silva, 1998; Viana, 1999; Teixeira & Machado, 2000 e Tabela 2); e (4) a relação evolutiva conservadora, porém difusa, entre Centridini e Malpighiaceae (Anderson, 1979; Neff & Simpson, 1981; Vogel, 1990), propõe-se a seguinte generalização: os principais fatores reguladores da diversidade de Centridini no mosaico de habitats da restinga seriam a qualidade de cada porção de habitat, em termos de oferta de óleos florais, e as taxas de migração entre essas porções de habitat.

O modelo na Figura 2 é uma síntese preliminar desta generalização, a ser aprofundada em estudos futuros: o fluxo de migrantes entre as porções de habitat seriam proporcionais aos tamanhos das populações, que por sua vez dependeriam da oferta local de óleos florais. Essa dinâmica espacial manteria a alta diversidade na paisagem, através do efeito resgate exercido pelas áreas ricas em óleos florais sobre áreas de colapso populacional (nas dunas e na floresta de restinga). Cabe ressaltar que esta é uma extrapolação com base em dados ainda incompletos e não padronizados (Tabela 4) e a partir de inferências indiretas sobre a oferta potencial de óleos florais, isto é, densidade da flora oleífera nos habitats: por exemplo, a densidade de *B. sericea* é pelo menos uma ordem de grandeza menor na floresta de restinga; enquanto a principal fonte de óleos nas dunas, *B. microphyla*, tem porte menos avantajado e alcança apenas 1/5 da densidade de *B. sericea* na restinga

O modelo na Figura 2 é uma síntese preliminar desta generalização, a ser aprofundada em estudos futuros: o fluxo de migrantes entre as porções de hábitat seriam proporcionais aos tamanhos das populações, que por sua vez dependeriam da oferta local de óleos florais. Essa dinâmica espacial manteria a alta diversidade na paisagem, através do efeito resgate exercido pelas áreas ricas em óleos florais sobre áreas de colapso populacional (nas dunas e na floresta de restinga). Cabe ressaltar que esta é uma extrapolação com base em dados ainda incompletos e não padronizados (Tabela 4) e a partir de inferências indiretas sobre a oferta potencial de óleos florais, isto é, densidade da flora oleífera nos habitats: por exemplo, a densidade de *B. sericea* é pelo menos uma ordem de grandeza menor na floresta de restinga; enquanto a principal fonte de óleos nas dunas, *B. microphyla*, tem porte menos avantajado e alcança apenas 1/5 da densidade de *B. sericea* na restinga arbustivo-arbórea. Assim, a flora oleífera tem se revelado ligeiramente mais rica, porém muito menos abundante na floresta de restinga e na vegetação de dunas do que na restinga arbustivo-arbórea.

Áreas restritas da restinga são capazes de abrigar alta diversidade de abelhas Centridini, com grandes populações (acima de 10.000 indiv/ha). Provavelmente, as comunidades locais são bastante abertas (p.ex., mais de 80% das espécies identificadas na restinga arbustivo-arbórea também ocorrem nas dunas) com fluxo ativo de migrantes na metacomunidade. Por outro lado, há diferenças importantes entre as diversidades locais, especialmente no componente abundância (Fig. 2; Tabela 4): as subpopulações sofrem retração na vegetação

herbáceo-arbustiva das dunas e, provavelmente, nas áreas de floresta de maior porte, expandindo-se nas áreas ricas em óleo floral da restinga arbustivo-arbórea. Por isso, a viabilidade das populações ou meta-populações de Centridini no mosaico de habitats da planície litorânea deve depender especialmente destas áreas ricas em óleos florais, que precisariam ser priorizados nos futuros planejamentos de unidades de conservação na planície litorânea, pois essas abelhas constituem uma guilda chave de polinizadores de variada flora regional, incluindo a flora oleífera.

SÍNTESE DOS ARGUMENTOS E HIPÓTESES DE ESTUDO

1) A guilda de Centridini tem papel chave na estrutura numérica de comunidades de restinga arbustivo-arbórea, onde há alta oferta de óleos florais de Malpighiaceae. Em contrapartida, contribuem para expansão populacional local de espécies de Malpighiaceae.

2) A abundância de óleos florais e não necessariamente a riqueza da flora oleífera viabiliza a coexistência de um grande número de espécies de Centridini na restinga arbustivo-arbórea na planície litorânea.

3) Fragmentos de habitats da ordem de algumas centenas de hectares, porém ricos em óleos florais, são capazes de abrigar grandes subpopulações (viáveis) de dezenas de espécies de Centridini que, provavelmente, têm papel central na dinâmica espacial das populações (e prováveis meta-populações) e, conseqüentemente, na conservação biológica *in situ* na planície litorânea.

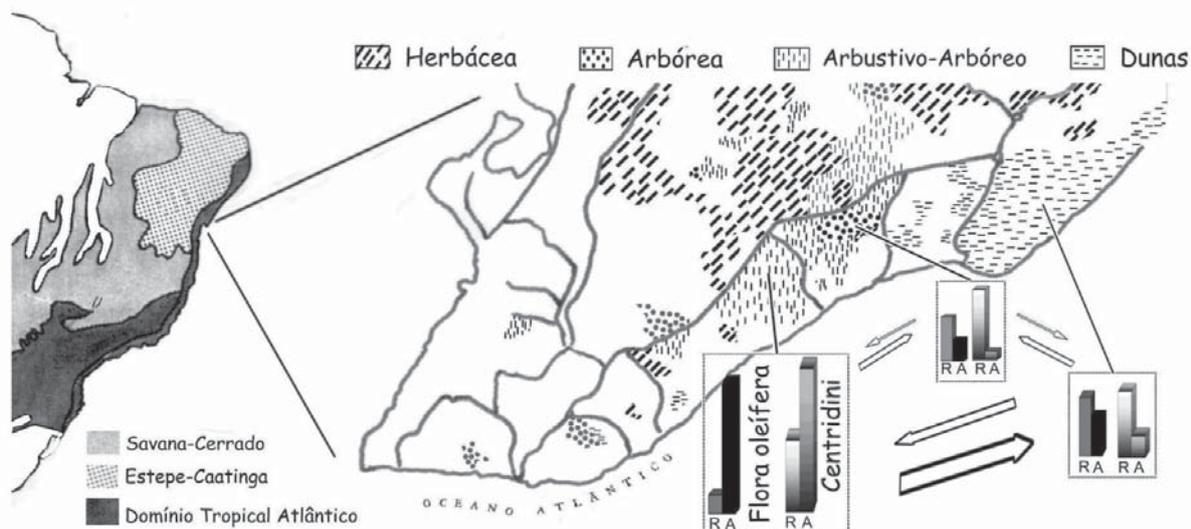


Fig. 2. Modelo da dinâmica espacial nas comunidades (e sub-populações) de Centridini, acompanhando a oferta de óleos florais, no mosaico de habitats da planície litorânea: restinga arbustivo-arbórea do Parque Pituauçu; restinga arbórea = floresta de restinga e dunas (dunas de Abaeté), em meio à área urbana de Salvador (áreas brancas). As barras em escala arbitrária representam valores relativos de riqueza (R) e abundância (A), extrapolados a partir de dados empíricos (Tabelas 2 e 4), incompletos e não padronizados. As setas indicam intensidade potencial de fluxo de migrantes entre habitats.

PERSPECTIVAS

As próximas etapas deste estudo prevêem o aprofundamento das comparações da diversidade alfa de Centridini entre habitats na planície litorânea. De um lado, a estrutura das subpopulações ou meta-populações na paisagem em mosaico precisaria ser relacionada com a proporção de habitats ocupados, com a abundância relativa das espécies e com o potencial de dispersão (migração entre porções de habitats; p.ex., Hanski, 1999). A análise comparativa das curvas de abundância relativa de espécies nas comunidades locais (porções de habitat) e na metacomunidade podem fornecer instrumento de análise de efeitos da dispersão sobre a diversidade e, mais especificamente, sobre a curva de distribuição de

abundâncias das espécies (Hubbell, 2001). As fontes primárias de informações empíricas serão amostragens intensivas de Centridini nas flores oleíferas e eventuais testes experimentais de dispersão entre habitats. A expectativa é entender os principais fatores que afetam o fluxo de espécies entre as porções de habitat e a diversidade na paisagem litorânea (Fig. 2), com possibilidade de aplicação à conservação biológica.

AGRADECIMENTOS

À colaboração do Dr. Fernando Zanella (UFPB) na identificação dos espécimes de Centridini. A Gilson Correa de Carvalho pelo apoio nas análises estatísticas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SABER, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. *Geomorfologia* 52: 21p.
- AGUIAR, C. M. I. & C. F. MARTINS. 1997. Abundância relativa, diversidade e fenologia de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) na Caatinga, São João do Cariri, Paraíba, Brasil. *Iheringia ser. Zool* 83: 151-163
- ALBUQUERQUE, P. M. C. & M. M. C. RÊGO. 1989. Fenologia das abelhas visitantes de murici (*Byrsonima crassifolia*, Malpighiaceae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Zool.* 5: 163-177.
- ANDERSON, W. R. 1979. Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223.
- BARROS, M. A. G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Rev. Brasil. Biol.* 52: 343-353.
- BUCHMANN, S. L. 1985. Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal anthers. *J. Kansas Entomol. Soc.* 58: 517-525.
- BUCHMANN, S. L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 343-69.
- CAMPOS, M. J. O. 1989. Estudo das interações entre a comunidade de Apoidea, na procura de recursos alimentares, e a vegetação de cerrado da reserva de Corumbataí, SP. Tese de Doutorado, Universidade Federal de São Carlos.
- CARVALHO, A. M. C. 1990. Estudo das interações entre a apifauna e a flora apícola em vegetação de cerrado -Reserva Ecológica do Panga - Uberlândia -MG. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo.
- CURE, J. R., G. S. BASTOS FILHO, M. J. F. OLIVEIRA & O. F. SOUZA. 1990. Influência do tamanho da amostra na estimativa de riqueza em espécies, em levantamentos de abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea). *Rev. Bras. Zool.* 7: 101-110.
- DAFNI, A. 1992. *Pollination ecology*. New York, Oxford University Press, 250 p.
- ENDRESS, P. K. 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge, Cambridge University Press, 511 p.
- FRANKIE, G. W. & W. A. HABER. 1983. Why bees move among mass-flowering Neotropical trees. In: C. E. JONES & R. J. LITTLE (eds.), *Handbook of experimental pollination biology*. New York, Van Nostrand Reinhold, pp. 360-372.
- GUEDES, L. S. 1998. A vegetação fanerogâmica da reserva ecológica de dois irmãos. In: I. C. MACHADO, A. V. LOPES & K. C. PÓRTO (orgs.), *Reserva Ecológica de Dois Irmãos: estudos em um remanescente de Mata Atlântica em área urbana (Recife - Pernambuco - Brasil)*. Recife, Editora Universitária, pp. 157-172.
- HANSKI, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- KACHIGAN, S. K. 1991. *Multivariate statistical analysis*. 2ª edição. New York, Radius Press, 303 p.
- MARTINS, C. F. 1990. Estrutura da comunidade de abelhas (Hym., Apoidea) na Caatinga (Casa Nova, Ba) e na Chapada Diamantina (Lençóis, Ba). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- MARTINS, C. F. 1994. Comunidade de abelhas (Hym., Apoidea) da caatinga e do cerrado com elementos de campo rupestre do estado da Bahia, Brasil. *Rev. Nordestina de Biol.* 9: 225-257.
- MARTINS, C. F. 1995. Flora apícola e nichos tróficos de abelhas (Hym., Apoidea) na Chapada Diamantina (Lençóis - BA, Brasil). *Rev. Nordestina Biol.* 10: 119-140.
- MICHENER, C. D. 2000. *The bees of the world*. Baltimore, Johns Hopkins, 913 p.
- NEFF, J. L. & B. B. SIMPSON. 1981. Oil-collecting structures in the anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *J. Kans. Entomol. Soc.* 54: 95-123.
- PEDRO, S. R. M. 1994. Interações entre abelhas e flores em uma área de cerrado no NE do estado de São Paulo: abelhas coletoras de óleo (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). In: Encontro sobre Abelhas, 1. *Anais*, pp. 243-255.
- RAMALHO, M. 1995. Diversidade de abelhas (Apoidea, Hymenoptera) em um remanescente de Floresta Atlântica, em São Paulo. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- RAMALHO, M. 1998. Os meliponíneos na floresta Atlântica: efeitos potenciais da pressão de forrageio sobre sistemas reprodutivos de árvores com floradas maciças. In: Encontro sobre Abelhas, 3. *Anais*, pp. 75-81.
- RÊGO, M. M. C. & P. M. C. ALBUQUERQUE. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Zool.* 5: 179-193.
- RIZZINI, C. T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil*. 2ª edição. Rio de Janeiro, Âmbito Cultural Edições Ltda, 747 p.
- SAZIMA, M. & I. SAZIMA. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of eglandular

- morphs of the oil-producing Malpighiaceae. *Acta Botanica* 102: 106-111.
- SEI. 1998. *Atributos climáticos do Estado da Bahia. Mapas: Tipologia climática segundo Köppen*. Salvador, SEI, 85 p.
- SILVA, M. C. M. 1998. Estrutura da comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de restinga (Praia de Intermars, Cabedelo - Paraíba, Nordeste do Brasil). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal da Paraíba.
- SILVEIRA F. A. & M. J. O. CAMPOS. 1995. A melissofauna de Corumbataí (SP) e Paraopeba (MG) e uma análise da biogeografia das abelhas do cerrado Brasileiro (Hymenoptera, Apoidea). *Revta Bras. Ent.* 3: 371-401.
- TEIXEIRA, L. A. G. & I. C. MACHADO. 2000. Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta bot. bras.* 14: 347-357.
- VIANNA, B. F. 1999. Biodiversidade da apifauna e flora apícola das dunas litorâneas da APA das Lagoas e Dunas de Abaeté, Salvador, Bahia - Composição, fenologia e suas interações. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- VOGEL, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Mem. N.York Bot Garden* 55:130-142.
- WILMS, W., V. L. IMPERATRIZ-FONSECA & W. ENGELS. 1996. Resource partitioning between highly eusocial bees and possible impact of the introduced africanized honey bee on native stingless bees in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Stud. Neotrop. Fauna & Environm.* 31: 137-151.
- ZANELLA, F. C. V. 1999. Apifauna da Caatinga (NE do Brasil): Biogeografia histórica, incluindo um estudo sobre sistemática, filogenia e distribuição das espécies de *Caenonomada* Ashmead 1899 e *Centris* (*Paracentris*) Cameron 1903 (Hymenoptera, Apoidea, Apidae). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- ZANELLA, F. C. V. 2000. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a species list and comparative notes regarding their distribution. *Apidologie* 31: 579-592.