

Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 50(43):667-679, 2010

www.mz.usp.br/publicacoes
www.revistasusp.sibi.usp.br
www.scielo.br/paz

ISSN impresso: 0031-1049
ISSN on-line: 1807-0205

PADRÕES ESPACIAIS NA DISTRIBUIÇÃO DE ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE) DA REGIÃO NEOTROPICAL

NICOLLE V. SYDNEY^{1,3}
RODRIGO B. GONÇALVES^{2,3}
LUIZ R.R. FARIA⁴

ABSTRACT

Spatial distribution patterns of Euglossina bees (Hymenoptera, Apidae) in the Neotropical region. Orchid bees (Apini, Euglossina) have a mainly Neotropical distribution, comprising, approximately, 200 species and five genera. Several local fauna surveys are available in the literature, but comparative studies on the Euglossina composition and distribution patterns are still scarce. The aim of this study is to analyze published data from 29 assemblages in order to understand the spatial distribution patterns of the sampled areas along the Neotropics. Ordination procedures (DCA and NMDS) were employed in order to describe the groupings of assemblages according to orchid bees occurrences. The Central America and Amazonian forests localities formed cohesive groups in both analyses, while Atlantic Forest localities were more dispersed. Areas on the eastern border of the Amazon shared characteristic of transitional areas between this sub-region and the Atlantic Forest. Moreover, analysis of variance among the first DCA axis and variables showed significant influence of latitudinal, longitudinal and rainfall gradients, as biogeographical sub-regions on Euglossina's assemblages groupings. The general pattern is congruent with previously proposed biogeographical scenarios for the Neotropical region. The DCA results also help to identify, independently, the faunal elements inherent to the different studied forested formations.

KEYWORDS: Community ecology; Multivariate analysis; Central and South America; Orchid bees.

INTRODUÇÃO

As abelhas da subtribo Euglossina (Hymenoptera: Apidae), conhecidas também como abelhas das orquídeas, são importantes polinizadores neotropicais,

podendo voar distâncias relativamente longas em florestas contínuas (Janzen, 1971; Dudley, 1995; Wikelski *et al.*, 2010). Os machos coletam substâncias aromáticas em flores de diferentes famílias vegetais (principalmente Orchidaceae) ou mesmo em fontes

¹ Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biociências da USP. E-mail: nvsydney@gmail.com

² Pós-Graduação em Zoologia, Instituto de Biociências da USP. E-mail: goncalvesrb@gmail.com

³ Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 42.494, CEP 04218-970, São Paulo, SP, Brasil.

⁴ Laboratório de Biologia Comparada de Hymenoptera, Departamento de Zoologia, UFPR. Caixa Postal 19.020, CEP 81531-980, Curitiba, PR, Brasil. E-mail: nunofariajr@gmail.com

não florais, armazenando estes compostos na tíbia posterior, que é altamente modificada (Cruz-Landim *et al.*, 1965; Dressler, 1982; Roubik & Hanson, 2004). A relação exata destes compostos com a biologia dos machos ainda não foi totalmente esclarecida, embora evidências apontem para a relação entre estes compostos e o comportamento reprodutivo e seleção sexual nas espécies (Eltz *et al.*, 1999; Eltz *et al.*, 2003; Cameron, 2004; Roubik & Hanson, 2004).

A subtribo apresenta distribuição primariamente Neotropical, ocorrendo desde o norte do México até o sul do Brasil e norte da Argentina (Pearson & Dressler, 1985; Wittmann *et al.*, 1988). São conhecidos, entretanto, registros de espécies dos gêneros *Eulaema* e *Euglossa* nos estados do Arizona e da Flórida, no sul dos Estados Unidos (Minckley & Reyes, 1996; Skov & Wiley, 2005). São reconhecidas, atualmente, pouco mais de 200 espécies, distribuídas em cinco gêneros monofiléticos (Roubik & Hanson, 2004; Moure

et al., 2007; Nemésio, 2009; Ramírez *et al.*, 2010), sendo que a maior parte desta diversidade se encontra associada a ambientes florestais tropicais (Dressler, 1982; Michener, 1990; Cameron, 2004).

Desde a descoberta da possibilidade da utilização de essências químicas sintéticas para a coleta dos machos destas espécies (Dodson *et al.*, 1969), vários levantamentos padronizados destas abelhas em diferentes localidades foram realizados (*p. ex.* Becker *et al.*, 1991; Morato *et al.*, 1992; Nemésio & Faria, 2004; Storck-Tonon *et al.*, 2009). Estes estudos proporcionaram um grande aumento no conhecimento da diversidade e distribuição das espécies de Euglossina (Roubik & Hanson, 2004). Embora alguns levantamentos tenham sido realizados em florestas da Amazônia (*p. ex.* Pearson & Dressler, 1985; Oliveira & Campos, 1995; Nemésio & Morato, 2006) e da América Central (*p. ex.* Janzen *et al.* 1982; Ackerman, 1983), a maior parte destes trabalhos está concentrada

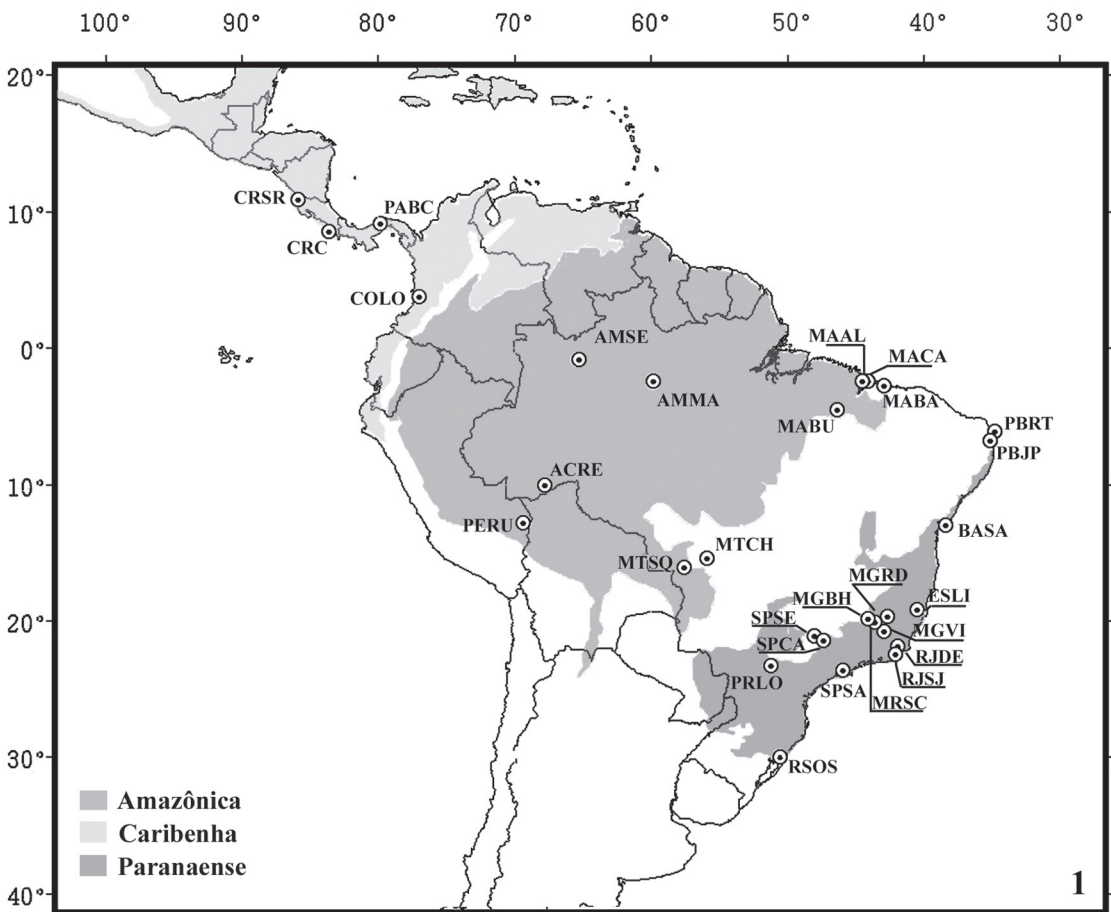


FIGURA 1: Mapa com localidades de assembleias de Euglossina selecionadas para análise de ordenação e suas respectivas sub-regiões biogeográficas. Abreviações das localidades de acordo com Tabela 1.

na porção atlântica da região Neotropical, onde foram conduzidos mais de 20 estudos (*p. ex.* Bonilla-Gómez, 1999; Bezerra & Martins, 2001; Nemésio & Silveira, 2006). Com relação a outras formações vegetais importantes da região Neotropical, como Cerrado e Caatinga, o conhecimento da fauna destas abelhas é bastante incipiente, com poucos levantamentos disponíveis (Nemésio & Faria, 2004; Faria, 2005; *ver* Nemésio & Silveira, 2007b).

Apesar dos grandes esforços realizados até o momento com o intuito de se conhecer as faunas locais de Euglossina, estudos que comparem a composição e diversidade de espécies do grupo são relativamente escassos. Nemésio (2007) apresentou uma análise da estrutura das comunidades de Euglossina através da comparação das dominâncias das espécies com dados de distribuição e diversidade. Este autor encontrou dois padrões, o primeiro sugerindo que geralmente duas a quatro espécies são dominantes nas comunidades, independentemente da riqueza absoluta; e o segundo sugerindo uma relação inversamente proporcional entre riqueza e dominância. Em um estudo mais recente, Nemésio & Silveira (2007b) estudaram o agrupamento das assembleias de Euglossina da região Neotropical através de análise de agrupamento (*cluster analysis*) e reconheceram, com base apenas na similaridade de espécies de *Euglossa*, a formação de três grandes grupos: América Central, Amazônia e Floresta Atlântica. Storck-Tonon *et al.* (2009) também observaram correlação significativamente positiva entre diversidade de espécies e abundância de abelhas coletadas, além de correlação negativa e também significativa entre dominância e diversidade de espécies nos diferentes levantamentos.

Técnicas de ordenação de dados de comunidades vêm sendo empregadas para agrupamento e diferenciação de áreas, levando em consideração as suas composições de espécies. Com relação à Hymenoptera, existem estudos recentes enfocando abelhas (Gonçalves & Brandão, 2008; Gonçalves *et al.*, 2009), formigas (Silva & Silvestre, 2004; Silva *et al.*, 2007) e vespas (Hermes & Kohler, 2006; Santos *et al.*, 2009) como modelos. Em geral estes estudos se restringem a comparações de áreas em gradientes locais e regionais, sendo raros os estudos que investiguem padrões amplos, envolvendo diferentes biomas e/ou áreas biogeográficas. Todavia, a identificação de padrões geográficos mais amplos é tida como crítica para o desenvolvimento conceitual e avaliação de hipóteses empíricas em ecologia (Brown, 1995; Gaston, 1996; Lyons & Willig, 2002).

Sendo assim, a proposta deste estudo é analisar o padrão de agrupamento das assembleias de Euglossina

com base em levantamentos realizados na Região Neotropical, através de técnicas de ordenação multivariada, verificando se os padrões detectados correspondem aos gradientes geográficos e ambientais aos quais as assembleias estão submetidas e se seus padrões gerais de distribuição conformam-se às sub-regiões biogeográficas reconhecidas na literatura.

MATERIAL E MÉTODOS

Banco de dados

Os dados compilados neste estudo foram retirados de 26 trabalhos realizados na região Neotropical, totalizando 29 levantamentos locais de espécies (Fig. 1). Foram estabelecidos três critérios básicos para a inclusão dos dados nesta análise, devido à dificuldade de comparação de resultados obtidos com diferentes metodologias pelos diferentes autores. Foram utilizados somente resultados de levantamentos que (i) empregaram essências aromáticas para a atração de machos de Euglossina, com o uso de garrafas-armadilha e/ou iscas ativas; (ii) tenham utilizado pelo menos três essências aromáticas, sendo uma delas, necessariamente, cineol/eucaliptol; (iii) realizaram uma amostragem com pelo menos um ano de duração, podendo a periodicidade ter sido quinzenal, mensal ou sazonal.

As áreas foram agrupadas *ad hoc* de acordo com as sub-regiões biogeográficas apresentadas no esquema panbiogeográfico de Morrone (2004). Segundo este esquema, três sub-regiões englobam praticamente todos os pontos aqui selecionados. A sub-região Caribenha engloba as comunidades das florestas tropicais da América Central e do noroeste da Colômbia; a sub-região Amazônica corresponde à Floresta Amazônica; e a sub-região Paranaense corresponde amplamente ao bioma Mata Atlântica. As localidades dos estados do Mato Grosso e Maranhão foram consideradas como pertencentes a uma classe de áreas de transição, uma vez que estão localizados na borda da sub-região amazônica. A sub-região Chaquenha, que inclui o Cerrado e a Caatinga, não foi considerada devido à escassez de trabalhos disponíveis para esta sub-região. A Tabela 1 sumariza informações sobre os levantamentos considerados neste trabalho, bem como dados geográficos e de riqueza e abundância de Euglossina. Os dados de precipitação acumulada e temperatura média anual para cada uma das áreas amostradas foram obtidos no *WorldClim* (Hijmans *et al.*, 2005) e importados para o programa DIVA-GIS (Hijmans *et al.*, 2001).

As listas de espécies de cada estudo foram compiladas para que uma matriz de presença e

TABELA 1: Dados sobre as assembleias de *Euglossina* selecionadas para as análises de ordenação. H = número aproximado de horas totais de amostragem, N = número total de indivíduos, S = número total de espécies, * = levantamentos em áreas que correspondem a mais de um município brasileiro, NI = não informado. Legenda das essências: aa = acetato de amila, ab = acetato de benzila, ac = acetato de cresolina, at = acetato de tolna, bb = benzoato de benzila, bi = beta-ionona, bm = benzoato de metila, bmir = beta-mirceno, cm = cinamato de metila, dc = d-carvone, di = dimetoxibenzeno, eg = eugenol, eu = eucaliptol/cineol, sc = escatol, ge =geraniolina, li = linalol, 2pea = difenil etil acetato, 2pe = difenil etanol, sm = salicilato de metila, te = terebentina, va = vanilina.

Código	Localidade	Coordenadas	Sub-região	H	N	S	Essências	Referência
ACRE	Rio Branco* – AC	10°00'S e 67°45'W	Amazônica	396	3675	36	ab, eu, eg, sm, sc, va	Storck-Tonon <i>et al.</i> (2009)
AMMA	Manaus – AM	02°24'S e 59°47'W	Amazônica	576	2422	38	ab, bb, cm, eg, eu, sm, sc, va	Oliveira & Campos (1995)
AMSE	Serras – AM	00°50'S e 65°15'W	Amazônica	375	1959	48	ab, eg, eu, sm, va	Dias (2007)
PERU	Madre de Dios, Peru	12°50'S e 69°17'W	Amazônica	288	2839	39	ab, eg, eu, sm, va	Pearson & Dressler (1985)
COLO	Guaimía, Colômbia	03°46'N e 76°57'W	Caribenha	1152	2008	31	eu, sc, sm	Otero & Sandino (2003)
CRCO	P.N. Corcovado, Costa Rica	08°32'N e 83°34'W	Caribenha	NI	961	27	ab, cm, eg, eu, sm	Janzen <i>et al.</i> (1982)
CRSR	P.N. Santa Rosa, Costa Rica	10°53'N e 85°47'W	Caribenha	NI	1200	23	ab, em, eg, eu, sm	Janzen <i>et al.</i> (1982)
PABC	Barro Colorado Island, Panamá	09°09'N e 79°50'W	Caribenha	192	21842	44	ab, eg, eu, bb, bi, 2pea, 2pe, bmir, bm, cm, dc, ge, li, sc, sm, va	Ackerman (1983)
BASA	Salvador – BA	12°56'S e 38°21'W	Paranaense	432	670	7	eg, eu, bb, sm, va	Viana <i>et al.</i> (2002)
ESLI	Linhares – ES	19°12'S e 40°27'W	Paranaense	540	16177	31	eg, eu, sm, sc, va	Bonilla-Gómez (1999)
MGBH	Belo Horizonte – MG	19°53'S e 43°59'W	Paranaense	240	1325	14	ab, cm, eg, eu, va	Nemésio & Silveira (2007a)
MGRD	Dionísio* – MG	19°39'S e 42°33'W	Paranaense	660	1183	20	ab, ac, at, bi, bm, cm, di, eg, eu, sm, va	Nemésio & Silveira (2006)
MGSC	Catas Altas – MG	20°04'S e 43°30'W	Paranaense	216	234	9	ab, eg, eu, cm, va	Nemésio (2008)
MGVI	Viçosa – MG	20°45'S e 42°52'W	Paranaense	NI	893	10	ab, eg, eu, sm, va	Peruquetti <i>et al.</i> (1999)
RJDE	Desengano – RJ	21°53' S e 41°48'W	Paranaense	~565	3653	21	at, cm, eg, eu, sc, sm, va	Tonhasca <i>et al.</i> (2002)
PBJP	João Pessoa – PB	06°07'S e 34°45'W	Paranaense	216	1082	9	aa, ab, eg, eu, sm, te, va	Bezerra & Martins (2001)
PRLO	Londrina – PR	23°17'S e 51°10'W	Paranaense	36	245	7	eg, eu, va	Sofia & Suzuki (2004)
RJSJ	Araruama* – RJ	22°26'S e 42°02'W	Paranaense	420	4094	17	ab, cm, eu, eg, va, sm	Ramalho <i>et al.</i> (2009)
PBRT	João Pessoa – PB	06°47' S e 35°01'W	Paranaense	288	3126	9	ab, bi, eu, eg, sc, va	Farias <i>et al.</i> (2007)
SPCA	Cajuru – SP	21°08' S e 47°59'W	Paranaense	216	736	10	eg, eu, va	Rebêlo & Garófalo (1997)
SPSE	Sertãozinho – SP	21°24'S e 47°16'W	Paranaense	216	906	14	eu, eg, va	Rebêlo & Garófalo (1997)
SPSA	Salesópolis – SP	23°39'S e 45°53'W	Paranaense	NI	691	13	NI	Wilms (1994)
RSOS	Osorio – RS	30°00'S e 50°30'W	Paranaense	NI	639	5	eu, sc, va	Wittmann <i>et al.</i> (1988)
MAAL	Alcântara – MA	02°23'S e 44°25'W	Transição	144	467	19	bb, eu, eg, sm, va	Brito & Rêgo (2001)
MABU	Burititupu – MA	04°30'S e 46°15'W	Transição	144	1740	37	bb, eg, eu, ms, va	Silva & Rebêlo (1999)
MACA	Ilha Cajual – MA	02°26'S e 44°03'W	Transição	120	339	19	eg, eu, sm, va	Silva & Rebêlo (2002)
MALE	Lençóis – MA	02°43'S e 42°49'W	Transição	120	429	14	bb, eg, eu, sm, va	Silva <i>et al.</i> (2009)
MTCH	Chapada – MT	15°24'S e 55°50'W	Transição	192	264	49	ab, bb, bm, cm, eg, eu, sm, va	Anjos-Silva (2006)
MTSE	Província Serrana – MT	16°05'S e 57°32'W	Transição	288	234	20	ab, bb, bm, cm, eg, eu, sm, va	Anjos-Silva (2006)

TABELA 2: Espécies empregadas nas análises de ordenação de assembleias de Euglossina. N = numeração de acordo com Fig. 2, DCA1 = valores no primeiro eixo da DCA.

N	Espécie	DCA1	N	Espécie	DCA1
1	<i>Ag. caerulea</i> Lepeletier & Serville, 1825	1,61	44	<i>Eg. igniventris</i> Friese, 1925	2,66526
2	<i>Ef. duckei</i> (Friese, 1923)	1,76	45	<i>Eg. imperialis</i> Cockerell, 1922	1,24924
3	<i>Ef. elegans</i> (Lepeletier, 1841)	-1,31	46	<i>Eg. intersecta</i> Latreille, 1938	-0,2422
4	<i>Ef. musitans</i> (Fabricius, 1787)	-1,012	47	<i>Eg. iopocila</i> Dressler, 1982	-2,0139
5	<i>Ef. nigrescens</i> (Friese, 1923)	-1,332	48	<i>Eg. ioprosopa</i> Dressler, 1982	-0,5487
6	<i>Ef. ornata</i> (Mocsáry), 1896	0,024	49	<i>Eg. iopyrrha</i> Dressler, 1982	-0,2132
7	<i>Ef. pulchra</i> (Smith), 1854	0,832	50	<i>Eg. laevicincta</i> Dressler, 1982	1,33144
8	<i>Ef. schmidiana</i> (Friese, 1925)	2,736	51	<i>Eg. leucotricha</i> Rebêlo & Moure, 1996	-2,2213
9	<i>Ef. superba</i> (Hoffmannsegg, 1817)	-0,832	52	<i>Eg. liopoda</i> Dressler, 1982	-1,0703
10	<i>Ef. surinamensis</i> (Linnaeus), 1758	-0,31	53	<i>Eg. magnipes</i> Dressler, 1982	-0,1376
11	<i>Ef. vidua</i> Moure, 1976	-0,035	54	<i>Eg. melanotricha</i> Moure, 1967	-2,1236
12	<i>Ef. violacea</i> (Blanchard, 1840)	-2,737	55	<i>Eg. mixta</i> Friese, 1899	1,46368
13	<i>Ef. violascens</i> (Mocsáry, 1898)	-1,905	56	<i>Eg. modestior</i> Dressler, 1982	-0,7998
14	<i>Eg. allosticta</i> Moure, 1969	2,133	57	<i>Eg. mourei</i> Dressler, 1982	-0,5502
15	<i>Eg. amazonica</i> Dressler, 1982	-0,005	58	<i>Eg. orellana</i> Roubik, 2004	-0,0272
16	<i>Eg. analis</i> Westwood, 1840	-0,491	59	<i>Eg. parvula</i> Dressler, 1982	-0,2038
17	<i>Eg. annectans</i> Dressler, 1982	-2,697	60	<i>Eg. piliventris</i> Guérin, 1845	-0,6906
18	<i>Eg. asarophora</i> Moure & Sakagami, 1969	2,647	61	<i>Eg. pleosticta</i> Dressler, 1982	-1,6943
19	<i>Eg. augaspis</i> Dressler, 1982	-0,611	62	<i>Eg. prasina</i> Dressler, 1982	-0,0966
20	<i>Eg. avicula</i> Dressler, 1982	-0,719	63	<i>Eg. retroviridis</i> Dressler, 1982	-0,2038
21	<i>Eg. azureoviridis</i> Friese, 1930	2,736	64	<i>Eg. sapphirina</i> Moure, 1968	1,60273
22	<i>Eg. bidentata</i> Dressler, 1982	-0,359	65	<i>Eg. securigera</i> Dressler, 1982	-1,4843
23	<i>Eg. bursigera</i> Moure, 1970	2,656	66	<i>Eg. stilbonota</i> Dressler, 1982	-0,0391
24	<i>Eg. chalvbeata</i> Friese, 1925	-0,062	67	<i>Eg. townsendi</i> Cockerell, 1904	0,18115
25	<i>Eg. championi</i> Cheesman, 1929	2,626	68	<i>Eg. tridentata</i> Moure, 1970	2,65621
26	<i>Eg. cognata</i> Moure, 1970	0,988	69	<i>Eg. truncata</i> Rebêlo & Moure, 1996	-1,8479
27	<i>Eg. cordata</i> Linnaeus, 1758	-1,482	70	<i>Eg. variabilis</i> Friese, 1899	2,66526
28	<i>Eg. crassipunctata</i> Moure, 1968	0,94	71	<i>Eg. villosiventris</i> Moure, 1968	2,73004
29	<i>Eg. cybelia</i> Moure, 1968	2,156	72	<i>Eg. violaceifrons</i> Rebêlo & Moure, 1996	-1,4791
30	<i>Eg. deceptrix</i> Moure, 1968	1,708	73	<i>Eg. viridifrons</i> Dressler, 1982	-0,2117
31	<i>Eg. decorata</i> Smith, 1854	-0,519	74	<i>Eg. viridis</i> (Perty, 1833)	-0,4988
32	<i>Eg. despecta</i> Moure, 1968	0,765	75	<i>El. bombiformis</i> (Packard), 1869	1,47217
33	<i>Eg. dissimula</i> Dressler, 1978	2,73	76	<i>El. cingulata</i> (Fabricius, 1804)	0,1596
34	<i>Eg. dodsoni</i> Moure, 1965	2,736	77	<i>El. flavescens</i> (Friese, 1899)	-0,2728
35	<i>Eg. dresleri</i> Kimsey, 1977	2,501	78	<i>El. meriana</i> (Olivier, 1789)	0,88432
36	<i>Eg. fimbriata</i> Moure, 1968	-1,787	79	<i>El. mocsaryi</i> (Friese), 1899	-0,2456
37	<i>Eg. flammea</i> Moure, 1969	2,626	80	<i>El. nigrita</i> Lepeletier, 1841	-0,6054
38	<i>Eg. gaianii</i> Dressler, 1982	-0,733	81	<i>El. pseudocingulata</i> (Oliveira, 2006)	-1,0211
39	<i>Eg. gorgonensis</i> Cheesman, 1929	2,626	82	<i>Ex. dentata</i> (Linnaeus, 1758)	-0,6892
40	<i>Eg. hansonii</i> Moure, 1965	2,656	83	<i>Ex. frontalis</i> (Guérin-Méneville, 1845)	1,5471
41	<i>Eg. hemichlora</i> Cockerell, 1917	2,293	84	<i>Ex. lepeletieri</i> Oliveira & Nemésio, 2003	-0,0272
42	<i>Eg. heterosticta</i> Moure, 1968	2,736	85	<i>Ex. smaragdina</i> (Guérin-Méneville, 1845)	-0,028
43	<i>Eg. ignita</i> Smith, 1874	0,612	86	<i>Ex. trochantherica</i> (Friese, 1901)	-0,0391

ausência de espécies por área fosse gerada. Optou-se por não utilizar dados de abundância de espécies, a fim de amenizar os efeitos das diferenças de esforço amostral (vide horas aproximadas de coleta, Tabela 1). Foram utilizadas somente espécies identificadas com nomes válidos e em casos de nomes em sinonímia foi adotado o tratamento taxonômico

proposto no catálogo de Moure *et al.* (2007). Além disso, espécies com uma única ocorrência não foram compiladas, uma vez que não agrupam áreas e apenas aumentam o resíduo dos dados (Ter Braak, 1995). A matriz resultante é composta por 86 espécies (Tabela 2) coletadas em 29 localidades (Tabela 1, Fig. 1).

Análises

Para verificar a existência de padrões de agrupamento entre as assembleias de Euglossina, os dados foram submetidos a duas análises de ordenação: análise de correspondência destendenciada (DCA: *detrended correspondence analysis*) e escalonamento multidimensional não métrico (NMDS: *nonmetric multidimensional scaling*), sendo para este último aplicado o índice de Bray-Curtis como medida de dissimilaridade (Legendre & Legendre, 1998). Todas as análises foram realizadas com o pacote Vegan 1.17 (Oksanen *et al.*, 2010) no programa R.2.9.2 (R Development Core Team, 2009).

As técnicas de ordenação foram empregadas uma vez que permitem a redução das informações relacionadas às diferenças entre as áreas, com relação a sua composição de espécies, a poucos eixos, o que facilita a visualização e interpretação dos resultados. A DCA é capaz de gerar, simultaneamente, a ordenação de espécies e áreas, permitindo desta forma, verificar as inter-relações ecológicas entre as mesmas em uma única análise (função *decorana*, pacote Vegan 1.17). Já o NMDS, comumente tido pelos ecólogos como o mais robusto dos métodos de ordenação (Minchin, 1987), é uma técnica aplicável à análise de amplos gradientes ambientais, uma vez que não tem como premissa a utilização de dados lineares (função *metaMDS*, pacote Vegan 1.17) (Ludwig & Reynolds, 1988).

Posteriormente, os valores dos dois primeiros eixos do DCA foram utilizados para testar a influência da latitude, longitude, temperatura média anual, precipitação acumulada e consonância com as sub-regiões biogeográficas (*sensu* Morrone, 2004) na ordenação das assembleias, através de análise de variância (ANOVA) (função *aov*, R.2.9.2).

RESULTADOS

A análise de correspondência destendenciada (DCA) revelou um agrupamento coeso das quatro localidades da sub-região Caribenha (levantamentos na Colômbia, Costa Rica e Panamá). Apesar de não ter sido evidenciado um grande distanciamento entre as áreas de Floresta Amazônica e Mata Atlântica, o grupo formado pelas quatro localidades amazônicas também se mostrou relativamente coeso, uma vez que estas áreas aparecem bastante próximas entre si (Acre, Amazonas e Peru) nos resultados das análises. Foi verificado ainda que as áreas de Mata Atlântica (sub-região Paranaense) e áreas transicionais entre Mata Atlântica e Floresta Amazônica (estados do Mato

Grosso e Maranhão) apresentaram-se relativamente próximas (Fig. 2), inclusive com algumas localidades intercaladas. As três áreas localizadas na porção leste do litoral nordestino (estados da Bahia e Paraíba) apresentaram-se distantes dos demais pontos da sub-região Paranaense.

Os pontos que representam as espécies estão plotados na Fig. 2 (para escores exatos no eixo DCA1, veja Tabela 2). Foi verificado que, de maneira geral, as espécies com valores entre -3 e -2 são aquelas restritas a áreas de Mata Atlântica (*p. ex. Eg. iopoecila*, *Eg. leucotricha* e *Eg. melanotricha*); entre -2 e -1, espécies compartilhadas por áreas de Mata Atlântica e áreas de transição (*p. ex. Eg. fimbriata*, *Eg. truncata*); entre -1 e 0, compartilhadas entre áreas de transição e Floresta Amazônica (*Eg. augaspis*, *Eg. bidentata* e *Eg. decorata*); entre 0 e 2, compartilhadas entre as florestas da Amazônia e América Central (*p. ex. Eg. allosticta* e *Eg. mixta*); entre 2 e 3, exclusivas da sub-região Caribenha.

Através do escalonamento multidimensional não métrico (NMDS; Fig. 3) foi notado um agrupamento das comunidades semelhante ao da análise anterior, porém com uma maior diferenciação entre as áreas de cada sub-região, inclusive entre aquelas de Floresta Atlântica e de áreas de transição. Além disso, pode-se perceber que a localidade do Rio Grande do Sul manteve um distanciamento maior do agrupamento principal das comunidades da sub-região Paranaense do que aquele verificado pela ordenação do DCA (Fig. 2).

Os dois primeiros componentes da análise de correspondência explicaram 76,43% da diferenciação entre as áreas (sendo 54,95% para o DCA1 e 21,48% para o DCA2). As análises de variância entre os eixos do DCA e as variáveis estudadas demonstraram haver influência significativa da latitude, longitude, precipitação e sub-regiões biogeográficas sobre a ordenação das assembleias a partir do primeiro eixo do DCA. A única variável que não apresentou influência significativa na ordenação de DCA1 foi a temperatura média anual das localidades. Com relação ao segundo eixo (DCA2), porém, não foi encontrada influência significativa de nenhuma das variáveis estudadas sobre a ordenação (Tabela 3).

DISCUSSÃO

Os resultados encontrados reúnem as assembleias estudadas em três grandes grupos: Caribenha, Amazônia e Floresta Atlântica, que são congruentes com o que se aceita como padrão geral para a biogeografia da região Neotropical (*ver* Morrone, 2006),

TABELA 3: Resultados da ANOVA entre os eixos do DCA e as variáveis geográficas, ambientais e sub-regiões de ocorrência das localidades das assembleias de Euglossina. Temp. = Temperatura média anual, Prec. = Precipitação anual.

Eixos	Latitude	Longitude	Sub-regiões	Temp.	Prec.
DCA1	F = 8,46 e p = 0,007	F = 17,53 e p = 0,0002	F = 8,46 e p = 0,001	F = 0,03 e p = 0,866	F = 20,97 e p = 9,42e-05
DCA2	F = 2,36 e p = 0,136	F = 0,40 e p = 0,535	F = 0,82 e p = 0,496	F = 0,40 e p = 0,532	F = 0,94 e P = 0,339

assim como com áreas de endemismo reconhecidas para as abelhas da subtribo Euglossina por Ramírez *et al.* (2010). Duas destas, Amazônia e Floresta Atlântica, foram recuperadas diretamente nas análises de agrupamento, enquanto os levantamentos de regiões pertencentes a três outras áreas de endemismo (América Central, Chocó e Zona de Endemismo do Panamá)

formaram o agrupamento correspondente à sub-região Caribenha (CRSR, CRCO, COLO, PABC).

Os resultados obtidos também são parcialmente congruentes com os apresentados por Nemésio & Silveira (2007b), que verificaram a existência de um agrupamento das áreas da América Central, da Amazônia e da Floresta Atlântica apenas ao analisarem

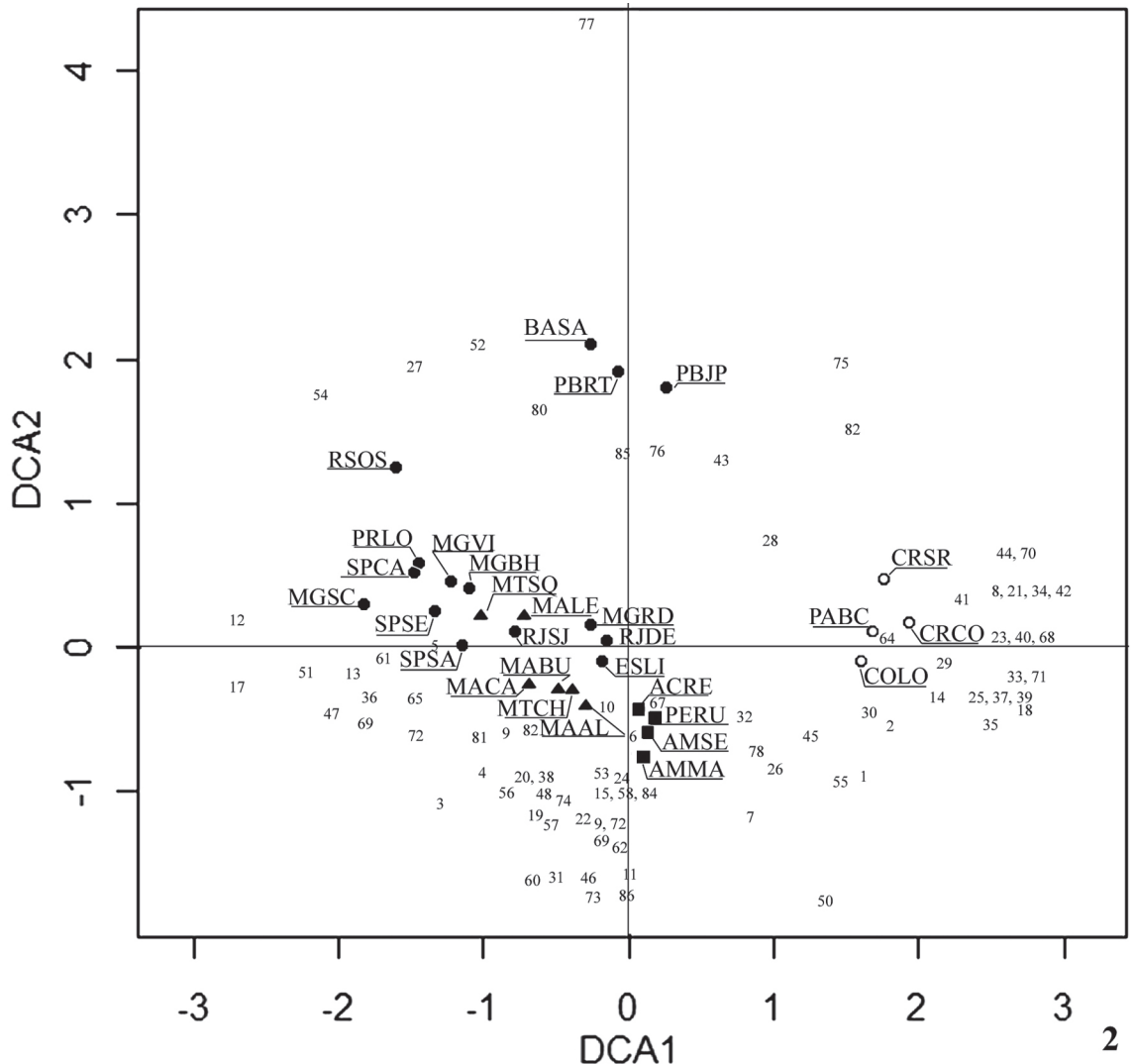


FIGURA 2: DCA das assembleias de Euglossina ao longo da região Neotropical. Abreviações de acordo com Tabela 1. Números correspondem as espécies enumeradas na Tabela 2.

exclusivamente as espécies do gênero *Euglossa*. Ao incluírem todas as espécies de *Euglossina* em suas análises, somente os levantamentos realizados na Amazônia formaram um agrupamento coeso. É importante ressaltar, entretanto, que em Nemésio & Silveira (2007b; *ver também* Nemésio, 2004 e Faria, 2005) a metodologia utilizada para o estudo dos padrões de distribuição das espécies foi a análise de agrupamento (“clusters”). Nesta análise os agrupamentos não podem ser desmembrados durante o processo de geração do dendrograma, além disso todos os objetos necessariamente precisam se enquadrar em algum grupo, distorcendo assim as relações gerais (Quinn & Keough, 2002).

A relação significativa entre os valores do DCA1 para cada localidade estudada e as sub-regiões

biogeográficas previstas por Morrone (2004), incluindo as áreas de transição, demonstra que as localidades são representativas da sub-região à qual pertencem, com base na presença de espécies exclusivas. A proporção de espécies endêmicas na subtribo *Euglossina* é expressiva (Ramírez *et al.* 2010), com um grande número de espécies exclusivas da América Central, da Amazônia ou da Floresta Atlântica (Moure *et al.*, 2007, Nemésio & Silveira, 2007b), sendo a Bacia Amazônica a região com o maior número de endemismos. Por outro lado, a Floresta Atlântica apresenta o nível mais baixo de espécies exclusivas quando comparado à Amazônia e à América Central (Nemésio & Silveira, 2007b; Nemésio, 2009). A existência destas faunas também esclareceria a significância da longitude como fator explicativo da variação do DCA1, tal

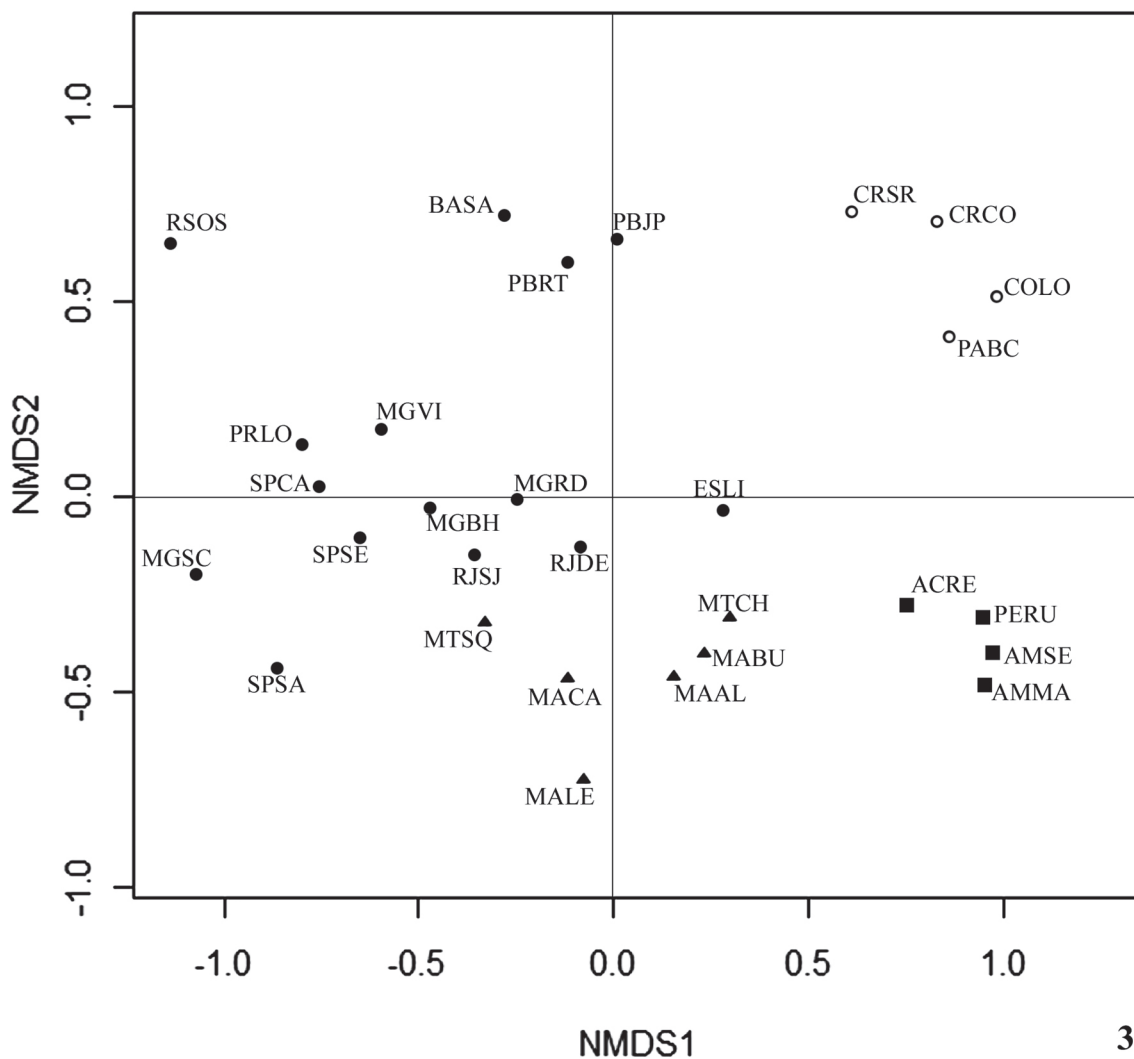


FIGURA 3: NMDS das assembleias de *Euglossina* ao longo da região Neotropical. Abreviações de acordo com Tabela 1.

o arranjo espacial das Florestas Atlântica e Amazônica na região Neotropical (uma ao norte e noroeste e outra do leste ao sudeste do continente) (*p. ex.* Ivanauskas *et al.*, 2008).

É possível perceber também que a distribuição das espécies no DCA1 refletiu em grande parte um gradiente de substituição destes táxons (Fig. 2, Tabela 2). Nota-se que a maioria das espécies incluídas nas análises apresenta ampla distribuição ou é compartilhada por pares de sub-regiões. Este padrão de distribuição de espécies pode explicar o fato dos agrupamentos de localidades não estarem altamente isolados nos *plots*.

A maior proximidade entre as áreas das sub-regiões Amazônica e Paranaense, verificada aqui através de uma análise de ordenação, reflete um padrão encontrado em estudos empregando biogeografia cladística (Amorim & Pires, 1996; Ron, 2000; Amorim, 2001; *ver* Morrone, 2006), os quais sugerem que a sub-região Caribenha seja a área irmã das demais sub-regiões neotropicais. Mais especificamente, alguns padrões filogenéticos de diversificação de *Euglossina* sugerem o relacionamento entre linhagens centro e sul-americanas como grupos irmão (*ver* Ramírez *et al.*, 2010).

Além disso, várias evidências sugerindo a existência de formações florestais pretéritas, que teriam unido as Florestas Atlântica e Amazônica (*p. ex.* Prado & Gibbs, 1993; Oliveira-Filho & Ratter, 2000), ajudariam a explicar a distribuição atual de vários grupos animais (*p. ex.* Costa, 2003), tornando ainda mais robusta a hipótese de maior similaridade entre as faunas destas duas formações florestais. Esta hipótese pode ser ainda mais relevante dado que estas abelhas são capazes de voar longas distâncias (*p. ex.* Wikelski *et al.*, 2010) sendo, desta forma, provável que a dispersão tenha sido um elemento importante na formação dos padrões de distribuição das espécies do grupo (Ramírez *et al.*, 2010). Por outro lado, apesar de algumas espécies apresentarem distribuição geográfica ampla, outras são restritivas com relação ao tipo de ambiente onde ocorrem, sendo encontradas apenas em ambientes florestais bastante úmidos e de dossel desenvolvido (Nemésio & Silveira, 2007b). Deste modo, a hipótese do compartilhamento de fauna entre Amazônia e Floresta Atlântica, via ponte sudeste-noroeste (Oliveira-Filho & Ratter, 2000; Ivanauskas *et al.*, 2008) deve ser vista de maneira mais cautelosa e menos generalizada.

O posicionamento das áreas de transição intermediárias às áreas da sub-região Paranaense e Amazônica, principalmente com relação ao primeiro eixo do NMDS (NMDS1, *ver* Fig. 3) também era esperado.

No caso das áreas de transição localizadas no estado do Maranhão, sabe-se que estas faunas são compostas por elementos de ampla distribuição na região Neotropical (*p. ex.* *Euglossa imperialis*, *Eulaema nigrita* e *Exaerete smaragdina*), elementos amazônicos (*p. ex.* *Euglossa stilbonota* e *Eg. piliventris*) e elementos atlânticos (*p. ex.* *Euglossa pleosticta* e *Eg. truncata*), carecendo de elementos exclusivos (*ver* Rebêlo & Silva, 1999; Nemésio, 2009; Silva & Rebêlo, 2009).

O mesmo padrão pode ser encontrado na análise da composição das espécies amostradas nas áreas de transição do estado de Mato Grosso (*ver* Anjos-Silva, 2006). A fauna amostrada nos dois levantamentos (MTCH e MTSQ) mostra a ocorrência de elementos de distribuição pan-neotropical (*p. ex.* *Eulaema nigrita* e *Eufriesea surinamensis*), elementos característicos da sub-região Amazônica (*p. ex.* *Euglossa bidentata* e *Eg. mourei*) e elementos característicos da sub-região Paranaense (*p. ex.* *Euglossa fimbriata* e *Eg. melanotricha*) (*ver* Moure *et al.*, 2007; Nemésio & Silveira, 2007b; Nemésio, 2009). Deve ser ressaltado ainda que as matas de galeria, como é o caso da localidade MTCH, aparentemente desempenham um papel importante no trânsito de elementos amazônicos e atlânticos (Anjos-Silva, 2006; Anjos-Silva *et al.*, 2006; Carvalho *et al.*, 2006; Nemésio *et al.*, 2007; Anjos-Silva, 2008; Moura & Schindwein, 2009; Anjos-Silva, 2010; *ver também* Nemésio & Faria, 2004).

De maneira geral, tanto na análise de DCA, quanto na de NMDS, as localidades Caribenhais e Amazônicas apresentaram-se mais coesas quando comparadas às localidades de Mata Atlântica (sub-região Paranaense). A grande distinção verificada entre as áreas de Mata Atlântica ao longo do primeiro eixo em ambas as análises, pode ser resultante do número relativamente grande de levantamentos realizados nesta sub-região (15 dos 29), o que reduz o número possível de espécies comuns e exclusivas a todas ou à grande parte das áreas. Ainda, o próprio número reduzido de espécies em assembleias da Floresta Atlântica, quando comparado às outras sub-regiões (*ver* Tabela 1) pode ser um dos fatores relacionados a este padrão. Para as demais sub-regiões, fica evidente que as limitações são inversas, uma vez que as mesmas apresentam maior diversidade combinada a um esforço amostral menor, impedindo, assim, análises mais refinadas.

É interessante notar que localidades amostradas em grandes fragmentos de Floresta Atlântica (MGRD, RJDE, ESLI) apresentam valores de DCA1 e NMDS1 mais próximos de zero (centro do gráfico) e estão mais próximos aos pontos das áreas Amazônicas (Figs. 2 e 3). Estas localidades são as mais ricas em espécies na sub-região Paranaense, atestando que

a ordenação das localidades de Floresta Atlântica ao longo dos eixos deve sofrer um considerável efeito de riqueza. Grandes fragmentos são, aparentemente, capazes de sustentar maior diversidade e abundância de abelhas Euglossina na Floresta Atlântica (Nemésio & Silveira, 2010), podendo manter espécies restritivas com relação à qualidade ambiental (*p. ex. Euglossa analis*). Por outro lado, é difícil determinar se o baixo endemismo encontrado na Floresta Atlântica é uma característica intrínseca do bioma ou se é o fruto de séculos de fragmentação (*ver* Nemésio & Silveira, 2007b).

Uma análise enfocando exclusivamente os levantamentos em Floresta Atlântica seria importante para reconhecer grupos dentro desta sub-região. Por exemplo, Nemésio & Silveira (2007b) reconheceram parcialmente faunas características da porção costeira e interior da Floresta Atlântica (*veja ainda* Nemésio, 2004; Faria, 2005; Faria & Melo, 2007; Nemésio, 2009). Espécies características do interior (*p. ex. Euglossa fimbriata* e *Eg. melanotricha*) também podem ser encontradas em biomas adjacentes como o Cerrado (Nemésio & Faria, 2004; Faria, 2005; Alvarenga *et al.*, 2007), que faz parte da sub-região Chaquenha (Morrone, 2004). Além disso, é provável que a influência do gradiente de pluviosidade também esteja associada à diferenciação das faunas costeiras e de interior. Já a existência de faunas características ao longo do litoral da Floresta Atlântica (*ver* Nemésio, 2009), pode estar relacionada ao gradiente latitudinal associado à grande extensão norte-sul desta formação florestal, que se estende ao longo de 27° pela região Neotropical (Oliveira-Filho & Fontes, 2000; Silva & Casteleti, 2003). Este padrão é semelhante ao que foi indicado para Meliponina (Gonçalves & Brandão, 2008).

Dentre as localidades de Mata Atlântica, foi verificada a diferenciação das assembleias pertencentes à porção leste do litoral nordestino ao longo do DCA2, o que está intimamente relacionado à presença comum e exclusiva da espécie *Eulaema flavescens*. Todavia, sabe-se que esta espécie apresenta uma distribuição mais ampla que o nordeste brasileiro (Moure *et al.*, 2007; *ver* a seção “The *Eulaema* (*Eulaema*) *flavescens* problem” em Nemésio, 2009), o que faz com que esta separação possa ser simplesmente um artefato da análise. Além disso, é possível que o distanciamento da localidade do Rio Grande do Sul do restante dos pontos, se deva a um número relativamente baixo de espécies amostradas.

Os resultados aqui apresentados corroboram a existência de um padrão geral de distribuição de espécies na região Neotropical, porém não devem ser

descartadas restrições inerentes a este tipo de dados. Dentre elas, o efeito de diferentes metodologias de captura (Nemésio & Morato, 2004), efeitos da fragmentação sobre a diversidade de uma comunidade (Nemésio & Silveira, 2007b; Nemésio & Silveira, 2010), além de possíveis vieses espaciais e ambientais na amostragem (Dennis & Hardy, 1999; Sastre & Lobo, 2009). Todavia, padrões de diversidade consistentes podem ser recuperados desde que uma seleção criteriosa dos levantamentos e métodos analíticos tenha sido previamente realizada (Westrop & Adrain, 2001). Além disso, é desejável que os resultados obtidos através dos estudos de ecologia de comunidades, panbiogeografia e biogeografia cladística possam ser utilizados em conjunto a fim de corroborar um determinado padrão, como foi verificado no presente estudo.

RESUMO

Abelhas das orquídeas (Apini, Euglossina) apresentam distribuição principalmente Neotropical, com cerca de 200 espécies e cinco gêneros descritos. Muitos levantamentos locais de fauna estão disponíveis na literatura, mas estudos comparativos sobre a composição e distribuição dos Euglossina são ainda escassos. O objetivo deste estudo é analisar os dados disponíveis de 29 assembleias a fim de entender os padrões gerais de distribuição espacial nas áreas amostradas ao longo do Neotrópico. Métodos de ordenação (DCA e NMDS) foram utilizados para descrever os agrupamentos de assembleias de acordo com as ocorrências de abelhas das orquídeas. As localidades de florestas da América Central e da Amazônia formaram grupos coesos em ambas as análises, enquanto as localidades de Mata Atlântica ficaram mais dispersas nos gráficos. Localidades na margem leste da Amazônia aparecem como áreas de transição características entre esta sub-região e a Mata Atlântica. As análises de variância entre o primeiro eixo da DCA e variáveis selecionadas apresentaram valores significantes quanto à influência dos gradientes de latitude, longitude e precipitação, bem como das sub-regiões biogeográficas nos agrupamentos das assembleias. O padrão geral encontrado é congruente com os padrões biogeográficos previamente propostos para a região Neotropical. Os resultados do DCA auxiliam ainda a identificar, de forma independente, os elementos das faunas de cada uma das formações vegetais estudadas.

PALAVRAS-CHAVE: Ecologia de comunidades; Análise multivariada; América Central e do Sul; Abelhas das orquídeas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Dr. Carlos Roberto F. Brandão, Dra. Elaine D.G. Soares e aos dois revisores anônimos pela leitura crítica do manuscrito, ao Dr. Rogério Rosa da Silva pelo auxílio com as análises, à CAPES pela concessão de bolsa de mestrado (NVS), à FAPESP (processo 07/01296-0) pela concessão de bolsa de doutorado (RBG), ao PROTAX/CNPq pela concessão de bolsa de pós-doutoramento (LRRF).

REFERÊNCIAS

- ACKERMAN, J.D. 1983. Diversity and seasonality of male euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in central Panamá. *Ecology*, 64:274-283.
- ALVARENGA, P.E.F.; FREITAS, R.F. & SUGUSTO, S.C. 2007. Diversidade de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em áreas de cerrado do Triângulo Mineiro, MG. *Bioscience Journal*, 23:30-37.
- AMORIM, D.S. & PIRES, M.R.S. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: Bicudo, C.E.M. & Menezes, N.A. (Eds.), *Biodiversity in Brazil: A First Approach*. CNPq, São Paulo, p. 183-219.
- AMORIM, D.S. 2001. Dos Amazonias. In: Llorente, J. & Morrone, J.J. (Eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Conceptos, Teorías, Métodos y Aplicaciones*. Prensas Científicas, UNAM, México DF, p. 244-255.
- ANJOS-SILVA, E.J. 2006. *Fenologia das abelhas Euglossini Latreille (Hymenoptera: Apidae) e a variação sazonal e geográfica na escolha e preferência por iscas-odores no Parque Nacional de Chapada dos Guimarães e na Província Serrana de Mato Grosso, Brasil*. (Tese de Doutorado). Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP), Ribeirão Preto, São Paulo.
- ANJOS-SILVA, E.J. 2008. Discovery of *Euglossa (Euglossa) cognata* Moure (Apidae: Euglossini) in the Platina Basin, Mato Grosso state, Brazil. *Biota Neotropica*, 8:79-83.
- ANJOS-SILVA, E.J. 2010. *Eufriesea pulchra* Smith (Hymenoptera: Apidae: Euglossini): extended geographic distribution and filling gaps in Mato Grosso State, Brazil. *Neotropical Entomology*, 39:133-136.
- ANJOS-SILVA, E.J.; CAMILLO, E. & GARÓFALO, C.A. 2006. Occurrence of *Aglae caerulea* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) in the Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso state, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35:868-870.
- BECKER, P.; MOURE, J.S. & PERALTA, F.J.A. 1991. More about euglossine bees in Amazonian Forest fragments. *Biotropica*, 23:586-591.
- BEZERRA, C.P. & MARTINS, C.F. 2001. Diversidade de Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) em dois fragmentos de Mata Atlântica localizados na região urbana de João Pessoa, Paraíba, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18:823-835.
- BONILLA-GÓMEZ, M.A. 1999. *Caracterização da Estrutura Espaço-temporal da Comunidade de Abelhas Euglossinas (Hymenoptera, Apidae) na Hiléia Bahiana*. (Tese de Doutorado). Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- BRITO, C.M.S. & RÊGO, M.M.C. 2001. Community of male Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in a secondary forest, Alcântara, MA, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 61:631-638.
- BROWN, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- CAMERON, S.A. 2004. Phylogeny and biology of neotropical orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Entomology*, 49:377-404.
- CARVALHO, C.C.; RÊGO, M.M.C. & MENDES, F.N. 2006. Dinâmica de populações de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em mata ciliar, Urbano Santos, Maranhão, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 96:249-256.
- COSTA, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, 30:71-86.
- CRUZ-LANDIM, C.; STORT, A.C.; CRUZ, M.A.C. & KITAJIMA, E.W. 1965. Órgão tibial dos machos de Euglossini – estudo ao microscópio óptico e eletrônico. *Revista Brasileira de Biologia*, 25:323-342.
- DENNIS, R.L.H. & HARDY, P.B. 1999. Targeting squares for survey: predicting species richness and incidence for a butterfly atlas. *Global Ecology and Biogeography*, 8:443-454.
- DIAS, R.L. 2007. *Abelhas Euglossina das serras do norte do estado do Amazonas*. (Dissertação de Mestrado). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, 49 p.
- DODSON, C.H.; DRESSLER, R.L.; HILLS, H.G.; ADAMS, R.M. & WILLIAMS, N.H. 1969. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, 164:1243-1249.
- DRESSLER, R.L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:373-394.
- DUDLEY, R. 1995. Extraordinary flight performance of orchid bees (Apidae: Euglossini) hovering in heliox (80% He/20% O₂). *Journal of Experimental Biology*, 198:1065-1070.
- ELTZ, T.; ROUBIK, D.W. & WHITTEN, W.M. 2003. Fragrances, male display and mating behavior of *Euglossa hemichlora* – a flight cage experiment. *Physiological Entomology*, 28:251-260.
- ELTZ, T.; WHITTEN, W.M.; ROUBIK, D.W. & LINSENMAIR, K.E. 1999. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology*, 25:157-176.
- FARIA, L.R.R. & MELO, G.A.R. 2007. Species of *Euglossa (Glossura)* in the Brazilian Atlantic forest, with taxonomic notes on *Euglossa stellfeldi* Moure (Hymenoptera, Apidae, Euglossina). *Revista Brasileira de Entomologia*, 51:275-284.
- FARIA, L.R.R. 2005. *Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em áreas de cerrado s.s. e mata ciliar em Brasilândia de Minas, MG, com uma discussão sobre a biogeografia do grupo no cerrado*. (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- GASTON, K.J. 1996. *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- GONÇALVES, R.B. & BRANDÃO, C.R.F. 2008. Diversidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae) ao longo de um gradiente latitudinal na Mata Atlântica. *Biota Neotropica*, 8:51-61.
- GONÇALVES, R.B.; MELO, G.A.R. & AGUIAR, A.J.C. 2009. A assembléia de abelhas (Hymenoptera, Apidae) de uma área restrita de campos naturais do Parque Estadual de Vila Velha, Paraná e comparações com áreas de campos e cerrado. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49:163-181.
- HERMES, M.G. & KOHLER, A. 2006. The flower-visiting social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in two areas of Rio Grande do Sul state, southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 50:268-274.
- HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES, P.G. & JARVIS, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25:1965-1978.
- HIJMANS, R.J.; GUARINO, L.; CRUZ, M. & ROJAS, E. 2001. Computer tools for spatial analysis of plant genetic resources data: 1. DIVA-GIS. *Plant Genetic Resources Newsletter*, 127:15-19.
- IVANAUSKAS, N.M.; MONTEIRO, R. & RODRIGUES, R.R. 2008. Classificação fitogeográfica das florestas do Alto Rio Xingu. *Acta Amazonica*, 38:387-402.

- JANZEN, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, 171:203-205.
- JANZEN, D.H.; DEVRIES, P.J.; HIGGINS, M.L. & KIMSEY, L.S. 1982. Seasonal and site variation in Costa Rican Euglossine bees at chemical baits in lowland deciduous and evergreen forests. *Ecology*, 63:66-74.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. Numerical ecology. 2.ed. Elsevier, Amsterdam, 853 p.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. Statistical ecology: a primer on methods and computing. John Wiley & Sons, New York, 337 p.
- LYONS, S.K. & WILLIG, M.R. 2002. Species richness, latitude, and scale-sensitivity. *Ecology*, 83:47-58.
- MICHENER, C.D. 1990. Classification of the Apidae (Hymenoptera). *University of Kansas Science Bulletin*, 54:75-164.
- MINCHIN, P.R. 1987. An evaluation of relative robustness of techniques for ecological ordinations. *Vegetatio*, 69:89-107.
- MINCKLEY, R.L. & REYES, S.E. 1996. Capture of the Orchid Bee *Eulaema polychroma* (Friese) (Apidae: Euglossini) in Arizona, with notes on northern distributions of other Mesoamerican bees. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 69:102-104.
- MORATO, E.F.; CAMPOS, L.A.O. & MOURE, J.S. 1992. Abelhas Euglossini (Hymenoptera, Apidae) coletadas na Amazônia Central. *Revista Brasileira de Entomologia*, 36:767-771.
- MORRONE, J.J. 2004. Panbiogeografia, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48:149-162.
- MORRONE, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51:467-494.
- MOURA, D.C. & SCHLINDWEIN, C. 2009. Mata Ciliar do Rio São Francisco como biocorredor para Euglossini (Hymenoptera, Apidae) de Florestas Tropicais Úmidas. *Neotropical Entomology*, 38:281-284.
- MOURE, J.S.; MELO, G.A.R. & FARIA, L.R.R. 2007. Tribe Euglossini. In: Moure, J.S.; Urban, D. & Melo, G.A.R. (Orgs.), *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the neotropical region*. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, Paraná, p. 214-255.
- NEMÉSIO, A. & FARIA, L.R.R. 2004. First assessment of orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae: Apini: Euglossina) of Parque Estadual do Rio Preto, a cerrado area in southeastern Brazil. *Lundiana*, 5:113-117.
- NEMÉSIO, A. & MORATO, E.F. 2004. Euglossina (Hymenoptera: Apidae) of the Humaitá Reserve, Acre state, Brazilian Amazon, with comments on bait trap efficiency. *Revista de Tecnologia e Ambiente*, 10:71-80.
- NEMÉSIO, A. & MORATO, E.F. 2006. The orchid-bee fauna (Hymenoptera: Apidae) of Acre state (northwestern Brazil) and a re-evaluation of euglossine bait-trapping. *Lundiana*, 7:59-64.
- NEMÉSIO, A. & SILVEIRA, F.A. 2006. Edge effects on the orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae: Apini: Euglossina) at a large remnant of Atlantic Rain Forest in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, 35:313-323.
- NEMÉSIO, A. & SILVEIRA, F.A. 2007a. Orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae) of Atlantic Forest fragments inside an urban area in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, 36:186-191.
- NEMÉSIO, A. & SILVEIRA, F.A. 2007b. Diversity and distribution of orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) with a revised checklist of their species. *Neotropical Entomology*, 36:874-888.
- NEMÉSIO, A. & SILVEIRA, F.A. 2010. Forest fragments with larger core areas better sustain diverse orchid bee faunas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Neotropical Entomology*, 39.
- NEMÉSIO, A. 2004. *Composição e riqueza em espécies e abundância de machos de Euglossina (Hymenoptera: Apidae: Apini) de remanescentes florestais de Mata Atlântica no estado de Minas Gerais*. (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- NEMÉSIO, A. 2007. The community structure of male orchid bees along the Neotropical Region. *Revista Brasileira de Zootecias*, 9:151-158.
- NEMÉSIO, A. 2008. Orchid bee community (Hymenoptera, Apidae) at an altitudinal gradient in a large forest fragment in south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zootecias*, 10:249-256.
- NEMÉSIO, A. 2009. Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa*, 2041:1-242.
- NEMÉSIO, A.; AUGUSTO, S.C. & ALMEIDA, E.A.B. 2007. *Euglossa decorata* Smith (Hymenoptera: Apidae) in central Brazil – biogeographic implications. *Lundiana*, 8:57-61.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F.G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, R.G.; SIMPSON, G.L.; SOLYMOS, P.; HENRY, M.; STEVENS, H. & WAGNER, H. 2010. *Vegan*: Community Ecology Package. R package version 1.17-0. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- OLIVEIRA, M.L. & CAMPOS, L.A.O. 1995. Abundância, riqueza e diversidade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera: Apidae) em florestas contínuas de terra firme na Amazônia central, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12:547-556.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32:793-810.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2000. Padrões florísticos de matas ciliares da região do Cerrado e a evolução das paisagens do Brasil Central durante o Quaternário Tardio. In: Rodrigues, R.R.; Leitão-Filho, H.F. (Eds), *Matas ciliares: conservação e recuperação*. EDUSP/FAPESP, São Paulo, p. 73-89.
- OTERO, J.T. & SANDINO, J.C. 2003. Capture rates of male euglossine bee across a human intervention gradient, Chocó region, Colombia. *Biotropica*, 35(4):520-529.
- PEARSON, D.L. & DRESSLER, R.L. 1985. Two-year study of male orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) attraction to chemical baits in lowland south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 1:37-54.
- PERUQUETTI, R.C.; CAMPOS, L.A.O.; COELHO, C.D.P.; ABRANTES, C.V.M. & LISBOA, L.C.O. 1999. Abelhas Euglossini (Apidae) de áreas de Mata Atlântica: abundância, riqueza e aspectos biológicos. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16:101-118.
- PRADO, D.E. & GIBBS, P.E. 1993. Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80:902-927.
- QUINN, G.P. & KEOUGH, M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, 537 p.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2009. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.R-project.org>.
- RAMALHO, A.V.; GAGLIANONE, M.C. & OLIVEIRA, M.L. 2009. Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53:95-101.
- RAMÍREZ, S.; ROUBIK, D.W.; SKOV, C. & PIERCE, N.E. 2010. Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100:552-572.
- REBÊLO, J.M.M. & SILVA, F.S. 1999. Distribuição das abelhas Euglossini (Hymenoptera, Apidae) no estado do Maranhão. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 26:379-391.
- REBÊLO, J.M.M. & GARÓFALO, C.A. 1997. Comunidades de machos de Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) em matas semidecíduas do nordeste do estado de São Paulo. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 26:787-799.

- RON, S.R. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71:379-402.
- ROUBIK, D.W. & HANSON, P.E. 2004. *Orchid bees of Tropical America. Biology and field guide*. INBio, San José, Costa Rica.
- SANTOS, G.M.; BISPO, P.C. & AGUIAR, C.M.L. 2009. Fluctuations in richness and abundance of social wasps during the dry and wet seasons in three phyto-physiognomies at the tropical dry forest of Brazil. *Community and Ecosystem Ecology*, 38(6):1613-1617.
- SASTRE, P. & LOBO, J.M. 2009. Taxonomist survey biases and the unveiling of biodiversity patterns. *Biological Conservation*, 142:462-467.
- SILVA, F.S. & REBÊLO, J.M.M. 1999. Distribuição das abelhas Euglossini (Hymenoptera: Apidae) no estado do Maranhão, Brasil. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 28:389-401.
- SILVA, F.S. & REBÊLO, J.M.M. 2002. Population dynamics of Euglossinae bees (Hymenoptera, Apidae) in an early second-growth forest of Cajual Island, in the state of Maranhão, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62:15-23.
- SILVA, J.M.C. & CASTELETTI, C.H.M. 2003. Status of the biodiversity of the Atlantic forest of Brazil. In: Galindo-Leal, C. & Câmara, I.G. *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends, and outlook*. (Eds.), Center for Applied Biodiversity Science and Island Press, Washington, p. 43-59.
- SILVA, O. & REBÊLO, J.M.M. 2009. Primeiro registro de *Euglossa stilbonota* Dressler (Apidae: Euglossini) fora da Floresta Amazônica: implicações biogeográficas. *Neotropical Entomology*, 38:880-882.
- SILVA, O.; REGO, M.M.; ALBUQUERQUE, P.M.C. & RAMOS, M.C. 2009. Abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em área de restinga do nordeste do Maranhão. *Neotropical Entomology*, 38(2):186-196.
- SILVA, R.R. & SILVESTRE, R. 2004. Riqueza da fauna de formigas (Hymenoptera: Formicidae) que habita as camadas superficiais do solo em Seara, Santa Catarina. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 44(1):1-11.
- SILVA, R.R.; FEITOSA, R.S.M. & EBERHARDT, F. 2007. Reduced ant diversity along a habitat regeneration gradient in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 240:61-69.
- SKOV, C. & WILEY, J. 2005. Establishment of the neotropical orchid bee *Euglossa viridissima* (Hymenoptera: Apidae) in Florida. *Florida Entomologist*, 88:225-227.
- SOFIA, S.H. & SUZUKI, K.M. 2004. Comunidades de machos de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em fragmentos florestais no sul do Brasil. *Neotropical Entomology*, 33(6):693-702.
- STORCK-TONON, D.; MORATO, E.F. & OLIVEIRA, M.L. 2009. Fauna de Euglossina (Hymenoptera: Apidae) da Amazônia Sul-Occidental, Acre, Brasil. *Acta Amazonica*, 39:693-706.
- TER BRAAK, C.J.F. 1995. Ordination. In: Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R., (Eds), *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 91-173.
- TONHASCA JR., A.; BLACKMER, J.L. & ALBUQUERQUE, G.S. 2002. Abundance and diversity of euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 34:416-422.
- VIANA, B.F.; KLEINERT, A.M.P. & NEVES, E.L. 2002. A comunidade de Euglossini (Hymenoptera, Apidae) das dunas litorâneas do Abaeté, Salvador, Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46(4):541-547.
- WESTROP, S.R. & ADRAIN, J.M. 2001. Sampling at the species level: Impact of spatial biases on diversity gradients. *Geology*, 29:903-906.
- WIKELSKI, M.; MOXLEY, J.; EATON-MORDAS, A.; LÓPEZ-URIBE, M.M.; HOLLAND, R.; MOSKOWITZ, D.; ROUBIK, D.W. & KAYS, R. 2010. Large-range movements of Neotropical orchid bees observed via radio telemetry. *PLoS ONE*, 5:1-6.
- WILMS, W. 1995. *Die Bienenfauna im Küstenregenwald Brasiliens und ihre Beziehungen zu Blütenpflanzen: Fallstudie Boracéia*, São Paulo. (Tese de Doutorado), Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil / Fakultät für Biologie der Eberhard-Karls-Universität Tübingen, Germany, 219 p.
- WITTMANN, D.; HOFFMANN, M.; & SCHOLZ, E. 1988. Southern distributional limits of euglossine bees in Brazil linked to habitats of the Atlantic- and Subtropical Rain Forest (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Entomologia Generalis*, 14:53-60.

Recebido em: 08.09.2010

Aceito em: 09.11.2010

Impresso em: 10.12.2010