



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE
RECURSOS NATURAIS

ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL DE ABELHAS DAS ORQUÍDEAS
(HYMENOPTERA: APIDAE: EUGLOSSINA) EM DOIS ESTÁGIOS
SUCCESIONAIS DE UMA FLORESTA TROPICAL NA AMAZÔNIA SUL-
OCIDENTAL, BRASIL

Ysadhora Gomes de Lima

Rio Branco, Acre
Dezembro
2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE
RECURSOS NATURAIS

ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL DE ABELHAS DAS ORQUÍDEAS
(HYMENOPTERA: APIDAE: EUGLOSSINA) EM DOIS ESTÁGIOS
SUCESSIONAIS DE UMA FLORESTA TROPICAL NA AMAZÔNIA SUL-
OCIDENTAL, BRASIL

YSADHORA GOMES DE LIMA

ORIENTADOR: DR. ELDER FERREIRA MORATO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais da Universidade Federal do Acre, como um dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestra em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais.

Rio Branco, Acre
Dezembro
2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ACRE
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E MANEJO DE
RECURSOS NATURAIS

Estratificação vertical de abelhas das orquídeas (Hymenoptera: Apidae:
Euglossina) em dois estágios sucessionais de uma floresta tropical na
Amazônia Sul-Occidental, Brasil

YSADHORA GOMES DE LIMA

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Manejo de Recursos
Naturais da Universidade Federal do Acre, como um dos requisitos necessários à
obtenção do título de Mestra em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais.

Defendida em 19 de dezembro de 2016

APROVADA POR:

Dr. Armando Muniz Calouro _____

Dr. Henrique Augusto Mews _____

Dr. Marcio Luiz de Oliveira _____

Dra. Maria Cristina Gaglianone _____

Rio Branco, Acre
Dezembro
2016

À minha família, por todo apoio e dedicação,
pois proporcionaram eu estar aqui hoje.

*“O amor inunda tudo: das profundezas gloriosas do oceano,
até além da estrela mais distante.”*

(Santa Hildegarda de Bingen)

*“Não podemos entrar duas vezes no mesmo rio,
pois como as águas, nós mesmos já somos outros.”*

(Heráclito de Éfeso)

AGRADECIMENTOS

Gratidão à Deus pela oportunidade de estar aqui e por me dar condição, inspiração, vontade, coragem e alegria de realizar este trabalho.

Aos meus pais, Maria Da Luz Gomes e Martinho Ferreira de Lima pela dedicação e zelo na minha formação como ser humano.

Agradeço profundamente ao meu querido orientador e amigo Elder Ferreira Morato por sua dedicação e compromisso em ser professor. Agradeço por ter me aceitado como orientada de mestrado e acreditado neste trabalho. Agradeço por tudo que, pacientemente, me ensinou como profissional, mas também como exemplo de Ser Humano. Agradeço por seu auxílio e presença no trabalho de campo, pois significaram mais oportunidades de aprendizado científico, e....cultural! Rs...!

À minha irmã Ydhusana Lima pela disposição em ouvir os desabafos e preocupações do meu trabalho, e claro, por ouvir meus entusiasmos e alegrias também.

Ao pai da minha filha, Mayk Rocha Sampaio e à toda sua família, especialmente, à Terezinha Rocha Sampaio e Joceline Coelho Rocha por todo apoio e compreensão nas minhas ausências, e por todo auxílio com a minha pequena e amada filha Maysa Gomes Sampaio.

Agradeço, especialmente, à minha querida amiga e irmã de coração, Giselle Monteiro, por sua preciosa amizade e companheirismo em todos os momentos. Agradeço por sua disposição em me ouvir, e gentilmente, trazer palavras de conforto, carinho, confiança, amor e orientação, pois me fortaleceram um tanto durante o mestrado.

Às minhas queridas amigas e companheiras de profissão, Renata Flor, Amanda Batista e Rafaella Damasceno pelos momentos compartilhados nesta empreitada sincronizada de mestrado. Estivemos e sempre estamos nos apoiando e acreditando umas nas outras.

As amigas, Leticia Chaves e Lídia Cavalcante por terem auxiliado na montagem das abelhas, e a Renata flor e Jailini Araújo pela ajuda na coleta dos dados de estrutura da vegetação.

Aos meus queridos professores, Armando Muniz Calouro, Rosélia Marques, Edson Guilherme, Lisandro Juno e, especialmente, ao Elder Morato por me oportunizar conhecer o singular mundo das abelhas das orquídeas, que me inspiraram a ingressar no mestrado.

Ao Sr. Robson, um auxiliar de campo singular, com um tanto de experiência e história para contar. Foi uma honra compartilhar tantos momentos de alegria, de desafio, de tensão, de exaustão, de chuva, de sol, de longas caminhadas, de paciência pra me ensinar a andar na mata e no tabocal...rs, de superação (nos dias que entramos na floresta de madrugada), de coragem e de vitória! São momentos valiosos, gravados na memória do coração! Gratidão!

Ao Dr. Fernando Silveira, por, gentilmente, ter me recebido no laboratório de abelhas da UFMG, e especialmente, à José Eustáquio Júnior pela identificação de parte das abelhas, e por ter me ensinado um tanto sobre identificação de Euglossina durante o período que estive com ele.

À Patrícia Nakayama por sua preciosa ajuda nas análises dos dados no programa R, e por seu carinho e disposição em ajudar sempre! Grata querida!

A todos os amigos da Ecologia de Campo no Parque Estadual Chandless! Foram bons e inesquecíveis momentos vividos! Amanda, Jailini, Richarly, Drielly, Thomaz, Eliene, Dany Paiva, Thais, Luiz, Renata Flor, Salatiel... enfim, a todos!

Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais da Universidade Federal do Acre, por todo apoio concedido durante o mestrado.

Aos financiadores desse projeto: ao PPGMECO por meio do PROAP e a CAPES pela bolsa de mestrado concedida, pois viabilizaram a realização deste projeto.

E a todos os brasileiros (a) que financiaram meus estudos em instituições públicas de ensino por meio do pagamento de impostos.

Ysadhora Gomes de Lima

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
MATERIAL E MÉTODOS	9
Área de estudo	9
Amostragem e identificação das abelhas	10
Caracterização das áreas amostrais.....	13
Análise dos dados	14
RESULTADOS	18
Estrutura da vegetação.....	18
Microclima: estratos e estágios sucessionais da vegetação	20
Euglossina: estratificação vertical	23
DISCUSSÃO	30
CONCLUSÕES	40
REFERÊNCIAS	41
ANEXO I	50

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** Localização das áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomar-Acre, Brasil. Fonte: Google Earth.....10
- Figura 2** Armadilha e *datalogger* instalados no sub-bosque de floresta primária (FP) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard-Acre, Brasil.....11
- Figura 3** Armadilha e *datalogger* instalados no sub-bosque de floresta secundária (FS) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard-Acre, Brasil.....11
- Figura 4** Armadilha e *datalogger* instalados na copa de floresta primária (FP) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard-Acre, Brasil.....12
- Figura 5** Armadilha e *datalogger* instalados na copa de floresta secundária (FS) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard-Acre, Brasil.....12
- Figura 6** Análise de ordenação dos componentes principais (PCA) das variáveis da estrutura da vegetação de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil. FP = floresta primária e FS = floresta secundária.....19
- Figura 7** Temperatura média e umidade relativa média do ar no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental. SUB = sub-bosque e COPA= copa.....20
- Figura 8** Relação entre a riqueza total de espécies de Euglossina e a temperatura média diária no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Acre, Brasil. SUB= sub-bosque.....21
- Figura 9** Relação entre a riqueza média de espécies de Euglossina por amostra e a temperatura média diária no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil. SUB= sub-bosque.....21
- Figura 10** Relação entre a riqueza total de espécies de Euglossina e a umidade relativa média do ar no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.....22
- Figura 11** Relação entre a riqueza média de espécies de Euglossina por amostra e a umidade relativa média do ar no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.....22
- Figura 12** A) Riqueza média por amostra de espécies de abelhas Euglossina de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental. B) Riqueza média por amostra de espécies de abelhas Euglossina no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil. SUB= sub-bosque.....26

- Figura 13** Abundância relativa das espécies de abelhas Euglossina coletadas no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.....**27**
- Figura 14** Abundância relativa das espécies de abelhas Euglossina coletadas em áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) em um gradiente de distância dos pontos de coleta dentro do fragmento florestal até a borda mais próxima, na Amazônia Sul-Occidental.....**28**
- Figura 15** Ordenação (NMDS) da composição das assembleias de abelhas Euglossina de sub-bosque e copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil. Porcentagem de explicação dos dois eixos = 88 % e *Stress* = 0,09. Sub= sub-bosque.....**29**

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Valor médio (\pm desvio padrão) das variáveis da estrutura da vegetação de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Fazenda Experimental Catuaba/UFAC, Senador Guiomard-Acre, Amazônia Sul-Occidental, Brasil. DAP = diâmetro altura do peito.18
- Tabela 2** Abundância e riqueza de abelhas Euglossina no sub-bosque e na copa de dois estágios sucessionais de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.24
- Tabela 3** Valor individual de indicação (*IndVal*) das espécies de abelhas Euglossina coletadas no sub-bosque e na copa de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.26

- * **Estratificação vertical de abelhas das orquídeas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) em dois estágios sucessionais de uma floresta tropical na Amazônia Sul-Occidental, Brasil**

- * O presente trabalho segue as normas do periódico Journal of Insect Conservation (Anexo 1)

Estratificação vertical de abelhas das orquídeas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) em dois estágios sucessionais de uma floresta tropical na Amazônia Sul-Occidental, Brasil

Ysadhora Gomes de Lima¹ & Elder Ferreira Morato²

¹ Programa de Pós-graduação em Ecologia e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Federal do Acre, *Campus* Universitário – Rodovia BR-364, km-04, Distrito Industrial. Caixa Postal 500. CEP: 69920-900. Rio Branco-Acre, Brasil.

² Universidade Federal do Acre, Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, *Campus* Universitário - Rodovia BR-364, km-04, Distrito Industrial. Caixa postal 500. CEP: 69920-900. Rio Branco-Acre, Brasil.

¹Email: ysadhoralima@gmail.com

RESUMO

Euglossina são conhecidas popularmente como abelhas das orquídeas, devido à íntima relação de polinização com suas flores. São endêmicas da região Neotropical e possuem grande capacidade de voo, sendo por isso, consideradas importantes polinizadoras de plantas com distribuição dispersa e rara nas florestas tropicais. Desde o solo até a copa das árvores de uma floresta, animais e plantas estão distribuídos em diferentes tipos de habitats. A heterogeneidade espacial das florestas tropicais estabelece diferenças microclimáticas em um gradiente vertical. Poucos estudos abordaram a estratificação vertical dessas abelhas. Este trabalho teve por objetivos, investigar se as assembleias de abelhas Euglossina diferem em abundância, riqueza e composição de espécies no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária e secundária; se a distância das áreas amostrais em relação à borda do fragmento influencia estas características das suas assembleias e se fatores microclimáticos como temperatura e umidade do ar influenciam a distribuição dessas abelhas nos estratos de sub-bosque e copa desses dois estágios sucessionais da floresta. As abelhas foram coletadas no sub-bosque e na copa de três áreas de floresta primária e três áreas de floresta secundária, localizadas dentro de um remanescente florestal no estado do Acre. Foram realizadas dez coletas de abelhas em cada uma das áreas, ao longo de seis meses de amostragem, de julho a dezembro de 2015. As assembleias de abelhas apresentaram uma estratificação vertical bem definida nos dois estágios sucessionais de floresta. As áreas de floresta primária registraram menor temperatura média e maior umidade relativa média do ar, bem como maior abundância e riqueza de abelhas. Temperatura média menor e maior umidade relativa média do ar foram registradas no sub-bosque dos dois estágios sucessionais, bem como maior abundância e riqueza de abelhas. Maior similaridade da composição faunística ocorreu entre os sub-bosques das florestas primária e secundária, do que entre a copa e o sub-bosque de cada uma. As áreas que apresentaram maior semelhança em relação à estrutura da vegetação, também foram mais semelhantes em relação à composição faunística. O estágio sucessional das áreas não influenciou o padrão de estratificação encontrado. Contudo, as áreas de floresta secundária localizadas na borda do fragmento apresentaram menor abundância e riqueza de abelhas.

Palavras chave: Distribuição vertical, sucessão florestal, microclima

Vertical stratification of orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) in two successional stages of a tropical forest in the South-Western Amazonia, Brazil

ABSTRACT

Euglossina are popularly known as orchid bees due to the close relationship of pollination with their flowers. They are endemic to the Neotropical region and have great flying capacity and are therefore considered important pollinators of plants with dispersed and rare distribution in tropical forests. From the ground to the canopy of a forest, animals and plants are distributed in different types of habitats. The spatial heterogeneity of tropical forests establishes microclimatic differences in a vertical gradient. Few studies have addressed the vertical stratification of these bees. The objective of this study was to investigate whether Euglossina bees assemblages differ in abundance, richness and species composition between the understory and the canopy of primary and secondary forest areas; whether the distance of the sample areas in relation to the edge of the fragment influences these characteristics of their assemblages and whether microclimatic factors such as temperature and humidity of the air influence the distribution of these bees in the understory and canopy strata of these two successional stages of the forest. The bees were collected in the understory and in the canopy of three primary forest and three secondary forest areas, located within a forest remnant in the state of Acre. Ten bee collections were carried out in each of the areas, during six months of sampling, from July to December, 2015. The assemblages of bees presented a well defined stratification in the two successional stages of the forest. The primary forest areas recorded lower mean temperature and higher average relative air humidity, as well as greater abundance and richness of bees. Lower mean temperature and higher mean relative air humidity were recorded in the sub-forest of the two successional stages, as well as greater abundance and richness of bees. Higher similarity of faunal composition occurred between sub-forests of primary and secondary forests than between canopy and understory of each. The areas that presented the greatest similarity in relation to the structure of the vegetation were also more similar in relation to the faunistic composition. Therefore, the successional stage of the areas did not influence the stratification pattern found. However, the secondary forest areas located at the edge of the fragment presented lower abundance and richness of bees.

Key words: Vertical distribution, forest succession, microclimate

INTRODUÇÃO

Os insetos contribuem grandemente com a alta diversidade das florestas tropicais. Esses invertebrados desempenham papéis importantes na manutenção dos ecossistemas terrestres, pois realizam processos fundamentais como polinização, predação, dispersão de sementes, herbívoros e ainda facilitam a decomposição da matéria orgânica, influenciando a produção primária e secundária (Didham et al. 1996; Halffter et al. 2001).

As interações entre plantas e animais polinizadores são altamente importantes do ponto de vista econômico (Kearns et al. 1998), pois promovem a diversidade genética vegetal, benefícios na produção de alimentos e matérias primas provenientes das plantas. Os serviços prestados pela polinização em escala global foram recentemente estimados em cerca de 235 bilhões de dólares anuais, representando de 5% a 8% da produção agrícola mundial (Potts et al. 2016).

Com cerca de 20.000 espécies reconhecidas no mundo e a maioria de hábito solitário, as abelhas desempenham funções ecológicas essenciais em uma floresta, pois são exímias polinizadoras de diversos grupos de plantas, algumas de importância econômica e outras que dependem, exclusivamente, desses organismos para persistência de suas populações (Michener 2007). Estima-se que as abelhas sejam responsáveis pela polinização de 80% das espécies vegetais em uma floresta tropical (Bawa et al. 1985).

As abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) são conhecidas popularmente como abelhas das orquídeas, devido à íntima relação com muitas espécies dessas plantas, uma vez que os machos dessas abelhas coletam substâncias odoríferas em suas flores, sendo seus principais polinizadores (Dressler 1982). Tais substâncias são coletadas não só em Orchidaceae, mas também em representantes de Amaryllidaceae,

Apocynaceae, Araceae, Euphorbiaceae, Haemodoraceae, Bignoniaceae, Solanaceae, Iridaceae e Theaceae (Ramírez et al. 2002; Carvalho & Machado 2002; Braga & Garófalo 2003), e ainda, em madeira podre, frutas em decomposição e fezes (Ackerman 1983; Rebêlo & Garófalo 1991).

A importância dessas substâncias para Euglossina precisa ser mais profundamente investigada. Alguns pesquisadores sugerem que servem para o acasalamento, atraindo machos e fêmeas pela transformação dessas substâncias em feromônios sexuais. Pode ser também que os machos apresentem essas substâncias para as fêmeas, como forma de demonstrar suas melhores habilidades em coletar diferentes compostos (Eltz et al. 2003; Bembé 2004).

Em geral, são abelhas robustas, com diferenciada coloração do tegumento em brilhantes tons metálicos, uma glossa relativamente longa e pernas diferenciadas nos machos (Silveira et al. 2002). Abrangem pouco mais de 200 espécies distribuídas em cinco gêneros. São encontradas desde o Norte da Argentina até o Sul dos Estados Unidos (Silveira et al. 2002; Roubik & Hanson 2004).

Os cinco gêneros em que estão distribuídas as espécies da sub-tribo Euglossina, incluem três de vida livre, *Eufriesea*, *Eulaema* e *Euglossa* e dois cleptoparasitas, *Exaerete* e *Aglae* (Dodson et al. 1969). Essas abelhas possuem grande capacidade de voo, e podem percorrer distâncias de até 23 km dentro de uma floresta (Janzen 1971). Por isso, são consideradas importantes polinizadores de plantas com distribuição dispersa e rara nas florestas tropicais (Zucchi et al. 1969).

Mais ou menos 700 espécies de orquídeas, o equivalente a 10% das espécies neotropicais, são polinizadas por machos de Euglossina (Ackerman 1983; Ramírez et al. 2002). Duas subtribos de Orchidaceae, Stanhopeinae e Catasetinae, dependem exclusivamente da polinização dessas abelhas (Williams & Whitten 1983). Euglossina

também são os principais polinizadores da castanheira, *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae), com grande ocorrência no estado do Acre, além de ser uma espécie de importância econômica (Santos 2010).

As assembleias de abelhas Euglossina apresentam sazonalidade bem acentuada. Alguns trabalhos têm encontrado maior pico de abundância no final da estação seca e início da chuvosa (Rebêlo & Garófalo 1991; Oliveira 1999; Silveira et al. 2002). No entanto, isto pode mudar dependendo da região. Nas florestas estacionais do estado do Rio de Janeiro, por exemplo, maior abundância foi encontrada na estação seca (Aguiar & Gaglianone 2008).

Nemésio & Silveira (2007) distinguiram três zonas biogeográficas para a composição e diversidade da comunidade de abelhas das orquídeas: América Central (76 espécies), Bacia Amazônica (127) e Mata Atlântica brasileira (62). Na Costa Rica e Panamá, abelhas das orquídeas atingem maior diversidade de suas comunidades a cerca de 800 m acima do nível do mar (Roubik & Hanson 2004).

O desmatamento de florestas primárias e secundárias é uma prática comum na região amazônica. Após serem queimadas, as áreas são usadas para o cultivo ou pastagens. Posteriormente, os solos tornam-se inférteis, as áreas são abandonadas, e nelas ocorre a sucessão secundária (Fujisaka et al. 1996). Com o passar dos anos, estabelecem-se verdadeiros mosaicos de vegetação, de estágios sucessionais mais e menos avançados compondo a paisagem regional (Fujisaka et al. 1996; Lu et al. 2003).

Áreas de floresta primária são mais heterogêneas, e desta forma, possuem uma maior variação espacial na distribuição de recursos e no microclima (Borges e Brown 2001). A heterogeneidade espacial é um fator estrutural de grande importância na manutenção da diversidade em fragmentos florestais (Stallings 1990; Brown 1991). Esse fator é normalmente associado à ocorrência de um maior número de microhabitats,

promovendo, conseqüentemente, a coexistência de um maior número de espécies (Gonçalves & Louzada 2005). Strong et al. (1984) relataram que a riqueza de insetos aumentou com o avanço da sucessão secundária, determinada pelo aumento da riqueza de espécies arbóreas.

Desde o solo até a copa das árvores de uma floresta, plantas e animais estão distribuídos em diferentes tipos de habitat, que compõem as distintas camadas verticais de uma floresta (Smith 1973). A composição das comunidades vegetais, sua distribuição e organização estrutural criam ambientes diferenciados, e que podem definir uma estratificação vertical de recursos em geral para outras comunidades biológicas (Smith 1973; Schulze et al. 2001; Yanoviak et al. 2003). Devido à alta complexidade das florestas tropicais, a distribuição dos organismos também responde a variações nas condições microclimáticas e na quantidade de recursos presentes nos diferentes estratos florestais (Basset et al. 2003; Grimbacher & Stork 2007).

Não existe um método reconhecido para se estabelecer o número de estratos que compõem uma floresta. A definição dos estratos em florestas tropicais, em geral, tem sido feita com base na divisão arbitrária das árvores em classes de altura (Durigan 2009). O número de estratos e a altura de cada um deles mudam de acordo com o tipo de vegetação, relações competitivas entre as plantas, restrições e perturbações naturais e humanas (Souza et al. 2003).

Estudos têm sido realizados para verificar a composição faunística em diferentes estratos florestais e com diferentes grupos de animais, por exemplo, morcegos, aves e roedores marsupiais (Bernard 2001; Walther 2002; Vieira & Monteiro-filho 2003), e mais amplamente em artrópodes (Basset et al. 2003; Charles & Basset 2005; Vasconcelos & Vilhena 2006; Grimbacher & Stork 2007; Brehm 2007; Tregidgo et al. 2010; Neves et al. 2013). Ramalho et al. (2004) estudaram a relação das abelhas sem

ferrão e as árvores em floração em massa no dossel da mata atlântica, e concluíram que a grande concentração de abelhas na copa, em busca de pólen e néctar, otimiza a fecundação cruzada, reforçando a reprodução das plantas e contribuindo para a autorregeneração das florestas.

Os fatores abióticos, como luminosidade, umidade do ar, temperatura e velocidade do vento influenciam a distribuição dos insetos nos diferentes estratos florestais (Basset, 1992; Grimbacher & Stork 2007). Checa (2014) verificou que as variáveis climáticas, como luminosidade e umidade relativa do ar, e estruturais, como abertura de dossel, densidade da vegetação e diâmetro médio das árvores, foram preditores da estrutura e composição das assembleias de borboletas em uma reserva florestal na porção ocidental do Equador.

Fatores microclimáticos, como temperatura e umidade relativa do ar, exercem grande influência sobre *Euglossina* (Roubik 1993; Oliveira & Campos 1996; Bezerra & Martins 2001). Fatores bióticos, como a quantidade de recursos florais disponíveis, também determinam a riqueza e a composição dessas abelhas em ambientes de floresta (Armbruster 1993; Roubik & Hanson 2004).

De modo geral, nos estudos sobre a estratificação vertical de *Euglossina*, maior abundância e riqueza dessas abelhas tem sido encontrada no sub-bosque. Roubik (1993) em florestas no Panamá, com estudo de longo prazo, encontrou maior abundância e riqueza dessas abelhas no sub-bosque do que na copa. Martins & Souza (2005) na Mata Atlântica também encontraram maior riqueza dessas abelhas no sub-bosque. A abundância não diferiu significativamente, mas no sub-bosque foi quase o dobro do encontrado na copa. Por outro lado, Oliveira & Campos (1996) na Amazônia Central, não encontraram diferenças para a abundância e a riqueza. No entanto, uma maior diversidade dessas abelhas ocorreu no estrato de copa.

Apesar da crescente quantidade de trabalhos sobre as abelhas Euglossina, poucos estudaram sua distribuição nos estratos florestais. Conhecer a estrutura das assembleias dessas abelhas, bem como os fatores determinantes da sua estruturação em diferentes fisionomias vegetais, são fundamentais para direcionar medidas eficientes à conservação do grupo, levando em consideração, a importância desses polinizadores na manutenção das comunidades vegetais (LaSalle & Gauld 1993).

Portanto, considerando a importância ecológica das abelhas Euglossina como polinizadoras de muitas espécies de plantas nas florestas tropicais, e o seu relevante papel de bioindicadoras de áreas conservadas e perturbadas, o objetivo deste trabalho foi investigar a estratificação vertical das assembleias de abelhas Euglossina em áreas de floresta primária e secundária. Mais especificamente, procurou-se responder as seguintes questões: a) O estágio de sucessão florestal influencia na abundância, riqueza e composição de abelhas Euglossina encontradas no sub-bosque e na copa? b) A distância das áreas amostrais em relação à borda do fragmento influencia na abundância, riqueza e composição de abelhas Euglossina? c) Fatores microclimáticos como temperatura e umidade relativa do ar influenciam na estratificação vertical dessas abelhas?

Área de estudo

O presente trabalho foi realizado na Fazenda Experimental Catuaba (FEC), um remanescente florestal pertencente à Universidade Federal do Acre, localizado na região rural do município de Senador Guiomard (10° 4' 40"S e 67° 37' 35"O) e com uma área de aproximadamente 1.200 ha (Medeiros et al. 2013). A vegetação original da FEC é de floresta tropical de terra firme e inclui floresta aberta com bambus e palmeiras (forma predominante), floresta densa, florestas secundárias (capoeiras) que se encontram nas margens do fragmento e pastagens. O dossel é aberto, e varia entre 20 e 40 m de altura. A área possui relevo suavemente ondulado, o qual difere apenas próximo à rede de drenagem, que é constituída por nove igarapés. Os tipos de solo são, predominantemente, latossolo vermelho e podzólico vermelho (Acre 2000).

Nesse fragmento foram escolhidas três áreas de floresta primária sem histórico de grandes perturbações, como corte raso ou queimadas, denominadas neste estudo como FP1, FP2 e FP3 e três áreas de floresta secundária, que se encontram em estado de sucessão secundária resultante do abandono de cultivo agrícola de subsistência, denominadas aqui de FS1, FS2 e FS2 (Fig. 1). As áreas FS1 e a FS2 estão em regeneração há 24 anos, e a FS3 há 26 anos.

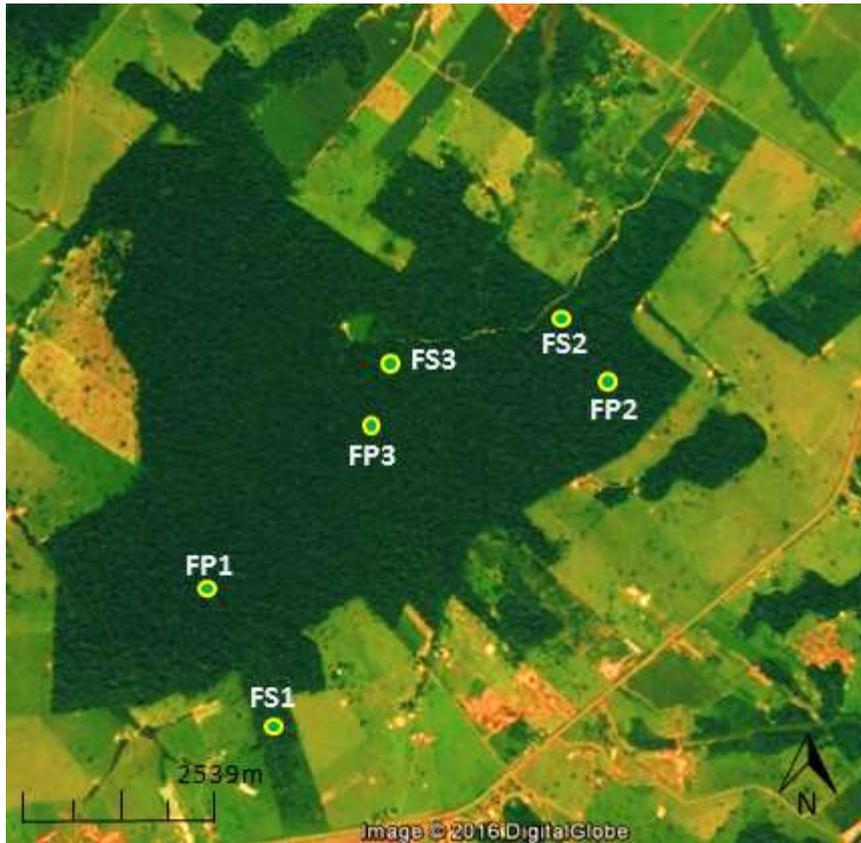


Fig. 1 Localização das áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomar-Acre, Brasil. Fonte: Google Earth.

Amostragem e identificação das abelhas

As abelhas foram coletadas com o uso de cinco substâncias odoríferas empregadas como iscas atrativas, a saber, salicilato de metila, cineol, eugenol, vanilina e acetato de benzila, amplamente utilizadas em outros estudos (Oliveira & Campos 1996; Storck-Tonon et al. 2009). As substâncias odoríferas foram usadas para umedecer um algodão que, posteriormente, foi inserido em uma armadilha confeccionada a partir de garrafa P.E.T. de dois litros, com três aberturas laterais para entrada das abelhas (Fig. 2). As armadilhas foram instaladas em árvores, de modo a ficarem dispostas em duas diferentes alturas, a 1,5 m no sub-bosque e entre 15-25 m de altura na copa (Fig. 3, 4 e 5).



Fig. 2 Armadilha e *datalogger* instalados no sub-bosque de floresta primária (FP) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard-Acre, Brasil.



Fig. 3 Armadilha e *datalogger* instalados no sub-bosque de floresta secundária (FS) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard-Acre, Brasil.



Fig. 4 Armadilha e *datalogger* instalados na copa de floresta primária (FP) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard-Acre, Brasil.



Fig. 5 Armadilha e *datalogger* instalados na copa de floresta secundária (FS) na Fazenda Experimental Catuaba, Senador Guiomard-Acre, Brasil.

Cada área de floresta primária (FP1, FP2 e FP3) e secundária (FS1, FS2 e FS3) constituiu uma unidade amostral. Cada unidade amostral era composta de cinco árvores, distribuídas em um raio de 1 ha, e a uma distância mínima de 10 m uma da outra. Cada árvore continha uma armadilha presa no sub-bosque e outra na copa, e um tipo de substância odorífera. Cada unidade amostral tinha 10 armadilhas, cinco no sub-bosque e cinco na copa.

O período de coleta se estendeu de julho a dezembro de 2015, totalizando seis meses de amostragem, e foram realizadas 10 coletas em cada uma das seis unidades amostrais. As armadilhas com iscas odoríferas operaram na floresta das 7:00 às 15:00, uma vez que é nessa faixa de horário que as abelhas *Euglossina* são mais ativas (Roubik 1989; Oliveira 1999).

A temperatura do ar e a umidade relativa do ar foram determinadas por meio de *dataloggers* (*Datalogger - Instrutherm - HT-500*) com precisão de $\pm 3\%$ UR (umidade relativa) e 1°C . Os *dataloggers* foram instalados nas armadilhas do sub-bosque e da copa de todas as árvores de cada uma das unidades amostrais, e operaram no mesmo período de tempo das coletas.

A identificação das abelhas foi realizada com o uso de uma coleção de referência e por consulta a um taxonomista do Laboratório de Abelhas da Universidade Federal de Minas Gerais/UFMG.

Caracterização das áreas amostrais

Em cada uma das seis áreas amostrais foi estabelecido um transecto de 1000 m^2 , dividido em quatro parcelas de 250 m^2 ($25 \times 10\text{ m}$), onde foram medidas a densidade arbórea, a circunferência à altura do peito das árvores ($\text{CAP} > 16\text{ cm}$), e a densidade de palmeiras com altura mínima de 1 m. Os valores de CAP foram usados para o cálculo da área basal. Em parcelas de 100 m^2 ($25 \times 4\text{ m}$), dentro das parcelas maiores, foi

contado o número de colmos de bambu. Em parcelas de 500 m² (25 × 20), dentro das maiores, foi realizada a contagem de todos os forófitos que abrigavam epífitas e hemiepífitas das famílias Orchidaceae e Araceae, verificadas com auxílio de binóculo e contador serial. As flores dessas plantas estão entre as principais fontes de substâncias odoríferas de *Euglossina* (Dressler 1982; Ackerman 1983).

Para medir a porcentagem da cobertura do dossel foi usado um densiômetro de copa convexo. A cada cinco metros do transecto de 100 m foram realizadas quatro medidas de cobertura do dossel, nas direções norte, sul, leste e oeste. A média dessas quatro medidas definiu a porcentagem de cobertura do dossel em cada um dos pontos.

Para se obter a distância em metros de cada área até a borda mais próxima foi calculada a média da distância das cinco árvores de cada uma das áreas até a borda. Para se obter uma matriz de distância em metros entre as áreas foi considerada a distância entre as árvores mais próximas de cada uma das áreas, obtidas por meio de imagens de satélite do programa Google Earth Pro.

Para medir a variável altura do dossel foi utilizado o método de ponto-quadrantes (Krebs 1999). No transecto de 100 m de cada uma das áreas foi estabelecido um ponto-quadrantes a cada 10 m. Em cada quadrante foram escolhidas as duas árvores mais próximas, a primeira com diâmetro altura do peito (DAP \geq 10 cm e $<$ 30 cm), e a segunda com DAP \geq 30 cm, totalizando oito árvores por ponto quadrante e 80 árvores por transecto. Para medir a altura dessas árvores, foi utilizado o aplicativo para smartphone Smart Measure APK 1.6.4 2016.

Análise dos dados

Para responder a primeira pergunta foram comparadas a riqueza e a abundância de abelhas entre os ambientes e estratos. Para isso foram considerados os dados de riqueza total e riqueza média por coleta de cada um dos estratos e de cada uma das

unidades amostrais, o mesmo foi feito para a abundância. A comparação da abundância e da riqueza entre as florestas e entre os estratos foi realizada por meio do teste de Kruskal-Wallis, devido à heterocedasticidade das variâncias dos dados (Magurran 2004; Siegel & Castellan 2006).

Para verificar as possíveis diferenças da estrutura da vegetação entre as áreas de floresta primária e secundária, foi realizada uma análise de componentes principais (PCA) por meio de uma matriz de correlação das variáveis de DAP, densidade arbórea, área basal, altura de árvores, densidade de palmeiras, densidade de bambu, densidade de forófitos e abertura de dossel. Para verificar se a estrutura da vegetação influencia a riqueza das assembleias de abelhas nos diferentes ambientes, o fator 1 extraído da PCA foi correlacionado através do coeficiente r de Pearson com a riqueza e a riqueza média de espécies.

Matrizes de similaridade da composição de abelhas entre as áreas foram geradas, e, posteriormente, foram correlacionadas com uma matriz de distância espacial entre as áreas através do coeficiente de correlação de Pearson, para verificar a relação da composição de abelhas das áreas e a distâncias entre as mesmas. A significância da correlação foi obtida pelo teste de permutação de Mantel (Manly 1994).

Para determinar a associação das espécies de abelhas ao estágio sucessional de floresta e ao estrato florestal (sub-bosque ou copa) seguiu-se o método *IndVal* (Indicator Species Analysis) (Dufrene & Legendre 1997). Este método combina o grau de especificidade de uma determinada espécie para um status ecológico, por exemplo, tipo de habitat e sua fidelidade dentro do status, medida através da sua porcentagem de ocorrência (Mcgeoch et al. 2002).

Uma ordenação indireta por NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling-Minchin 1987) com dados de abundância das espécies foi realizada para investigar

possíveis diferenças na composição de abelhas entre os estratos e entre os ambientes. Com o intuito de minimizar os efeitos das unidades amostrais com abundância muito elevada, foi realizada uma padronização por local. Dessa forma, a abundância de cada espécie foi dividida pelo total da abundância de cada unidade amostral. A partir dessa padronização, o índice quantitativo de Bray-Curtis (Ludwig e Reynolds 1988) foi empregado para gerar a matriz de similaridade aplicada na ordenação. Diferenças na composição de abelhas entre os estratos entre os ambientes foram testadas por meio de uma PerMANOVA (análise de variância utilizando matrizes de distância) com 999 aleatorizações (Anderson 2001). O pacote *vegan* (Oksanen et al. 2016) foi utilizado para a realização do NMDS e da PerMANOVA.

Para responder a segunda pergunta foram correlacionados os dados de riqueza das áreas com a distância média em metros dos pontos de coleta de cada uma das áreas até a borda mais próxima, realizadas por meio do coeficiente r de Pearson.

Para responder a terceira pergunta, valores médios diários de umidade relativa do ar e temperatura foram comparados entre os estratos de cada um dos ambientes e entre os ambientes por meio do teste de Kruskal-Wallis, devido à heterocedasticidade das variâncias dos dados (Magurran 2004; Siegel & Castellan 2006). Cada estrato foi considerado como um tratamento e cada dia de amostragem constituiu uma repetição. Os valores médios para essas variáveis também foram comparados entre os dois tipos de florestas por meio do teste de Kruskal-Wallis. Os valores médios diários de temperatura e umidade relativa do ar por estrato foram correlacionados com a riqueza total e a riqueza média de abelhas, por intermédio dos coeficientes r de Pearson.

O programa Past 2.02 foi usado para o testar os dados de abundância e riqueza de abelhas e os dados de temperatura e umidade relativa do ar, comparados um a um, entre os estratos e entre os ambientes por meio do teste de Kruskal-Wallis. O programa

R 2.8.1 (R Development Core Team 2016) foi usado para a análise de componentes principais (PCA), para a correlação r de Pearson dos dados de riqueza e riqueza média com o eixo 1 da PCA, para o *Indval* (Indicator Species Analysis), para a análise de NMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling-Minchin 1987), para a PerMANOVA da composição de espécies e para confecção dos gráficos genéricos de abundância relativa das espécies nos estratos e ambientes, e da abundância relativa das espécies no gradiente de distância das áreas amostrais em relação à borda do fragmento.

RESULTADOS

Estrutura da vegetação

As médias de DAP, área basal, densidade arbórea, densidade de forófitos e altura de árvores foram superiores nas áreas de floresta primária. A densidade de colmos de bambus e abertura de dossel foram superiores nas áreas de floresta secundária (Tabela 1). Exceto a densidade de palmeiras, todas as outras variáveis diferiram significativamente entre os ambientes de floresta primária e secundária (Kruskal-Wallis; todos os p valores < 0,0002).

Tabela 1 Valor médio (\pm desvio padrão) das variáveis da estrutura da vegetação de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Fazenda Experimental Catuaba/UFAC, Senador Guiomard-Acre, Amazônia Sul-Occidental, Brasil. DAP = diâmetro altura do peito.

VARIÁVEIS	FP1	FP2	FP3	FS1	FS2	FS3
DAP (cm)	13,8 \pm 9,6	16,6 \pm 19,7	14,6 \pm 12,5	12,4 \pm 12,2	14,7 \pm 13,8	11,3 \pm 7,5
Densidade arbórea (ind.ha ⁻¹)	1520,0 \pm 509,1	1500,0 \pm 454,3	1600,0 \pm 190,4	630,0 \pm 143,8	1020,0 \pm 317,5	1170,0 \pm 1072,5
Área basal (m ² .ha ⁻¹)	33,5 \pm 8,8	77,0 \pm 57,0	46,0 \pm 31,4	15,0 \pm 11,5	32,0 \pm 21,9	25,0 \pm 15,1
Densidade de palmeiras (ind.ha ⁻¹)	220,0 \pm 100,7	250,0 \pm 185,8	210,0 \pm 88,7	60,0 \pm 76,6	500,0 \pm 614,1	140,0 \pm 124,4
Densidade de bambus (colmos.ha ⁻¹)	760,0 \pm 811,9	40,0 \pm 80,0	40,0 \pm 80,0	6640,0 \pm 1745,4	5820,0 \pm 2261,2	5080,0 \pm 1632,3
Densidade de forófitos (ind.ha ⁻¹)	360,0 \pm 109,5	490,0 \pm 269,6	770,0 \pm 132,2	0,0	30,0 \pm 47,6	60,0 \pm 71,18
Abertura de dossel (%)	7,3 \pm 1,7	6,9 \pm 1,5	8,8 \pm 7,1	23,5 \pm 18,6	9,2 \pm 4,8	17,5 \pm 9,9
Altura de árvores (m)	18,0 \pm 6,24	19,5 \pm 5,8	21,1 \pm 9,0	13,8 \pm 5,3	17,8 \pm 5,4	13,7 \pm 5,9

Apenas o primeiro eixo da ordenação da PCA apresentou autovalor maior que o do modelo Broken-Stick (autovalor eixo I = 5,73). Altura de árvores, densidade de bambu e abertura de dossel foram as variáveis de maior peso no componente 1 (correlação = 0,397, - 0,381 e - 0,383, respectivamente). O primeiro componente da PCA correlacionou-se significativamente com a riqueza total ($y = 1,17x + 24,49$; $F = 8,68$; $p = 0,0421$; $gl. = 5$; $r^2 = 0,68$) e com a riqueza média de abelhas das áreas ($y = 0,79x + 9,11$; $F = 9,25$; $p = 0,0383$, $gl. = 5$; $r^2 = 0,69$).

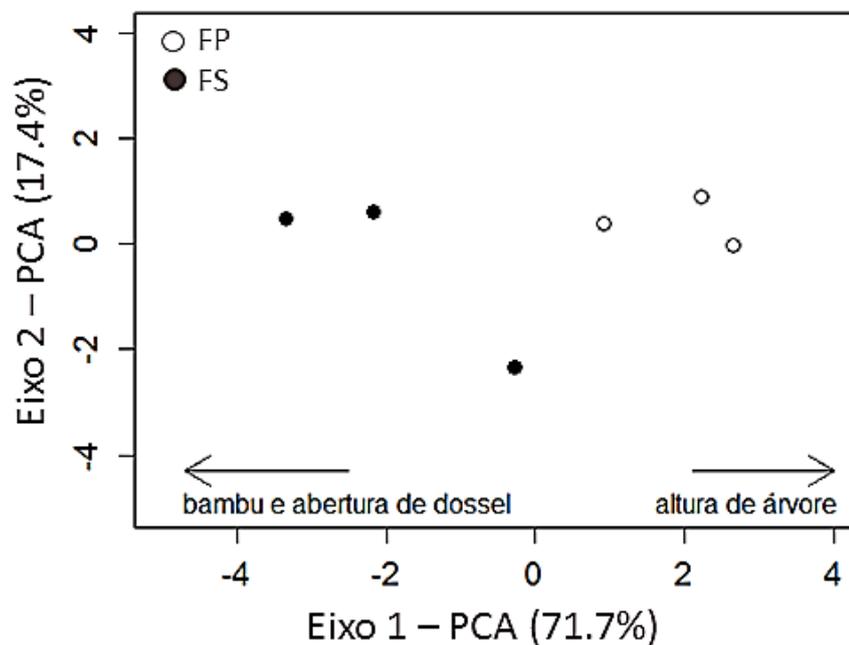


Fig. 6 Análise de ordenação dos componentes principais (PCA) das variáveis da estrutura da vegetação de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil. FP = floresta primária e FS = floresta secundária.

Microclima: estratos e estágios sucessionais da vegetação

Como um todo, a temperatura média diária foi maior na floresta secundária ($H = 5,55$; $p = 0,0185$). A temperatura média foi significativamente maior na copa do que no sub-bosque, tanto na floresta primária (Kruskall-Wallis; $H = 15,12$; $p = 0,0001$), como na secundária ($H = 21,62$; $p = 0,0034$) (Fig. 7).

Como um todo, a umidade relativa média diária do ar foi maior na floresta primária ($H = 8,73$; $p = 0,0031$). A umidade relativa média diária do ar foi significativamente maior no sub-bosque, tanto na floresta primária (Kruskall-Wallis; $H = 21,01$; $p = 0,0047$), como na secundária ($H = 22,24$; $p = 0,0024$) (Fig. 7).

A riqueza total de abelhas dos estratos correlacionou-se negativamente com a temperatura média dos mesmos ($y = -1,18x + 54,27$; $F = 5,27$; $gl. = 10$; $p = 0,0444$; $r^2 = 0,34$) (Fig. 8), assim como a riqueza média de abelhas por amostra dos estratos correlacionou-se negativamente com a temperatura média dos mesmos ($y = -1,02x + 36,21$; $F = 24,76$; $gl. = 10$; $p = 0,0006$; $r^2 = 0,71$) (Fig. 9).

A riqueza total de abelhas nos estratos correlacionou-se positivamente com a umidade relativa média dos mesmos ($y = 0,30x - 3,09$; $F = 7,29$; $gl. = 11$; $p = 0,0222$; $r^2 = 0,42$) (Fig. 10), assim como a riqueza média de abelhas por amostra nos estratos correlacionou-se positivamente com a umidade relativa média dos mesmos ($y = 0,26x - 13,31$; $F = 76,28$; $gl. = 11$; $p = 0,0001$; $r^2 = 0,88$) (Fig. 11).

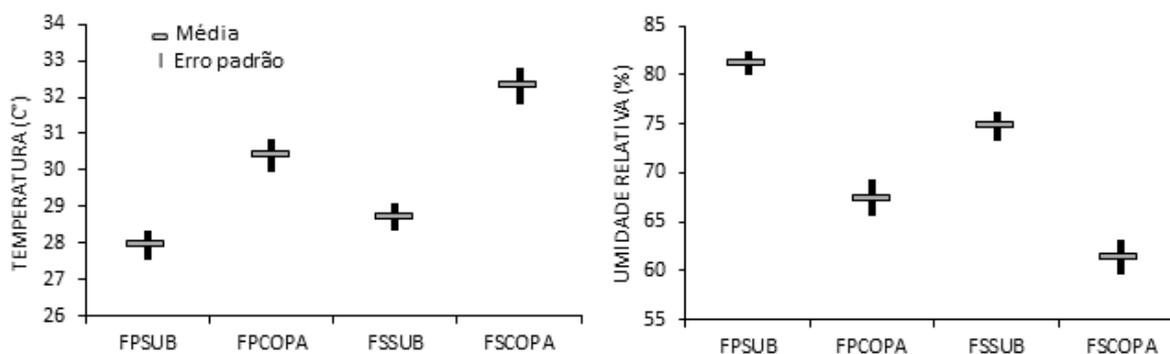


Fig. 7 Temperatura média e umidade relativa média do ar no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental. SUB = sub-bosque e COPA= copa.

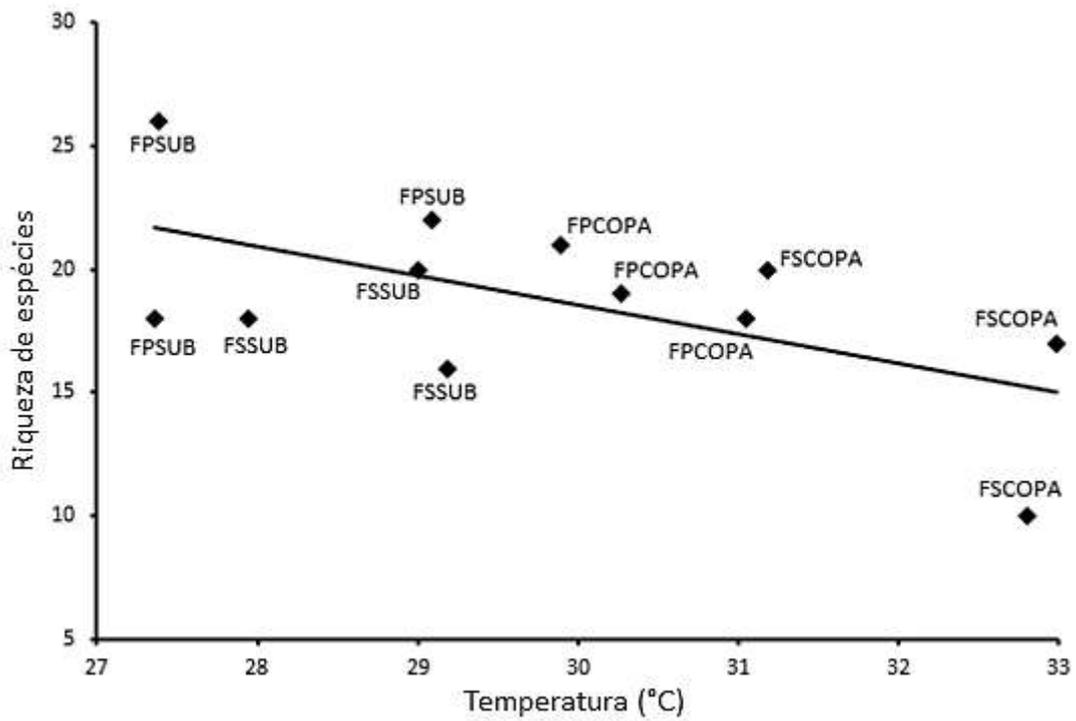


Fig. 8 Relação entre a riqueza total de espécies de Euglossina e a temperatura média diária no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Acre, Brasil. SUB= sub-bosque.

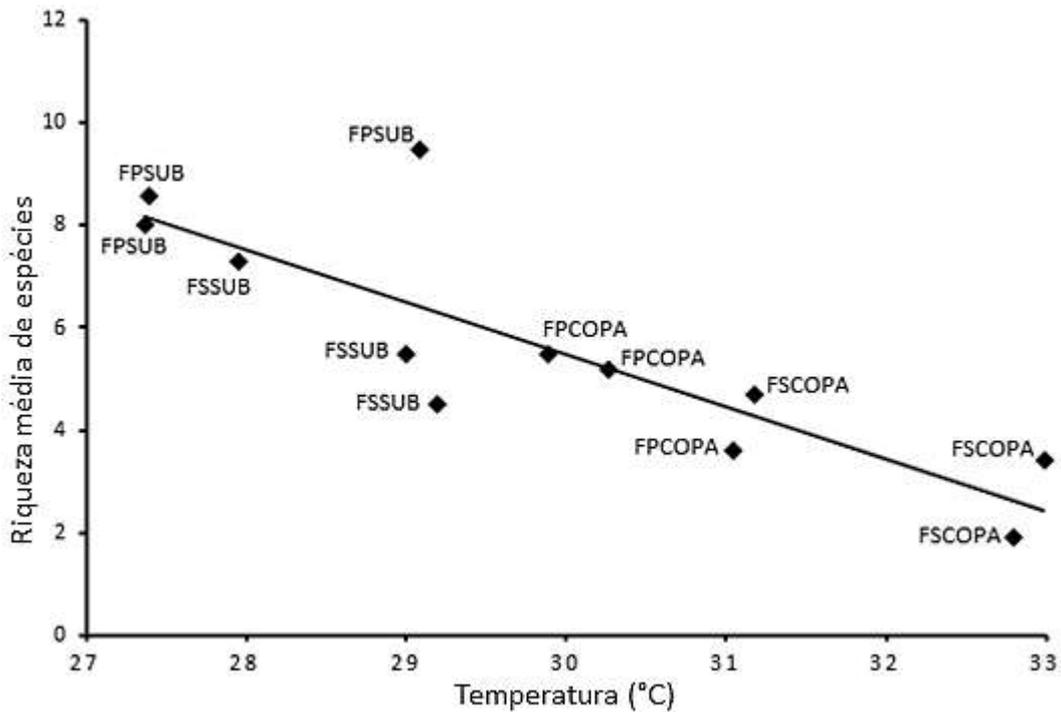


Fig. 9 Relação entre a riqueza média de espécies de Euglossina por amostra e a temperatura média diária no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil. SUB= sub-bosque.

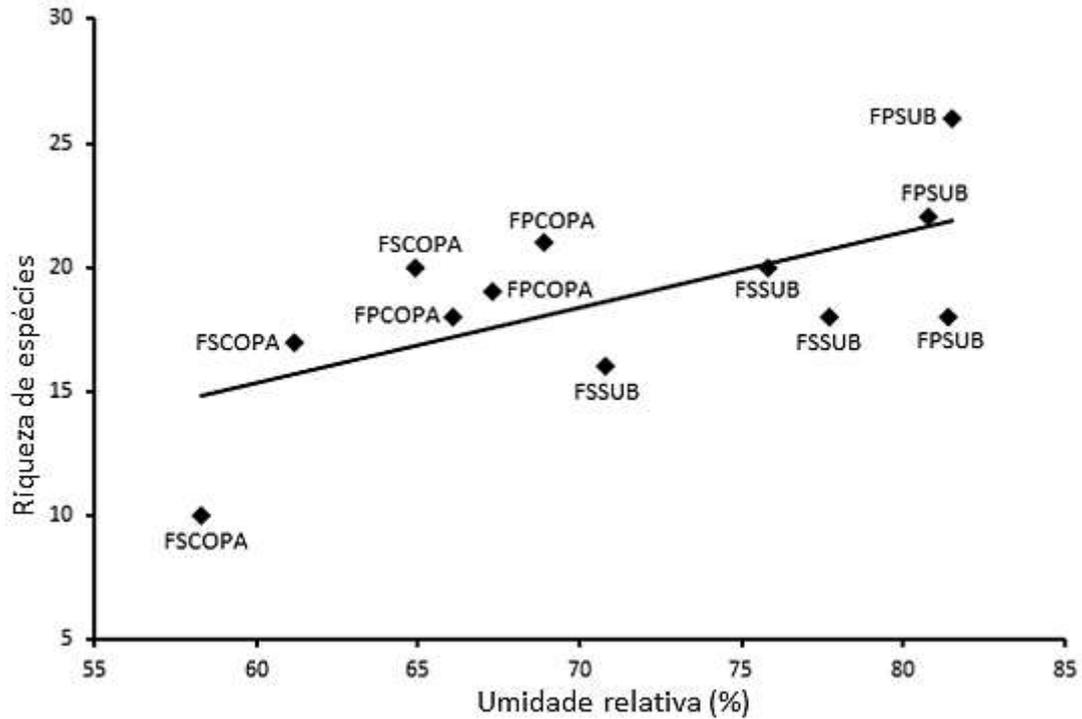


Fig. 10 Relação entre a riqueza total de espécies de Euglossina e a umidade relativa média do ar no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.

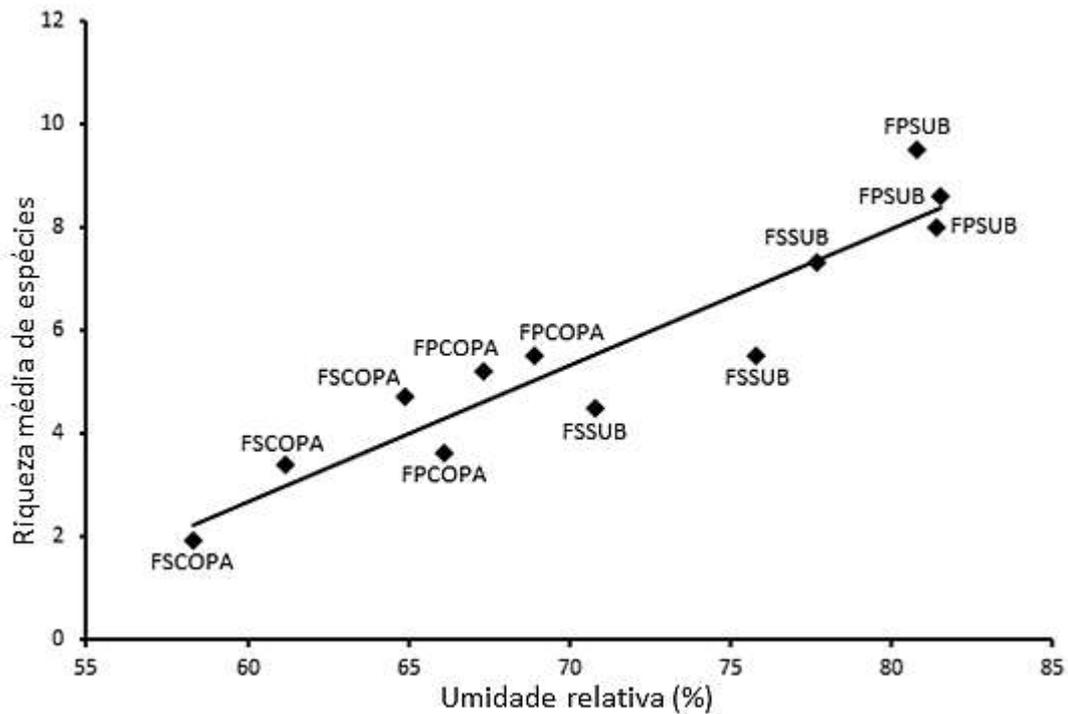


Fig. 11 Relação entre a riqueza média de espécies de Euglossina por amostra e a umidade relativa média do ar no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.

Euglossina: estratificação vertical

Foram coletadas ao todo 2.573 abelhas pertencentes a quatro gêneros e 40 espécies (Tabela 2). Nas áreas de floresta primária foram coletados 1.691 (65,7%) indivíduos pertencentes a quatro gêneros e 37 espécies. Destes, 1.253 indivíduos de 31 espécies foram coletados no sub-bosque e 438 indivíduos de 27 espécies na copa. Nas áreas de floresta secundária foram coletados 882 (34,3%) indivíduos pertencentes a quatro gêneros e 31 espécies. Destes, 581 indivíduos de 29 espécies foram coletados no sub-bosque e 301 indivíduos de 24 espécies foram coletados na copa.

A abundância de abelhas foi significativamente maior no sub-bosque do que na copa, tanto na floresta primária (Kruskall-Wallis; $H = 22,98$; $p = 0,0017$), como na floresta secundária ($H = 11,36$; $p = 0,0007$). A abundância na floresta primária foi significativamente maior do que na floresta secundária ($H = 15,71$; $p = 0,0000$).

O gênero *Euglossa* Latreille, 1802 foi o mais rico em espécies, com 23, seguido de *Eufriesea* Cockerell, 1899 e *Eulaema* Lepeletier, 1841 com seis cada e *Exaerete* Hoffmannsegg, 1817 com quatro espécies. De modo geral, as espécies mais abundantes foram *Eulaema cingulata* (48,9%), *Eulaema meriana* (10,9%) e *Exaerete smaragdina* (5,1%).

Nos sub-bosques dos dois estágios sucessionais de floresta, *Eulaema cingulata* Fabricius, 1804, *Eulaema meriana* Olivier, 1789 e *Exaerete smaragdina* Guérin-Méneville, 1845 foram as espécies mais abundantes, as quais representaram respectivamente 44,7%, 14,3% e 6,4% dos indivíduos coletados nos sub-bosques das florestas primárias e 50,9%, 13,9% e 7,9% dos indivíduos coletados nos sub-bosques das florestas secundárias.

Tabela 2 Abundância e riqueza de abelhas Euglossina no sub-bosque e na copa de dois estágios sucessionais de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.

ESPÉCIES	FLORESTA PRIMÁRIA		TOTAL	FLORESTA SECUNDÁRIA		TOTAL	GERAL		TOTAL
	SUB BOSQUE	COPA		SUB BOSQUE	COPA		SUB BOSQUE	COPA	
<i>Eufriesea convexa</i> Friese, 1899		25	25	1	6	7	1	31	32
<i>Eufriesea eburneocincta</i> Kimsey, 1977	1		1				1		1
<i>Eufriesea flaviventris</i> Friese, 1899	2	2	4	1		1	3	2	5
<i>Eufriesea superba</i> Hoffmannsegg, 1817	4	5	9	1	1	2	5	6	11
<i>Eufriesea theresiae</i> Mocsáry, 1908	2		2				2		2
<i>Eufriesea vidua</i> Moure, 1976		4	4		7	7	0	11	11
<i>Euglossa allosticta</i> Moure, 1969	1		1	1		1	2		2
<i>Euglossa amazonica</i> Dressler, 1982	14	3	17	2	3	5	16	6	22
<i>Euglossa augaspis</i> Dressler, 1982	2	13	15	2	1	3	4	14	18
<i>Euglossa bidentata</i> Dressler, 1982	3	12	15	3	2	5	6	14	20
<i>Euglossa bursigera</i> Moure, 1970		1	1					1	1
<i>Euglossa cognata</i> Moure, 1970	15	5	20	3	11	14	18	16	34
<i>Euglossa cordata</i> Linnaeus, 1758	1		1	2	1	3	3	1	4
<i>Euglossa decorata</i> Smith, 1874	1		1				1		1
<i>Euglossa hemichlora</i> Cockerell, 1917	1		1				1		1
<i>Euglossa heterosticta</i> Moure, 1968	2	2	4	1	1	2	3	3	6
<i>Euglossa ignita</i> Smith, 1874	23	6	29	6	3	9	29	9	38
<i>Euglossa imperialis</i> Cockerell, 1922	77	19	96	18	9	27	95	28	123
<i>Euglossa intersecta</i> Latreille 1838	6		6	3		3	9		9
<i>Euglossa liopoda</i> Dressler, 1982		1	1	1	2	3	1	3	4
<i>Euglossa magnipes</i> Dressler, 1982	5	10	15	4	4	8	9	14	23
<i>Euglossa mixta</i> Friese, 1899	58	24	82	13	12	25	71	36	107
<i>Euglossa modestior</i> Dressler, 1982	8	2	10	14	2	16	22	4	26
<i>Euglossa mourei</i> Dressler, 1982	6	17	23	2	3	5	8	20	28
<i>Euglossa occidentalis</i> Roubik, 2004	1		1				1		1
<i>Euglossa orellana</i> Roubik, 2004	2		2				2		2
<i>Euglossa piliventris</i> Guérin, 1844		2	2					2	2
<i>Euglossa securigera</i> Dressler, 1982					1	1		1	1
<i>Euglossa stilbonota</i> Dressler, 1982				1		1	1		1
<i>Euglossa variabilis</i> Friese, 1899		3	3	1		1	1	3	4
<i>Eulaema bombiformis</i> Packard, 1869	40	1	41	16	1	17	56	2	58
<i>Eulaema cingulata</i> Fabricius, 1804	560	223	783	296	179	475	856	402	1258
<i>Eulaema meriana</i> Olivier, 1789	179	12	191	81	9	90	260	21	281
<i>Eulaema mocsaryi</i> Friese 1899	23	19	42	10	8	18	33	27	60
<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier, 1841	63	10	73	30	11	41	93	21	114
<i>Eulaema pseudocingulata</i> Oliveira, 2006	65	12	77	20	22	42	85	34	119
<i>Exaerete frontalis</i> Guérin-Méneville, 1845	7	1	8				7	1	8
<i>Exaerete lepeletiere</i> Oliveira & Nemésio, 2003	1		1	1		1	2		2
<i>Exaerete smaragdina</i> Guérin-Méneville, 1845	80	4	84	46	2	48	126	6	132
<i>Exaerete trocantherica</i> Friese, 1900				1		1	1		1
Abundância	1253	438	1691	581	301	882	1834	739	2573
Riqueza	31	27	37	29	24	31	36	29	40

As espécies mais abundantes na copa das florestas primárias foram *E. cingulata* (50,9%), *Eufriesea convexa* Friese, 1899 (5,7%) e *Euglossa mixta* Friese, 1899 (5,5%). Na copa das florestas secundárias as espécies mais abundantes foram *E. cingulata* (59,5%), *Eulaema pseudocingulata* Oliveira, 2006 (7,3%) e *E. mixta* (4,0%).

Eufriesea eburneocincta Kimsey, 1977, *E. theresiae* Mocsáry 1908, *E. bursigera* Moure, 1970, *E. decorata* Smith, 1874, *E. hemichlora* Cockerell, 1917, *E. occidentalis* Roubik, 2004, *E. orellana* Roubik, 2004, *E. piliventris* Guérin, 1844 e *E. frontalis* Guérin-Ménéville, 1845 somaram nove espécies exclusivas das áreas de floresta primária e *E. securigera* Dressler, 1982, *E. stilbonota* Dressler, 1982 e *E. trocantherica* Friese, 1900 somaram três espécies exclusivas das áreas de floresta secundária. *Eufriesea vidua* Moure, 1976, *E. bursigera*, *E. piliventris* e *E. securigera* ocorreram apenas na copa e outras nove espécies ocorreram apenas no sub-bosque (Fig.13).

O número médio de espécies por amostra foi significativamente maior na floresta primária ($H=10,29$; $p = 0,0013$). O sub-bosque foi mais rico em espécies que a copa, tanto na floresta primária (Kruskall-Wallis; $H = 14,89$; $p = 0,0001$), como na floresta secundária ($H = 12,95$; $p = 0,0003$) (Fig. 12)

Maior riqueza de abelhas foi coletada na floresta primária do que na secundária, e de forma recorrente, ao longo do período de amostragem (coeficiente de concordância de Kendall $W = 0,4087$; $gl. = 5$; $p < 0,001$). O estrato de sub-bosque apresentou maior riqueza de abelhas do que a copa nos dois estágios sucessionais florestais, e de forma recorrente, ao longo do período de amostragem (coeficiente de concordância de Kendall $W = 0,508$; $gl = 11$; $p < 0,0001$).

A riqueza de espécies nas áreas correlacionou-se positivamente com a distância dos pontos de coleta em relação à borda mais próxima da floresta (área desmatada da matriz paisagística do entorno) ($r = 0,87$; $t = 35,66$; $gl. = 4$; $p = 0,0234$) (Fig. 14).

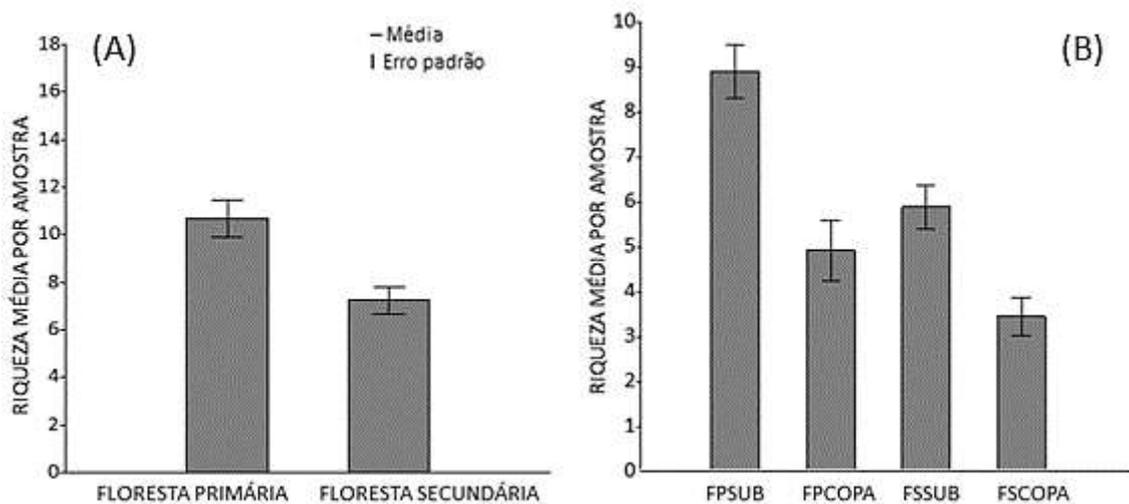


Fig. 12 A) Riqueza média por amostra de espécies de abelhas Euglossina de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental. B) Riqueza média por amostra de espécies de abelhas Euglossina no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil. SUB= sub-bosque.

Do total de espécies analisadas pelo *IndVal*, apenas *Euglossa mourei* e *E. mixta* estiveram associadas ao estágio sucessional de floresta primária. Em relação espécies associadas aos estratos, cinco estiveram significativamente associadas ao sub-bosque, e apenas uma espécie esteve associada a copa (Tabela 3).

Tabela 3 Valor individual de indicação (*IndVal*) das espécies de abelhas Euglossina coletadas no sub-bosque e na copa de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.

Espécies	Valor de indicação (<i>IndVal</i>)	Ranking de indicação	p	Ambiente
<i>Euglossa mourei</i>	83,33	1	0,037	Floresta primária
<i>Euglossa mixta</i>	75,93	2	0,012	Floresta primária

Espécies	Valor de indicação (<i>IndVal</i>)	Ranking	p	Estrato
<i>Eulaema bombiformis</i>	96,6	1	0,006	Sub-bosque
<i>Exaerete smaragdina</i>	95,5	2	0,003	Sub-bosque
<i>Eulaema meriana</i>	92,5	3	0,003	Sub-bosque
<i>Eulaema nigrita</i>	81,6	4	0,002	Sub-bosque
<i>Eulaema cingulata</i>	68,0	5	0,037	Sub-bosque
<i>Eufriesea convexa</i>	64,6	6	0,042	Copa

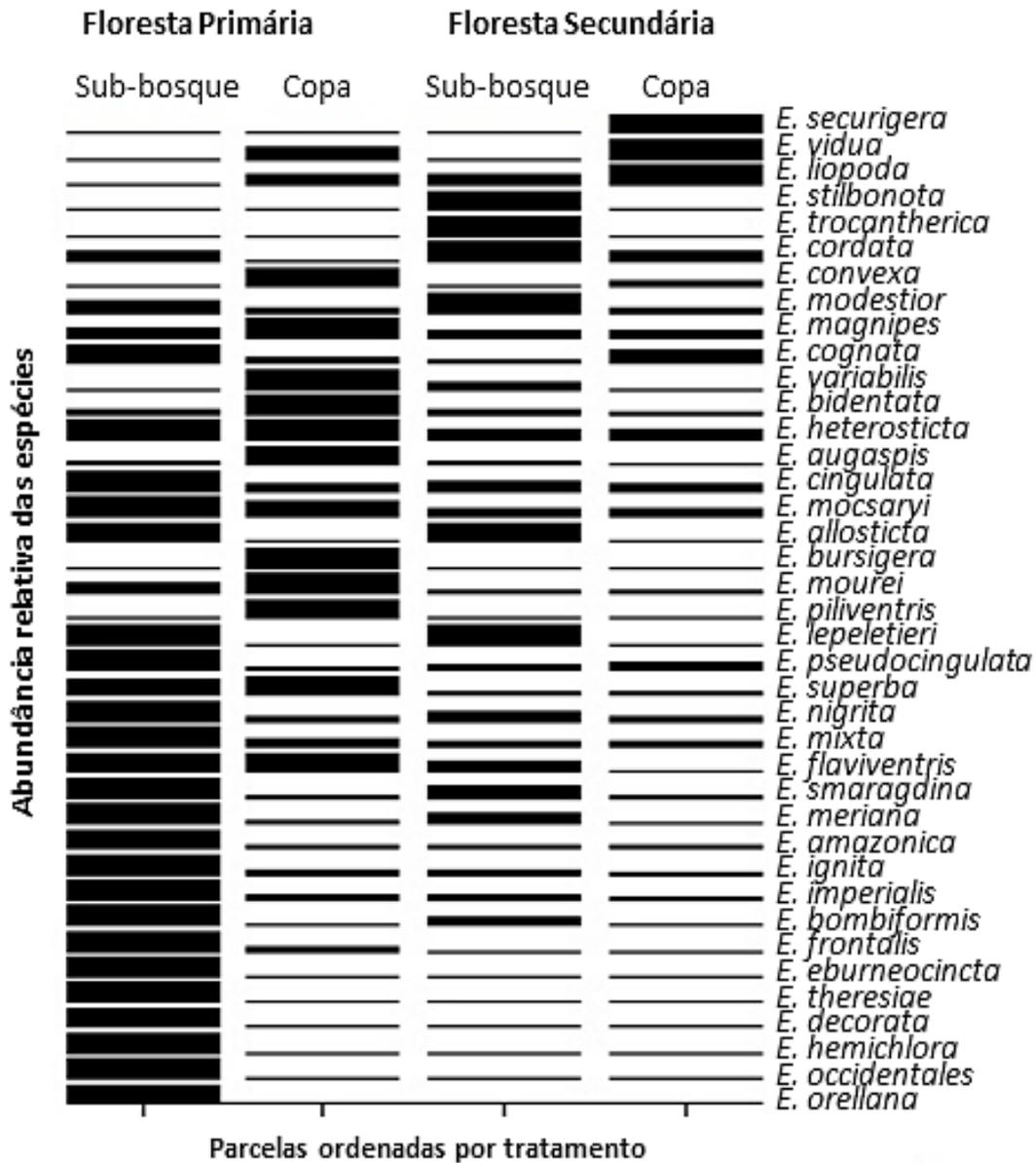


Fig. 13 Abundância relativa das espécies de abelhas Euglossina coletadas no sub-bosque e na copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil.

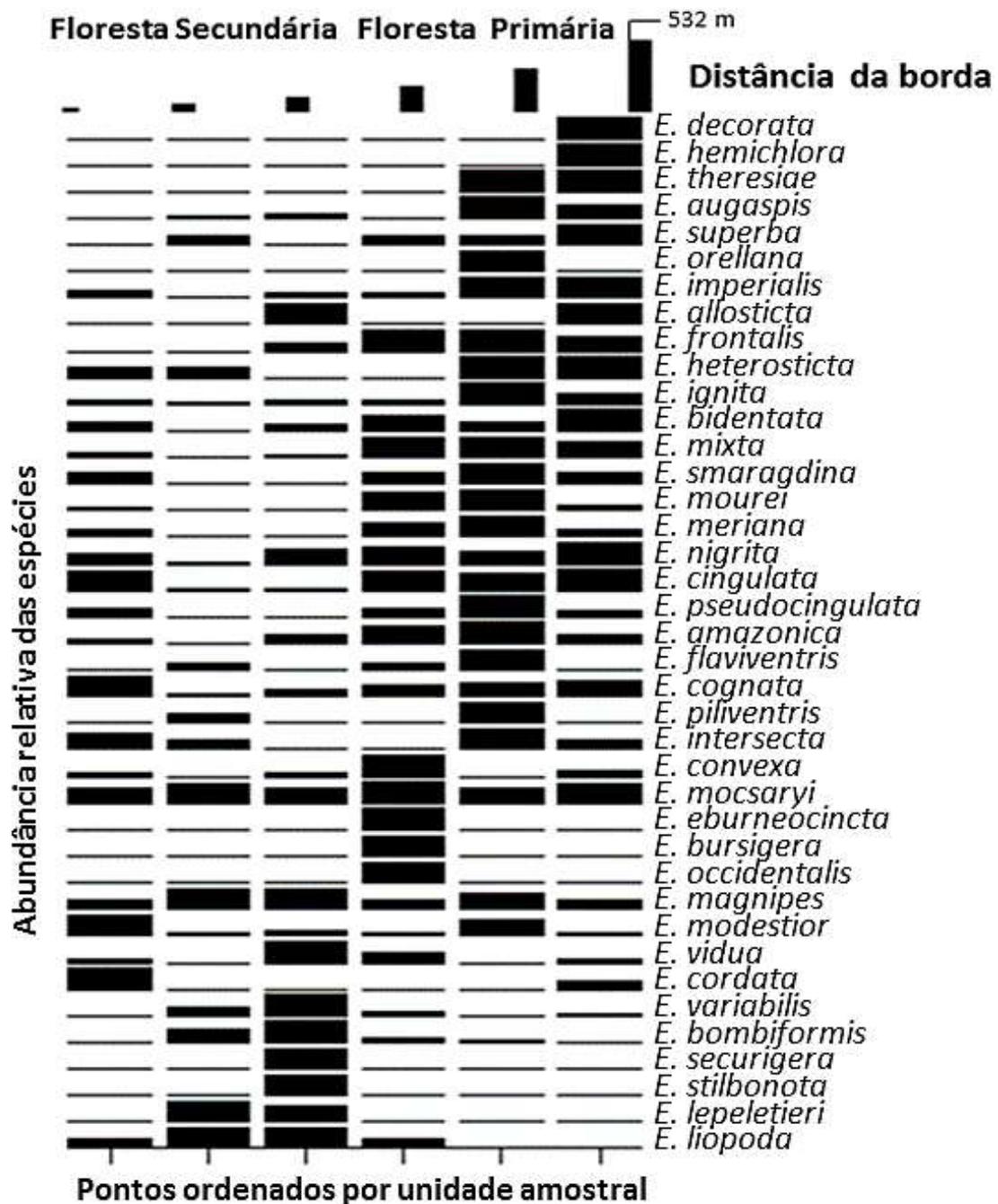


Fig. 14 Abundância relativa das espécies de abelhas Euglossina coletadas em áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) em um gradiente de distância dos pontos de coleta dentro do fragmento florestal até a borda mais próxima, na Amazônia Sul-Occidental.

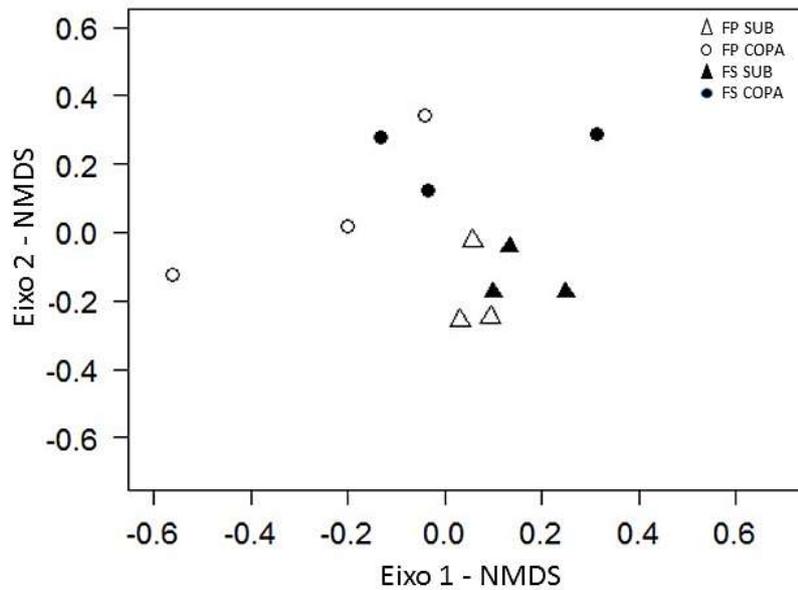


Fig. 15 Ordenação (NMDS) da composição das assembleias de abelhas Euglossina de sub-bosque e copa de áreas de floresta primária (FP) e floresta secundária (FS) na Amazônia Sul-Occidental, Brasil. Porcentagem de explicação dos dois eixos = 88 % e *Stress* = 0,09. Sub= sub-bosque.

A PERMANOVA revelou diferenças na composição de espécies de abelhas dos estratos de copa e sub-bosque ($F = 4,39$; $p = 0,002$). Não houve diferenças significativas na composição de abelhas entre os estágios sucessionais de floresta primária e secundária ($F = 1,06$; $p = 0,35$).

Houve uma correlação significativa entre a similaridade da composição de abelhas e a similaridade estrutural dos estágios sucessionais florestais ($r = 0,56$; t de Mantel = 24,92; $p = 0,016$). Não houve correlação da distância entre as áreas amostrais e composição de abelhas das mesmas ($r = -0,21$; t de Mantel = -0,77; $p = 0,21$).

A correlação parcial entre a similaridade estrutural das áreas e a similaridade faunística, mantendo constante a distância espacial entre as áreas foi significativa ($r = 0,56$; $t = 25,25$; $gl. = 12$; $p = 0,02$). A correlação entre a similaridade da fauna e a distância entre as áreas, mantendo constante a similaridade da estrutura da vegetação, não foi significativa ($r = -0,27$; $t = -10,09$; $p = 0,33$).

DISCUSSÃO

Os estudos sobre estratificação vertical têm mostrado diferentes padrões em relação à distribuição de abelhas *Euglossina* nos estratos florestais (Roubik 1993; Oliveira & Campos 1996; Otero & Sallanave 2003; Martins & Souza 2005). Alguns aspectos precisam ser mais considerados, como o desenho amostral, o tempo de coleta, o número de substâncias atrativas empregadas, a altura das armadilhas nos estratos, a estrutura e composição da vegetação e o estado de conservação dos sítios amostrais.

Roubik (1993) em uma floresta tropical na América Central encontrou maior abundância e riqueza de abelhas *Euglossina* no estrato de sub-bosque, tanto na estação seca quanto na chuvosa, confrontando a hipótese de que a rápida evaporação das iscas odoríferas na copa, ocasionada pela maior temperatura e velocidade das correntes de vento na época seca, possa ter influenciado esses resultados. No entanto, a evaporação das substâncias odoríferas foi menor na época chuvosa, e mesmo assim a atividade das abelhas nas iscas do sub-bosque foi maior do que na copa.

No trabalho de Ferreira et al. (2011) em uma área de Cerrado, maior abundância de abelhas foi encontrada no estrato de copa e não houve diferenças em relação a riqueza. Das oito espécies coletadas, seis ocorreram nos dois estratos. Foram empregadas armadilhas nas alturas entre 12 e 15 m do chão da floresta, estando mais próximas do estrato do sub-bosque do que no estudo de Roubik (1993) que coletou com armadilhas em alturas de até 27 m. No presente trabalho as armadilhas alcançaram até 25 m, o que pode ter favorecido uma maior diferenciação dos estratos.

Morato (2001) em fragmentos de floresta na Amazônia Central, encontrou nas copas (8 e 15 m) quase o dobro de ninhos de abelhas solitárias que nidificam em cavidades pré-existentes, em relação ao obtido no sub-bosque à 1,5 m. Dos 10 ninhos de *Euglossa gairanii*, a única espécie da subtribo *Euglossina* registrada naquele estudo, sete

foram fundados a 15 m. Mesmo com o referido padrão encontrado pelo autor para nidificação de abelhas, é importante considerar que o estabelecimento de ninhos requer condições e recursos diferenciados dos que influenciam o forrageio de abelhas nos diferentes estratos de uma floresta (Garófalo 1994). De modo geral, ocorre uma tendência das abelhas *Euglossina* em forragear no sub-bosque (Roubik 1993; Otero & Sallanave 2003; Martins & Souza 2005).

No presente trabalho, constatou-se uma estratificação vertical das assembleias de *Euglossina*. Maior abundância e riqueza de abelhas foram encontrada no estrato de sub-bosque tanto na floresta primária como na secundária, e estiveram fortemente relacionadas com as menores médias de temperatura e maior umidade relativa do ar encontradas nesse estrato. Esse resultado representa um padrão que ocorreu de forma consistente ao longo de todas as coletas. Resultados semelhantes foram encontrados por Roubik (1993) e Martins & Souza (2005). Otero & Sallanave (2003) também encontraram maior abundância e riqueza de abelhas no sub-bosque, mas com um esforço amostral muito reduzido em relação aos outros trabalhos.

Temperaturas mais amenas e maior umidade relativa do ar são características do sub-bosque de florestas primárias (Salmah et al. 1990). No presente trabalho, a temperatura média foi maior na copa e a umidade relativa foi maior no sub-bosque, tanto nas áreas de floresta primária como secundária. A diferença de temperatura entre o sub-bosque e a copa foi de 2,5°C na FP e de 3,6°C na FS. A diferença da umidade relativa entre o sub-bosque e a copa foi de 13,9% na FP e de 13,4% na FS. Em parte, tais condições microclimáticas explicam a riqueza e abundância de abelhas encontradas no sub-bosque e na copa. Tonhasca et al. (2002) relataram que a atividade de voo dessas abelhas diminui de forma acentuada quando a temperatura atinge 30°C. Oliveira (1999) observou que a maioria das espécies apresentou maior atividade sob temperaturas entre

24,5°C e 27,0°C. Em temperaturas abaixo ou acima destes valores a atividade foi mínima ou inexistente. Portanto, esses resultados sugerem que o forrageio nos estratos também pode ser influenciado por esses fatores microclimáticos.

Variações da abundância dessas abelhas podem ser devido a pequenas alterações na incidência da luz, temperatura e umidade e outras variáveis difíceis de mensurar, como a dispersão do odor dentro da floresta (Nemésio & Silveira 2006). Na Mata Atlântica, Aguiar & Gaglianone (2012) constataram uma relação negativa da temperatura sobre estas abelhas, e de forma semelhante na Caatinga (Andrade-Silva et al. 2012). Outros trabalhos na Mata Atlântica verificaram o contrário, com uma relação positiva entre a abundância e a temperatura (Bezerra & Martins 2001).

Ferreira et al. (2011) sugeriram que as oscilações climáticas durante o ano também são capazes de afetar o clima dentro de fragmentos, criando condições microclimáticas que podem influenciar as atividades das diferentes espécies de Euglossina nos estratos da floresta. Roubik (1993) e Oliveira & Campos (1996) observaram que algumas espécies mudaram a preferência de estrato nas diferentes estações do ano. Na estação seca foi constatada maior atividade das abelhas no sub-bosque, pois nessa época as condições microclimáticas na copa se tornam mais extremas.

Além das variáveis microclimáticas, outros fatores também podem influenciar a preferência das abelhas por um estrato florestal, como a disponibilidade de recursos, como néctar, pólen, substâncias odoríferas, locais para nidificação e competição por recursos (Roubik 1993; Basset et al. 2003). Oliveira & Campos (1996) sugerem que a estratificação de Euglossina também pode estar relacionada à distribuição vertical de plantas da família Orchidaceae, com as quais estas abelhas possuem estreita relação, pois são suas principais fontes de substâncias odoríferas.

O tamanho do corpo, a fisiologia de voo, a anatomia interna e a capacidade de termorregulação corporal diferenciada determinam a aptidão das espécies em utilizar o estrato de copa (Roubik 1993). Espécies de *Eulaema* que, em geral, são abelhas grandes e com corpo densamente revestido por pilosidade, possuem uma maior capacidade de perda de calor durante o voo, o que evita o superaquecimento corporal, e por isso estão mais aptas a visitar flores disponíveis nas alturas mais elevadas da floresta. Ao contrário delas, algumas espécies de *Euglossa*, por possuírem menor tamanho corporal e pilosidade mais rala, devem ser menos suscetíveis a forragear na copa (Roubik 1993). No entanto, neste trabalho, das cinco espécies de *Eulaema* coletadas, todas foram mais abundantes no sub-bosque, o que sugere uma preferência por esse estrato. Mais da metade das espécies de *Euglossa* foram coletadas na copa, embora em menor abundância. Apenas quatro espécies foram mais abundantes na copa. O forrageamento no sub-bosque deve envolver um menor gasto de energia. Embora as espécies de *Eulaema* sejam biologicamente mais adaptadas a voar na copa, utilizar o sub-bosque pode ser mais vantajoso, além de garantir maior proteção contra predadores do que a copa, onde ficam visivelmente mais expostas (Roubik 1993).

Maior riqueza e abundância de abelhas foram encontradas na floresta primária, e em ambos os estratos. Os sítios amostrais de floresta primária apresentaram maior densidade arbórea e de forófitos, maior área basal, altura e cobertura de dossel, em comparação com os de floresta secundária. Nos primeiros também foi constatada uma maior densidade de forófitos com epífitas das famílias Araceae e Orchidaceae, importantes fontes de substâncias odoríferas (Dressler 1982; Roubik & Hanson 2004; Ramirez et al. 2002). Portanto, as áreas de floresta primária são ambientes com maior complexidade estrutural, em geral associadas à maior quantidade e qualidade de recursos para as abelhas, como fontes de néctar, pólen, substâncias odoríferas, locais

para nidificação, além de melhores condições para o voo e forrageio (Peruquetti et al. 1999).

Uma característica das copas das espécies de florestas primárias na Amazônia Sul-Occidental é a perda parcial das folhas das árvores, evento comumente observado na época seca e que perdura até o início da estação chuvosa (Phillips et al. 2009; Lewis et al. 2011; Wu et al. 2016). As folhas caem, deixando o dossel extremamente aberto, o que promove uma maior entrada de radiação solar, com consequente aumento da temperatura e diminuição da umidade relativa do ar, principalmente na copa (Anderson et al. 2010). A amostragem das abelhas deste trabalho começou no final da época seca e início da estação chuvosa, quando muitas árvores ainda se encontravam quase sem folhas. Neste período, a coleta de abelhas na copa foi muito reduzida, em relação ao coletado no início das chuvas. Isso pode ser explicado pelas condições microclimáticas da copa, que se tornam mais extremas na época seca, devido à queda das folhas das árvores, e também pelos padrões de emergência sazonal de algumas espécies, com maior abundância no início da estação chuvosa (Rebêlo & Garófalo 1991; Oliveira 1999; Silveira et al. 2002).

A menor riqueza e abundância de abelhas encontrada na floresta secundária, também deve ser uma consequência da estrutura da vegetação destas áreas, localizadas na borda do fragmento e fortemente afetadas pela alta incidência do bambu *Guadua werberbaueri* (Poaceae). Dotado de hábito semi-escandescendente agressivo e com grande capacidade competitiva, o bambu está associado ao aumento da mortalidade de árvores e diminuição da diversidade arbórea, promovendo, portanto, uma maior homogeneidade estrutural no ambiente (Silveira 2005; Medeiros et al. 2013; Castro et al. 2013). Ambientes mais homogêneos podem oferecer menor quantidade de recursos para as abelhas, como alimentos, substâncias e locais de nidificação (Souza et al. 2005). Uma

das consequências da fragmentação florestal é a simplificação do dossel, devido à retirada de árvores ou efeito de borda (Camargo & Kapos 1995).

Os efeitos da alta densidade do bambu e o fato dos sítios amostrais de floresta secundária estarem localizados próximos à borda do fragmento são aspectos relevantes na estruturação das assembleias de abelhas *Euglossina* nestes locais. Efeitos de borda são responsáveis por alterações microclimáticas como o aumento da radiação solar, da temperatura, das taxas de evapotranspiração e diminuição da umidade do ar e do solo (Camargo & Kapos 1995). Essas condições ambientais podem favorecer algumas espécies de abelhas generalistas e adaptadas a ambientes perturbados, e inibir a ocorrência de espécies mais sensíveis e que dependem de ambientes mais conservados (Milet-Pinheiro & Schindwein 2005).

Apesar da riqueza da floresta secundária ter sido significativamente menor que na floresta primária, o número de espécies coletadas neste ambiente foi superior ao obtido em outros trabalhos realizados na Amazônia (Morato et al. 1992 [27 espécies]; Morato 1994 [25]; Nemésio & Morato 2004 [22]; Nemésio & Morato 2006 [27]. Morato (1994) encontrou maior similaridade da composição entre os ambientes de mata e borda, do que entre borda e área desmatada. Tais resultados indicam que a tolerância ou não de determinadas espécies da floresta a fatores ambientais, como temperaturas elevadas e altas luminosidades e baixas umidades do ar, constituem importantes aspectos que afetam a distribuição dessas abelhas em ambientes mais abertos ou alterados. Outro aspecto a ser considerado é a elevada capacidade de voo de *Euglossina*, a qual permite explorarem ambientes em distâncias de até 23 km dentro de uma floresta contínua (Roubik & Hanson 2004). Por sua vez, isso permite que algumas espécies do interior da floresta possam frequentar ambientes próximos e obter recursos (Tonhasca et al. 2002).

Os resultados do presente trabalho evidenciam que as condições microclimáticas como temperatura e umidade relativa do ar são fatores que exercem grande influência na estratificação vertical das abelhas *Euglossina*. Mesmo com a maior diversidade de recursos florais disponíveis na copa (Basset et al. 2003), as condições microclimáticas mais extremas nesse estrato, devem inibir o forrageio mais intenso dessas abelhas (Roubik 1993).

Epífitas das famílias Orchidaceae e Araceae, duas importantes fontes de substâncias odoríferas usadas por essas abelhas (Roubik & Hanson 2004) são mais abundantes e diversificadas na copa de florestas tropicais (Krömer et al. 2007). No entanto, no sudoeste amazônico, devido as características estruturais da floresta aberta com bambu, como o sub-bosque denso e fechado, a presença de árvores grossas ser esparsa e o dossel aberto, melhores condições de umidade e menos variação de luminosidade são encontradas no sub-bosque do que no dossel (Acre 2006), e muitas epífitas que ocorrem nesse tipo de ambiente são fisiologicamente melhor adaptadas a essas condições de alta umidade e baixa intensidade de luz encontrada no sub-bosque (Graham & Andrade, 2004). Portanto, como observado durante a contagem de forófitos nas áreas de floresta primária do presente trabalho, a elevada densidade de epífitas no sub-bosque de florestas abertas com bambu, associada as condições microclimáticas, são os fatores que mais explicam a maior abundância e riqueza das *Euglossina* encontradas nesse estrato.

As assembleias de abelhas *Euglossina* dos dois ambientes (FP e FS) apresentaram estrutura semelhante ao descrito por outros autores (Sofia et al. 2004, Souza et al. 2005; Aguiar & Gaglianone 2008), caracterizada pela ocorrência de poucas espécies muito abundantes e pela presença de muitas espécies com poucos indivíduos. O presente trabalho registrou a presença de mais nove novos registros para o estado, as

espécies *Eufriesea convexa*, *E. theresiae*, *E. cordata*, *E. hemichlora*, *E. heterosticta*, *E. liopoda*, *E. occidentalis*, *E. stilbonota* e *E. piliventris* aumentaram a lista de abelhas Euglossina do Acre para 60 espécies.

As espécies *E. cingulata*, *E. meriana*, *E. smaragdina* e *E. imperialis* foram as mais abundantes nos dois ambientes. A maior abundância destas espécies é relatada também em outros trabalhos no Acre (Nemésio e Morato 2004; 2005; 2006; Storck-Tonon et al. 2009). A espécie *E. cingulata* foi a mais abundante e representou 48,8% de todos os indivíduos coletados. Nemésio & Silveira (2006) encontram maior abundância desta espécie em ambientes de borda. No presente trabalho essas espécies foram quase duas vezes mais abundantes na floresta primária do que na secundária. As espécies *E. bombiformis*, *E. frontalis* e *E. smaragdina* apresentaram maior abundância na floresta primária, e também foram mais coletadas em ambientes de mata por Morato (1994). *El. pseudocingulata* foi a quinta espécie mais abundante no presente trabalho e no de Storck-Tonon et al. (2009) em fragmentos urbanos e rurais no estado.

As áreas de floresta primária foram mais semelhantes em relação a estrutura da vegetação e também em relação às condições microclimáticas e de recursos em geral para as abelhas, o que pode explicar a maior similaridade faunística encontrada entre essas áreas. As áreas de floresta secundária foram estruturalmente diferentes das de floresta primária, e também foram menos semelhantes, em relação à fauna de abelhas. Não houve uma relação significativa entre a similaridade da fauna de abelhas e a distância entre os sítios amostrais, e sim com a similaridade estrutural do ambiente. Portanto, isso sugere que a estrutura do habitat é um fator mais importante na determinação da composição das assembleias de abelhas do que a mera distância entre os sítios amostrais, apesar da grande capacidade de voo de Euglossina.

As espécies *E. eburneocincta*, *E. theresiae*, *E. bursigera*, *E. decorata*, *E. hemichlora*, *E. occidentalis*, *E. orellana*, *E. piliventris* e *E. frontalis* foram coletadas, exclusivamente, nas áreas de floresta primária, e são potenciais indicadoras de ambientes estruturalmente mais complexos e conservados. *E. securigera*, *E. stilbonota* e *E. trocantherica* foram coletadas, exclusivamente, nas áreas de floresta secundária, sendo representadas por apenas um indivíduo. Apenas um indivíduo de *E. securigera* foi coletado na copa da floresta secundária, espécie cuja ocorrência está associada a áreas mais abertas e com menor umidade (Aguiar & Gaglianone 2012).

As espécies *E. vidua*, *E. bursigera*, *E. piliventris* e *E. securigera* foram coletadas apenas na copa, enquanto, *E. eburneocincta*, *E. theresiae*, *E. allosticta*, *E. decorata*, *E. hemichlora*, *E. occidentalis*, *E. orellana* e *E. lepeletieri* foram coletadas apenas no sub-bosque. Dentre as espécies que foram exclusivas do sub-bosque, com exceção de *E. lepeletieri* e *E. allosticta*, todas as outras também foram coletadas, exclusivamente, na floresta primária. Isso sugere a preferência dessas espécies por ambientes estruturalmente mais complexos e com condições microclimáticas mais estáveis.

Ao contrário do que outros estudos têm relatado, *E. nigrita*, comumente citada como bioindicadora de ambientes perturbados (Morato 1994; Peruquetti et al. 1999; Ramalho et al. 2009), neste trabalho foi mais abundante no sub-bosque da floresta primária. Em outros estudos foi coletada com maior frequência na copa (Martins & Souza 2005; Ferreira et al. 2011). No entanto, esta espécie também tem sido registrada com elevada abundância em áreas mais conservadas (Bezerra & Martins 2001). Farias et al. (2008) sugerem que elevada abundância de *E. nigrita* em áreas mais conservadas pode ser reflexo da estrutura populacional original nessas áreas.

Foram coletados 62 indivíduos e seis espécies de *Eufriesea*, o que é bem representativo, além de ser um evento incomum em trabalhos realizados na região

amazônica (Morato 1994; Oliveira & Campos 1995; Oliveira 1999; Nemésio & Morato 2004; 2005; 2006; Storck-Tonon et al. 2009). Algumas espécies do gênero *Eufriesea* apresentam padrões de ocorrência altamente sazonais, pois são encontradas, principalmente, no começo da estação úmida e ficam ativas por um ou dois meses, o que diminui as chances de serem amostradas (Rebêlo & Garófalo 1997; Silva et al. 2009). Das seis espécies de *Eufriesea* coletadas no presente trabalho, todas foram mais abundantes na floresta primária, e apenas três, pouco abundantes, ocorreram na floresta secundária). A espécie *Eufriesea convexa* esteve associada a copa, como mostrado na análise de espécies indicadoras (*IndVal*). Maior riqueza e abundância das abelhas desse gênero ocorreu na copa, resultado semelhante ao obtido em outros trabalhos na Amazônia (Oliveira & Campos 1996) e Cerrado (Ferreira et al. 2011

Oliveira & Campos (1996) na Amazônia Central não encontraram diferenças significativas da riqueza e abundância de Euglossina entre os estratos de copa e o sub-bosque, embora a diversidade de Shannon (H') tenha sido maior na copa. Entretanto, foi constatada maior similaridade da composição de abelhas entre os sub-bosques e entre as copas dos diferentes sítios amostrais do que entre a copa e o sub-bosque, semelhante ao encontrado no presente trabalho. Os grupos formados pela NMDS mostram maior similaridade faunística entre os sub-bosques e entre as copas dos ambientes do que entre as copas e os sub-bosques de cada um dos ambientes. Esses resultados reforçam o forte padrão de estratificação vertical destas abelhas, pois se observa uma preferência das espécies na utilização de um determinado estrato. Portanto, a composição de espécies encontrada na copa e no sub-bosque dos dois estágios sucessionais estudados reflete tanto as diferentes condições microclimáticas encontradas em cada um dos estratos, bem como as particularidades e habilidades individuais das espécies em forragearem nesses locais (Roubik 1993).

CONCLUSÕES

O estágio de sucessão florestal não é o um fator preponderante na determinação da estratificação vertical das assembleias de abelhas Euglossina em florestas tropicais. O padrão de estratificação encontrado, com maior abundância e riqueza de abelhas Euglossina no sub-bosque, independe do estágio sucessional da floresta. No entanto, se considerarmos o ambiente como um todo, as áreas de floresta primária tendem a manter uma fauna mais rica e abundante dessas abelhas, pois além de serem ambientes mais complexos e heterogêneos, também dispõem de condições microclimáticas mais amenas e estáveis, em parte, provenientes de um dossel mais alto e melhor estruturado do que as áreas de floresta secundária.

Ambientes de floresta que se encontram sobre forte influência dos efeitos de borda, como é o caso das áreas de floresta secundária do presente trabalho, tendem a ter a riqueza de sua fauna de abelhas afetada de forma negativa, pois esses locais sofrem intensas perturbações de ordem física, como temperaturas elevadas, baixa umidade do ar e maiores correntes de vento, provocando uma maior mortalidade de árvores. A alta densidade do bambu em áreas de floresta secundária na Amazônia Sul-Occidental também é um fator intensificador desses processos de perturbações do ambiente, pois os tornam mais homogêneos, o que pode implicar em menor quantidade de recursos florais para as abelhas.

Fatores microclimáticos como temperatura e umidade relativa do ar exercem grande influência na distribuição dessas abelhas no sub-bosque e na copa de florestas tropicais. Temperaturas mais amenas e maior umidade relativa do ar são condições microclimáticas características do sub-bosque desse tipo de ambiente, e tais condições estão fortemente relacionadas a uma maior abundância e riqueza de espécies de abelhas Euglossina encontradas nesse estrato da floresta.

REFERÊNCIAS

*Normas de formatação segundo o periódico **Journal of Insect Conservation** (APÊNDICE I).

- Ackerman JD (1983) Diversity and seasonality of male euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in Central Panama. *Ecology* 64:274-283.
- Acre, Governo do Estado do Acre (2000) Programa Estadual de Zoneamento Ecológico-Econômico do Estado do Acre. Vol. 1. Zoneamento Ecológico econômico: Recursos Naturais e Meio Ambiente. Documento Final, SECTMA, Rio Branco 116p.
- Acre, Governo do Estado do Acre (2006) Programa estadual de zoneamento ecológico econômico do Estado do Acre Fase II – Escala 1:250.000. SEMA, Rio Branco, 356p.
- Aguiar WM, Gaglianone MC (2008) Comunidade de Abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em remanescentes de mata estacional semidecidual sobre tabuleiro no estado do Rio de Janeiro. *Neotrop Entomol* 37:118-125.
- Aguiar WM, Gaglianone MC (2010) Euglossine bee communities in small forest fragments of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae). *Rev Bras Entomol* 56:130-13.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32-46.
- Anderson Lo, Malhi Y, Aragão LEOC, Ladle R, Arai E, Barbier N, Phillips O (2010) Remote Sensing detection of droughts in Amazonian Forest Canopes. *New Phytologist* 187:733-750.
- Andrade-Silva ACR, Nemésio A, Oliveira FF, Nascimento FS (2012) Spatial–Temporal Variation in Orchid Bee Communities (Hymenoptera: Apidae) in Remnants of Arboreal Caatinga in the Chapada Diamantina Region, State of Bahia, Brazil. *Neotrop Entomol* 41:296-305.
- Armbruster WS (1993) Within habitat heterogeneity on baiting samples of male euglossina, possible causes and implications. *Biotropica* 25:127-128.
- Basset Y, Aberlenc HP, Delvare G (1992) Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecol Entomol* 17:310-318.
- Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (2003) Arthropods of tropical forest: special-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge: Cambridge University Press 474 p.

- Bawa KS, Bullock SH, Perry DR, Coville RE, Grayum MH (1985) Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees: Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Amer J of Botany* 72:331-345.
- Bembé B (2004) Functional morphology in male Euglossine bees and their ability to spray fragrances (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Apidologie* 3:283-291.
- Berg, EF, Santos AM (2010) Aspectos da variação ambiental em uma floresta de galeria em Itutinga, MG, Brasil. *Ci. Fl.* 13:83-98.
- Bernard E (2001) Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. *J Trop Ecol* 17:115-126.
- Bezerra CP, Martins CF (2001) Diversidade de Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) em dois fragmentos de Mata Atlântica localizados na região urbana de João Pessoa, Paraíba, Brasil. *Rev bras Zool* 18:823-835.
- Braga AK, Garófalo CA (2003) Coleta de fragrâncias por machos de *Euglossa townsendi* Cockerell (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) em flores de *Crinum procerum* Carey (Amaryllidaceae). In: G.A.R. Melo & I. Alves-dos-Santos (Ed.) *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. Criciúma, UNESC pp 201-207.
- Brehm G (2007) Contrasting patterns of vertical stratification in two moth families in a Costa Rican lowland rain forest. *Basic and Applied Ecology* 8:44-54.
- Brown VK (1991) The effects of changes in habitat structure during succession in terrestrial communities. In: Bell SS pp 141-168.
- Camargo JL, Kapos V (1995) Complex edge effects on soilmoisture and microclimate in central Amazonian forest. *Jour. Trop. Eco* 11:205-221.
- Carvalho CC, Rêgo MMC, Mendes FN (2006) Dinâmica de populações de *Euglossina* (Hymenoptera, Apidae) em mata ciliar, Urbano Santos, Maranhão, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia* 96:249-256.
- Carvalho, R, Machado IC (2002) Pollination of *Catasetum macrocarpum* (Orchidaceae) by *Eulaema bombiformis* (Euglossini). *Lindleyana* 17:85-90.
- Castro W, Salimon, C, Medeiros H, Silva IB, Silveira M (2013) Bamboo abundance, edge effects, and tree mortality in a forest fragment in Southwestern Amazonia. *Sci For* 41:159-164.
- Charles E, Basset Y (2005) Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types, Panama, *J Trop Ecol* 21:329-336.
- Checa MF, Rodriguez J, Willmott KR, Liger B (2014) Microclimate variability significantly affects the composition, abundance and phenology of butterfly communities in a highly threatened neotropical dry forest. *Florid Entomol* 97:1-13.

- Darrault RO & Schlindwein C (2004) Limited fruit production in *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and pollination by nocturnal and diurnal insects. *Biotropica* 37:381-388
- Didham RK, J Ghazoul, Stork NE, Davis AJ (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trend Ecol. Evol* 11:255-260.
- Dodson CH, Dressler RL, Hills HG, Adams RM, Williams NH (1969) Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science* 164:1243-1249.
- Dressler RL (1982) Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Rev of Ecol System* 13:373-394.
- Dufrene M, Legendre P (1997) Species Assemblages and Indicator Species: the need a for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Durigan G (2009) Estrutura e diversidade de comunidades florestais. In: Martins SV (Ed.). *Ecologia de florestas tropicais do Brasil*. UFV, Viçosa, 185-215.
- Eltz T, Roubik DW, Whitten MW (2003) Fragrances, male display and mating behaviour of *Euglossa hemichlora*: a flight cage experiment. *Physiol Entomol* 28: 251-260.
- Farias RCAP, Madeira-da-Silva MC, Pereira-Peixoto MH, Martins CF (2008) Composição e sazonalidade de espécies de Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em mata e duna na Área de Proteção Ambiental da Barra do Rio Mamanguape, Rio Tinto, PB. *Neotrop Entomol* 37:253-258.
- Ferreira MG, Pinho OC, Balestieri JBP, Faccenda O (2007) Fauna and Stratification of Male Orchid Bees (Hymenoptera: Apidae) and their Preference for Odor Baits in a Forest Fragment 40:639-646.
- Fujisaka S, Bell W, Thomas N, Hurtado L, Crawford E (1996) Slash-and-burn agriculture, conversion to pasture, and deforestation in two Brazilian Amazon colonies. *Agricul Ecosyst Environ* 59:115-130.
- Garófalo CA (1994) Biologia de nidificação dos Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). *Anais do Encontro sobre abelhas de Ribeirão Preto* 1:17-26.
- Gonçalves TT, Louzada JNC (2005) Estratificação vertical de coleópteros carpófilos (Insecta: Coleoptera) em fragmentos florestais do sul do estado de Minas Gerais, Brasil. *Austral Ecol.* 15:101-110.
- Graham EA, Andrade, JL (2004) Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. *Amer J Bot* 91:699-706.
- Grimbacher PS, Stork NE (2007) Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecol* 32:77-85.

- Halfpeter G, Moreno CE, Pineda O (2001) Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera. CYTED, Zaragoza 80 p.
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis 4:1-9.
- Janzen DH (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 71:203-205.
- Kearns C, Inouye D, Waser N (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu Rev Ecol Syst* 29:83-112.
- Krebs CJ (1999) *Ecological methodology*. California, Benjamin Cummings. pp 375-387.
- Krömer T, Kessler M, Gradstein SR (2007) Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecol* 189:261-278.
- LaSalle J, Gauld ID (1993) "Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. 1993; 1-26 pp." IN: LaSalle J. and ID Gauld (Eds.). *Hymenoptera and biodiversity*. CABI. United Kingdom pp 1-26.
- Lewis SL, Brando PM, Phillips OL, van der Heijden GMF & Nepstad D (2011) The 2010 Amazon drought. *Science* 331:554-554.
- Locatelli E, Machado IC (2004) *Sarantia klotzschiana* (Koer.) Eichl. (Marantaceae) e seu mecanismo explosivo de polinização. *Rev Bras Bot* 27:757-765.
- Lu D, Mausel P, Brondízio E, Moran E (2003) Classification of successional forest stages in the Brazilian Amazon basin. *Forest Ecology and Management* 181:301-312.
- Ludwig JA, Reynolds JF (1988) *Statistical Ecology: a Primer on Methods and Computing*. New York, John Wiley & Sons, 337p.
- Magurran AE (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, 265p.
- Manly BFJ (1994) *Multivariate Statistical Methods: a Primer*. London, Chapman & Hall, 215p.
- Martins CF, Souza AKP (2005) Estratificação vertical de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em uma área de Mata Atlântica, Paraíba, Brasil. *Rev Bras Zool* 22:913-918.
- Medeiros H, Castro W, Salimon CI, Brasil IS; Silveira M (2013) Tree mortality, recruitment and growth in a bamboo dominated forest fragment in southwestern Amazonia, Brazil. *Biota Neotrop* 13:29-34.

- Michener CD (2007) *The Bees of the World*. Second edition. Baltimore, Johns Hopkins University Press, 972 p.
- Milet-Pinheiro P, Schlindwein C (2005) Do euglossine males (Apidae, Euglossini) leave tropical rainforest to collect fragrances in sugarcane monocultures? *Rev. Bras. Zool.* 22:853-858.
- Minchin PR (1987) Na evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetation* 69:89-107.
- Morato EF (1994) Abundância e riqueza de machos de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em áreas de terra firme e áreas de derrubada, nas vizinhanças de Manaus (Brasil). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia* 10:95-105.
- Morato EF (2001) Efeitos de fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias na Amazônia Central. II. Estratificação Vertical *Revt bras de Zool* 18:737-747.
- Morato EF, Campos LAO, Moure JS (1992) Abelhas Euglossini (Hymenoptera, Apidae) coletadas na Amazônia Central. *Revt bras Entomol* 36:767-771.
- Nemésio A, Morato EF (2004) Euglossina (Hymenoptera: Apidae) of the Humaitá Reserve, Acre state, Brazilian Amazon, with comments on bait trap efficiency. *Review Tecnol Ambient* 10:71-80.
- Nemésio A, Morato EF (2005) A diversidade de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae: Apini) do estado do Acre. In: Drumond, P.M (Ed). *Fauna do Acre*. EDUFAC, Rio Branco pp 41-51.
- Nemésio A, Morato EF (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 FA (2006) Ecology, Behavior and Bionomics edge effects on the Orchid-bee fauna (Hymenoptera: Apidae) at a large remnant of Atlantic rain Forest in Southeastern Brazil. *Neotrop Entomol* 35:313-323.
- Nemésio A, Silveira FA (2007) Orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) of Atlantic Forest fragments inside an urban area in southeastern Brazil. *Neotrop Entomol* 36:186-191.
- Neves FS, Sperber CF, Campos RI, Soares JP, Ribeiro SP (2013) Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Rev de Biol Tropi* 1:125-137.
- Oksanen JF, Blanchet G, Kindt R, Legendre, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos PM, Stevens HH, Wagner H (2015) *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.3 2.<http://cran.r-project.org/package=vegan>

- Oliveira ML, Campos LAO (1995) Abundância, riqueza e diversidade de abelhas Euglossinae (hymenoptera, apidae) em florestas contínuas de terra firme na Amazônia Central, Brasil. *Revta bras Zool* 131:547-556.
- Oliveira ML, Campos LAO (1996) Preferência por estratos florestais e por substâncias odoríferas em abelhas Euglossinae (Hymenoptera: Apidae). *Revt Bras de Zool* 13:1075-1085.
- Oliveira ML (1999) Sazonalidade e horário de atividade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae), em florestas de terra firme na Amazônia Central. *Rev bras. Zool* 16:83-90.
- Otero JT, Sallenave A (2003) Vertical Stratification of Euglossine Bees (Hymenoptera: Apidae) in Amazonian Forest. *Pan-Pacific Entomol* 79:151-154.
- Pearson DL, Dressler RL (1985) Two-Year Study of Male Orchid Bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) Attraction to Chemical Baits in Lowland South-Eastern Peru. *J Trop Ecol* 1:37-54.
- Peruquetti RC, Campos LAO, Coelho CDP, Abrantes CVM, Lisboa LCO (1999) Abelhas Euglossini (Apidae) de áreas de Mata Atlântica: Abundância, riqueza e aspectos biológicos. *Revt bras de Zool* 16:101-118.
- Pezzopane JEM, Reis GGD, Reis MGF, Costa JMN (2005) Caracterização da radiação solar em fragmento da Mata Atlântica. *Rev Bras de Agromet* 13:11-19.
- Phillips Ol et al. 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* 323: 1344-1347.
- Potts SG et al. (2016) "Safeguarding pollinators and their values to human well-being". *Nature* 540:220-229.
- Ramalho M (2004) Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest : a tight relationship. *Acta bot bras*18:37-47.
- Ramalho AV, Gaglianone MC, Oliveira ML (2009) Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Ver Bras Entomol* 53:95-101.
- Ramírez S, Dressler RL, Opina, M (2002) Abejas euglosinas (Hymenoptera: Apidae) de la Región Neotropical: Listado de species con notas sobre su biología. *Biota Colombiana* 3:7-118.
- Rebêlo JM, Garófalo CA (1991) Diversidade e sazonalidade de machos de Euglossini (Hymenoptera, Apidae) e preferências por iscas de odores em um fragmento de floresta no sudeste do Brasil. *Rev bras Biol* 4:787-799.
- Rebêlo JMM & Cabral AJM (1997) Abelhas Euglossinae de Barreirinhas, Zona do Litoral da Baixada Oriental Maranhense. *Acta Amaz* 27: 145-152.

- Roubik DW (1989) Ecology and natural history of tropical bees. (Ed.) Cambridge: Cambridge University Press 514p.
- Roubik DW (1993) Tropical pollinators in the canopy and understory - Field data and theory for stratum preferences. *J Insect Behav* 6:659-673.
- Roubik DW, Hanson PE (2004) Orchid bees from tropical America. Biology and field guide. INBio Press, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica 352p.
- Salmah S, Inoue T, Sakagami SF (1990) An analysis of apid bees richness (Apidae) in Central Sumatra. IN: Sakagami SF, Ohgushi R, Roubik DW (Eds.). Natural history of social wasps and bees in Equatorial Sumatra. Sapporo, Hokkaido University p.139-174.
- Santos CF, Absy ML (2010) Polinizadores de *Bertholletia excelsa* (Lecythidales: Lecythidaceae): interações com abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponini) e nicho trófico. *Neotropical Entomology* 39:854-861.
- Schulze CH, Linsenmair KE, Fiedler K (2001) Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecol* 153:133-152.
- Siegel S, Castellan NJ JR (2006) Estatística não paramétrica para ciências do comportamento. Porto Alegre, Artmed 448p.
- Silva FS, Rebêlo JMM (2002) Population dynamics of Euglossinae bees (Hymenoptera, Apidae) in an early second-growth forest of Cajual Island, in the state of Maranhão, Brazil. *Braz. J. Biol.* 62:15-23.
- Silveira FA, Melo GAR, Almeida EAB (2002) Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação. Belo Horizonte, Ministério do Meio Ambiente, Fundação Araucária 253p.
- Silveira GC, Nascimento, AM, Sofia SH, Augusto SC (2011) Diversity of the euglossine bee community (Hymenoptera, Apidae) of an Atlantic Forest remnant in southeastern Brazil. *Rev Bras Entom* 55:109-115.
- Silveira M (2005) A floresta aberta com bambu no sudeste da Amazônia. Padrões e processos em múltipla escala. EDUFAC, Rio Branco, Acre, Brasil. 145p.
- Smith AP (1973) Stratification of temperate and Tropical forests. *Amer Nat* 957:671-683.
- Sofia SH, Suzuki KM (2004) Comunidades de Machos de Abelhas Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em Fragmentos Florestais no Sul do Brasil. *Neotrop Entomol* 33:693-702.
- Souza AKP, Hernández MIM; Martins CF (2005) Riqueza, abundância e diversidade de Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em três áreas da Reserva Biológica Guaribas, Paraíba, Brasil. *Rev bras Zool* 22:320-325.

- Souza DR, Souza AL, Gama JRV, Leite HG (2003) Emprego de análise multivariada para estratificação vertical de florestas inequinhâneas. *Revista Árvore. Soc Invest Flores* 27:59-63.
- Souza DR., Souza AL (2004) Estratificação vertical em floresta ombrófila densa de terra firme não explorada, Amazônia oriental. *Rev Arv* 5:691-698.
- Stallings JR; Pinto LP de S; Aguiar L, Sábato EL (1990) A importância dos distúrbios intermediários na manutenção da diversidade da fauna em uma floresta Tropical. In: Martins RP & Lopes FS (Eds.) *Atas Encontro de Ecologia Evolutiva. Soc Ecol Bras* pp 43-58.
- Stevens HM, Carson WP (2002) Resource quantity, not resource heterogeneity maintains plant diversity. *Ecol Letters* 5:420-426.
- Storck-Tonon D; Morato EF, Oliveira ML (2009) Fauna de Euglossina (Hymenoptera: Apidae) da Amazônia Sul-Occidental, Acre, Brasil. *Acta Amaz* 39:693-706.
- Strong DR, Lawton J, Southwood TRE (1984) *Insects on plants: community patterns and mechanisms.* Oxford: Blackweel.
- Tonhasca A.Jr, Blackmer JL, Albuquerque GS (2002) Abundance and Diversity of Euglossine Bees in the Fragmented Landscape of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 34:416-422.
- Tregidgo DJ, Qie L, Barlow J, Sodhi NS, Lim SL (2010) Vertical stratification responses of an arboreal dung beetle species to tropical forest fragmentation in Malaysia. *Biotropica* 5:521-525.
- Vasconcelos HL, Vilhena JMS (2006) Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: A comparison of forests and savannas. *Biotropica*, 38:100-106.
- Vieira EM, Monteiro-Filho ELA (2003) Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. *J Trop Ecol* 19:501-507.
- Walther BA (2002) Vertical stratification and use of vegetation and light habitats by Neotropical forest birds. *J Ornithol* 143:64-81.
- Williams NH, Whitten WM (1983) Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *The Biol Bulletin* 164:355-395.
- Wu J. et al. 2016. Leaf development and demography explain photosynthetic seasonality in Amazon evergreen forests. *Science* 351: 972-976.
- Yanoviak SP, Kragh G, Nadkarni NM (2003) Spider assemblages in Costa Rican cloud forests: effects of forest level and forest age. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:145-154.

Zucchi R, Sakagami SF, Camargo JMF (1969) Biological observations on a Neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. Journal of the Faculty of Science Hokkaido University Series, Sapporo 17:271-380.

ANEXO I

- Link para normas da revista:
 - <http://www.springer.com/life+sciences/entomology/journal/10841#>

- Fator de impacto da revista:
 - 1.838

- Qualis/Capes da revista na área Biodiversidade:
 - A2

