

ECOLOGIA, COMPORTAMENTO E BIONOMIA

Diversidade e Sazonalidade de Abelhas Solitárias (Hymenoptera: Apoidea) em Dunas Litorâneas no Nordeste do Brasil

BLANDINA F. VIANA^{1,2}, FABIANA O. SILVA² E ASTRID M.P. KLEINERT³

¹Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Germeoabo s/n, Campus Universitário de Ondina, 40170-110, Salvador, BA. e-mail: blande@ufba.br

²Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Germeoabo s/n, Campus Universitário de Ondina, 40170-110, Salvador, BA. e-mail: fabianas@ufba.br

³Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. e-mail: astridkl@usp.br

Neotropical Entomology 30(2): 245-251 (2001)

Solitary Bees (Hymenoptera: Apoidea) in Tropical Sand Dune: Diversity and Phyenology

ABSTRACT - The community structure of cavities-nesting solitary bees species was systematically investigated over two years, from May/97 to April/99, in a fragment of tropical sand dune, Salvador, Bahia (12°56'S; 38°21'W), Northeast of Brazil. Trap nests were placed randomly in the area, in blocks with 16 nests, with variable diameter at a height of 1.5 m. Traps were inspected each 15 days. Seven bee species established 62 nests. Two species were predominant in the area, *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (58% of the total of established nests) followed by *Euplusia musitans* Fabricius (31%). In general, bees' abundance showed seasonal fluctuations. The total frequencies of nesting varied between the two years of sampling. The two predominant species presented different seasonal patterns. There were always trap nests available in the field for the bees. Just 14% of the available nests were occupied.

KEY WORDS: Insecta, monitoring, trap nests.

RESUMO - A estrutura da comunidade das espécies de abelhas que nidificam em cavidades pré-existentes foi sistematicamente investigada por um período de dois anos (maio/97 a abril/99), em um fragmento de dunas litorâneas na Área de Proteção Ambiental das Lagoas e Dunas de Abaeté, Salvador, Bahia (12°56'S; 38°21'W). A técnica de amostragem utilizada foi a de ninhos-armadilha, distribuídos no campo ao acaso, em blocos com 16 ninhos, com diâmetros variáveis, à altura de 1,5 m do solo. Os ninhos eram inspecionados quinzenalmente. Foram fundados 62 ninhos pertencentes a sete espécies de abelhas. Duas espécies predominaram na área, *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (58% do total de ninhos fundados), seguida por *Euplusia musitans* Fabricius (31%). Em geral, houve flutuação sazonal nas abundâncias de abelhas e variação nas freqüências totais de nidificação entre os dois anos de amostragem. As duas espécies predominantes apresentaram diferentes padrões sazonais. Houve sempre ninhos-armadilha disponíveis no campo para as abelhas, que usaram apenas 14% do total oferecido.

PALAVRAS-CHAVE: Insecta, monitoramento, ninhos-armadilha.

Cerca de 85% das espécies de abelhas descritas são solitárias (Batra 1984). Muitas dessas espécies, como as pertencentes à família Apidae (Roig-Alsina & Michener 1993), podem voar longas distâncias nas matas tropicais em busca de espécies vegetais preferenciais (Janzen 1971, Frankie *et al.* 1983), promovendo a polinização cruzada das mesmas (Roubik 1993, Neff & Simpson 1993, Proctor *et al.* 1996).

Há evidências de que a abundância e a riqueza local das

espécies de abelhas correlacionam-se com a diversidade de recursos alimentares (Tscharrntke *et al.* 1998) e a existência de locais adequados para nidificação (Linsley 1958).

Nas dunas litorâneas tropicais, amostragem de abelhas nas flores evidenciaram uma fauna com predominância de espécies de hábitos solitários, de porte grande (Gottsberger *et al.* 1988, Zanella *et al.* 1998, Alves dos Santos 1999).

Devido às condições ambientais adversas das dunas, como ventos fortes, temperaturas elevadas e pouca disponibilidade

de locais para nidificação, alguns autores afirmam que poucas espécies de abelhas são residentes nesses ambientes. Excetuando-se aquelas capazes de nidificar em solo arenoso (Albuquerque 1998, Gottsberger *et al.* 1988), as demais espécies são oriundas de habitats vizinhos, sendo atraídas às dunas em busca de recursos florais.

No entanto, em estudo realizado nas dunas de Abaeté, por dois dos autores desse trabalho (B.F. Viana & F.O. Silva - não publicado), observou-se a presença das espécies *Xylocopa cearensis* Ducke, *Xylocopa frontalis* Olivier e *Xylocopa subcyanea* Pérez, nidificando em galhos e troncos secos de *Agaristha revoluta* (Spr.) DC (Ericaceae). Ninhos de *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith e *Euglossa cordata* Linnaeus, foram também observados em galhos dessa espécie vegetal na mesma área.

Na Costa Rica, Frankie & Newstrom (1993) também observaram que algumas espécies de abelhas podem suportar habitats abertos, onde as temperaturas diárias são mais altas que nos habitats sombreados.

Um método eficiente para a obtenção de informações acerca da fauna de abelhas solitárias residentes em uma dada área é a técnica de ninhos-armadilha, que permite descrever e comparar comunidades de abelhas, provê uma medida quantitativa do número de espécies presentes em uma área e suas respectivas abundâncias e fornece informações acerca do comportamento de nidificação, das preferências por habitat e das mudanças na frequência através do tempo (Krombein 1967, Vinson & Frankie 1991, Frankie *et al.* 1998, Morato & Campos 2000).

Em áreas degradadas com deficiência de locais naturais para a nidificação, a utilização dessa técnica poderia ainda representar possibilidade de manutenção das espécies solitárias, que dependem de cavidades pré-existentes para se estabelecerem.

Com o objetivo geral de monitorar a fauna de abelhas solitárias, que nidifica em cavidades pré-existentes, residentes nas dunas de Abaeté, e investigar aspectos da sua ecologia, foi empregada a técnica de ninhos-armadilha.

Mais especificamente, o trabalho pretendeu responder às seguintes questões:

- Há nas dunas de Abaeté uma fauna de abelhas solitárias residentes, que nidifica em cavidades pré-existentes?
- Há diferenças entre as espécies na abundância relativa de ninhos fundados?
- Há mudanças na composição e nas frequências totais de nidificações dessas espécies ao longo do tempo?

Material e Métodos

Para o monitoramento das abelhas solitárias foi empregada a técnica de ninhos-armadilha, semelhante àquela utilizada por Morato & Campos (2000), com modificações quanto ao tipo de madeira, diâmetro e comprimento das cavidades.

Os ninhos-armadilha eram constituídos por duas peças de madeira, 30x30x150 mm, furadas em sentido longitudinal, de forma que, quando as duas metades da peça estavam unidas, formavam-se orifícios com os diâmetros de 8, 10, 15

e 20 mm e 100 mm de profundidade. As duas metades foram unidas com fita adesiva.

Foram selecionadas 29 árvores ou arbustos, distribuídas ao acaso na área de estudo. Em cada árvore ou arbusto foi colocado, a 1,5 m de altura, um conjunto contendo 16 ninhos-armadilha, sendo quatro de cada classe de diâmetro, também distribuídos ao acaso, com os orifícios de entrada voltados para o mesmo lado.

Foram utilizadas tiras de borracha para unir os ninhos em blocos, que foram presas aos galhos das árvores, em posição horizontal, com cordão de náilon.

Os ninhos-armadilha foram inspecionados a cada 15 dias, com o auxílio de um otoscópio, por um período de dois anos (maio/97 a abril/99). As armadilhas ocupadas por ninhos de abelhas já concluídos foram retiradas e substituídas por outras vazias do mesmo diâmetro, e levadas ao laboratório, onde cada peça foi mantida dentro de uma caixa de vidro de tamanho 15x15x12 cm, cobertas com tela até a emergência dos adultos.

Os exemplares de abelhas provenientes dos ninhos-armadilha foram identificados, sempre que possível ao nível de espécie, e depositados na coleção de referência do Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA), do Instituto de Biologia, da Universidade Federal da Bahia (UFBA). Os ninhos dos quais não emergiram adultos foram identificados por comparação com aqueles onde houve emergência.

Os dados climáticos dos dois anos de amostragem (maio/97 a abril/99) foram fornecidos pela estação meteorológica do Aeroporto Internacional Deputado Luís Eduardo Magalhães, Salvador, Bahia.

Resultados

Foram coletadas sete espécies de Apoidea, pertencentes à família Apidae que fundaram 62 ninhos (Tabela I). A espécie mais abundante foi *C. tarsata* (58% do total de ninhos fundados) seguida por *Euplusia mussitans* Fabricius (31%).

Embora o número total de ninhos fundados tenha sido pequeno, observa-se variação na frequência de nidificação tanto durante o ano quanto entre os dois anos consecutivos (Fig. 1). No primeiro ano de coleta, as fundações ocorreram

Tabela 1. Número de ninhos de abelhas solitárias fundados em Abaeté, Salvador, Bahia, entre maio de 1997 e abril de 1999.

Espécie	Total de ninhos fundados
<i>Euglossa</i> sp1	1
<i>Euglossa</i> sp2	1
<i>Euglossa cordata</i> (Linnaeus)	1
<i>Euplusia mussitans</i> Fabricius	19
<i>Xylocopa (Schoenherria) subcyanea</i> Pérez	1
<i>Xylocopa (Megaxylocopa) frontalis</i> Olivier	3
<i>Centris (Hemisiella) tarsata</i> Smith	36
Total	62

principalmente no verão (período menos chuvoso), com um pico em dezembro. No segundo ano, maior número de nidificações foi observado e as nidificações ocorreram ao longo de quase todo o ano, tendo sido mais frequentes nos meses mais chuvosos.

C. tarsata apresentou variações nos padrões sazonais entre os dois anos. No primeiro ano, as fundações de ninhos ocorreram principalmente no verão (período menos chuvoso). Já no segundo ano, embora tenham sido também observadas no verão, mais ninhos foram fundados no outono (período mais chuvoso) (Fig. 1).

E. mussitans apresentou padrões sazonais muito semelhantes nos dois anos de coleta, com picos em setembro/97 e setembro/98 (Fig. 1).

As demais espécies construíram ninhos em fevereiro/98 e abril/99 (*X. frontalis* e *X. subcyanea*) e em fevereiro/98, outubro/98 e dezembro/98 (*Euglossa* sp1, *Euglossa* sp2 e *E. cordata*).

Durante todo o período amostral houve cavidades disponíveis para nidificação na área de estudo. Contudo, as espécies de abelhas solitárias utilizaram apenas 14% do total de armadilhas instaladas no campo.

Em todas as classes de diâmetro disponíveis (8, 10, 15 e 20 mm) foram observadas construções de ninhos. Porém o maior número ocorreu nas cavidades de 10 mm de diâmetro (Fig. 2).

Discussão

Nas dunas de Abaeté, a relação entre o número de ninhos fundados e de espécies de abelhas coletadas assemelha-se àquelas obtidos em outras localidades, onde amostragens usando ninhos-armadilha foram realizadas (Pérez-Maluf 1993, Camillo *et al.* 1995, Morato & Campos 2000). Porém, o número de espécies encontrado nas dunas foi menor que nesses estudos, desenvolvidos em ambientes de cerrado e floresta.

Essa diferença na riqueza pode ser explicada, dentre outros motivos, pela complexidade do hábitat, pois as matas apresentam maior riqueza em espécies de plantas que as dunas. Tschartke *et al.* (1998) encontraram uma correlação entre a riqueza e a abundância de abelhas solitárias com a riqueza de espécies das plantas, nos hábitats por eles estudados.

Nas dunas de Abaeté, foram coletadas nas flores outras espécies de abelhas que constroem ninhos em cavidades, e que não nidificaram nos ninhos-armadilha. Dentre elas, *X. cearensis* Ducke, *X. grisescens* Lepeletier, *X. nigrocincta* Smith, *X. suspecta* Smith, *C. trigonoides* Lepeletier e *C. lutea* Friese. Foram também observadas na área ninhos de algumas dessas espécies em cavidades naturais.

A ausência dessas abelhas nos ninhos-armadilha pode estar relacionada a alguns fatores. Um deles é a preferência de certas espécies pelo hábitat. Talvez, algumas das abelhas acima citadas fundem seus ninhos em ambientes sombreados com pouca insolação e temperatura mais baixa, como o interior das matas adjacentes às dunas, e visitem o local apenas para a coleta de recursos florais. Assim, essas abelhas seriam mais sensíveis às temperaturas mais elevadas dos

locais mais abertos, que parecem ser limitantes para o desenvolvimento larval de algumas espécies (Frankie *et al.* 1998).

Já outras espécies de abelhas, como algumas espécies de *Centris*, estudadas por Frankie & Newstrom (1993), na Costa Rica, podem suportar hábitats abertos onde as temperaturas diárias são mais altas que nos hábitats sombreados. *C. tarsata*, espécie predominante nos ninhos-armadilha, em Abaeté, parece ser um exemplo. Pérez-Maluf (1993), em Viçosa, MG, também observaram a preferência dessa espécie por locais mais abertos de vegetação secundária. Outro fator que pode ter influenciado a estruturação da comunidade de abelhas nos ninhos-armadilha, em Abaeté, é a distribuição vertical das espécies. Sutton *et al.* (1983) relataram a existência de estratificação vertical em várias ordens de insetos, incluindo Hymenoptera, em ambientes de mata tropical. Para as abelhas, Morato & Campos (2000) observaram que, na floresta amazônica, de modo geral, elas fundaram ninhos a 8 m e a 15 m de altura, e Frankie *et al.* (1988) encontraram, na Costa Rica, maior porcentagem de ninhos de *Centris* fundados a 2,5 m de altura.

Neste trabalho, o fato de as armadilhas terem sido colocadas à altura de 1,5 m do nível do solo pode ter excluído espécies que apresentam preferência por nidificar mais próximo ao solo ou em altura superior a 1,5 m, já que a vegetação local pode atingir até 7 m de altura.

O número de classes de diâmetros disponíveis para as abelhas na área pode também ter limitado o número de espécies coletado, já que os diâmetros usados foram iguais ou superiores a 8 mm. Como a preferência pelo diâmetro da cavidade onde a espécie irá construir o ninho está relacionada ao seu tamanho (Garófalo *et al.* 1989, Jesus & Garófalo 2000), espécies menores, como *C. trigonoides*, coletada quando em visita às flores, em Abaeté, podem ter sido limitadas pela falta de cavidades com diâmetros compatíveis.

No caso das abelhas do gênero *Xylocopa*, a disponibilidade de locais adequados para nidificação pode ter sido o principal fator limitante. O pequeno número de espécies desse gênero e a baixa frequência de fundações nos ninhos-armadilha, em comparação ao coletado nas flores, podem estar provavelmente associados à abundância de substratos adequados para nidificação na área de estudos.

Além disso, as *Xylocopa* parecem “preferir” escavar os seus próprios ninhos do que ocupar cavidades já prontas. Talvez por isso escolham madeira mole, morta ou apodrecida para estabelecerem seus ninhos. As espécies de *Xylocopa* que usaram os ninhos-armadilha, sempre os escavaram, o que vem evidenciar o padrão comportamental.

Tendo em vista que a ocupação de orifícios artificiais é ao acaso, a maior disponibilidade de substratos naturais para nidificação poderá diminuir a ocupação de ninhos-armadilha. Coville & Coville (1980) observaram que a utilização dos ninhos-armadilha, por uma espécie de vespa na Costa Rica, foi menos acentuada nos locais de amostragem onde orifícios naturais para a nidificação eram mais abundantes.

Em estudos anteriores, dois dos autores desse trabalho (B.F. Viana & F.O. Silva - não publicado) observaram que a espécie vegetal *A. revoluta* foi o substrato preferencial para a nidificação das espécies de *Xylocopa* em Abaeté,

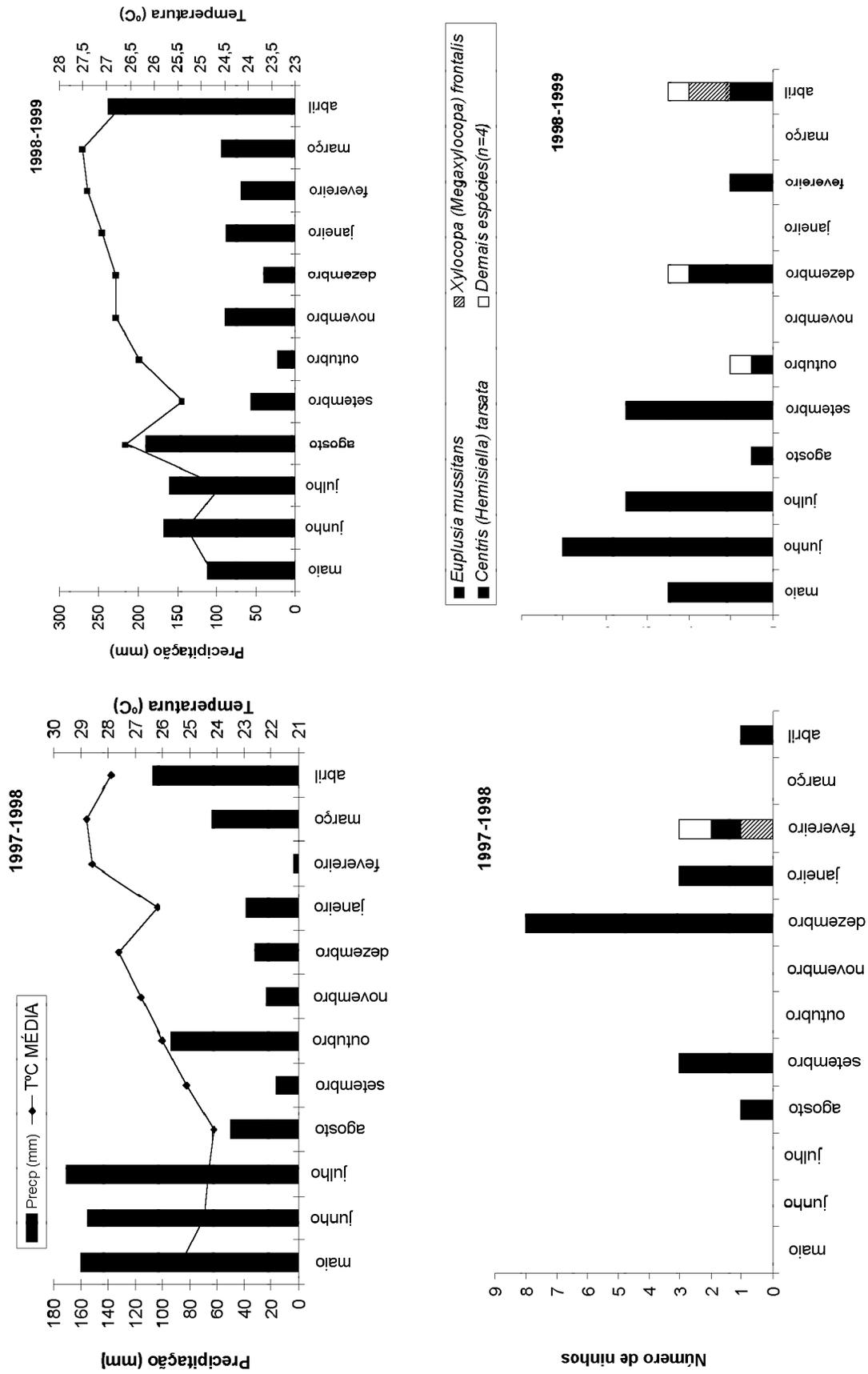


Figura 1. Número de ninhos fundados por abelhas solitárias, por mês, nas dunas de Abaeté, Salvador, Bahia, durante os dois anos de amostragem em relação à temperatura e precipitação.

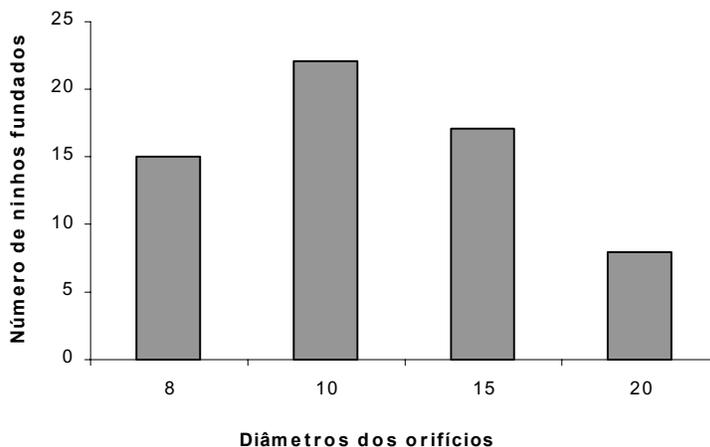


Figura 2. Total de ninhos fundados pelas abelhas solitárias em ninhos-armadilha, com orifícios de diferentes diâmetros, nas dunas de Abaeté, Salvador, Bahia.

principalmente de *X. cearensis*, espécie predominante nas flores. Essa planta, além de apresentar elevada densidade (é a quarta espécie mais densa dentre todas as árvores e arbustos presentes na área), possui características, como textura da madeira e diâmetro dos galhos, que a tornam adequada ao uso pelas *Xylocopa*.

A dominância de poucas espécies de abelhas nos ninhos-armadilha foi também observada em outras localidades. Na Amazônia, *Centris terminata* Smith representou 31,9% dos ninhos fundados (Morato & Campos 2000); no Acre, *Centris analis* (Fabricius) foi a espécie mais freqüente (41%) (Morato comunicação pessoal); e em um remanescente de mata atlântica em Viçosa, MG, a espécie de abelha com o maior número de fundações foi *C. tarsata* (25%) (Pérez-Maluf 1993).

Houve variação no número total de ninhos fundados entre os meses e de um ano para o outro. Flutuações nas freqüências anuais das fundações parecem ser uma característica das espécies de abelhas que nidificam em cavidades. Outros estudos, utilizando ninhos-armadilha, também revelaram mudanças nas freqüências das abelhas ao longo do tempo (Frankie & Newstrom 1993, Frankie *et al.* 1998, Morato *et al.* 1999).

De acordo com Frankie *et al.* (1998), os fatores que poderiam estar influenciando as mudanças nas freqüências seriam: a) mortalidade das abelhas na fase larval ou pupal pela ação de organismos patogênicos, parasitas e/ou predadores; b) padrões extremos nas condições climáticas anuais que estariam influenciando a disponibilidade de recursos e a freqüência de nidificações; c) presença de distúrbios nos habitats marginais; d) impacto negativo das espécies de abelhas não nativas (exóticas).

Houve dissimilaridade nas freqüências de nidificações entre as duas espécies de abelhas mais abundantes. Isso pode ser interpretado como um indicativo de que as espécies de abelhas são afetadas diferencialmente por mudanças nas condições climáticas de um ano para outro.

Os picos de fundação de ninhos observados para *C. tarsata*, embora tenham diferido de um ano para o outro, coincidem, em parte, com o observado por outros autores (Heithaus 1979, Frankie *et al.* 1983, Camillo *et al.* 1995, Morato *et al.* 1999, Jesus & Garofalo 2000), realizados respectivamente em ambientes de floresta temperada, floresta tropical decídua e, os dois últimos, em cerrado. Nesses estudos, foi verificado que as espécies do gênero *Centris* nidificam com maior freqüência no verão, geralmente o período de maior disponibilidade de recursos alimentares, podendo também apresentar fundações durante a primeira parte do outono (início da estação mais chuvosa).

Agradecimentos

Ao CADCT/SEPANTEC-BA, PICDT/CAPES/UFBA, e ao CNPq pelo auxílio financeiro concedido ao projeto de pesquisa; ao Prof. Pe. Jesus Santiago Moure, da Universidade Federal do Paraná pela colaboração prestada na identificação das espécies de abelhas; à estação meteorológica do Aeroporto Internacional Deputado Luís Eduardo Magalhães pelo fornecimento dos dados climáticos; aos estagiários do Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas, Alex Fabian Rabelo Teixeira e Ciáxares Magalhães Carvalho, pela colaboração na instalação e inspeção dos ninhos armadilhas no campo; aos consultores anônimos pelas valiosas críticas e sugestões.

Literatura Citada

Albuquerque, P. 1998. Abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) e suas fontes de alimento em um ecossistema de dunas, na ilha do Maranhão, Maranhão, Brasil: composição, fenologia e interações. Tese de Doutorado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 210p.

- Alves dos Santos, I. 1999.** Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restinga e dunas do litoral norte do Estado do Rio Grande do Sul. *Rev. Bras. Entomol.* 43: 191-223.
- Batra, S.W. 1984.** Solitary bees. *Sci. Amer.* 250: 86-93.
- Camillo, E., C.A. Garófalo, J.C. Serrano, & G. Mucillo. 1995.** Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilha (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). *Rev. Bras. Entomol.* 39: 459-470.
- Coville, R.E. & P.L. Coville. 1980.** Nesting biology and male behaviour of *Trypoxylon (Trypargilum) tenocitlan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entom. Soc. Amer.* 73: 110-119.
- Frankie, G.W. & L.E. Newstrom. 1993.** Nesting-habitat preferences of selected *Centris* bees species in Costa Rican dry forest. *Biotropica* 25: 322-333.
- Frankie, G.W., L.E. Newstrom, & J.F. Barthell. 1988.** Nests site and hábitat preferences of *Centris* bees in the Costa Rican dry forest. *Biotropica* 20: 301-310.
- Frankie, G.W., R.W. Thorp, L.E. Newstrom-Lloyd, M.A. Rizzardi, J.F. Barthell, T.L. Griswold, J. Kim & S. Kappagoda. 1998.** Monitoring solitary bees in modified wildland habitats: Implications for bee ecology and conservation. *Environ. Entomol.* 27: 1137-1148.
- Frankie, G.W., W.W. Haber, P.A. Opler & K.S. Bawa. 1983.** Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest, p. 441-448. In C. E. Jones & R. J. Little (eds.), *Handbook of experimental pollination biology*. New York, Scientific and Academic Editions, 558p.
- Garófalo, C.A., E. Camillo & J.C. Serrano. 1989.** Espécies de abelhas do gênero *Centris* (Hymenoptera, Anthophoridae) nidificando em ninhos-armadilha. *Ci. Cult.* 41: 799.
- Gottsberger, G., J.M.F. Camargo & I. Silberbauer-Gottsberger. 1988.** A bee pollinated tropical community: The beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. *Bot. Jahrb. Syst.* 109: 469:500.
- Heithaus, E.R. 1979.** Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology.* 60: 190-202.
- Janzen, D.H. 1971.** Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.
- Jesus, B.M.V. & C.A. Garofalo. 2000.** Nesting behaviour of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie* 31: 503-515.
- Krombein, K.V. 1967.** Trap-nesting wasps and bees: life, histories, nests and associates. Washington, DC, Smithsonian Press, 570p.
- Linsley, E.G. 1958.** The ecology of solitary bees. *Hilgardia* 27: 543-597.
- Morato, E.F. & L.A.O. Campos. 2000.** Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias em uma área da Amazônia Central. *Rev. Bras. Zool.* 17: 429-444.
- Morato, E.F., M.V.B. Garcia & L.A.O. Campos. 1999.** Biologia de *Centris* Fabricius (Hymenoptera, Anthophoridae, Centridini) em matas contínuas e fragmentos na Amazônia Central. *Rev. Bras. Zool.* 16: 1213-1222.
- Neff, J.L. & B. Simpson. 1993.** Bees, pollination systems and plant diversity, p. 143-167. In J. Lasalle & J. D. Gauld (ed.), *Hymenoptera and biodiversity*, Cab International (The Natural History Museum), 348p.
- Pérez-Maluf, R. 1993.** Biologia de vespas e abelhas solitárias, em ninhos armadilhas em Viçosa - MG. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 87p.
- Proctor, M., P. Yeo & A. Lack. 1996.** The natural history of pollination. London, Harper Collins Publishers, 479p.
- Roig-Alsina, A. & C.D. Michener. 1993.** Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea) *Univ. Kansas Bull.* 55: 124-162.
- Roubik, D.W. 1993.** Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum preferences. *J. Ins. Behav.* 6: 659-73.
- Sutton, S.L., C.P.J. Ash & A. Grundy. 1983.** The vertical distribution of flying insects in lowland rain-forests of Panamá, Papua New Guinea and Brunei. *Zool. J. Linnean Soc.* 78: 287-97.
- Tscharntke, T., A. Gathmann & I. Steffan-Dewenter. 1998.** Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and intrusions. *J. Apl. Ecol.* 35: 708-719.
- Vinson, S.B. & G.W. Frankie. 1991.** Nest variability in *Centris aethyctera* (Hymenoptera: Anthophoridae) in

response to nesting site conditions. *J. Kansas Entomol. Soc.* 64: 156-162.

abundance patterns. *Biographica* 74 : 103-115.

Zanella, C.V., D.L. Schwartz Filho & S. Laroca. 1998.

Tropical bee island biogeography: diversity and *Recebido em 13/09/2000. Aceito em 10/05/2001.*
