UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU*
EM BIODIVERSIDADE TROPICAL

ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE) EM REMANESCENTES FLORESTAIS DA HILÉIA BAIANA: PADRÕES DE ANINHAMENTO E EFEITOS DAS CARACTERÍSTICAS DOS FRAGMENTOS NA ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS

JUDSON ALBINO COSWOSK

SÃO MATEUS
2016

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU*
EM BIODIVERSIDADE TROPICAL

ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE) EM REMANESCENTES FLORESTAIS DA HILÉIA BAIANA: PADRÕES DE ANINHAMENTO E EFEITOS DAS CARACTERÍSTICAS DOS FRAGMENTOS NA ESTRUTURA DAS ASSEMBLEIAS

JUDSON ALBINO COSWOSK

Dissertação submetida ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Tropical da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade Tropical.
Orientador: Dr. Vander Calmon Tosta
Coorientador: Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior

SÃO MATEUS
2016

" Abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em Remanescentes Florestais da Hiléia Baiana: Padrões de Aninhamento e Efeitos das Características dos Fragmentos na Estrutura das Assembleias "

Judson Albino Coswosk

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical, para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade Tropical.

Aprovada: 22/08/2016

Prof. Dr. Vander Calmon Tosta
Universidade Federal do Espírito Santo
Orientador

Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior
Universidade Federal da Integração Latino-Americana
Coorientador

Profª. Drª. Tathiana Guerra Sobrinho
Universidade Federal do Espírito Santo
Examinadora Interna

Prof. Dr. Lucio Antonio de Oliveira Campos
Universidade Federal de Viçosa
Examinador Externo

Dados Internacionais de Catalogação na publicação (CIP)
(Divisão de Biblioteca Setorial do CEUNES - BC, ES, Brasil)

Coswosk, Judson Albino, 1991-
C834a Abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em remanescentes florestais da Hiléia Baiana : padrões de aninhamento e efeitos das características dos fragmentos na estrutura das assembleias / Judson Albino Coswosk. – 2016.
81 f. : il.

Orientador: Vander Calmon Tosta.
Coorientador: Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior.
Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Tropical) – Universidade Federal do Espírito Santo, Centro Universitário Norte do Espírito Santo.

1. Habitat fragmentado. 2. Biodiversidade. 3. Conservação. 4. Abelha. 5. Floresta Atlântica. I. Tosta, Vander Calmon. II. Faria Junior, Luiz Roberto Ribeiro. III. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro Universitário Norte do Espírito Santo. IV. Título.

CDU: 502

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, a minha família, sem a qual nada disso teria sido possível. Em especial a minha mãe, Jacira, as irmãs Jaquelini e Jaquilda, ao Jânderson, meu irmão e exemplo de vida e ao Antônio, meu cunhado/pai.

À Izadora, minha namorada, por toda paciência e incentivo ao longo de mais uma etapa juntos.

À minha tia Maria, por me aturar nos finais de semana, por todo apoio e carinho.

Aos meus amigos de sala, sobretudo Gabi e Larissa, minhas irmãs de coração.

Ao Vander, meu orientador, pelo apoio, incentivo e por aceitar mais esse desafio.

Ao Nuno, meu coorientador e grande amigo. Só tenho a agradecer pela amizade e ensinamentos. Junto a Elaine, Lorena e ao quase botafoguense Tito, formam uma segunda família para mim.

Ao professor e amigo Marcos Teixeira, por todo incentivo, conselhos e revisão da dissertação.

Ao professor Diego Hoffman, pela supervisão no estágio em docência.

Ao professor Samuel Fernando Adami (UNILA), pela ajuda no processamento e análise de dados.

Ao professor Lúcio Antonio de Oliveira Campos, ao Hugo A. Werneck e Elaine Della Giustina Soares, pela fundamental ajuda nas questões burocráticas da licença de coleta do trabalho.

Aos professores do programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical, em especial ao Luis Fernando e ao Frederico, grandes parceiros durante esses dois anos.

Aos professores Lúcio Antônio de Oliveira Campos e Tathiana Guerra Sobrinho, que aceitaram o convite para participar da avaliação do trabalho.

Aos agricultores, pelo acolhimento e permissão para realização das coletas em suas propriedades.

À Coordenação de Aperfeiçoamento e Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudo.

A todos os envolvidos no programa de interiorização das universidades federais que fizeram possível a existência do CEUNES e a realização desta trajetória.

A todos que de uma forma ou de outra colaboraram com a realização deste trabalho, meu muito obrigado!

Resumo

A perda de habitat e fragmentação estão entre as mais importantes ameaças à conservação da biodiversidade em florestas tropicais. Abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) foram utilizadas como modelo de estudo para teste de hipóteses relacionadas à perda de habitat e fragmentação na Hileia Baiana, um importante centro de riqueza e endemismo na Floresta Atlântica. Os objetivos deste estudo foram: (i) testar a hipótese de que as características dos fragmentos (tamanho, forma e cobertura vegetal) afetam o padrão de estruturação de assembleias de abelhas Euglossina; (ii) avaliar se a distribuição das espécies segue um padrão aninhado e se as características dos fragmentos (tamanho, forma e cobertura vegetal) constituem gradientes ambientais subjacentes ao padrão de aninhamento. Os dados foram obtidos em 13 remanescentes florestais no norte do estado do Espírito Santo, com tamanho variando de 5 a 265 ha. A amostragem foi realizada em duas etapas: a primeira de novembro de 2014 a fevereiro de 2015 e a segunda, de agosto a setembro de 2015. Os remanescentes foram amostrados proporcionalmente as suas áreas, utilizando armadilhas com iscas aromáticas para atração e captura das abelhas. Um total de 3.094 abelhas de 19 espécies foi capturado nos 13 remanescentes amostrados. Apenas o tamanho do fragmento explicou a variação na abundância e riqueza de espécies, atuando como fator limitante à persistência de espécies sensíveis encontradas em fragmentos grandes e preservados da região. A distribuição das espécies segue um padrão aninhado influenciado pelo tamanho do fragmento, revelando que processos de extinção seletiva e ordenada de espécies dependentes de floresta tem ocorrido nos pequenos remanescentes amostrados.

Palavras-cahve: Habitat fragmentado; Biodiversidade; Conservação; Abelha; Floresta Atlântica.

Abstract

Habitat loss and fragmentation are among the most important threats to biodiversity conservation in tropical forests. Euglossina bees (Hymenoptera, Apidae) were used as a model for the study of hypotheses related to habitat loss and fragmentation in Hileia Baiana, an important center of wealth and endemism in the Atlantic Forest. The objectives of this study were: (i) to test the hypothesis that the characteristics of the fragments (size, shape and vegetation cover) affect the structure pattern of Euglossina bees assemblages; (Ii) evaluate if the distribution of the species follows a nested pattern and if the characteristics of the fragments (size, shape and vegetation cover) are environmental gradients underlying the nesting pattern. The data were obtained from 13 forest remnants in the northern state of Espírito Santo, ranging in size from 5 to 265 ha. Sampling was performed in two stages: the first from November 2014 to February 2015 and the second from August to September 2015. The remnants were proportionally sampled in their areas, using traps with aromatic baits to attract and capture bees. A total of 3,094 bees of 19 species were captured in the remaining 13 samples. Only the fragment size explained the variation in abundance and species richness, acting as a limiting factor to the persistence of sensitive species found in large and preserved fragments of the region. The distribution of the species follows a nested pattern influenced by the size of the fragment, revealing that processes of selective and ordered extinction of forest dependent species have occurred in the small sampled remnants.

Key words: Fragmented habitat; Biodiversity; Conservation; Bee; Atlantic Forest.

Lista de Figuras

Capítulo 1

Figura 1. Distribuição dos 13 fragmentos amostrados nos municípios de Jaguaré, São Mateus e Vila Valério, norte do Espírito Santo, com destaque para a Reserva Biológica de Sooretama, o maior remanescente florestal da região.

Figura 2. Distribuição dos conjuntos de armadilhas nos fragmentos amostrados: (a) múltiplos pontos de coleta no fragmento com forma irregular e (b) pontos de coleta concentrados na região central do fragmento com forma mais próxima a um circulo.

Figura 3. Efeito da variação na área do fragmento (log) sobre a riqueza de espécies de Euglossina coletada em treze fragmentos no norte do Espírito Santo (r^2=0,457; $F_{1,12}$= 9,258; p= 0,011).

Figura 4. Efeito da variação na área do fragmento (log) sobre a abundância de espécies de Euglossina coletada em treze fragmentos no norte do Espírito Santo (r^2=0.555; $F_{1,12}$=13.738; p=0.003).

Figura 5. Mudança na estrutura da paisagem no entorno dos fragmentos estudados (esquerda: 1973; direita: 2016). Os fragmentos amostrados estão destacados em amarelo e aparecem numerados conforme Tabela 1.

Capítulo 2

Figura 1. Matrizes ordenadas por riqueza, tamanho do fragmento, forma do fragmento, NDVI da estação seca e chuvosa, acompanhadas dos valores de NODF total, NODF coluna e NODF linha para assembleias de abelhas Euglossina coletadas em treze fragmentos no norte do Espírito Santo. Células sombreadas indicam presença e abertas indicam ausência das espécies nos fragmentos.

Lista de Tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Dados sobre área, índice de forma (IC), NDVI da estação seca e chuvosa, matriz circundante e localização dos 13 fragmentos estudados no norte do Espírito Santo.

Tabela 2. Tamanho dos fragmentos, número de coletas, quantidade de conjuntos de armadilhas e tempo de amostragem em cada local (dias).

Tabela 3. Relação das espécies de abelhas Euglossina capturadas nos 13 fragmentos amostrados no norte do Espírito Santo, com valores de abundância, riqueza e diversidade para cada fragmento.

Tabela 4. Resultado da seleção de modelos e poder preditivo dos melhores modelos para as variáveis dependentes analisadas..

Capítulo 2

Tabela 1. Espécies de abelhas Euglossina e seus respectivos locais de ocorrência nos 13 fragmentos amostrados no norte do Espírito Santo, com valores de abundância e riqueza para cada fragmento.

Tabela 2. Resultados das análises para o modelo nulo EF com NODF para matriz ordenada pela riqueza, área do fragmento, forma e NDVI da estação seca e chuvosa, com valores para matriz total (T), coluna (C) e linha (L).

Tabela 3. Resultados das análises para o modelo nulo EE com NODF para matriz ordenada pela riqueza, área do fragmento, forma e NDVI da estação seca e chuvosa, com valores para matriz total (T), coluna (C) e linha (L).

Tabela 4. Resultados das análises para o modelo nulo FF com NODF para matriz ordenada pela riqueza, área do fragmento, forma e NDVI da estação seca e chuvosa, com valores para matriz total (T), coluna (C) e linha (L).

Tabela 5. Valores de DeltaSpC e DeltaSiC para as espécies e fragmentos nas análises de aninhamento nas matrizes ordenadas por riqueza e área dos fragmentos.

Sumário

Resumo 6

Abstract 7

Introdução Geral 11

O problema biológico: fragmentação florestal 11

O modelo de estudo: abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) 16

O bioma em estudo: a Floresta Atlântica 11

Referências Bibliográficas 19

CAPÍTULO 1 27

ESTRUTURA DE ASSEMBLEIAS DE ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) EM UMA PAISAGEM ALTAMENTE FRAGMENTADA DA HILÉIA BAIANA: EFEITOS DO TAMANHO, FORMA E QUALIDADE DOS FRAGMENTOS 27

Introdução 28

Material e Métodos 29

Área de estudo 29

Amostragem 30

Armadilhas aromáticas 31

Análise de dados 31

Resultados 33

Discussão 33

Referências Bibliográficas 40

CAPÍTULO 2 54

ANINHAMENTO EM ASSEMBLEIAS DE ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) EM FRAGEMNTOS FLORESTAIS NA HILÉIA BAIANA 54

Introdução 55

Material e Métodos 57

Área de estudo e desenho amostral 57

Análise de dados 58

Resultados 60

Discussão 63

Referências Bibliográficas 71

Introdução Geral

São três os objetos centrais de estudo nesta dissertação: o primeiro, os processos de perda de habitat e fragmentação, considerados uma das principais ameaças atuais à conservação da biodiversidade (McGill, 2014), especialmente nos trópicos, onde a destruição de florestas atinge taxas muito altas (e.g. Ribeiro *et al.*, 2009); o segundo, o modelo de estudo escolhido, as abelhas da subtribo Euglossina (Hymenoptera, Apidae), importantes polinizadores na região Neotropical (Dressler, 1982) que a partir do desenvolvimento de métodos específicos para atração e captura dessas abelhas (ver Dodson *et al.* 1969; Campos *et al.*, 1989), passou a ser utilizada em teste de hipóteses ecológicas, principalmente aquelas relacionadas aos efeitos da perda de habitat e fragmentação; o terceiro, a Floresta Atlântica do norte do Espírito Santo, um importante centro de riqueza e endemismo para diversos táxons, incluindo abelhas Euglossina onde a maior riqueza de espécies do grupo na Floresta Atlântica é encontrada (Nemésio, 2009; Sydney *et al*., 2010). Apesar da sua relevância biológica, a região passou por um intenso processo de perda de habitat e fragmentação nas últimas décadas (ver Thomaz, 2010), cujos efeitos sobre flora e fauna local ainda são poucos conhecidos.

O bioma em estudo: a Floresta Atlântica

Florestas tropicais são as regiões mais ricas e diversas do planeta, apesar de cobrirem uma parcela pequena da superfície terrestre (Myers *et al*., 2000). Considerada uma das cinco principais áreas para conservação da biodiversidade, a Floresta Atlântica originalmente cobria uma área equivalente a 1.450.000 km², o que representa aproximadamente 17% do território do Brasil (Joly *et al.*, 2014). Em função do intenso e contínuo processo de desmatamento iniciado no período colonial, restam atualmente somente 12,5% de sua área original de mata (SOS Mata Atlântica/INPE, 2015).

Mesmo diante do cenário alarmante de destruição, a Floresta Atlântica preserva uma ampla gama de ecossistemas com características distintas e peculiares que, somado à sua ampla distribuição territorial e à diversidade de condições ambientais, resulta na alta riqueza de espécies e endemismo que apresenta (Silva & Casteleti, 2003). Tal biodiversidade é também resultado de uma história evolutiva complexa e repleta de alterações na paisagem derivadas de processos naturais de expansão e redução territorial (ver Carnaval & Motriz, 2008; Leite *et al.*, 2016). Diversas evidências convergem para o fato de que o padrão atual de distribuição das espécies foi fortemente influenciado

pelos períodos glaciais e interglaciais durante o Pleistoceno-Holoceno (Carnaval & Motriz, 2008). Neste contexto, e de acordo com a teoria dos refúgios (ver Ab'Sáber, 1977; Vanzolini & Williams 1981), áreas florestais contínuas foram reduzidas a remanescentes florestais isolados por áreas abertas, atuando como refúgios da biodiversidade. Como consequência do recuo e avanço de áreas florestais, sucessivos eventos de isolamento e reconexão da Floresta Atlântica com a Floresta Amazônica permitiram o intercâmbio biológico entre as formações florestais, o que explica a distribuição disjunta de diferentes táxons (ver Carnaval e Motriz, 2008; Costa , 2000).

Para Brown e Ab´Saber (1979), o provável processo de especiação alopátrica dos organismos promoveu a diferenciação biológica que resultou nas elevadas taxas de riqueza e endemismo na Floresta Atlântica em zonas específicas. Estas zonas, consideradas refúgios da biodiversidade, são compatíveis com os principais centros de riqueza e endemismo atuais, como a região norte do Espírito Santo e sul da Bahia (ver Carnaval & Motriz, 2008). Também conhecida como Hileia Baiana (Andrade-Lima, 1996), esta região está inserida no Corredor Central da Mata Atlântica (Brasil, 2006), onde são encontradas diferentes tipos de fitofisionomia, com destaque para Florestas de Tabuleiro (Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas; *sensu* Veloso *et al.*, 1991), uma formação florestal caracterizada pela elevada riqueza e endemismo de espécies arbóreas (Peixoto & Gentry, 1990; Peixoto & Simonelli, 2007; Jesus & Rolim, 2005; Silva, 2014). Estudos conduzidos em remanescentes florestais no sul da Bahia, por exemplo, registraram 458 espécies de árvores em apenas um hectare de floresta (Thomas *et al.*, 1998). Com riqueza não menos impressionante, o norte do Espírito Santo possui uma das floras mais bem conhecidas ao longo da Floresta Atlântica (Peixoto & Simonelli, 2007). De acordo com Peixoto e Simonelli (2007), se consideradas as 13.000 espécies de angiospermas com registro para Floresta Atlântica conforme revisão de Gentry *et al.* (1997), somente dados depositados no herbário da Reserva Natural Vale representam 12% desse total.

O estado do Espírito Santo é um dos poucos que teve sua área quase que completamente coberta por formações vegetais da Floresta Atlântica, correspondendo a 90% de sua extensão (Thomaz, 2010). Sucessivos ciclos econômicos alavancaram o cenário de destruição de florestas na região (Thomaz, 2010), entre os quais se destacam o período de desmatamento e exploração madeireira para expansão da fronteira agrícola

e de pastagens iniciado no século 20 (Simonelli, 2008). A situação foi agravada na década de 1960, quando 1.500 serrarias operavam na região para retirada e processamento de madeira para construção de Brasília (Thomaz, 2010). Um novo ciclo econômico na década seguinte fez com que novamente o desmatamento na região aumentasse. Dessa vez, áreas florestais foram convertidas em plantações de eucalipto (Thomaz, 2010) e atualmente, o principal polo industrial de celulose do Brasil encontra-se no norte do estado (Brasil, 2006). Estima-se que considerando as áreas do sul da Bahia, empresas de celulose possuam cerca de 800 mil hectares de terra na região, sendo que pelo menos 35% desse valor corresponde a áreas florestais remanescentes imersas em áreas de eucalipto (Brasil, 2006).

Como resultado do intenso e contínuo processo de desmatamento, somente 10,5% de toda vegetação de que cobria o estado ainda existe (SOS Mata Atlântica/INPE, 2015). Desse total, pouco da vegetação remanescente do estado se encontra em áreas de proteção ambiental, com destaque para o principal núcleo de Floresta de Tabuleiro formado pela Reserva Biológica de Sooretama (24.000 ha) e pela Reserva Natural Vale (22.000 ha). Um número considerável de pequenos remanescentes (<100 ha) está distribuído em propriedades particulares no entorno das unidades de conservação, formando um mosaico de áreas florestais em matriz de pastagem, culturas agrícolas (cana-de-açúcar, café, pimenta-do-reino, mamão) e florestais (cacau, eucalipto e seringueira) (Peixoto & Simonelli, 2007). Apesar da representatividade de pequenos fragmentos no total de área de floresta remanescente no estado, estudos nesses fragmentos são escassos e seu valor para conservação da biodiversidade local é desconhecido.

O problema biológico: perda de habitat e fragmentação

A destruição de florestas está entre as principais ameaças atuais à biodiversidade, sendo um assunto central na biologia da conservação (Saunders *et al.*, 2005). Este cenário é particularmente preocupante em florestas tropicais, considerando que estas áreas concentram uma parcela significativa das espécies de plantas vasculares, vertebrados e outros grupos taxonômicos, muitas delas endêmicas dessas regiões (Myers *et al.*, 2000).

O cenário de destruição de florestas, embora já preocupante nos trópicos há muito tempo, tem tomado proporções cada vez maiores nas últimas decadas. Estimativas recentes demonstram que cerca de 40% da superfície terrestre está ocupada por áreas agrícolas e pastagem (Foley *et al.*, 2005), mas as razões que impulsionam a destruição de florestas parecem depender de elementos específicos do contexto geográfico e histórico de cada local (Geist & Lambin, 2002). Diante desse cenário, análises pontuais sobre o assunto tornaram-se necessárias na perspectiva de manejo e preservação de diferentes ecossistemas remanescentes.

A destruição de florestas leva à perda de habitat, fragmentação e alteração na estrutura da paisagem (Fahrig, 2003). Isso significa que áreas florestais contínuas são divididas em áreas menores, transformando a paisagem em um mosaico de habitats composto por áreas florestais e não florestais onde os fragmentos remanescentes estão isolados uns dos outros por uma matriz de hábitats diferentes do original (Wilcove *et al.*, 1986). Este conjunto de alterações na paisagem, por sua vez, introduz uma série de novos fatores diretamente relacionados à persistência das espécies, afetando parâmetros demográficos de mortalidade e natalidade, e consequentemente, a estrutura e dinâmica de ecossistemas (Viana & Pinheiro, 1998).

O declínio na diversidade de espécies em paisagens fragmentadas tem sido documentado para diferentes táxons, como mamíferos (Canale *et al.*, 2012; Gibson *et al.*, 2013), aves (Brooks *et al.*, 1999; Ribon *et al.*, 2003), plantas (Lôbo *et al.*, 2011; Silva & Tabarelli, 2000) e insetos (Schoereder *et al*., 2004; Nemésio, 2011). Se, por um lado, os resultados convergem para um padrão geral onde a perda de habitat e fragmentação tem levado à extinção de espécies sensíveis a alterações na paisagem, afirmações generalizadas podem ser tendenciosas, uma vez que esses efeitos aplicam-se diferentemente sobre grupos biológicos distintos no que se refere ao tipo e intensidade do efeito (Ewers & Didham, 2006). O tamanho e grau de isolamento dos fragmentos florestais remanescentes têm sido sugeridos como fatores determinantes na persistência das espécies em paisagens fragmentadas (e.g. Bender *et al.*, 1998; Martensen *et al.*, 2008; Boscolo & Metzger, 2011). Isso porque extinções em paisagens fragmentadas podem ser consequência, *a priori*, da redução da área florestal, que afeta diretamente o tamanho das populações e seus riscos de extinção local, e da alteração na estrutura da paisagem, que afeta a taxa de dispersão e, consequentemente, a recolonização dos

fragmentos remanescentes que passaram por processos de extinções locais (Willcove *et al.*, 1986).

Outras características dos fragmentos são igualmente importantes, embora menos frequentemente estudados. Este, por exemplo, é o caso da forma do fragmento, um atributo ainda pouco utilizado em estudos sobre perda de habitat e fragmentação (Ewers & Didham, 2006). A forma do fragmento está diretamente ligada à proporção de área de borda e de núcleo de um fragmento (Laurance & Yensen, 1991), de modo que fragmentos com forma mais irregular (mais distante de um formato circular) tendem a sofrer maior influência de efeitos de borda, sendo a borda definida como a porção do fragmento que sofre influência de fatores ambientais externos ao fragmento (Ewers & Didham, 2007). Assim, a borda está sujeita a maiores variações microclimáticas de temperatura, luminosidade, vento e umidade em relação à área de núcleo do fragmento (Murcia, 1995), tendo reflexos diretos nas mudanças na estrutura das comunidades entre ambientes de borda e interior de fragmentos, sugerindo sensibilidade diferencial das espécies em relação às variações microclimáticas (e.g. Magnano *et al.*, 2015).

O número reduzido de fragmentos grandes o suficiente para manter populações viáveis de espécies ambientalmente exigentes ao longo do tempo, seja do ponto de vista ecológico e/ou genético, faz de paisagens fragmentadas ambientes propícios para o estabelecimento e propagação de espécies generalistas nativas e/ou exóticas que se beneficiam das condições ambientais dessas paisagens (Bender *et al.*, 1998). Este é o caso de paisagens onde o cenário de destruição de floresta é crítico ao ponto de menos de 5% da vegetação original estar preservada, como a Floresta Atlântica do nordeste brasileiro (ver Silva & Tabarelli, 2000). Estes autores verificaram um drecéscimo acentuado na riqueza de espécies arbóreas em pequenos remanescentes (Silva & Tabarelli, 2000), que resultou na homogeneização biótica da flora local (Lôbo *et al.*, 2011). Silva e Tabarelli (2000) revelaram ainda um efeito adicional da fragmentação florestal: o rompimento de processos ecológicos. Segundo esses autores, o declínio na flora em pequenos fragmentos foi acompanhado da extinção de espécies da fauna intimamente associadas.

Considerando que alguns grupos de insetos são altamente sensíveis à perda de habitat e fragmentação como, por exemplo, insetos polinizadores (Viana *et al.*, 2012), a

manutenção de ambientes florestais pode estar em risco. Declínio de polinizadores, em especial abelhas, representa um dos casos mais simbólicos dos efeitos da perda de habitat e fragmentação e das consequências relacionadas a esses processos (ver Cane, 2001; Potts *et al.*, 2010). O crescente número de trabalhos sobre como polinizadores respondem às mudanças na paisagem decorrente de ações antrópicas demonstra a preocupação atual sobre o assunto (ver Viana *et al.*, 2012), grande parte pela importância dos serviços prestados à produção agrícola e o consequente impacto econômico gerado (Aizen *et al.*, 2009).

O modelo de estudo: abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae)

Abelhas da subtribo Euglossina (Hymenoptera, Apidae) compõe um grupo monofilético de abelhas corbiculadas composto por cerca de 230 espécies (Nemésio & Rasmussen, 2011; Moure *et al.* 2012) distribuídas em cinco gêneros também monofiléticos (*Euglossa*, *Eulaema*, *Eufriesea*, *Exaerete* e *Aglae*) (ver Cameron, 2004; Ramírez *et al.*, 2010).

Apesar da monofilia do grupo estar bem estabelecida (Ramírez *et al.*, 2010), a posição de Euglossina dentro do clado das abelhas corbiculadas ainda é assunto de discussão. Este clado é formado por quatro subtribos (Euglossina, Meliponina, Bombina e Apina *sensu* Silveira *et al.*, 2002), cuja principal característica é a presença de uma depressão côncava na tíbia posterior (corbícula) utilizada no transporte de pólen e materiais para a construção do ninho (Michener, 2000). Em contraste com as outras abelhas do clado, as abelhas euglossíneas apresentam comportamento majoritariamente solitário (Michener, 2000), embora estados intermediários de socialidade tenham sido observado em algumas espécies do grupo (Augusto, 1993; Augusto & Garófalo, 2004), fato este que tem justificado a consideração do grupo como linhagem irmã das demais subtribos de Apini (ver Ramírez *et al.*, 2010). (a maioria das filogenias baseadas em dados moleculares mostra Euglossina como grupo irmão de Apini, com Bombini como grupo irmão de Meliponini)

As peculiaridades do grupo vão além das relações filogenéticas dentro de Apini. Abelhas Euglossina apresentam caracteres únicos, dos quais se destacam a glossa extremamente longa, as modificações morfológicas na tíbia posterior dos machos e, na

maioria dos casos, a coloração metálica do integumento (Cameron, 2004; Ramírez *et al.*, 2010). Apresentam distribuição primariamente Neotropical (Dressler, 1982), sendo registradas desde o sul do Brasil e norte da Argentina (Pearson & Dressler, 1985; Wittmann *et al.*, 1988) ao sul dos Estados Unidos (Pemberton & Wheeler, 2006), habitando desde áreas costeiras até regiões com altitudes que chegam a 2000 m, sendo considerado insetos típicos de ambientes florestais (Dressler, 1982).

O papel chave destas abelhas na manutenção de ambientes florestais na região Neotropical merece destaque. Abelhas Euglossina polinizam dezenas famílias de espécies arbóreas, de espécies herbáceas e orquídeas (Dressler, 1982; Roubik & Hanson, 2004; Rocha-Filho *et al*., 2012). Estas abelhas procuram recursos florais bastante específicos e, por esse motivo, são polinizadores importantes para manutenção de populações com baixa densidade e distribuição esparsa (Janzen, 1971). Muito da importância dessas abelhas como polinizadores se deve a grande capacidade de voo em ambientes florestais (Janzen, 1971) e a estratégia peculiar de forrageio: visitam locais específicos à procura de recursos florais e não florais por dias sucessivos, com uma sequência estável e repetível (são *trapliners*; Janzen, 1971; Ackerman *et al.*, 1982; Wikelski *et al.*, 2010).

Machos de Euglossina são conhecidos pela coleta de uma variedade de substâncias aromáticas em fontes não florais e florais, especialmente em flores de orquídeas, hábito que está relacionado com a biologia reprodutiva destes organismos, como por exemplo, no processo de reconhecimento e seleção de machos pelas fêmeas (Eltz *et al.*, 1999). Em função da estreita relação com orquídeas, inclusive, estas abelhas são conhecidas também como abelhas-das-orquídeas (Michener, 2000).

O desenvolvimento de compostos aromáticos sintéticos para atração de machos (Dodson *et al.* 1969) e de métodos específicos para captura destas abelhas (e.g. Campos *et al*, 1989) mudou substancialmente o panorama da amostragem dessas abelhas. A partir de então, muito tem sido acrescentado ao conhecimento sobre a ecologia e taxonomia do grupo, tendo como base as informações provenientes de levantamentos faunísticos estruturados (ver Faria *et al.*, 2015). A taxonomia do grupo, embora bastante complicada, é bem trabalhada na Floresta Atlântica, com chaves taxonômicas recentes (e.g. Bembé, 2007; Faria & Melo, 2007; Nemésio, 2009; Faria & Melo, 2012). O

conhecimento sobre alguns aspectos da biologia do grupo, a forte associação com ambientes florestais (Dressler, 1986), e o desenvolvimento de protocolos para atração e captura de machos, fizeram do grupo um importante modelo de estudo para o teste de hipóteses ecológicas (Nemésio & Silveira, 2006).

Um número considerável de trabalhos envolvendo abelhas Euglossina com a perda de habitat e fragmentação vem sendo realizado desde então (e.g. Powell & Powell, 1987; Tonhasca *et al.*, 2002; Ramalho *et al.*, 2009; Aguiar *et al.*, 2015). A maioria dos estudos realizados até o momento, porém, relacionaram basicamente o tamanho do fragmento com a riqueza de espécies (Nemésio & Silveira, 2010) e apesar de resultados inconsistentes (ver Knoll & Penatti, 2012; Ramalho *et al.* 2013), forneceram importantes informações sobre o grau de sensibilidade a perda de habitat entre as espécies do grupo. Efeitos de borda também foram avaliados (Nemésio & Silveira, 2006) e os resultados encontrados mostraram mudanças na composição da comunidade dentro de gradientes borda-interior, fornecendo indicativos da existência de uma fauna típica de ambientes abertos/borda e de interior de fragmentos. Outras informações importantes têm sido obtidas em estudos recentes avaliando a capacidade de dispersão das espécies em diferentes tipos de matriz (Milet-Pinheiro & Schlindwein, 2005; Ramalho *et al.*, 2013; Aguiar *et al.*, 2015). Estes estudos revelaram que, embora abelhas Euglossina consigam voar por longas distâncias em ambientes florestais (e.g. Janzen, 1971), essa capacidade parece ser reduzida pela matriz adjacente aos fragmentos, atunado como barreira à dispersão pela paisagem.

O reconhecimento de que essas abelhas são afetadas pela destruição de florestas aumentou a preocupação em relação à sua conservação, especialmente porque alguns dos locais de maior diversidade e endemismo do grupo, como a Hileia Baiana, estão seriamente ameaçados pelo desmatamento. No caso específico do norte do Espírito Santo, inclusive, foi levantada a hipótese de que a perda de habitat e fragmentação ocorrida na região pode ter levado a casos de extinções locais de espécies mais sensíveis (Nemésio, 2011).

Embora a sensibilidade de abelhas Euglossina à perda de habitat e fragmentação seja conhecida, o teste de respostas mais refinadas de como as características dos remanescentes florestais (tamanho, forma, cobertura florestal) afetam a persistência

dessas abelhas em paisagens fragmentadas é necessário. Da mesma forma, também é necessário a identificação de espécies com maior ou menor exigência à qualidade dos fragmentos, fornecendo importantes subsídios para avaliação do impacto da perda de habitat e fragmentação nas assembleias dessas abelhas. O entendimento destas questões se torna mais urgente em regiões como o norte do Espírito Santo, com a alta riqueza do grupo (ver Bonilla-Gómez, 1999; Nemésio, 2013a), amplamente atingida pela perda de habitat e fragmentação (ver Simonelli, 2008; Thomaz, 2010) e pouco explorada.

Nessa dissertação, são apresentados dados relativos ao levantamento da fauna de abelhas Euglossina em remanescentes florestais da região norte do Espírito Santo em dois capítulos: (i) no primeiro, foram avaliados os efeitos das características dos remanescentes florestais (tamanho, forma e cobertura vegetal) sobre a riqueza e abundância; (ii) no segundo, foi avaliada a existência de aninhamento na composição das assembleias e os mecanismos subjacentes ao processo.

Referências Bibliográficas[1]

Ab´Saber, A. N. (1977) Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*, **3**, 1-19.

Ackerman, J.D., Mesler, M.R., Lu, K.L. & Montalvo, A.M. (1982) Food-foraging behavior of male Euglossini (Hymenoptera: Apidae): vagabonds or trapliners? *Biotropica*, **14**, 241-248.

Aguiar, W.M., Sofia, S.H., Melo, G.A.R. & Gaglianone, M.C. (2015) Changes in orchid bee communities across forest-agroecosystem boundaries in Brazilian Atlantic Forest landscapes. *Enviromental Entomology*, **44**, 1-7.

Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Cunningham, S,A. & Klein, A.M. (2009) How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Annals of Botany*, **103**, 1-10.

Andrade-Lima, D. (1966) Vegetação. In: IBGE, Atlas Nacional do Brasil. Rio de Janeiro (Conselho Nacional de Geografia).

[1] Referências seguem as normas da revista Insect Conservation and Diversity, disponível em: http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1752-4598/homepage/ForAuthors.html.

Augusto, S.C. (1993) Aspectos da estrutura social de *Euglossa cordata* (Hymenoptera; Apidae; Euglossini). Dissertação de Mestrado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto, Brazil, xii + 95 pp.

Augusto, S.C. & Garófalo, C.A. (2004) Nesting biology and social structure of *Euglossa* (*Euglossa*) *townsendi* Cockerell (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Insectes Sociaux*, **51**, 400-409.

Bembé, B. (2007) Revision der *Euglossa cordata*-Gruppe und Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Faunistik der Euglossini (Hymenoptera, Apidae). *Entomofauna*, **14**, 1-146.

Bender, D.J., Contreras, T.A. & Fahrig, L. (1998) Habitat loss and population decline: a meta-analysis on the patch size effect. *Ecology*, **79**, 517-533.

Bonilla-Gómez, M.A. (1999) Caracterização da estrutura espaço temporal da comunidade de abelhas euglossinas (Hymenoptera, Apidae) na Hileia Baiana, Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil, xii + 153pp.

Boscolo, D. & Metzger, J.P. (2011) Isolation determines patterns of species presence in highly fragmented landscapes. *Ecography*, **34**, 1018-1029.

Brasil, Ministério do Meio Ambiente (2006) O corredor central da mata atlântica: uma nova escala de conservação da biodiversidade. <http://www.meioambiente.ba.gov.br/arquivos/File/Publicacoes/Cadernos/CorredorCentraldaMataAtlantica.pdf> 10 julho 2016.

Brooks, T.M., Pimm, S.L. & Oyugi, J.O. (1999) Time lag between deforestation and bird extiction in tropical forest fragments. *Conservation Biology*, **13**, 1140-1150.

Brown Jr., K.S. & Ab'Saber, A.N. (1979) Ice-age forest refuges and evolution in the Neotropics: correlation of palaeoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas*, **5**, 1-30.

Cameron, S.A. (2004) Phylogeny and biology of Neotropical orchid bess (Euglossini). *Annual Review of Entomology*, **49**, 377-404.

Campos, L.A.O., Silveira, F.A., Oliveira, M.L., Abrantes, C.V.M., Morato, E.F. & Melo, G.A.R. (1989) Utilização de armadilhas para a captura de machos de Euglossini (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia*, **6,** 621-626.

Canale, G.R., Peres, C.A., Guidorizzi, C.E., Gatto, C.A.F. & Kierulff, M.C.M. (2012) Pervasive defaunation of forest remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot. *PLoS ONE*, **7**, 1-9.

Cane, J.H. (2001) Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Ecology*, **5**, 3. < http://www.ecologyandsociety.org/vol5/iss1/art3/> 11 julho 2016.

Carnaval, A.C. & Moritz, C. (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, **35**, 1187-1201.

Costa, L.P. (2000) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, **30**, 71-86.

Dodson, C.H., Dressler, R.L., Hills, G.H., Adams, R.M. & Williams, N.H. (1969) Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, **164**, 1243-1249.

Dressler, R.L. (1982) Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **13**, 373-394.

Eltz, T., Whitten, M.W., Roubik, D.W. & Linsenmair, K.E. (1999) Fragrance collection, storage and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology*, **25**, 157-176.

Ewers, R.M. & Didham, R.K. (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, **81**, 117-142.

Ewers, R.M., Thorpe, S. & Didham, R.K. (2007) Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology*, **88**, 96-106.

Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **4**, 487-515.

Faria, L.R.R. & Melo, G.A.R. (2007) Species of *Euglossa* (*Glossura*) in the Brazilian Atlantic forest, with taxonomic notes on *Euglossa stellfeldi* Moure (Hymenoptera, Apidae, Euglossina). *Revista Brasileira de Entomologia*, **51**, 275-284.

Faria, L.R.R. & Melo, G.A.R. (2012) Species of *Euglossa* of the *analis* group in the Atlantic forest (Hymenoptera, Apidae). *Zoologia*, **29**, 349-374.

Faria, L.R.R., Sydney, N.V. & Gonçalves, R.B. (2015) How Brazilian researchers have been sampling orchid bees?. *Ensaios sobre as abelhas da região Neotropical: Homenagem aos 80 anos de Danuncia Urban* (ed. by Aguiar, A.J.C., Gonçalves, R.B. & Ramos, K.S.), pp. 307-346. EUFP, Curitiba, BR.

Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005) Global consequences of land use. *Science*, **309**, 570-574.

Geist, H.J. & Lambin, E.F. (2002) Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience*, **52**, 143-150.

Gentry, A., Herrera-MacBryde, O. Hubber, O., Nelson, B.W. & Villamil, C.B (1997) Regional overview: South America. In: Davis, S.D., Heywood, V.H., Herrera-Macbryde, O., Villa-Lobos, J., Hamilton, A.C.(eds.) pp. 269-307. *Centres of Plant Diversity - A Guide and Strategy for Their Conservation*. WWF/ IUCN, Cambridge, UK.

Magnano, L.F.S., Rocha, M.F., Meyer, L., Martins, S.V. & Meira-Neto, J.A.A. (2015) Microclimatic conditions at forest edges have significant impacts on vegetation structure in large Atlantic forest fragments. *Biodiversity Conservation*, **24**, 2305-2318.

McGill1, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N.J. & Magurran, A.E. (2014) Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 1-10.

Gibson, L., Lynam, A.J., Bradshaw, C.J.A., He, F., Bickford, D.P., Woodruff, D.S., Bumrungsri, S. & Laurence, W.F. (2013) Near-complete extinction of native small mammal fauna 25 years after forest fragmentation. *Science*, **341**, 1508-1510.

Janzen, D.H. (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, **171**, 203-205.

Jesus, R.M. & Rolim, S.G. (2005) Fitossociologia da Mata Atlântica de tabuleiro. *Boletim Técnico da Sociedade de Investigações Florestais*, **19**, 1-149.

Joly, C.A., Metzger, J.P. & Tabarelli, M. (2014) Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist*, **204**, 459-473.

Knoll, F.R.N. & Penatti, N.C. (2012) Habitat fragmentation effects on the orchid bee communities in remnant forests of southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, **41**, 355-365.

Laurance, W.F. & Yensen, E. (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, **55**, 77-92.

Leite, Y.R.L., Costa, L.P., Loss, A.C., Rocha, R.G., Batalha-Filho, H., Bastos, A.C., Quaresma, V.S., Fagundes, V., Paresque, R., Passamani, M. & Pardini, R. (2016) Neotropical forest expansion during the last glacial period challenges refuge hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 1008-1013.

Lôbo, D., Leão, T., Melo, F.P.L., Santos, A.M.M. & Tabarelli, M. (2011) Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity & Distributions*, **17**, 287-296.

Martensen, A.C., Pimentel, R.G. & Metzger, J.P. (2008) Relative effects of fragment size and connectivity on bird community in the Atlantic Rain Forest: Implications for conservation. *Biological Conservation*, **141**, 2184-2192.

Michener, C.D. (2000) *The bees of the world*. Johns Hopkins, Baltimore, US.

Milet-Pinheiro, P. & Schlindwein, C. (2005) Do euglossine males (Apidae, Euglossini) leave tropical rainforest to collect fragrances in sugar cane monocultures? *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**, 853-858.

Moure, J. S., Melo, G. A. R. & Faria, L. R. R. (2012) Euglossini Latreille, 1802, *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. <http://moure.cria.org.br/catalogue?id=28980.> 10 julho 2016.

Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 58-62.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.

Nemésio, A. (2009) Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa*, **2041**, 1-142.

Nemésio, A. (2011) *Euglossa marianae* sp. n. (Hymenoptera: Apidae): a new orchid bee from the Brazilian Atlantic forest and the possible first documented local extinction of a forest dependent orchid bee. *Zootaxa*, **2892**, 59-68.

Nemésio, A. (2013) Are orchid bees at risk? First comparative survey suggests declining populations of forest-dependent species. *Brazilian Journal of Biology*, **73**, 367-374.

Nemésio, A. & Rasmussen, C. (2011) Nomenclatural issues in the orchid bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) and an updated catalogue. *Zootaxa*, **3006**, 1-42.

Nemésio, A. & Silveira, F.A. (2006) Edge effects on the orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae) at a large remnant of Atlantic forest in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, **35**, 313-323.

Nemésio, A. & Silveira, F.A. (2010) Forest fragments with larger core areas better sustain diverse orchid bee faunas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Neotropical Entomology*, **39**, 55-561.

Pearson, D.L. & R.L. Dressler. (1985) Two-year study of male orchid bee (Hymenoptera: Apidae: Euglossini) attraction to chemical baits in lowland south-eastern Perú. *Journal of Tropical Ecology*, **1**, 37-54.

Peixoto, A.L. & Gentry, A. (1990) Diversidade e composição florística da mata de tabuleiros na Reserva Florestal de Linhares. (Espírito Santo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica*, **13**, 19-25.

Peixoto, A.L. & Simonelli, M. (2007) Florestas de Tabuleiro, *Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo* (ed. by Simonelli, M. & Fraga, C.N.), pp. 33-43. Vitória, Ipema, BR.

Pemberton, R.W. & G.S. Wheeler. (2006) Orchid bees don't need orchids mutualists: evidence from the naturalization of an orchid bee in Florida. *Ecology*, **87**, 1995-2001.

Potts, S. G.; J. C. Biesmeijer; C. Kremen; P. Neumann; O. Schweiger & W. E. Kunin. (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 345-353.

Powell, A.H. & Powell, G.V.N. (1987) Population dynamics of male euglossine bees in Amazonian forest fragments. *Biotropica*, **19**, 176-179.

Ramalho, A.V., Gaglianone, M.C. & Oliveira, M.L. (2009) Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **53**, 95-101.

Ramalho, M., Rosa, J.F., Silva, M. & Monteiro, D. (2013) Spatial distribution of orchid bees in a rainforest/rubber agro-forest mosaic: habitat use or connectivity. *Apidologie*, **44**, 385-403.

Ramírez, S.R., Roubik, D.W., Skov, C. & Pierce, N.E. (2010) Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **100**, 552-572.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. (2009) The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 114-1153.

Ribon, R., Simon, J.E. & Mattos, G.T. (2003) Bird extinctions in Atlantic forest fragments of the Viçosa region, Southeastern Brazil. *Conservation Biology*, **17**, 1827-1839.

Rocha-Filho, L.C., Krug, C., Silva, C.I. & Garófalo, C.A. (2012) Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche*, ID **934951**, 1-13.

Roubik, D.W. & Hanson P.E. (2004) *Orchids bees of Tropical America: biology and field guide*. INBio, Santo Domingo de Heredia, CR.

Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (2005) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, **5**, 18-32.

Schoereder, J.H., Sobrinho, T.G., Ribas, C.R., Campos, R.B.F., (2004) Colonization and extinction of ant communities in a fragmented landscape. *Austral Ecology*, **29**, 391–398.

Silva, A.G. (2014) A importância da Reserva Natural Vale para a conservação das florestas tropicais nativas do Norte do Espírito Santo, Brasil. *Natureza on line*, **12**, 206-211.

Silva, J.M.C. & Casteleti, C. H.M. (2003) Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. *Mata Atlântica: biodiversidade, ameaçadas e perspectivas* (ed. by Galindo-Leal, C. & Câmara, I.G.) pp. 43-59. Fundação SOS Mata Atlântica - Belo Horizonte: Conservação Internacional, São Paulo, BR.

Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature*, **404**, 72-73.

Silveira, F.A.; Melo, G.A.R. & Almeida, E.A.B. (2002) *Abelhas brasileiras: sistemática e identificação*. Edição do autor, Belo Horizonte, BR.

Simonelli, M. (2008) Diversidade e conservação das Florestas de Tabuleiros no Espírito Santo. *Ecossistemas Costeiros do Espírito Santo - Conservação e Restauração* (ed. by Menezes, L.F.T., Pires, F.R. & Pereira, O.J.), pp. 21-32. EUFES, Vitória, BR.

SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (2014) Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica do período de 2013-2014. < http://mapas.sosma.org.br/site_media/download/atlas_2013-2014_relatorio_tecnico_2015.pdf > 1 julho. 2016.

Sydney, N.V., Gonçalves, R.B. & Faria, L.R.R. (2010) Padrões espaciais na distribuição de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) da região Neotropical. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **50**, 667-679.

Thomas, W.W., Carvalho, A.M.V., Amorim, A.M.A., Garrison, J., & Arbeláez, A.L. (1998) Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation* **7**, 311-322.

Thomaz, L.D. (2010) A Mata Atlântica no estado do Espírito Santo, Brasil: de Vasco Fernandes Coutinho ao século 21. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, **27**, 5-20.

Tonhasca, A. Jr, Blackmer, J.L. & Albuquerque, G.S. (2002) Abundance and diversity of euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, **34**, 416-422.

Viana, B.F., Boscolo, V., Neto, E.M., Lopes, L.E. Lopes, A.V., Ferreira, P.A., Pigozzo, C.M. & Primo, L.M. (2012) How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services? *Journal of Pollination Ecology*, **7**, 31-41.

Vanzolini, P.E. & Wllians, E.E. (1981) The vanishing refugee: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papeis Avulsos de Zoologia*, **34**, 251-255.

Veloso, H.P., Rangel, A.L.R., Lima, J.C.A. (1991) *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE-DERMA, Rio de Janeiro, BR.

Viana, M.V. & Pinheiro, L.A.F.V. (1998) Conservação da biodiversidade em fragmentos florestais. *Série Técnica IPEF*, **12**, 25-42.

Wilcove, D.S., McLellan, C.H. & Dobson, A.P. (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation Biology* (ed. by Soulé, M.E.), pp. 237-256. Sinauer, Massuchetts, US.

Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., López-Uribe, M.M., Holland, R., Moskowitz, D., Roubik, D.W. & Kays, R. (2010) Large-range movements of neotropical orchid bees observed via radio telemetry. *PLoS ONE*, **5**, 1-6.

Wittmann, D., Hoffmann, M. & E. Scholz. 1988. Southern distributional limits of Euglossine bees in Brazil linked to habitats of the Atlantic and subtropical rain forest (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Entomologia Generalis*, **14**, 53-60.

CAPÍTULO 1

ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) EM UMA PAISAGEM ALTAMENTE FRAGMENTADA DA HILÉIA BAIANA

CAPÍTULO 1

ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) EM UMA PAISAGEM ALTAMENTE FRAGMENTADA DA HILÉIA BAIANA

Resumo: Abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) foram amostradas em uma paisagem fragmentada da Floresta Atlântica, na região da Hileia Baiana. Para testar a hipótese de que de que as características dos fragmentos (tamanho, forma e cobertura vegetal) afetam a estrutura das assembleias de abelhas Euglossina, foram avaliadas as seguitnes predições: abundância e riqueza de espécies são maiores nos fragmentos com (i) maior área; (ii) forma mais próxima a um círculo; (iii) maior cobertura vegetal. Um total de 3,094 abelhas de 19 espécies foi capturado nos 13 fragmentos estudados utilizando um protocolo com amostragem proporcional. Somente o tamanho do fragmento explicou a variação na abundância e riqueza de espécies. Resultados sugerem que a perda de habitat pelo processo de fragmentação florestal atua como fator limitante à persistência das espécies sensíveis à redução de área presentes em fragmentos grandes e preservados na região. Alguns remanescentes parecem atuar como refúgios para espécies sensíveis que ainda persistem na paisagem estudada, de forma que algumas delas possam estar "presas", ou próximas disso, nestes remanescentes.

Palavras-chave: Euglossina, Hiléia Baiana, amostragem proporcional, perda de habitat; fragmentação.

Abstract: Euglossina bees (Hymenoptera, Apidae) were sampled in a fragmented landscape of the Atlantic Forest, in the region of Hileia Baiana. To test the hypothesis that the attributes of the fragments (size, shape, and vegetation cover) affect the structure of Euglossina bees assemblages, the following predictions were evaluated: abundance and species richness are greatest in fragments with (i) larger area ; (Ii) form closest to a circle; (Iii) greater plant cover. A total of 3,094 bees of 19 species were captured in the 13 fragments studied using a proportional sampling protocol. Only the size of the fragment explained the variation in abundance and species richness. Results suggest that the loss of habitat by the process of forest fragmentation acts as a limiting factor to the persistence of the species sensitive to the reduction of the area present in large fragments and preserved in the region. Some remnants seem to act as refuges for

sensitive species that still persist in the studied landscape, so that some of them may be "trapped" or nearby in these remnants.

Key words: Euglossina; Hiléia Baiana; proportional sampling, habitat loss; fragmentation.

Introdução

A destruição de florestas é apontada como a principal ameaça atual à conservação da biodiversidade (Fahrig & Merriam, 1994; Turner, 1996). Apesar dos registros de eventos de extinção decorrentes desse processo (e.g. Brook *et al.* 2003), as verdadeiras dimensões dos problemas causados as espécies em paisagens fragmentadas começaram a surgir há um período relativamente recente (Whitmore & Sayer, 1992).

Investigações indicam que os insetos estão entre os organismos mais sensíveis a destruição de ambientes florestais, comprometendo os processos biológicos em que estão envolvidos (ver Didham *et al.*, 1996). O declínio de polinizadores em função da destruição de florestas, por exemplo, vem sendo largamente discutido (ver Cane, 2001; Winfree *et al.*, 2009; Potts *et al.*, 2010). Dentre os grupos de polinizadores afetados, as abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae), devido a forte associação a ambientes florestais (Dressler, 1982) e a facilidade de amostragem por meio de atração de machos com iscas aromáticas (Dodson *et al*., 1969), aparece como um modelo para teste de hiótese ecológicas ligadas a perda de habitat e fragmentação decorrentes do proceso de destruição de florestas (Nemésio & Silveira, 2006).

O entendimento dos efeitos da perda de habitat e fragmentação, utilizando abelhas Euglossina como modelo de estudo, em regiões prioritárias para sua conservação ainda é pequeno. Este é o caso da região da Hileia Baiana, um importante centro de diversidade e endemismo na Floresta Atlântica (Tabarelli *et al.*, 2012). Essa região foi fortemente afetada pela exploração madeireira durante o século XX (ver Simonelli, 2008) e posteriormente, como mais intensidade, nos últimos 50 anos (Thomaz, 2010). Como resultado, a área florestal da região está reduzida a uma pequena fração de sua extensão original (Peixoto & Simonelli, 2007; Thomaz, 2010).

Estudos anteriores na Hileia Baiana envolvendo abelhas Euglossina revelam que apesar da alta riqueza registrada (Nemésio, 2011, 2013a,b,c; 2014), a sobrevivência de espécies sabidamente sensíveis pode estar comprometida pela perda de habitat e fragmentação, correndo risco de extinções locais (ver Nemésio, 2011). Essas e outras investigações, porém, estiveram pautadas basicamente na relação entre tamanho do fragmento e riqueza de espécies (ver Ramalho *et al*., 2013), mas pouco é conhecido sobre efeitos de outras características dos fragmentos.

Neste capítulo, foi testada a hipótese de que as características dos fragmentos (tamanho, forma e cobertura vegetal) afetam o padrão de estruturação de assembleias de abelhas Euglossina. Para tanto, foram avaliadas as predições de que abundância, riqueza são maiores nos fragmentos com (i) maior área; (ii) forma mais próxima a um círculo; (iii) maior cobertura vegetal.

Material e Métodos

Área de estudo

O trabalho de campo foi realizado no norte do estado do Espírito Santo, sudeste do Brasil. O clima na região é Awi na classificação de Köppen, com estação chuvosa durante o verão e seca durante o inverno (ver Peixoto & Simonelli, 2007). A temperatura média anual é de 23,3°C, com precipitação média de 1.202 mm, embora grandes variações sejam observadas (Jesus & Rolim, 2005). A formação florestal predominante na região, conhecida como Floresta de Tabuleiro (Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas *sensu* Veloso *et al.*, 1991) foi quase que completamente destruída nos útimos 50 anos, quando um rápido e intenso processo de desmatamento ocorreu (ver Thomaz, 2010). Os últimos grandes remanescentes florestais são a REBIO Sooretama (ca. 24.000 ha) e a Reserva Natural Vale (ca. 22.000 ha) (Silva, 2014). Outros pequenos remanescentes (<100 ha) estão em propriedades particulares, formando um mosaico de áreas florestais em matriz de pastagem e culturas agrícolas (Peixoto & Simonelli, 2007).

Procedimento de amostragem

Foram selecioandos 13 remanescentes com tamanho variando de ca. 5 ha a ca. 265 ha (Figura 1). Dados sobre localização, informações dos fragmentos para cada um dos preditores estudados são apresentados na Tabela 1.

Cada fragmento foi amostrado de forma proporcional à sua área. A cada 10 ha, foi utilizado um conjunto de armadilhas (ver Tabela 2). Cada conjunto consistiu de um grupo de sete armadilhas contendo em cada uma delas, uma das sete iscas aromáticas listadas a seguir: acetato de benzila, β-ionona, cinamato de metila, eucaliptol, eugenol, salicilato de metila e vanilina. As iscas ficaram disponíveis às abelhas durante o intervalo mínimo de dois dias consecutivos, havendo a possibilidade de variar tanto o número de conjuntos de armadilhas quanto o número de dias, conforme tamanho do fragmento florestal. As armadilhas foram instaladas a 1,5 m do solo, distanciadas entre si por 1,5 m, e instaladas o mais próximo possível ao ponto central de cada fragmento. Nos casos dos fragmentos com forma muito irregular (distante de um círculo), os conjuntos de armadilhas foram distribuídos em múltiplos pontos de coleta, conforme sua área (ver Figura 2). Cada conjunto de armadilhas ficou separado por uma distância de 50 m nos pontos de amostragem. Em cada dia de coleta, as iscas foram disponibilizadas pela manhã (entre 8:00 e 9:00 h) e permaneceram no campo até a manhã seguinte, quando as abelhas capturadas foram sacrificadas com álcool 70% e recolhidas cuidadosamente. Este procedimento foi repetido nos dias seguintes de coleta. Durante o período de coleta, somente o eucaliptol foi reabastecido durante o dia, três horas após o momento em que as iscas ficaram disponíveis pela manhã. A sequência em que as iscas foram disponibilizadas no primeiro dia foi repetida nos dias seguintes, para evitar que algumas armadilhas ficassem abertas por mais tempo do que outras.

O protocolo de amostragem foi utilizado em duas campanhas de coleta: a primeira durante os meses da estação chuvosa (novembro de 2014 a fevereiro de 2015) e a segunda durante os meses da estação seca (julho a setembro de 2015) característica da área de estudo. Desse modo, foram contemplados os períodos de maior e menor atividade dessas abelhas, nas estações chuvosa e seca, respectivamente, conforme discutido em estudos anteriores (e.g. Nemésio, 2010). Importante ressaltar que amostragens concentradas em poucos dias na estação chuvosa têm se revelado capazes de construir um panorama satisfatório das faunas locais na região (e.g. Nemésio 2011).

A identificação das espécies foi feita com auxílio de chaves dicotômicas tratando da taxonomia das espécies do grupo (e.g. Bembé, 2007; Faria & Melo, 2007; Nemésio, 2009; Faria & Melo, 2012) e por comparação de espécimes previamente identificados e disponíveis na coleção local. A classificação das espécies segue o tratamento taxonômico de Moure *et al.* (2012). Todo material coletado foi depositado na Coleção Zoológica Norte Capixaba, no Centro Universitário Norte do Espírito Santo, campus da Universidade Federal do Espírito Santo, São Mateus, Brasil.

Armadilhas aromáticas

Diferentes tipos de armadilhas com iscas aromáticas foram utilizadas em inventários de abelhas Euglossina (ver Faria *et al.* 2015; Sydney & Gonçalves, 2015). Neste estudo, cada armadilha consistiu de uma garrafa plástica de 2 litros do tipo PET contendo um par de orifícios perfurados em alturas diferentes a partir da extremidade superior da garrafa: o primeiro orifício, feito a ca. 8 cm e o segundo, oposto ao primeiro, a ca. 14 cm. Em cada orifício, um funil feito a partir de outra garrafa do tipo PET, cortada a ca. 8 cm centímetros abaixo da extremidade superior, foi acoplado depois de ter o lado interno lixado, para que atuasse como uma "plataforma de aterrissagem" para as abelhas atraídas às armadilhas. Dentro de cada armadilha, um cotonete embebido como uma das sete substâncias aromáticas utilizadas ficou pendurado a aproximadamente 11 cm da extremidade superior da garrafa. Apesar da diferença no tamanho da garrafa utilizada para confecção da armadilha, o modelo final se assemelha ao apresentado por Sydney e Gonçalves (2015).

Análise de dados

Para procedimentos envolvendo mapeamento da área de estudo foram utilizadas informações do Sistema de Informação Geográfica ILWIS (Integrated Land and Water Information System) e o tratamento das imagens feito através do software ILWIS (Westen & Farifteh, 1997). A partir das imagens vetorizadas, estimativas de área e perímetro dos fragmentos foram obtidas com o software ArcGIS (Law & Collins, 2013). A partir das medidas de área (A) e perímetro (P), a forma do fragmento foi calculada com um índice de forma dado por $4\pi A/P^2$ (Getzin *et al.*, 2012), de modo que

os valores encontrados expressam o quanto a forma do fragmento se aproxima a uma área circular com o mesmo perímetro, onde os valores igual a 1 representam um círculo perfeito e próximos a 0 formas alongadas (ver Getzin *et al.*, 2012).

A cobertura vegetal dos fragmentos foi calculada por meio do Índice da Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI), utilizando o software ILWIS (Westen & Farifteh, 1997). O NDVI é um dos índices de vegetação mais eficientes e comumente utilizado em estudos ecológicos (Pettorelli *et al.*, 2005). O índice é calculado a partir de medições de reflectância no vermelho e infravermelho refletido pela vegetação e capturado pelo sensor de satélite (Pettorelli *et al.*, 2005). Os valores de NDVI variam entre -1 (área sem vegetação) e 1 (área totalmente coberta por vegetação) (Myneni *et al.*, 1995). Por questões de sensibilidade da métrica utilizada para cálculo do NDVI, foi subtraído de cada fragmento uma área de borda de 30 m, considerada como área de influência da matriz para cálculo do NDVI. O NDVI foi calculado para outubro e março, que correspondem ao início da estação chuvosa e estação seca na área de estudo, quando a amostragem foi realizada.

Para verificar se as características dos fragmentos (tamanho, forma e cobertura vegetal) afetam o padrão de estruturação de abelhas Euglossina, quatro parâmetros foram definidos para análise e considerados como variáveis dependentes: (i) abundância; (ii) riqueza de espécies; (iv) a abundância relativa de *Euglossa cordata* (Linnaeus) e (v) abundância relativa de *Eulaema cingulata* (Fabricius). Os parâmetros (iii) e (iv) foram definidos a posteriori na tentativa de entender aspectos adicionais sobre as respostas das espécies mais abundantes no estudo à perda de habitat e fragmentação.

A normalidade dos dados foi testada através do teste de Jarque-Bera (Jarque & Bera, 1980). Para as análises envolvendo a abundância e riqueza de indivíduos, os valores originais foram transformados em logaritmos naturais (Zar, 1999). Em função da variação de tamanho entre os fragmentos, o mesmo procedimento foi necessário para análises envolvendo a área do fragmento.

Uma abordagem de seleção de modelos, utilizando o critério de informação de Akaike (AIC) (Burham & Anderson, 2002), foi utilizada para reconhecer o melhor modelo entre todos os modelos possíveis (diferentes combinações de preditores) para cada variável dependente. Como forma de evitar o problema de multicolinearidade,

foram avaliados o fator de inflação de variância (VIF) e o número de condição (condition number, CN) para cada modelo (O'Brien, 2007; Lazaridis, 2007). Valores de VIF menores que 10 (Mason *et al.*, 1989; Neter *et al.*, 1989) e de CN menores que 5 (Lazaridis, 2007) foram considerados como indicativos de que a colinearidade não seria um problema para o modelo em questão. A análise de seleção de modelos foi realizada no software SAM 4.0 (Rangel *et al.*, 2010). Após esta etapa, e com o reconhecimento do melhor modelo, foi realizada análise de regressão simples (OLS) com o software PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Resultados

Um total de 3904 abelhas pertencentes a quatro gêneros e 19 espécies de Euglossina foi coletado (Tabela 3). As espécies mais abundantes foram *Eg. cordata* e *El. cingulata*, sendo as únicas espécies amostradas em todos os fragmentos. Com exceção de *Euglossa townsendi* Cockerell, coletada apenas em F3, algumas espécies foram exclusivas dos quatro maiores fragmentos: *Euglossa calycina* Faria e Melo (F10), *Eufriesea surinamensis* (Linnaeus) (F10), *Euglossa iopoecila* Dressler (F12), *Euglossa avicula* Dressler (F13), *Euglossa adiastola* Hinojosa-Díaz, Nemésio e Engel (F13), *Euglossa cognata* Moure (F10, 13), *Euglossa clausi* Nemésio e Engel (F10, 11, 12, 13).

Apenas um preditor apareceu como o melhor modelo para cada uma das variáveis dependentes (Tabela 4). Com relação às análises de regressão, o tamanho do fragmento explicou de maneira significativa a variação na riqueza (r^2=0.457; $F_{1,12}$= 9.258; p= 0.011; Figura 3) e na abundância (r^2=0.555; $F_{1,12}$=13.738; p=0.003; Figura 4). A abundância relativa de *Eg. cordata*, que não foi explicada de forma significativa pelo tamanho do fragmento (r^2= 0.194; $F_{1,12}$= 2.643; p= 0.132), e a abundância relativa de *El. cingulata*, que não foi explicada pela forma do fragmento (r^2= 0.055; $F_{1,12}$=0.627; p=0.442). Todos os resultados da seleção de modelo e análises de regressão estão apresentados resumidamente na Tabela 4.

Discussão

Assembleias de abelhas Euglossina em pequenos fragmentos de Floresta Atlântica no norte do Espírito Santo são afetadas pelas características dos fragmentos.

Os resultados revelam forte relação entre abundância e riqueza de espécies com a área do fragmento. A variação na riqueza de espécies encontrada neste trabalho, somada aos resultados encontrados previamente na região (e.g. Nemésio 2011, 2013a; Coswosk *et al*. submetido) reforça as previsões de que o intensivo processo de perda de habitat pelo processo de fragmentação atua como fator limitante à persistência das espécies dependentes de ambientes florestais.

Não houve relação significativa entre a forma do fragmento com a riqueza e abundância. Resultados semelhantes foram relatados em estudos anteriores em paisagens fragmentadas na Floresta Atlântica (Nemésio & Silveira, 2010; Knoll & Penatti, 2012). Nemésio & Silveira (2010) demonstraram que medidas de área central foram ferramentas mais informativas sobre a influência de efeitos de borda em assembleias de abelhas Euglossina, porque a relação área/perímetro de duas áreas de mesma forma, mas com tamanhos diferentes não são equivalentes e, consequentemente, não comparáveis. Testes *a posteriori* revelaram que tamanho do fragmento e área central foram variáveis colineares, indicando que a irregularidade na forma dos fragmentos estudados foi compensada pelo aumento área.

A riqueza e abundância também não foram relacionadas à cobertura vegetal dos remanescentes obtida através do NDVI. Esse resultado está provavelmente relacionado a pouca variação na cobertua vegetal entre os remanescentes, que por sua vez, pode ser reflexo das limitações do uso do NDVI em florestas tropicais, onde pode se tornar saturado devido à densa cobertura vegetal (Huete *et al*., 1997; Ranganathan *et al*., 2007). Da mesma forma, nenhuma das variáveis estudadas foi relacionada à abundância relativa de *Eg. cordata* e *El. cingulata*. Esse resultado indica que apesar de serem espécies beneficiadas pela perda de habitat e fragmentação (e.g. Aguiar & Gaglianone, 2008; Ramalho *et al*., 2009), o domínio recorrente dessas espécies pode estar relacionadas a outros fatores (ver discussão em Aguiar *et al*., 2014). Um melhor entendimento da ecologia de *Eg. cordata* e *El. cingulata* dessas espécies, porém, se faz necessário, dado que parecem estar competindo e levando ao declínio de espécies raras em grandes fragmentos na região estudada (ver Nemésio, 2013a).

Apesar das diferenças no tratamento taxonômico, as espécies aqui amostradas não configuram nenhum novo registro para a região, tendo em vista que todas elas já

haviam sido inventariadas em estudos prévios (ver Bonilla-Gómez, 1999; Nemésio, 2011, 2013a). Quando a riqueza é analisada em termos absolutos, o número de espécies coletadas é comparável aos valores encontrados em fragmentos isolados no norte do Espírito Santo (ver Nemésio, 2011) e no sul da Bahia (Nemésio, 2013b), e consideravelmente superior à riqueza encontrada em pequenos fragmentos no domínio da Floresta Atlântica em estados próximos como Minas Gerais (ver Nemésio & Silveira, 2007, 2010) e fragmentos de Floresta de Tabuleiro no norte do Rio de Janeiro (ver Aguiar & Gaglianone, 2008, 2011, 2012; Aguiar *et al.*, 2014). A riqueza encontrada nos fragmentos amostrados neste trabalho dá suporte ao padrão sugerido de que a riqueza máxima de espécies de Euglossina na Floresta Atlântica se encontra na região da Hileia Baiana (ver Sydney *et al.*, 2010; Nemésio & Vasconcelos, 2013).

A riqueza de espécies encontrada nos fragmentos estudados, no entanto, é inferior a de outros estudos realizados em fragmentos grandes e preservados da região (Reserva Natural Vale e REBIO Sooretama), onde há registro de pelo menos 25 espécies (ver Bonilla-Gómez, 1999; Nemésio, 2013a; Coswosk *et al.* submetido). Desta forma, parece bem razoável assumir que alguns elementos presentes no *pool* regional de espécies não estejam presentes nos fragmentos estudados. E a menor riqueza de espécies nos fragmentos pode ser explicada principalmente pela ausência dos seguintes elementos: (i) espécies do gênero *Eufriesea*, e (ii) algumas espécies de *Euglossa* (*Euglossa*) do grupo *analis* (*Euglossa marianae* Nemésio e *Euglossa botocuda* Faria & Melo) (ver Faria & Melo, 2012; Nemésio, 2013a). Relacionar a ausência das espécies de *Eufriesea* nos fragmentos com o processo de fragmentação parece ser uma explicação frágil pelo fato de que as espécies do gênero são altamente sazonais (e.g. Kimsey, 1982), e com biologia bastante desconhecida quando comparado, por exemplo, às espécies de *Euglossa* (ver Moure *et al.*, 2007). Por outro lado, é possível afirmar de forma mais consistente que o processo de fragmentação possa explicar a ausência de *Eg. botocuda* e *Eg. marianae* nos fragmentos. *Euglossa botocuda* é endêmica da Hiléia Baiana e os seus registros recentes se restringem a grandes fragmentos florestais na região (ver Faria & Melo, 2012). A relação entre *Eg. marianae* e grandes áreas preservadas de Floresta Atlântica já é sugerida há algum tempo (e. g. Tonhasca *et al.*, 2002), e quando se considera os vários levantamentos já realizados ao longo de sua distribuição, a espécie só foi encontrada em fragmentos maiores que 6.000 ha (ver

Nemésio, 2011; Nemésio *et al.*, 2016), com a abundância diminuindo consideravelmente em direção à borda (Nemésio & Silveira, 2006; Coswosk *et al.*, submetido).

Nemésio (2011) verificou que *Eg. marianae* pode ter desaparecido de fragmentos isolados na região norte do Espírito Santo, onde foi capturada há cerca de 50 anos, mas não em levantamentos recentes. Embora não existam estudos anteriores nos fragmentos amostrados, a ausência de *Eg. marianae* indica que o processo já documentado de extinção local continua em curso em pequenos fragmentos. Se esta interpretação é correta, este resultado pode ser entendido como um evento recente de várias extinções locais decorrentes do processo de desmatamento e fragmentação (Nemésio *et al.*, 2016), que inclusive, atingiu seu período crítico na região exatamente nas últimas cinco décadas (ver Thomaz, 2010). O desaparecimento de espécies sensíveis nos fragmentos estudados pode ser explicado por um efeito adicional à perda de habitat. Embora a fragmentação, de forma geral, tenha efeitos negativos sobre a biodiversidade (Fahrig, 2003), paisagens fragmentadas surgem como ambiente propício para estabelecimento e propagação de espécies tolerantes à fragmentação, seguida pelo declínio de espécies ambientalmente exigentes (e.g. Ekross *et al.*, 2010; Naaf & Wulf, 2010). Nesse sentido, o padrão encontrado de dominância de *Eg. cordata*, *El. cingulata*, e *El. nigrita* merece atenção especial. Estas espécies são frequentemente associadas na literatura a ambientes abertos e/ou alterados (e.g. Milet-Pinheiro & Schlindwein, 2005; Nemésio & Silveira, 2006; Aguiar & Gaglianone, 2012; Aguiar *et al.*, 2015), e no caso em questão, a contribuição mínima, somente quando *Eg. cordata* e *El. cingulata* são consideradas, é de 69% do total de indivíduos coletados, chegando a 96% no menor fragmento estudado (ver Tabela 3).

A influência do contexto temporal do processo de fragmentação florestal na região parece importante para enteder os resultados obtidos. Muitos dos fragmentos estudados onde a fauna presente é característica de ambientes abertos e/ou alterados, experimentaram expressiva redução de área nos últimos 50 anos (ver Figura 5). Por outro lado, a redução de área parece ter sido menos pronunciada durante o mesmo período nos quatro maiores fragmentos estudados (ver Figura 5). Se estes fragmentos representam alguns dos únicos locais com condições ambientais estáveis e apropriadas para persistência de espécies ambientalmente exigentes, essas informações indicam que

estes locais têm atuado como refúgios para estas espécies na região, a ponto de ser possível hipotetizar que algumas delas estejam atualmente presas, ou próximo disso, nestes fragmentos. É importante considerar neste cenário, informações disponibilizadas em estudos paleoecológicos na região. Evidências provenientes de estudos com isótopos de carbono e de estudos palinológicos conduzidos na região sugerem que a cobertura vegetal se manteve com predomínio de plantas C3 e com clima predominantemente úmido nos últimos 16.000 anos (Pessenda *et al*., 2015; ver também Cohen *et al*., 2013; Calegari *et al*. 2015; Lorente *et al*. 2015). Desta forma, parece bastante razoável hipotetizar um cenário onde as populações das espécies de Euglossina (principalmente aquelas mais restritivas às condições ambientais) estivessem muito mais amplamente distribuídas na região até os recentes episódios de fragmentação dos ambientes florestais.

Informações relevantes que apoiam a hipótese sugerida foram obtidas em levantamentos na matriz adjacente aos fragmentos amostrados (Gomes *et al.*, não publicado). Nestas coletas, em matriz de pastagem, nenhuma das espécies registradas apenas nos grandes fragmentos foi coletada. Embora as abelhas da subtribo Euglossina apresentem grande capacidade de voo em ambientes florestais (ver Janzen, 1971; Wikelski *et al.*, 2010), os resultados obtidos nestes levantamentos indicam que a matriz tem atuado como barreira seletiva à dispersão. Estes resultados vão de encontro a um conjunto de evidências no qual se percebe que o fluxo de espécies características de interior de floresta é limitado ou até mesmo inexistente em paisagens fragmentadas (ver Tonhasca *et al.*, 2003; Milet-Pinheiro & Schlindwein, 2005; Aguiar *et al.*, 2015), promovendo padrões diferenciais de ocupação dos remanescentes florestais. A persistência dessas espécies, portanto, parece estar comprometida, uma vez que há evidência considerável de que organismos mais especialistas em termos de hábitat, e com habilidades restritas em termos de dispersão, estão mais sujeitos à extinção em paisagens fragmentadas (e.g. Tscharntke *et al.*, 2002; Henle *et al.* 2004).

Decisões metodológicas também devem ser consideradas na compreensão dos resultados encontrados. A diferença na riqueza e proporção de espécies raras dos menores para os maiores fragmentos, por exemplo, pode ser interpretada como artefatos de amostragem em função do protocolo de amostragem adotado (ver Hill *et al.*, 1994). Essa interpretação é derivada do fato que a diferença no esforço amostral entre os

fragmentos pode influenciar a probabilidade de detecção de espécies raras, de modo que a possibilidade de subamostragem nos menores fragmentos não deve ser descartada. No entanto, o inverso também é verdadeiro para protocolos de amostragem uniforme (Schoereder *et al.*, 2004). No caso em questão, os resultados encontrados corroboram muito do que se conhece sobre a biologia do grupo, considerando que as espécies exclusivas dos maiores fragmentos correspondem àquelas com maior requerimento de área para estabelecimento e manutenção de populações viáveis. A variação na riqueza de espécies, portanto, parece estar muito mais relacionada a estes aspectos do que a artefatos de amostragem de espécies raras e/ou com pequenas populações.

Outras questões também merecem atenção especial em relação ao protocolo de amostragem utilizado. Desde a publicação de um método alternativo à coleta com rede entomológica, com utilização de armadilhas feitas com garrafas plásticas (ver Campos *et al.*, 1989), diferentes procedimentos de amostragem passaram a ser utilizados em pesquisas envolvendo abelhas Euglossina. Problemas na comparação de dados em função da falta de um protocolo de amostragem padronizado e replicável alimentou o debate sobre o assunto (e.g. Morato, 1998; Nemésio & Vasconcelos, 2014; Sydney & Gonçalves, 2015; Faria *et al.*, 2015) e, apesar dos recentes avanços, discussões estiveram voltadas quase que exclusivamente à escolha do método de coleta, enquanto outros aspectos igualmente relevantes na definição do protocolo de amostragem não têm sido abertamente analisados (ver Faria *et al.*, 2015). Insetos, de forma geral, representam um grupo de particular interesse na comparação e elaboração de novos protocolos de amostragem (e.g. Noyes, 1989; Schoereder *et al.*, 2004; Quinton *et al.*, 2013) e no caso de abelhas Euglossina, um protocolo de amostragem ponderado pela área, por exemplo, até então não havia sido utilizado. Embora coletas com rede entomológica tenham se mostrado como método mais eficiente em termos de número de espécies coletadas quando comparada a coletas com armadilhas (e.g Nemésio & Vasconcelos, 2014), o protocolo de amostragem testado se mostra como importante alternativa a outros modelos já utilizados por uma série de fatores dos quais se destacam: (i) o uso de armadilhas permite aumento no esforço de coleta em termos de replicação e número de áreas selecionadas para amostragem (discutido em Mattozo *et al.* 2011; Sydney & Gonçalves, 2015; Faria *et al.*, 2015); (ii) em se tratando de estudos ecológicos, a definição de um número fixo de conjuntos de armadilhas por hectare

amostrado torna o protocolo altamente replicável, de modo que os dados gerados em estudos subsequentes serão passíveis de comparação; (iii) é discutível se coletas com rede entomológica possam ser devidamente comparáveis devido ao viés relacionado à capacidade do coletor (discutido em Faria *et al.*, 2015). Apesar das virtudes do protocolo de amostragem utilizado, é preciso reconhecer limitações de aplicação em grandes fragmentos (> 300 ha, por exemplo), muito em função do número de armadilhas necessárias. No entanto, este protocolo não precisa necessariamente ser descartado nestas situações, de modo que adaptações ao modelo proposto podem ser feitas para expandir sua aplicação em inventários que englobem fragmentos maiores do que os amostrados neste estudo.

Nossos resultados revelam que apesar do intenso processo de fragmentação florestal nas últimas décadas, pequenos fragmentos ainda abrigam uma parcela considerável da fauna local de abelhas Euglossina. Em termos de conservação, considerando o contexto de fragmentação da Floresta Atlântica (Ribeiro *et al.*, 2009) e o número limitado de áreas de ocorrência de *Eg. marianae* (ver Nemésio *et al.*, 2016), outras espécies aparentemente sensíveis, como discutido aqui, podem fornecer informações igualmente importantes sobre os efeitos da fragmentação em assembleias de abelhas Euglossina, devendo ser consideradas com maior atenção em estudos futuros. A manutenção em longo prazo das espécies sensíveis em pequenos fragmentos na região, porém, deve ser encarada com bastante preocupação. Estes fragmentos encontram-se em propriedades particulares, onde atividades como caça, derrubada e queimada de áreas florestais são comuns (observação pessoal). A situação pode se tornar ainda mais grave pelos recorrentes períodos de seca que vêm atingindo a região, que parece refletir o início do processo de desertificação local já especulado em estudos recentes, e que pode reduzir ainda mais os ambientes florestais disponíveis (Brasil, 2005).

Referências Bibliográficas[2]

Aguiar, W.M. & Gaglianone, M.C. (2008) Comunidade de abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em remanescentes de Mata Estacional Semidecidual sobre Tabuleiro no estado do Rio de Janeiro. *Neotropical Entomology*, **37**, 118-125.

Aguiar, W.M. & Gaglianone, M.C. (2011) Euglossine bees (Hymenoptera Apidae Euglossina) on an inselberg in the Atlantic Forest domain of southeastern Brazil. *Tropical Zoology*, **24**, 107-125.

Aguiar, W.M. & Gaglianone, M.C. (2012) Euglossine bee communities in small forest fragments of the Atlantic Forest, Rio de Janeiro state, southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **56**, 210-219.

Aguiar, W.M., Gaglianone, M.C. & Melo, G.A.R. (2014) Does forest phisiognomy affect the structure of orchid bee (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) communities? A study in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil. *Sociobiology*, **61**, 68-77.

Aguiar, W.M., Sofia, S.H., Melo, G.A.R. & Gaglianone, M.C. (2015) Changes in orchid bee communities across forest-agroecosystem boundaries in Brazilian Atlantic Forest landscapes. *Enviromental Entomology*, **44**, 1-7.

Bembé, B. (2007) Revision der Euglossa cordata-Gruppe und Untersuchungen zur Funktionsmorphologie und Faunistik der Euglossini (Hymenoptera, Apidae). *Entomofauna*, **14**, 1-146.

Bonilla-Gómez, M.A. (1999) Caracterização da Estrutura Espaço temporal da Comunidade de Abelhas Euglossinas (Hymenoptera, Apidae) na Hileia Bahiana, Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil, xii + 153pp.

Brasil, Ministério do Meio Ambiente (2005) Panorama sobre a desertificação no estado do Espírito Santo. <http://www.mma.gov.br/estruturas/sedr_desertif/_arquivos/panorama_espiritosanto.pdf> 20 julho 2016.

Brook, B.W., Sodhi, N.S. & Ng, P.K.L. (2003) Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature*, **424**, 420-426.

Burham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach*. Springer, New York, US.

Calegari, M.R., Madella, M., Buso Jr, A.A., Osterrieth, M.L., Lorente, F.L. & Pessenda, L.C.R. (2015) Holocene Vegetation and Climate inferences from phytoliths and pollen from Lagoa do Macuco, North Coast of Espírito Santo State (Brazil). *Quaternary and Environmental Geosciences*, **6**, 1-10.

Campos, L.A.O., Silveira, F.A., Oliveira, M.L., Abrantes, C.V.M., Morato, E.F. & Melo, G.A.R. (1989) Utilização de armadilhas para a captura de machos de Euglossini (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia*, **6**, 621-626.

[2] Referências seguem as normas da revista Insect Conservation and Diversity, disponível em: http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1752-4598/homepage/ForAuthors.html.

Cane, J.H. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Ecology*, **5**, 3. < http://www.ecologyandsociety.org/vol5/iss1/art3/> 11 julho 2016.

Cassemiro, F.A.S., Barreto, B.S., Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2007) Non-stationarity, diversity gradients and the metabolic theory of ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 820-822.

Cohen, M.C.L., França, M.C., Rossetti, D.F., Pessenda, L.C.R., Giannini, P.C.F., Lorente, F.L., Buso Junior, A.A., Castro, D. & Macario, K. (2014) Landscape evolution during the late Quaternary at the Doce River mouth, Espírito Santo State, Southeastern Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **415,** 48-58.

Didham, R.K., Ghazoula, J., Storkc, N.E. & Davisd, A. (1996) Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 255-260.

Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 53-64.

Dodson, C.H., Dressler, R.L., Hills, G.H., Adams, R.M. & Williams, N.H. (1969) Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, **164**, 1243-1249.

Dressler, R.L. (1982) Biology of the orchid bees (euglossini). *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **13**, 373-394.

Ekross, J., Heliölä, J. & Kuussaari, M. (2010) Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 459-467.

Faria, L.R.R., Sydney, N.V. & Gonçalves, R.B. (2015) How Brazilian researchers have been sampling orchid bees?, *Ensaios sobre as abelhas da região Neotropical: Homenagem aos 80 anos de Danuncia Urban* (ed. by Aguiar, A.J.C., Gonçalves, R.B. & Ramos, K.S.), pp. 307-346. EUFP, Curitiba, BR.

Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **4**, 487-515.

Fahrig, L. & Merrian, G. (1994) Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*, **8**, 50-59.

Faria, L.R.R. & Melo, G.A.R. (2007) Species of *Euglossa* (*Glossura*) in the Brazilian Atlantic forest, with taxonomic notes on *Euglossa stellfeldi* Moure (Hymenoptera, Apidae, Euglossina). *Revista Brasileira de Entomologia*, **51**, 275-284.

Faria, L.R.R. & Melo, G.A.R. (2012) Species of *Euglossa* of the *analis* group in the Atlantic forest (Hymenoptera, Apidae). *Zoologia*, **29**, 349-374.

Gardner, T.A., Ribeiro-Junior, M.A., Barlow, J., Avila-Pires, T.C., Hoogmoed, M.S. & Peres, C.A. (2007) The value of primary, secondary, and plantation forests for a neotropical herpetofauna. *Conservation Biology*, **21**, 775-787.

Getzin, S., Wiegand, K. & Schöning, I. (2012) Assessing biodiversity in forests using very high-resolution images and unmanned aerial vehicles. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 397-404.

Henle, K., Davies, K.F., Kleyer, M., Margules, C. & Settele, J. (2004) Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 207-251.

Hill, J.L., Curran, P.J. & Foody, G.M. (1994) The Effect of Sampling on the Species-Area Curve. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **4**, 97-106.

Hinojosa-Díaz, IA., Nemésio, A. & Engel, MS. (2012) Two new species of *Euglossa* from South America, with notes on their taxonomic affinities (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, **221**, 63-79.

Huete, A. R., Liu, H. Q., Batchily, K. & van Leeuwen, W. (1997) A Comparison of Vegetation Indices over a Global Set of TM Images for EOS-MODIS. Remote Sensing Environment, **59**, 440-451.

Janzen, D.H. (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, **171**, 203-205.

Jarque, C. & Bera, A (1980) Efficient tests for normality, homoscedasticity and serial independence of regression residuals. *Economics Letters*, **6**, 255-259.

Jesus, R.M. & Rolim, S.G. (2005) Fitossociologia da Mata Atlântica de tabuleiro. *Boletim Técnico da Sociedade de Investigações Florestais*, **19**, 1-149.

Joly, C.A., Metzger, J.P. & Tabarelli, M. (2014) Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist*, **204**, 459-473.

Kimsey, L. S. (1982) *Systematics of bees of the genus Eufriesea*. University of California Publications in Entomology, US.

Knoll, F. R. N. & Penatti, N. C. (2012) Habitat fragmentation effects on the orchid bee communities in remnant forests of southeastern Brazil. Neotropical Entomology, **41**, 355–365.

Laurance, W. F. & Yensen, E. (1991) Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation*, **55**, 77-92.

Law, M., Collins, A. (2003) *Getting to know ArcGIS for Desktop: For ArcGIS 10.1*. 3 ed. Redlands: Esri Press, US.

Lazaridis, A. (2007) A note regarding the condition number: the case of spurious and latent multicollinearity. *Quality & Quantity*, **41**, 123-135.

Lorente, F.L., Pessenda, L.C.R., Oboh-Ikuenobe, F., Buso Jr., A.A., Cohen, M.C.L., Meyer, K.E.B., Giannini, P.C.F., de Oliveira, P.L., Rossetti, D.F., Borotti Filho, M.A., França, M.C., de Castro, D.F., Bendassollia & Macario, K. (2014) Palynofacies and stable C and N isotopes of Holocene sediments from Lake Macuco (Linhares, Espírito Santo, southeastern Brazil): Depositional settings and palaeoenvironmental evolution. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **415**, 69-82.

Mason, R.L., Gunst, R.F. & Hess, J.L. (1989) *Statistical design and analysis of experiments: applications to engineering and science*. Wiley, New York, US.

Mattozo, V.C., Faria, L.R.R. & Melo, G.A.R. (2011) Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) in the coastal forests of southern Brazil: diversity, efficiency of sampling methods and comparison with other Atlantic forest surveys. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **51**, 505-515.

Milet-Pinheiro, P. & Schlindwein, C. (2005) Do euglossine males (Apidae, Euglossini) leave tropical rainforest to collect fragrances in sugar cane monocultures? *Revista Brasileira de Zoologia*, **22**, 853-858.

Morato, E.F. (1998) Estudos sobre comunidades de abelhas Euglossini, In: Anais Encontro sobre Abelhas. Ribeirão Preto, 135-143.

Moure, J. S., Melo, G. A. R. & Faria, L. R. R. (2007) Euglossini Latreille, 1802, *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. (ed. by J.S. Moure, Urban, D. & Melo, G.A.R), pp. 214-255. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, BR.

Moure, J. S., Melo, G. A. R. & Faria, L. R. R. (2012) Euglossini Latreille, 1802, *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. <http://moure.cria.org.br/catalogue?id=28980.> 10 julho 2016.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.

Myneni, R.B., Hall, F.G., Sellers, P.J. & Marchak, A.L. (1995) The interpretation of spectral vegetation indexes. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, **33**, 481-486.

Naaf, T. & Wulf, M. (2010) Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, **143**, 848-855.

Nemésio, A. (2009) Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa*, **2041**, 1-142.

Nemésio, A. (2010) The orchid-bee fauna (Hymenoptera: Apidae) of a forest remnant in northeastern Brazil, with new geographic records and an identification key to the known species of the Atlantic Forest of northeastern Brazil. *Zootaxa*, **2656**, 55-66.

Nemésio, A. (2011) *Euglossa marianae* sp. n. (Hymenoptera: Apidae): a new orchid bee from the Brazilian Atlantic forest and the possible first documented local extinction of a forest dependent orchid bee. *Zootaxa*, **2892**, 59-68.

Nemésio, A. (2013a) Are orchid bees at risk? First comparative survey suggests declining populations of forest-dependent species. *Brazilian Journal of Biology*, **73**, 367-374.

Nemésio, A. (2013b) The orchid-bee faunas (Hymenoptera: Apidae) of two Atlantic Forest remnants in southern Bahia, eastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **73**, 375-381.

Nemésio, A. (2013c) The orchid-bee faunas (Hymenoptera: Apidae) of 'Parque Nacional do Monte Pascoal', 'Parque Nacional do Descobrimento' and three other

forest remnants of Atlantic Forest in southern Bahia, eastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **73**, 437-446.

Nemésio, A. (2014) The orchid-bee faunas (Hymenoptera: Apidae) of 'Reserva Ecológica Michelin', 'RPPN Serra Bonita' and one Atlantic Forest remnant in the state of Bahia, Brazil, with new geographic records. *Brazilian Journal of Biology*, **74**, 16-22.

Nemésio, A. & Engel, M.S. (2012) Three new cryptic species of *Euglossa* from Brazil (Hymenoptera, Apidae). *ZooKeys*, **222**, 47-68.

Nemésio, A. & Santos Junior, J.E. (2014) Is the "Centro de Endemismo Pernambuco" a biodiversity hotspot for orchid bees? *Brazilian Journal of Biology*, **74**, S78-S92.

Nemésio, A. & Silveira, F.A. (2006) Edge effects on the orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae) at a large remnant of Atlantic forest in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, **35**, 313-323.

Nemésio, A. & Silveira, F.A. (2007) Orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) of Atlantic Forest Fragments inside an urban area in Southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, **36**, 186-191.

Nemésio, A. & Silveira, F.A. (2010) Forest fragments with larger core areas better sustain diverse orchid bee faunas (Hymenoptera: Apidae: Euglossina). *Neotropical Entomology*, **39**, 55-561.

Nemésio, A. & Vasconcelos, H.L. (2013) Beta diversity of orchid bees in a tropical biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 1647-1661.

Nemésio, A. & Vasconcelos, H.L. (2014) Effectiveness of two sampling protocols to survey orchid bees (Hymenoptera: Apidae) in the Neotropics. *Journal of Insect Conservation*, **18**, 197-202.

Nemésio, A., Silva, D.P., Nabout, J.C. & Varela, S. (2016) Effects of climate change and habitat loss on a forest-dependent bee species in a tropical fragmented landscape. *Insect Conservation and Diversity*, **9**, 149-160.

Neter, J., Wasserman, W. & Kutner, M.H. (1989) *Applied linear regression models*. McGraw-Hill, Homewood, US.

Noyes, J.S. (1989) A study of five methods of sampling Hymenoptera (Insecta) in a tropical rainforest, with special reference to the Parasitica, *Journal of Natural History*, **23**, 285-298.

O'Brien, R.M. (2007) A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality & Quantity*. **41**, 673-690.

Peixoto, A.L. & Simonelli, M. (2007) Florestas de Tabuleiro, *Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo* (ed. by Simonelli, M. & Fraga, C.N.), pp. 33-43. Ipema, Vitória, BR.

Pessenda, L.C.R., Buso Junior, A.A., Cohen, M.C.L., Schiavo, M.C.J.A., França, M., L. Lorente, F.L., Giannini, P.C.F., de Oliveira, P.E., Rossetti, D.F., Siqueira, G.S., Francisquini, M.I., Volkmer-Ribeiro, C., Bendassolli, J.A., Madella, M., Osterrieth, M.,

Cecchet, F.A., Felipe, P.L.L., Brustolin, L.T., Rasbold, G.G. & Monteiro, M.R. (2015) Dinâmica da vegetação, do ambiente marinho e inferências climáticas milenares a atuais na costa norte. *Ciência & Ambiente*, **49**, 1-66.

Pettorelli1, N., Vik1, J.O., Mysterud1, A., Gaillard, J., Tucker, C.J. & Stenseth, N.C. (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 503-510.

Potts, S. G., J. C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger & W. E. Kunin. (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 345-353.

Quinton, J., Marcos-García, M.A., Brustel, H., Galante, E. & Mico, E. (2013) Effectiveness of three sampling methods to survey saproxylic beetle assemblages in Mediterranean woodland. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 765-776.

Ramalho, A.V., Gaglianone, M.C. & Oliveira, M.L. (2009) Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **53**, 95-101.

Ramalho, M., Rosa, J. F., Silva, M. D., Silva, M. & Monteiro, D. (2013) Spatial distribution of orchid bees in a rainforest/rubber agro-forest mosaic: habitat use or connectivity. Apidologie, **44**, 385‑403.

Ramírez, S.R., Roubik, D.W., Skov, C. & Pierce, N.E. (2010) Phylogeny, diversification patterns and historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **100**, 552-572.

Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for spatial analysis in Macroecology. *Ecography*, **33**, 46-50.

Ranganathan, J., Chan, K. M. A. & Daily, G. C. (2007) Satellite detection of bird communities in tropical countryside. Ecological Applications, **17**, 1499–1510.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. (2009) The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 114-1153.

Schoereder, J.H., Galbiati, C., Ribas, C.R., Sobrinho, T.G., Sperber, C.F., DeSouza, O. & Lopes-Andrade, C. (2004). Should we use proportional sampling for species-area studies? *Journal of. Biogeography*, **31**, 1219-1226.

Simonelli, M. (2007) Diversidade e conservação das Florestas de Tabuleiros no Espírito Santo. *Ecossistemas Costeiros do Espírito Santo - Conservação e Restauração* (ed. by Menezes, L.F.T., Pires, F.R. & Pereira, O.J.), pp. 21-32. EUFES, Vitória, BR.

Sydney, N.V. & Gonçalves, R.B. (2015) Is the capture success of orchid bees (Hymenoptera, Apoidea) influenced by different baited trap designs? A case study from southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **59**, 32-36.

Sydney, N.V., Gonçalves, R.B. & Faria, L.R.R. (2010) Padrões espaciais na distribuição de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) da região Neotropical. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **50**, 667-679.

Tabarelli, M., Antônio, V.A., Milto, C.R. & Metzger, J.P. (2012) A conversão da Floresta Atlântica em paisagens antrópicas: lições para a conservação da diversidade biológica das florestas tropicais. *Interciência*, **37**, 88-92.

Thomaz, L.D. (2010) A Mata Atlântica no estado do Espírito Santo, Brasil: de Vasco Fernandes Coutinho ao século 21. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, **27**, 5-20.

Tonhasca, A. Jr, Albuquerque, G.S. & Blackmer, J.L. (2003) Dispersal of euglossine bees between fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 99-102.

Tonhasca, A. Jr, Blackmer, J.L. & Albuquerque, G.S. (2002) Abundance and diversity of euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, **34**, 416-422.

Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. (2002) Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecological Research*, **17**, 229-239.

Turner, I.M. (1996) Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 200-209.

Veloso, H.P., Rangel, A.L.R., Lima, J.C.A. (1991) *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. IBGE-DERMA, Rio de Janeiro, BR.

Westen, C., Farifteh, J. (1997) *ILWIS-Integrated Land and Water Information System*. User's Guide. Enschede: ITC-International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences.

Whitmore, T.C. & Sayer, J.A. (1992) Deforestation and species extinction in tropical moist forests. *Tropical deforestation and species extinction* (ed. by Whitmore, T.C. & Sayer, J.A.), pp. 1-12. Chapman & Hall, London, UK.

Winfree, R., Aguiar, R., Vázquez, D.P., Lebuhn, G. & Aizen, M.A. (2009) A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, **90**, 2068-2076.

Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., López-Uribe, M.M., Holland, R., Moskowitz, D., Roubik, D.W. & Kays, R. (2010) Large-Range movements of neotropical orchid bees observed via radio telemetry. *PLoS ONE*, **5**, 1-6.

Zar, J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. 4 ed, Prentice-Hall, New Jersey, US.

Tabela 1. Dados sobre área, índice de forma (IC), NDVI da estação seca e chuvosa e localização dos 13 fragmentos estudados no norte do Espírito Santo, Brasil.

Fragmentos	T (ha)	IC	NDVI_S	NDVI_C	Coordenadas	Município
F1	5,3	0.74	0.849	0.941	18°43'07.8"S 40°08'01.6"W	São Mateus
F2	6,4	0.63	0.860	0.898	18°43'32.8"S 40°09'17.5"W	São Mateus
F3	12,9	0.71	0.953	0.981	18°44'35.2"S 40°10'58.4"W	São Mateus
F4	13,3	0.46	0.962	0.973	18°54'44.5"S 40°01'04.3"W	Jaguaré
F5	28,4	0.22	0.901	0.942	18°45'26.0"S 40°05'28.5"W	São Mateus
F6	27,9	0.29	0.905	0.911	18°54'05.2"S 40°11'25.1"W	Jaguaré
F7	34,4	0.41	0.727	0.971	18°46'34.8"S 40°15'35.6"W	São Mateus
F8	40,3	0.55	0.752	0.949	18°42'48.5"S 40°10'30.7"W	São Mateus
F9	52,5	0.24	0.877	0.981	18°45'28.3"S 40°10'39.7"W	São Mateus
F10	58,1	0.22	0.901	0.955	18°41'06.7"S 40°11'06.3"W	São Mateus
F11	73,5	0.23	0.886	0.927	18°55'07.1"S 40°13'31.4"W	Vila Valério
F12	229,7	0.65	0.702	0.951	18°47'38.1"S 40°15'40.0"W	São Mateus
F13	265,6	0.36	0.777	0.851	18°39'24.8"S 40°09'29.0"W	São Mateus

Tabela 2. Tamanho dos fragmentos, número de coletas, quantidade de conjuntos de armadilhas e tempo de amostragem em cada local (dias).

Fragmento	Área (ha)	Conjuntos de armadilhas	Tempo de coleta (dia)
F1	5,3	1	4
F2	6,4	1	4
F3	12,9	2	4
F4	13,3	2	4
F5	28,4	3	4
F6	27,9	3	4
F7	34,4	4	4
F8	40,3	5	4
F9	52,5	6	4
F10	58,1	6	4
F11	73,5	8	4
F12	229,7	10	10
F13	265,6	11	10

Tabela 3. Relação das espécies de abelhas Euglossina capturadas nos 13 fragmentos amostrados no norte do Espírito Santo, com valores de abundância, riqueza e diversidade para cada fragmento.

ÉSPÉCIES	ÁREA DE ESTUDO													
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	Total
Euglossa cordata (Linnaeus, 1758)	29	44	105	52	40	28	33	233	110	362	24	160	544	1764
Eulaema cingulata (Fabricius, 1804)	24	13	35	60	23	39	66	109	37	269	84	200	374	1333
Euglossa fimbriata (Moure, 1968)	1	2	5	3	10	4	1	50	1	34	0	8	157	276
Eulaema nigrita Lepeletier, 1841	0	0	5	3	1	0	10	53	2	71	1	6	84	236
Euglossa securigera Dressler, 1982	1	1	8	0	2	0	1	2	0	30	0	4	24	73
Euglossa cognata Moure, 1970	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	36	37
Euglossa ignita Smith, 1874	0	1	5	1	0	1	0	2	0	3	0	1	21	35
Euglossa gaianii Dressler, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	30	32
Eulaema niveofasciata (Friese, 1899)	0	1	12	0	0	0	1	0	1	1	1	1	3	21
Euglossa avicula Dressler, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	21
Eulaema atleticana Nemésio, 2009	0	0	4	1	1	1	0	0	3	2	0	1	7	20
Exaerete smaragdina (Guérin, 1844)	0	0	1	0	0	1	0	1	0	3	1	2	10	19
Euglossa pleosticta Dressler, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	6	11
Euglossa clausi Nemésio e Engel, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	5	2	10
Euglossa iopoecila Dressler, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	7
Euglossa adiastola Hinojosa-Díaz, Nemésio e Engel, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	6
Euglossa calycina Faria e Melo, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Euglossa townsendi Cockerell, 1904	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Eufriesea surinamensis (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Abundância	55	62	181	120	77	74	112	450	155	785	113	395	1325	3904
Riqueza	4	6	10	6	6	6	6	7	7	15	6	11	15	19

Tabela 4. Resultado da seleção de modelos e poder preditivo dos melhores modelos para as variáveis dependentes analisadas.

Variável dependente	Modelo selecionado	Análise de regressão			
		r^2	F	t	p
Riqueza	Tamanho do fragmento	0,457	9.258	3.043	0,011
Abundância	Tamanho do fragmento	0.555	13.738	3.706	0.003
Diversidade	NDVI seca	0.025	0.282	-0.531	0.606
Abundância relativa de *E. cordata*	Tamanho do fragmento	0.194	2.643	-1.626	0.132
Abundância relativa de *E. cingulata*	Forma do fragmento	0.055	0.627	-0.798	0.442

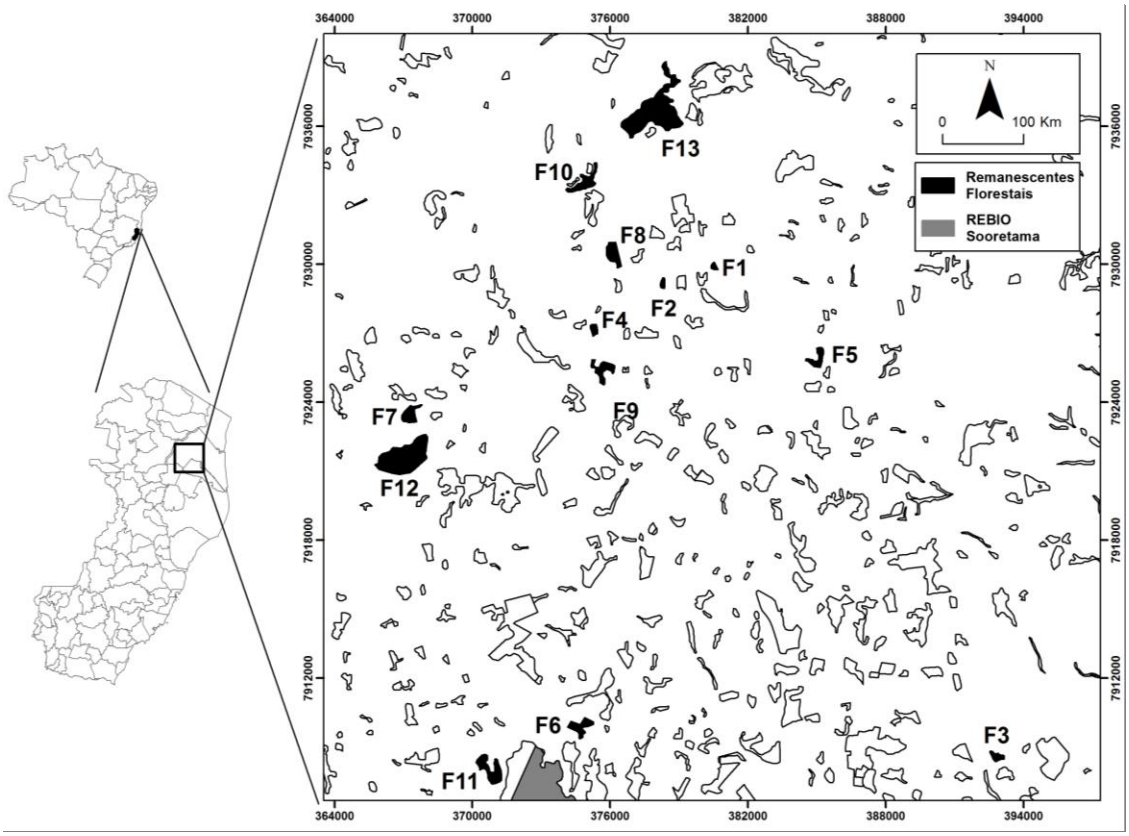

Figura 1. Distribuição dos 13 remanescentes amostrados, com destaque para a proximidade a REBIO Sooretama, o maior remanescente florestal da região norte do Espírito Santo, Brasil.

Figura 2. Distribuição dos conjuntos de armadilhas nos fragmentos amostrados: (a) múltiplos pontos de coleta no fragmento com forma irregular e (b) pontos de coleta concentrados na região central do fragmento com forma mais próxima a um circulo.

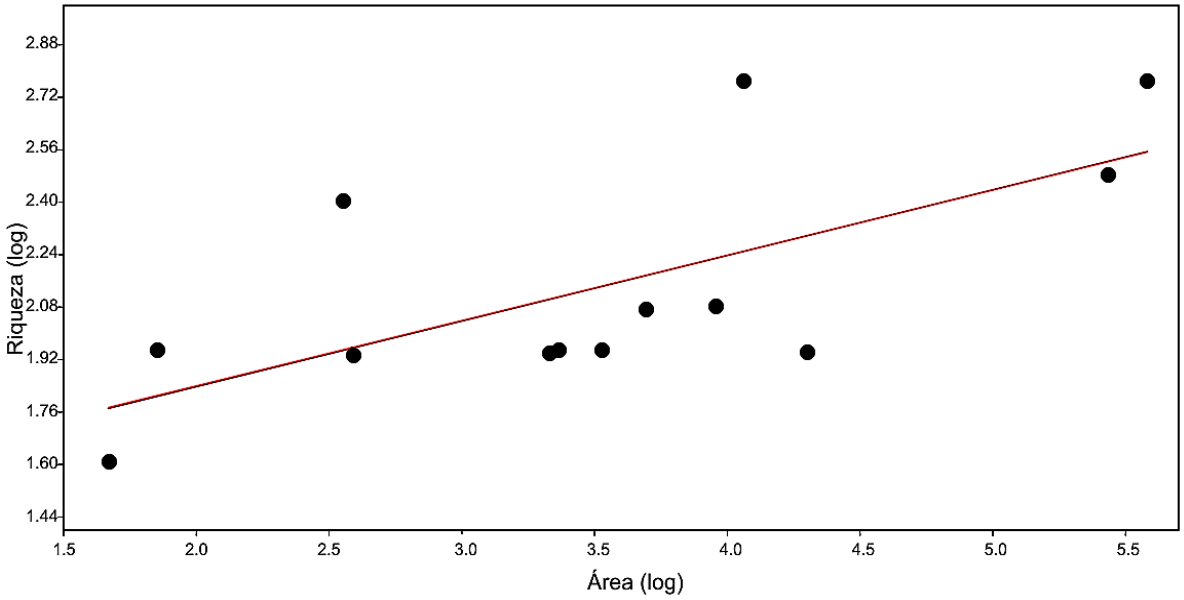

Figura 3. Efeito da variação na área do fragmento (log) sobre a riqueza de espécies de Euglossina coletada em treze fragmentos no norte do Espírito Santo (r^2=0,457; $F_{1,12}$= 9,258; p= 0,011).

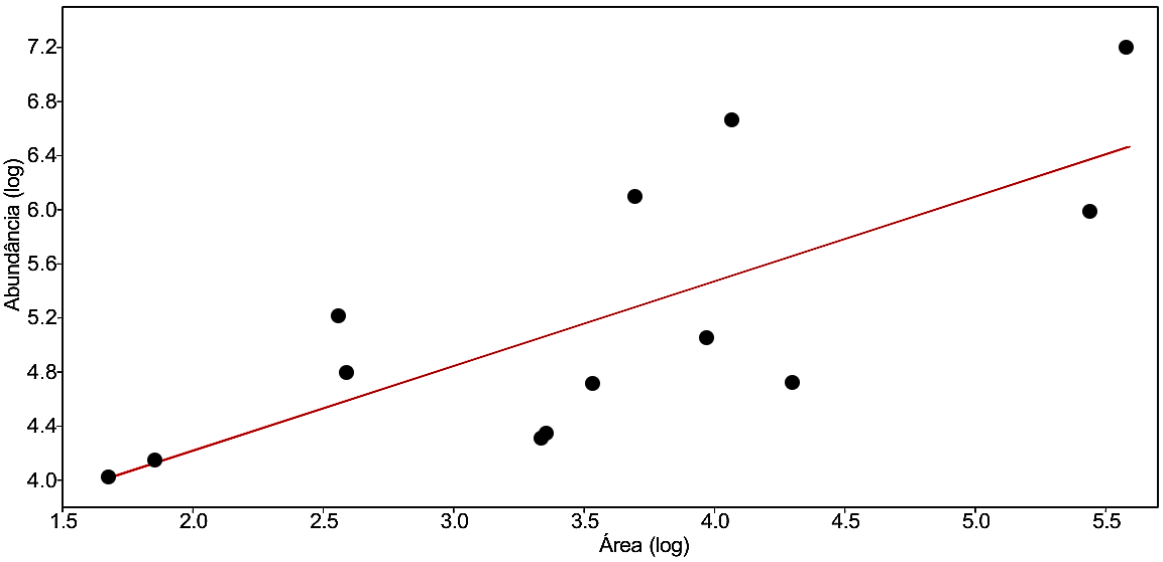

Figura 4. Efeito da variação na área do fragmento (log) sobre a abundância de espécies de Euglossina coletada em treze fragmentos no norte do Espírito Santo (r^2=0.555; $F_{1,12}$=13.738; p=0.003).

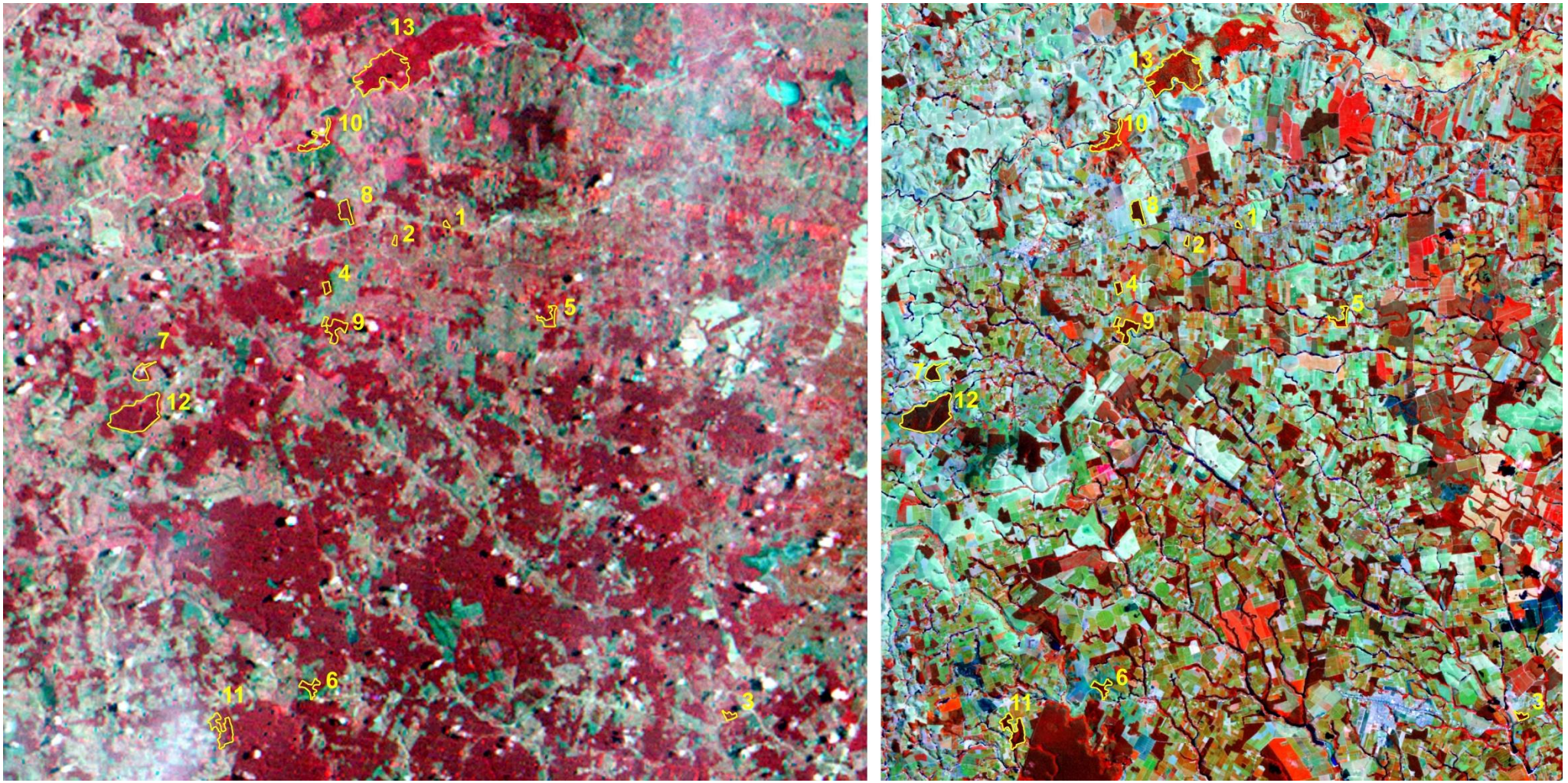

Figura 5. Mudança na estrutura da paisagem no entorno dos remanescentes estudados (esquerda: 1973; direita: 2016). Os remanescentes amostrados estão destacados em amarelo e aparecem numerados conforme Tabela 1.

CAPÍTULO 2

ANINHAMENTO EM ASSEMBLEIAS DE ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) EM REMANESCENTES FLORESTAIS NA HILÉIA BAIANA

CAPÍTULO 2

ANINHAMENTO EM ASSEMBLEIAS DE ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) EM REMANESCENTES FLORESTAIS NA HILÉIA BAIANA

Resumo: Aninhamento foi testado em assembleias de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em treze fragmentos florestais sob domínio da Floresta Atlântica no norte do Espírito Santo, Brasil. Foram dois os objetivos principais deste estudo: (i) avaliar se o padrão de distribuição das espécies segue um padrão aninhado; (ii) avaliar se as características dos fragmentos (tamanho, forma e cobertura vegetal) aparecem como gradientes capazes de explicar estes padrões. Aninhamento foi avaliado com a métrica NODF com uso de três modelos nulos: fixo-fixo, equiprovável-fixo e equiprovável-equiprovável. Resultados demosntram que: (i) mesmo considerando o período recente de fragmentação na região (ca. 50 anos), a influência do tamanho do fragmento na estrutura aninhada indica que extinção seletiva e ordenada de espécies dependentes de floresta tem provavelmente ocorrido; (ii) espécies que dependem da floresta que estão presentes nos fragmentos maiores da região não parece capaz de atingir ou desenvolver populações estáveis em fragmentos menores da região; (iii) aninhamento foi mais pronunciado em relação às abelhas, indicando que o tamanho do fragmento seja uma variável mais qualitativa do que quantitativa, com existência de alguns limiares para a ocorrência de espécies individualmente; (iv) o relaxamento biótico parece ter se completado nos fragmentos menores, e apenas espécies tolerantes a ambientes abertos estariam presentes nestas áreas; (v) os modelos nulos mostraram diferente sensibilidade quanto à detecção de aninhamento, mas podem ser usados de forma complementar.

Palavras-chave: Aninhamento, Euglossina, extinção seletiva, relaxamento biótico.

Abstract: Nestedness was examined in orchid bee (Hymenoptera, Apidae) assemblages in 13 forest fragments in Atlantic Forest domain, northern Espirito Santo state, Brazil. The main goal of this study was to assess whether the distribution of orchid bee species follows a nested subset pattern and determine if size, shape and vegetation cover of the forest fragments could explain the nestedness pattern. Nestedness was evaluated with NODF metric using three null models: fixed-fixed, fixed-equiprobable and equiprobable-equiprobable. Results suggested that: (i) orchid bee assemblages follow a nestedness pattern (ii) the influence of forest fragment size indicates that even considering that the fragmentation history in the region is reasonably recent, selective

extinction of forest dependent had already took place in small fragments; (iii) nestedness was more pronounced for bees, indicating that the effect of fragment size seems to be more qualitative than quantitative, with the existence of some thresholds for the occurrence of individual species; (iv) biotic relaxation seems to have been completed in the smaller fragments, and only open environments tolerant species were present in these áreas; (v) null models show different sensitivity to the detection of nesting, but can be used in a complementary way.

Key words: Nestedness, Euglossina, seletive extinction, biotic relaxatition.

Introdução

Diferentes processos podem emergir em paisagens fragmentadas de modo a afetar os padrões de estruturação de comunidades biológicas (Driscol, 2008). Tem sido observado, porém, que a extinção seletiva e ordenada de espécies mais sensíveis e/ou com menor capacidade de deslocamento na paisagem frequentemente levam a formação de um padrão aninhado (Patteron & Atmar, 2000). Este padrão é encontrado quando espécies que ocorrem em locais com baixa riqueza formam subconjuntos das espécies encontradas em locais com maior riqueza de espécies (Patterson, 1986, 1987).

Ainda que comunidades biológicas em paisagens insulares sejam naturalmente aninhadas (e.g. Patterson, 1986; Matthews *et al*., 2015), fragmentação florestal pode surgir como processo subjacente ao aninhamento porque áreas florestais remanescentes diferem em tamanho e grau de isolamento (Ulrich *et al*., 2009) e, portanto, na capacidade de manutenção das espécies, que por sua vez, diferem nos requisitos de área e habilidade de dispersão (Patterson & Atmar, 2000). Assim, a ideia de aninhamento está ligada ao processo de perda ordenada de espécies (Ulrich & Almeida-Neto, 2012), fornecendo informações sobre como a composição das assembleias é alterada pela fragmentação florestal (Hill *et al*., 2011).

Uma vez que o aninhamento pode apontar sequências de extinções previsíveis (Ulrich & Almeida-Neto, 2012), logo se enxergou a possiblidade de aplicação do conceito em estratégias de conservação (Patterson & Atmar, 2000). No entanto, durante muito tempo, a aplicação do conceito de aninhamento foi de uso limitado nesse contexto, considerando que o desenvolvimento de métricas capazes de avaliar os

mecanismos subjacentes ao processo é recente (ver Almeida-Neto *et al*., 2008). Desde então, o aninhamento passou a ser investigado e discutido sob a perspectiva de identificação de gradientes ecológicos que influenciam o padrão de distribuição das espécies (Ulrich, 2009).

A frequência e a causa de aninhamento em muitos casos, porém, permanecem incertas (Fischer & Lindenmayer, 2005), mesmo em circunstâncias onde o aninhamento foi analisado com diferentes grupos taxonômicos em uma mesma paisagem (Fischer & Lindenmayer, 2005; Wang *et al*., 2010; Louzada *et al*., 2010; Hill *et al*., 2011). Embora a extinção seletiva e ordenada de espécies desponte como a causa mais comum de aninhamento, outros três mecanismos tem sido propostos para explicar padrões gerais de aninhamento (ver Ulrich *et al*., 2009). Dispersão pode ser fator crítico para espécies em paisagens fragmentadas (Fahrig, 2007) e a hipótese de colonização seletiva prevê que o aninhamento ocorra em função das taxas diferenciais de colonização como resultado do grau de isolamento das áreas florestais e da capacidade de dispersão/colonização das espécies (e.g. Cook & Quinn 1995; Butaye *et al*., 2001). Também relacionada ao tamanho do fragmento, a hipótese de aninhamento de habitats prevê a heterogeneidade de habitats entre os locais como condicionante do aninhamento porque espécies diferem no grau de especialização (Hylander *et al*. 2005; Schouten *et al*., 2007). Por fim, a hipótese de "amostragem passiva" (*passive sampling*) está relacionada a efeitos de massa, de modo que a abundância regional das espécies poderia predizer a ocupação de cada um dos locais (Cutler, 1994).

De forma geral, investigações onde a presença e causas de aninhamento são examinadas em profundidade têm sido menos frequentes em assembleias de insetos em comparação com outros táxons (Schouten *et al*., 2007). Abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae, Euglossina), importantes polinizadores neotropicais (ver Dressler, 1982), enquadram-se nesta situação. Até o momento, apenas um estudo incorporou dados sobre estas abelhas (Louzada *et al*., 2010), sem que muita informação tenha sido explorada devido à análise conjunta a dados de outros táxons. Estas abelhas, porém, constituem um modelo interessante para teste de hipóteses relacionadas à aninhamento, considerando que as espécies do grupo parecem apresentar respostas distintas à fragmentação (ver Nemésio & Silveira, 2006; Nemésio, 2013), além de serem facilmente atraídas por substâncias artificiais análogas aos compostos

encontrados por machos na natureza em fontes florais e não florais (Dodson *et al*., 1969).

Investigações sobre padrões de aninhamento em assembleias de abelhas Euglossina tem sua importância aumentada pelo fato de que regiões com alta diversidade e endemismo do grupo na Floresta Atlântica (ver Bonilla-Gómez, 1999; Nemésio, 2013), como a Hiléia Baiana, que abrange o norte do Espírito Santo e sul da Bahia, enfrentam altas taxas de desmatamento (Ribeiro *et al*., 2009; Simonelli, 2008; Thomaz, 2010). No caso específico da região norte do Espírito Santo, um intenso processo de fragmentação nos últimos 50 anos levou a uma redução drástica da cobertura vegetal (Thomaz, 2010), formando um mosaico de pequenos fragmentos variando em tamanho e grau de isolamento imerso em matriz agrícola e pastagem (Peixoto & Simonelli, 2007). Todos estes fatores, somados ao conhecimento da fauna local presente em grandes fragmentos da região (ver Bonilla-Gomez, 1999; Nemésio, 2011, 2013), configura-se com uma oportunidade para identificação mais cuidadosa do grau de vulnerabilidade das espécies do grupo à fragmentação.

Neste estudo, assembleias de abelhas Euglossina em pequenos fragmentos de Floresta Atlântica na Hileia Baiana foram inventariadas com os seguintes objetivos: (i) avaliar se o padrão de distribuição das espécies segue um padrão aninhado; (ii) avaliar se as características dos fragmentos (tamanho, forma e cobertura vegetal) constituem gradientes ambientais subjacentes ao padrão de aninhamento.

Material e Métodos

Área de estudo e desenho amostral

Os dados utilizados para análise de aninhamento foram obtidos em 13 fragmentos florestais sob domínio do bioma Floresta Atlântica variando entre ca. 5 a 265 ha. Estes fragmentos estão localizados na região norte do estado do Espírito Santo, um centro de endemismo para vários táxons, incluindo abelhas Euglossina (ver Bonila-Gómez, 1999; Nemésio, 2011; 2013), que recentemente experimentou um intenso processo de fragmentação florestal (ver Thomaz, 2010). Para informações mais detalhadas da área de estudo, procedimentos de coleta e medidas das variáveis, ver Capítulo 1 desta dissertação.

Análise de dados

O aninhamento não é por si só uma métrica, mas um conceito originalmente aplicado à estrutura de comunidades (Atmar & Patterson, 1993; Almeida-Neto *et al*. 2008). Este conceito não foi formalmente definido através de relações matemáticas, mas pela forma com que as espécies se arranjam nas comunidades. Talvez, por esta razão, ainda que haja consenso sobre o significado de aninhamento, são as várias as métricas pelas quais o padrão pode ser medido (Almeida-Neto *et al*., 2008). A temperatura (Atmar & Patterson 1993) foi por muito tempo a métrica mais utilizada para a detecção de padrões de aninhamento (Ulrich *et al*. 2009), e consiste na quantificação do quanto o arranjo observado de presenças e ausências desviam de um arranjo dado por uma isoclina que descreveria o valor de referência para o aninhamento máximo naquela matriz (Atmar & Patterson, 1993; ver Almeida-Neto *et al*., 2008). Entretanto, a temperatura parece superestimar o grau de aninhamento nas comunidades (aumentando as chances de erro do tipo I), além de apresentar propriedades não desejáveis, como a associação entre o valor da métrica e o tamanho da matriz (Almeida-Neto *et al*., 2007; 2008).

A métrica NODF (um acrônimo para *nestedness metric based on overlap and decreasing fill*) aparece como uma alternativa mais adequada para as análises de aninhamento, por suas características conceituais e propriedades estatísticas mais robustas (Almeida-Neto *et al*., 2008). A métrica traz ainda duas propriedades adicionais bastante importantes para as análises de aninhamento: (i) a possibilidade de cálculo do aninhamento independentemente entre linhas e colunas, isto é, permite avaliar aninhamento entre locais (relacionado à composição de espécies), apenas entre espécies (relacionado à capacidade de ocupação de cada espécie) ou ambos (NODF total da matriz); (ii) as análises de aninhamento dependem de ordenamento das linhas e colunas das matrizes de incidência de acordo com critérios pré-definidos e, no caso desta métrica, além da ordenação por números de ocorrências/ riqueza de espécies, é possível ordenar as matrizes de acordo com gradientes ambientais assumidos como processos capazes de explicar os padrões de aninhamento. A métrica parece ser ainda menos sensível ao tamanho e formato da matriz e menos propensa a erros do tipo I do que as outras métricas mais comuns (Almeida-Neto *et al*., 2008; Almeida-Neto & Ulrich, 2011).

Desta forma, o NODF foi utilizado para o teste de padrões de aninhamento nas assembleias de abelhas Euglossina na área de estudo. Foram construídas matrizes de presença e ausência para as abelhas amostradas nos fragmentos estudados. Para cada matriz, linhas representaram espécies e colunas os fragmentos. As análises de aninhamento deveriam ser sempre que possível acompanhadas de análises de gradientes (Leibold & Mikkelson 2002). Para tanto, as áreas seriam ordenadas por algum gradiente ambiental com expectativa de atuar como processo relacionado ao aninhamento, o que levaria a valores de aninhamento diferentes daqueles obtidos em matrizes ordenadas apenas pela riqueza. Estas análises possibilitariam a identificação dos principais gradientes relacionados à presença ordenada de espécies (Ulrich, 2009). Desta forma, o preenchimento das matrizes se deu da seguinte maneira: (i) em primeiro lugar, com uma ordenação padrão a partir de valores decrescentes de riqueza/ incidência; posteriormente, e visando a procura pelos possíveis gradientes relacionados ao aninhamento, utilizaram-se as seguintes ordenações: (ii) ordem decrescente dos valores de tamanho dos fragmentos; (iii) ordem decrescente do valores do índice de forma dos fragmentos; (iv) ordem decrescente dos valores do índice de cobertura vegetal (NDVI) dos fragmentos. Nos casos (ii) a (iv), a ordenação das linhas continuava sendo feito de acordo com o número de fragmentos onde as espécies ocorriam.

Os valores de NODF variam de 0 (nenhum aninhamento) a 100 (aninhamento perfeito). Para avaliar a significância estatística do aninhamento, comparamos os valores observados de cada análise com os valores obtidos em 9999 replicações de matrizes construídas a partir de três modelos nulos. Utilizamos, primeiramente, um modelo de linhas e colunas fixas (FF), onde os totais observados para as linhas e colunas são mantidos (Connor & Simberloff 1979, Gotelli, 2000). Neste caso, o número de fragmentos onde uma dada espécie ocorre seria mantido nas matrizes aleatórias, da mesma forma que o número de espécies que ocorrem em cada um dos fragmentos. Quando este modelo é utilizado, assume-se um teste bastante conservador para o aninhamento (Ulrich & Gotelli, 2007). Foi utilizado também o modelo nulo EF (totais de linhas equiprováveis e totais das colunas fixos) que mantém a riqueza de espécies em cada fragmento (os totais das colunas), mas permite que a ocorrência das espécies (os totais das linhas) varie aleatória e equiprovavelmente (Gotelli, 2000). Neste modelo o enfoque é dado para a capacidade suporte de cada área, uma vez que o número de

espécies encontradas em cada local foi mantido fixo nas matrizes aleatórias. Finalmente, utilizou-se um modelo onde os totais de linhas e colunas variam equiprovavelmente (modelo EE). Neste modelo, o número total de ocorrências das espécies na matriz é mantido, mas permitindo que os totais de cada linha e coluna variem livremente (Gotelli, 2000). A adoção deste modelo visa um teste onde os possíveis mecanismos promotores dos aninhamento sejam relaxados, mas há bastante discussão de até onde um modelo como este não superestime a frequência de padrões significativos por ser tão pouco restritivo (Gotelli & Ulrich, 2012).

Um dos objetivos em uma análise de aninhamento é a detecção das linhas (espécies) e colunas (fragmentos) idiossincráticas que contrariam a estrutura aninhada na matriz (ver Ulrich *et al*. 2009). Para tanto, o valor da idiossincrasia de cada linha ou coluna e o respectivo intervalo de confiança de 95% foram calculados. Foram consideradas idiossincráticas as espécies e fragmentos com valores calculados de NODF fora do intervalo de confiança dos valores calculados nas matrizes dos modelos nulos em questão (ver Almeida-Neto & Ulrich, 2011). A contribuição de cada espécie ou área para o aninhamento da matriz também foi avaliado. A contribuição ao NODF (DeltaSpC ou DeltaSiC = $NODF_{\text{COM EXCLUSÃO DE } i} - NODF_{\text{MATRIZ TOTAL}}$) mostra se um espécie ou área *i* aumenta (DeltaSpC ou DeltaSiC < 0) ou diminui (DeltaSpC ou DeltaSiC > 0) o aninhamento na matriz (Ulrich 2012). Modelos nulos que não preservam os totais das colunas e linhas acabam criando espaços nulos muito diferentes das linhas e colunas originais; e, na maior parte das vezes, este espaço é mais amplo e assim o poder de detecção idiossincrasia é reduzido (Ulrich, 2012). Desta forma, a detecção das idiossincrasias só foi considerada com os modelos FF. Todas as análises foram realizadas no programa NODF 2.0 (Almeida-Neto & Ulrich 2011).

Resultados

Um total de 3904 machos distribuídos em quatro gêneros e 19 espécies de abelhas Euglossina foi coletado nos treze fragmentos (Tabela 1). A riqueza variou de quatro a 15 espécies entre os fragmentos amostrados (Tabela 1). Apenas quatro fragmentos apresentaram riqueza igual ou superior a 10 espécies, sendo: F10 e F13 (15 espécies cada), F12 (11 espécies) e F4 (10 espécies). Somente *Euglossa cordata*

(Linnaeus) e *Eulaema cingulata* (Fabricius) ocorreram em todos os fragmentos, enquanto outras espécies foram exclusivas dos fragmentos mais ricos: F4 (*Euglossa townsendi* Cockerell), F10 (*Euglossa calycina* Faria e Melo e *Eufriesea surinamensis* (Linnaeus)), F12 (*Euglossa iopoecila* Dressler), F13 (*Euglossa avicula* Dressler e *Euglossa adiastola* Hinojosa-Díaz, Nemésio e Engel), F10 e F13 (*Euglossa cognata* Moure) e F10, 11, 12, 13 (*Euglossa clausi* Nemésio e Engel).

As matrizes ordenadas pela riqueza, área, forma e NDVI (na estação seca e chuvosa), além dos valores de NODF para a matriz como um todo, colunas e linhas, aparecem na Figura 1. É possível afirmar que as assembleias estudadas mostraram padrão aninhado (Tabela 2, 3 e 4). No entanto, e como esperado, a significância estatística do aninhamento encontrado diferiu de acordo com os modelos nulos utilizados. Para análises com os modelos nulos EF e EE, por exemplo, o aninhamento foi significativo em todos os cenários avaliados, envolvendo tanto a matriz ordenada por riqueza quanto as matrizes ordenadas pelos gradientes estudados (Tabela 2 e 3). Quando foi utilizado o modelo nulo FF, entretanto, não houve detecção de aninhamento significativo na maioria dos casos, com valores significativos apenas para NODF total da matriz ordenada por riqueza (NODF= 78,20; p= 0,041) e NODF para coluna na matriz ordenada pela área do fragmento (NODF= 59,25; p= 0,043) (Tabela 4).

Valores de aninhamento foram consideravelmente maiores na matriz ordenada pela riqueza (onde o empacotamento é máximo) e, dentre os gradientes avaliados, os maiores valores correspondem a matriz ordenada pelo tamanho do fragmento (Tabela 2, 3 e 4). É possível perceber a diferença entre as matrizes ordenadas de acordo com cada preditor ambiental quando se compara os valores de NODF da matriz total ($NODF_{ÁREA}$= 68,32; $NODF_{FORMA}$= 60,22; $NODF_{NDVI_SECA}$= 59,63; $NODF_{NDVI_CHUVOSA}$= 63,32) e principalmente das colunas (medida do aninhamento nos fragmentos) ($NODFc_{_ÁREA}$= 59,25; $NODFc_{_FORMA}$= 33,39; $NODFc_{_NDVI_SECA}$= 31,53; $NODFc_{_NDVI_CHUVOSA}$= 43,29).

Importante ressaltar também que o valor de NODF para as linhas (medida do aninhamento apenas para as abelhas) foi sempre maior do que para coluna (medida do aninhamento apenas para os fragmentos), indicando que a estrutura aninhada é mais

pronunciada para as abelhas e, assim, estaria mais relacionado às características das espécies e sua capacidade de ocupação dos locais (ver Tabelas 2-4).

Outro ponto relevante é o das idiossincrasias, que representariam as espécies/ áreas que iriam contra o gradiente/ estruturação aninhada. A idiossincrasia só foi significativa (valores de NODF encontrados fora do intervalo de confiança de 95%) para uma área e uma espécie. F11, onde apenas seis espécies foram coletadas, foi o fragmento nesta situação, com valores de NODF considerados idiossincráticos em todas as análises realizadas (matriz ordenada por riqueza: $NODF_{F11}$= 85,897; IC (95%)= 87,217–100,004; matriz ordenada por área: $NODF_{F11}$= 85,897; IC (95%)= 87,430–100,176; matriz ordenada pela forma: $NODF_{F11}$= 85,897; IC (95%)= 87,366–100,044; matriz ordenada pelo NDVI na estação chuvosa: $NODF_{F11}$= 85,897; IC (95%)= 87,329–100,027; matriz ordenada pelo NDVI na estação seca: $NODF_{F11}$= 85,897; IC (95%)= 87,269–100,011). Com relação às abelhas, apenas *Euglossa townsendi* com apenas um indivíduo coletado (em F4, um fragmento de apenas 13,3 ha) apresentou valor de NODF menor que o intervalo de confiança na análise com a matriz ordenada por área ($NODF_{E.\ townsendi}$= 98,246; IC (95%)= 98,420–100,121).

Com relação aos valores de DeltaSpC, que mede se a espécie aumenta ou diminui os valores de NODF na matriz, é possível perceber que, na matriz ordenada por riqueza, basicamente apenas as espécies mais comuns são aquelas que aumentam o NODF na matriz. Entretanto, com relação à matriz ordenada por área, todas as espécies, quando consideradas individualmente, diminuem a estruturação por aninhamento na matriz (Tabela 5). Padrão semelhante pode ser observado com relação ao DeltaSiC dos fragmentos. Com relação à ordenação por riqueza, os valores negativos (interpretados como de áreas que contribuem com o aninhamento na matriz) estão concentrados nos fragmentos com maior e menor riqueza, evidenciando os possíveis subconjuntos entre os elementos das áreas mais e menos ricas. Já com relação à matriz ordenada por área, apenas dois dos quatro maiores fragmentos contribuem com o aumento no valor total do NODF da matriz (Tabela 5).

Discussão

A distribuição das espécies de abelhas Euglossina em pequenos fragmentos de Floresta Atlântica no norte do Espírito Santo segue um padrão aninhado. Modelos nulos EF e EE apontaram para aninhamento significativo para as matrizes ordenadas pela riqueza e por todos os gradientes ambientais testados. Contudo, quando utilizado um modelo nulo mais conservador, como o FF, a estrutura aninhada foi detectada apenas para NODF total da matriz ordenada por riqueza e NODF para coluna na matriz ordenada pela área do fragmento. Apesar de influência do tamanho do fragmento na estrutura aninhada das assembleias estudadas, o aninhamento foi mais pronunciado quando considerada às características das espécies e sua capacidade de ocupação dos locais.

A influência do tamanho do fragmento na estrutura aninhada das assembleias nos fragmentos estudados é consistente com a hipótese de extinção seletiva e ordenada de espécies (Patterson & Atmar, 2000; Ulrich *et al*., 2009). O tamanho do fragmento tem se mostrado como um importante mecanismo subjacente ao padrão aninhado em paisagens fragmentadas (revisado em Matthews *et al*., 2015), e no caso específico de abelhas Euglossina, perda de espécies com maior requerimento de área é bastante perceptível quando comparados resultados obtidos em fragmentos grandes e preservados da região (Bonilla-Gómez, 1999; Nemésio, 2011, 2013). Somente uma pequena parcela das espécies dependentes de floresta que habitam grandes fragmentos na região (Reserva Biológica de Sooretama e Reserva Natural Vale, ambas com área acima de 20,000 ha) parece capaz de estabelecer populações estáveis nos maiores fragmentos estudados (F10, F12 e F13), estando completamente ausente nos fragmentos menores.

A relação entre tamanho do fragmento e ordenação das assembleias também pode estar relacionada à hipótese de aninhamento na qualidade de habitat (Hylander *et al*., 2005). Isso significa que assembleias de abelhas Euglossina podem estar respondendo a um gradiente ambiental causado pela área do fragmento atuando como fator regulador da qualidade do habitat e/ou fonte de recursos (e.g. Worthen *et al*., 1998; Hylander *et al*., 2005). Neste sentido, subconjuntos aninhados estariam refletindo a tolerância das espécies à variação ao longo deste gradiente. A análise do NDVI,

assumido aqui como a variável relacionada à qualidade do fragmento, parece sustentar essa relação, uma vez que foi o segundo gradiente com maior relação à estrutura aninhada encontrada. Esse resultado é particularmente importante para evitar interpretações equivocadas da influência do protocolo de amostragem adotado no gradiente de riqueza observado. Foi sugerido que o uso de protocolos com amostragem proporcional pode introduzir viés indesejado nas estimativas de riqueza entre locais (ver Hill *et al*., 1994), e situações onde espécies foram assumidas como não ocorrer, na verdade poderiam não ter sido coletadas (Cam *et al*., 2000), levando a superestimação do grau de aninhamento (Schouten *et al*., 2007).

Apesar da influência do tamanho do fragmento na estrutura aninhada das assembleias estudadas, o aninhamento mostrou-se mais relacionado às características das espécies e sua capacidade de ocupação dos locais. Abelhas Euglossina tendem a variar bastante sua frequência de ocorrência mesmo quando fragmentos de uma mesma paisagem são amostrados, e as razões para isso permanecem desconhecidas (discutido em Nemésio & Silveira, 2006). Essa característica tem limitado extrapolações acerca da sensibilidade das espécies do grupo (Nemésio & Silveira, 2006) e pode explicar a inconsistência na relação entre tamanho do fragmento e riqueza de espécies encontrada na literatura (ver Knoll & Penatti, 2012). Nesse contexto, nossos dados sugerem que o estabelecimento de áreas mínimas para conservação também é comprometido. Do conjunto de fragmentos estudados, apenas os dois maiores fragmentos (F12 e F13) parecem capazes de manter um número maior de espécies sensíveis à fragmentação, enquanto que a distribuição das demais espécies, com exceção das mais comuns, mostrou um padrão mais aleatório, embora constituam subconjuntos dos fragmentos mais ricos. Esses resultados reforçam a necessidade de análises incorporando dados de abundância e diversidade funcional construído a partir de características ecológicas das espécies parece uma alternativa bastante interessante (ver Ulrich & Gotelli, 2010; Melo *et al*., 2014; Matthews *et al*., 2015).

Se os padrões de aninhamento passam então mais por características das espécies do que das áreas, seria razoável sugerir então que a área do fragmento, embora uma variável bastante importante (haja vista os valores de NODF das matrizes ordenadas por esta variável), talvez funcione como uma variável "tampão". A viabilidade de populações maiores nestas áreas maiores aumentaria o tempo de latência

entre a fragmentação, "aprisionamento" das espécies e extinção local. E, da mesma forma, talvez o tamanho do fragmento seja uma variável mais qualitativa do que quantitativa, com existência de alguns limiares para a ocorrência de espécies individualmente. Esta suposição tem como base a existência de tantos empates entre os fragmentos grandes (F10, 12, F13), médios (F7, F8, F9) e pequenos (F1, F2, F4, F5, F6), e fragmentos com padrão oposto ao esperado, considerando a relação área do fragmento e a riqueza encontrada (F3 e F11). Teríamos aqui uma questão metodológica importante: como o esperado em matrizes aninhadas é a existência de subconjuntos cada vez mais inclusivos, a métrica NODF penaliza fortemente os empates (ver Almeida-Neto *et al*., 2011). Neste caso, o aninhamento poderia ocorrer de forma mais pronunciada em matrizes considerando classes de tamanho. Se existe então uma capacidade suporte de cada ambiente, uma expectativa em padrões de aninhamento onde o mecanismo principal é a extinção seletiva, estes padrões de riqueza de espécies existiriam, mas a composição das espécies nestes fragmentos de diferentes tamanhos seria muito mais propensa a idiossincrasias (com redução do NODF/ aninhamento).

Espécies idiossincráticas são apontadas como fator contrário a gradientes ecológicos que causam padrões aninhados (Ulrich, 2009) e considerando a capacidade de voo de abelhas Euglossina (ver Janzen, 1971; Wikelski *et al*., 2010) , não é surpreendente que tenham influenciado os resultados obtidos. Nesse sentido, a presença de *Eg. townsendi* em F3, um fragmento de com 13,3 ha, pode ser interpretada como sendo ocasional e o único indivíduo coletado, pode ter sido atraído de fragmentos nas proximidades com tamanho equivalente a dos fragmentos F12 e F13 (ver Figura 1, Capítulo 1). Conclusões a esse respeito, porém, devem ser tratadas com cuidado. Apesar da ampla distribuição, *Eg. townsendi* raramente é capturada, mas não se sabe essa espécie é naturalmente rara ou pouco atraída pelas iscas aromáticas utilizadas na atração de machos de Euglossina (ver Nemésio, 2009, tratada com o *Euglossa aratingae*), de modo que afirmações acerca da sensibilidade desta espécie podem ser tendenciosas. No entanto, assumindo o cenário apresentado, é possível que outras espécies presentes em F3 se enquadrem na mesma situação que *Eg. townsendi*, o que explicaria, por exemplo, a riqueza de espécies obtida comparável ao dos maiores fragmentos estudados.

A idiossincrasia em F11 parece representar um cenário oposto ao apresentado acima. Apesar de ser o terceiro maior fragmento amostrado, apenas seis espécies foram

coletas em F11, com uma fauna predominantemente característica de ambientes abertos e/ou alterados. É importante ressaltar que F11 está a uma distância inferior a 200m do maior fragmento da região (REBIO Sooretama, com ca. 24,000 ha), onde pelo menos 20 espécies de Euglossina foram inventariadas recentemente (ver Nemésio, 2013). A ausência de espécies sabidamente mais sensíveis e/ou com menor capacidade de deslocamento, como espécies de *Euglossa* (*Euglossa*) do grupo *analis* (*Euglossa marianae* Nemésio, *Euglossa botocuda* Faria e Melo e *Eg. cognata*), pode indicar um cenário preocupante no qual colonizações em fragmentos que experimentaram extinções locais muito provavelmente não têm ocorrido na paisagem local, mesmo considerando áreas próximas aos maiores fragmentos da região, onde a ocorrência dessas espécies é conhecida. Como verificado por Butaye *et al.* (2001), a diferença entre áreas de origem e de destino pode explicar porque algumas espécies não são capazes de se estabelecer e manter populações viáveis mesmo quando estas situam-se próximos as áreas de origem.

E é importante entender o resultado tendo como pano de fundo algumas teorias ecológicas clássicas. É bastante óbvio, como já mencionado, que é possível aplicar os pressupostos da biogeografia de ilhas para o entendimento dos padrões e processos em fragmentos florestais. Desta forma, o esperado é que o número de espécies em um dado fragmento resultaria da interação entre dois processos, colonização e extinção, sendo a riqueza local determinada pelo equilíbrio entre as duas taxas (MacArthur & Wilson, 1963; 1967). Espera-se então que no momento onde um dado fragmento aparece, o número de espécies no local seja maior do que o equilíbrio esperado: temos aqui o processo de relaxamento biótico (*biotic relaxation*) que seria simplesmente o declínio no número de espécies quando uma área originalmente conectada torna-se isolada e vai se aproximando de um novo equilíbrio (Diamond, 1972).

A destruição de habitats raramente é um processo uniforme, o que resulta em um mosaico de fragmentos do habitat original que contém uma amostra aleatória da flora e fauna que ocupavam a paisagem contínua original (Gonzalez, 2000). Desta forma, teríamos a atuação de dois processos complementares e que operam em escalas temporais diferentes: (i) um efeito amostral mais instantâneo, onde a fauna do fragmento é "sorteada" entre os elementos do habitat original; (ii) um processo dinâmico e de longo prazo de relaxamento/ desmontagem da comunidade, onde há a perda de espécies de forma mais estruturada (ver Gonzalez, 2000).

Embora este efeito amostral também possa ser uma possível fonte de aninhamento pelo processo de *passive sampling* (ver Ulrich, 2009), parece bastante razoável assumir que este primeiro processo poderia ser também uma fonte de idiossincrasias para as análises de aninhamento, no momento onde algumas espécies ficariam ilhadas em alguns fragmentos por um processo estocástico. E cabe dizer que a perda de espécies por este efeito amostral reflete simplesmente o tamanho de um determinado fragmento em relação ao ambiente originalmente contínuo (Conner & McCoy, 1979). Mas o efeito parece mais óbvio na riqueza do que na composição.

O segundo processo, entretanto, mais determinístico, também teria implicações evidentes nos padrões observados. A destruição/ fragmentação de habitats causaria um processo de extinção com retardo temporal, o que poderia ser entendido como "débito ecológico" ou "débito de extinção" (Tilman *et al*., 1994). Uma primeira pergunta central, e que relaciona este processo com o de aninhamento, seria: quais espécies seriam perdidas? Os valores de NODF mais altos para as espécies sugerem que algum processo relacionado aos organismos também seja central aqui (além da área dos fragmentos). O requerimento das espécies com relação à área, que aumentaria o risco de extinção de organismos a partir de um determinado tamanho crítico do fragmento (e.g. Rueda *et al*., 2015), embora característico de cada organismo, poderia ter um reflexo direto no NODF das áreas. O que parece ser bastante importante aqui, por outro lado, é a capacidade de dispersão das espécies. Neste cenário, o mecanismo promotor de aninhamento seria outro: a colonização seletiva e não a extinção seletiva, esta última relacionada ao tamanho do fragmento (Ulrich, 2009).

Se há colonização seletiva, o gradiente importante para os fragmentos seria o isolamento e, para as espécies, a suas capacidades de dispersão (Ulrich, 2009). Para um teste mais adequado deste mecanismo, seria necessário a construção de uma matriz ordenada pela capacidade de dispersão/ restrições ambientais das abelhas e a adoção de um modelo nulo com linhas fixas, o que não foi feito (principalmente pelas predições definidas a priori). Os maiores valores de NODF para as espécies, entretanto, permitem uma pequena discussão do mecanismo. A detecção da "escala do efeito" em estudos de fragmentação (a escala onde a resposta ecológica é predita pela estrutura da paisagem) é bastante espécie-específica, e a capacidade de dispersão de cada organismo parece ser a variável mais importante neste caso (Jackson & Fahrig, 2012). Uma das razões para os

déficits de extinção (o atraso observável no início destes eventos nos fragmentos) deve ser provavelmente o retardo no início do efeito da inibição da dispersão entre manchas (Gonzalez, 2000). Como a dispersão entre fragmentos ficaria ainda mais prejudicada para espécies onde a matriz funcione como barreira para o deslocamento, é razoável assumir que quanto mais dependente de recrutamento seja uma espécie para a manutenção de populações viáveis nas faunas locais, mais inevitável é sua probabilidade de extinção local (Gilbert *et al*., 1998). Em Hymenoptera, há um risco adicional para espécies isoladas em fragmentos: o vórtex de extinção causado pelo aumento da proporção de machos diploides (e.g. Zayed *et al*., 2004). E a capacidade de dispersão parece ser uma variável determinante da ocorrência destes eventos (e.g. Faria *et al*., 2016).

Embora esse cenário de extinção por quebra no fluxo de migrantes seja assumido principalmente para espécies raras (e.g. Gilbert *et al*., 1998), a evidência existente para Euglossina sugere que até mesmo espécies mais abundantes possam estar em risco. E o problema envolve, mais uma vez, *Eg. marianae*, uma espécie bastante restritiva quanto à qualidade do fragmento e com dispersão bem reduzida na matriz (ver discussão acima e no Capítulo 1). Esta espécie parece ser bastante abundante nos locais onde ocorre: foi, por exemplo, a espécie dominante no levantamento de Nemésio & Silveira 2006 realizado no Parque Estadual do Rio Doce, MG, e a segunda espécie mais abundante na RNV no levantamento de Bonilla-Gómez (1999). Parece razoável assumir, então, que esta espécie seria das mais abundantes nas faunas locais de Euglossina na região em períodos pré-fragmentação. Mas o tamanho de suas populações, mesmo em grandes remanescentes, parece estar em declínio pronunciado (Nemésio, 2013). E nenhum indivíduo foi coletado nos 13 fragmentos amostrados, e nem coletado em qualquer ponto da matriz de pastagem já inventariados na região (Gomes *et al*., dados não publicados). Outra informação relevante obtida neste trabalho, e que sugere que a migração seja bastante crítica para muitas espécies, é a riqueza de F11, fragmento situado a poucos metros da borda da REBIO Sooretama.

Estes argumentos sugerem então que outras características da paisagem, principalmente a conectância, possam ser particularmente importante como gradiente adicional capaz de explicar o processo de aninhamento (juntamente com a área). E à medida que novas variáveis da paisagem pareçam relevantes, mais é esperado um

aumento na idiossincrasia dos fragmentos (atuação de vários parâmetros ao mesmo tempo). Sem contar que qualquer variável mensurada para os fragmentos devem ser entendidas no contexto das respostas individuais de cada espécie a estas variáveis (com eventual aumento na idiossincrasia). Em outras palavras, a influência das variáveis da paisagem é modulada pelas características das espécies (Uezu & Metzger, 2011).

E considerando que encontramos evidência de aninhamento, uma outra pergunta importante que aparece neste cenário de perda não aleatória de espécies nos fragmentos é: ainda há perda de espécies na região? Em um trabalho clássico sobre relaxamento de fauna, tendo aves como modelo de estudo, Brooks *et al*. (1999) apresentam uma estimativa de que metade das extinções esperadas após a fragmentação em remanescentes de ca. 1.000 ha ocorrem nos primeiros 50 anos. Embora estimativas deste tipo sejam mais raras para artrópodes, dados empíricos sugerem perda de mais de 95% da fauna de artrópodes dependentes de floresta em menos de 600 anos em áreas fragmentadas em Açores (Triantis *et al*., 2010). Outra informação relevante, obtida em um estudo sobre assembleias de borboletas em ambientes fragmentados (Sang *et al*., 2010), traz que as espécies que mais demonstram sinais de débito de extinção são aquelas com requerimento de fragmentos de tamanho elevando. Ainda que o processo de fragmentação seja razoavelmente recente no ES (ca. 50 anos, ver Thomaz, 2010), e que a riqueza amostrada nos 13 fragmentos não seja dramaticamente menor que a riqueza dos grandes fragmentos (ca. 75%, ver capítulo 1), alguns padrões parecem robustos: (i) espécies mais restritivas com relação ao tamanho do fragmento (e.g. *Eg. marianae e Eg. botocuda*) já desapareceram nos fragmentos da região (e não parece haver qualquer evidência de recrutamento e/ou dispersão na matriz); (ii) algumas espécies persistem em fragmentos maiores (e.g. *Eg. avicula*, *Eg. calycina*, *Eg. clausi*, *Eg. cognata*), mas estariam presas nestes fragmentos (ver capítulo 1), e sua persistência/ presença nestes fragmentos específicos poderiam também ser explicados por características específicas destes fragmentos/ espécies (eventualmente levando a idiossincrasias); um argumento importante nesta direção é que nenhum dos grandes fragmentos apresenta mais do que 15 espécies, muito embora 19 tenham sido amostradas. Vale ressaltar que os padrões de ocupação de manchas por espécies individualmente é muito mais propenso a ruídos aleatórios que padrões de riqueza de espécies (Sang *et al*., 2010); (iii) o relaxamento de fauna parece ter se completado nos

fragmentos menores, e apenas espécies tolerantes a ambientes abertos (principalmente *Eg. cordata*, *El. cingulata* e *El. nigrita*) estariam presentes nestas áreas. Parece razoável então hipotetizar que em havendo a consolidação dos processos de relaxamento de fauna neste grupo sabidamente florestal (ver Capítulo 1), principalmente nos fragmentos menores, os elementos tolerantes à matriz/ borda serão cada vez mais frequentes nas assembleias locais. Desta forma, seria bem razoável assumir que o padrão de aninhamento nas assembleias talvez se tornasse menos pronunciado ao longo do tempo.

Como demonstrado em revisões recentes, a escolha do modelo nulo em análises de aninhamento é um fator crítico e de influência direta nos resultados e parece ser independente da métrica utilizada (e.g. Ulrich *et al*., 2009). Neste sentido, este estudo se junta a um número crescente de investigações onde se percebe a disparidade nos resultados quando modelos nulos fixos e equiprováveis são utilizados (e.g Peintinger *et al*., 2003; Mukarami *et al*., 2010). Ulrich e Gotelli (2007), utilizando dados de 288 matrizes empíricas, verificaram que a taxa de detecção de aninhamento entre modelos nulos fixos e equiprováveis é realmente grande, variando de 13% para modelos fixo-fixo para 42% dos casos quando qualquer variação do modelo equiprovável foi utilizada. Uma questão central para entender a variação dos resultados em função do modelo nulo é como incidências das espécies são tratadas, ou seja, a frequência em que permanecem constantes ou não (Peintinger *et al*., 2003). A este aspecto, o modelo fixo-fixo tende a manter elementos da matriz empírica, o que o caracteriza como um modelo mais conservador que o equiprovável, levando a porcentagens muitas vezes menores na detecção de aninhamento (Ulrich *et al*., 2009). No caso em questão, essa característica pode explicar a baixa sensibilidade do modelo FF para detectar aninhamento, porque a matriz empírica apresenta muitas colunas empatadas em riqueza, aspecto penalizado pelo NODF e que tende a diminuir do grau de aninhamento (Almeida-Neto *et al*., 2008; Ulrich & Almeida-Neto, 2012).

O que em um primeiro momento aparenta ser uma desvantagem em relação a outros modelos, considerando o aumento na possibilidade de erro do tipo II (Ulrich *et al*., 2009), no caso em questão mostrou-se como uma característica importante. Ao preservar as diferenças entre linhas e colunas, o modelo FF preserva também a capacidade de ocupação dos locais mediada pelas características das espécies e pela capacidade de suporte dos fragmentos (Ulrich *et al*., 2009), possibilitando a detecção de

forma mais consistente de locais e espécies idiossincráticas contrárias a estrutura aninhada do que modelos equiprováveis (Ulrich, 2012). Assim, o uso de diferentes modelos nulos pode parece vantajoso porque pode fornecer respostas mais completas sobre estruturas aninhadas, fornecendo respostas complementares a cada modelo. De qualquer forma, quando se considera a evidência empírica trazida pelos dados coletados e o cenário de fragmentação no local, parece muito mais razoável assumir que a estrutura aninhada das assembleias se deve muito mais a processos biológicos do que a restrições/ questões metodológicas.

Referências Bibliográficas[3]

Almeida-Neto, M., Guimarães Jr, P.R. & Lewinsohn, T.M. (2007) On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. *Oikos*, **116**, 716-722.

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **8**, 1227–1239.

Almeida-Neto, M. & Ulrich, W. (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, **26**, 173-178.

Atmar, W. & Patterson, B.D. (1993) The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, **96**, 373–382.

Bonilla-Gómez, M.A. (1999) Caracterização da Estrutura Espaço temporal da Comunidade de Abelhas Euglossinas (Hymenoptera, Apidae) na Hileia Bahiana, Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brazil, xii + 153pp.

Brooks, T.M.; Pimm, S.L. & Oyugi, J.O. (1999) Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments. *Conservation Biology*, **13**, 1140-1150.

Butaye, J., Jacquemyn, H. & Hermy, M. (2001) Differential colonization causing non-random forest plant community structure in a fragmented agricultural landscape. *Ecography*, **24**, 369-380.

Cam, E., Nichols, J.D., Hines, J.E. & Sauer, J.R. (2000) Inferences about nested subsets structure when not all species are detected. *Oikos*, **91**, 428–434.

Cook, R. R. & Quinn, J. F. 1998. An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. *Oecologia*, **113**, 584-592.

[3] Referências seguem as normas da revista Insect Conservation and Diversity, disponível em: http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1752-4598/homepage/ForAuthors.html.

Conner, E.F. & McCoy, E.D. (1979) The statistics and biology of species-area relationship. *The American Naturalist*, **113**, 791-833.

Connor E.H. & Simberloff, D. (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, **60**, 1132–1140.

Cutler, A.H. (1994) Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape and Urban Planning*, **28**, 73-82.

Diamond, J.M. (1972) Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **69**, 3199-3203.

Dodson, C.H., Dressler, R.L., Hills, G.H., Adams, R.M. & Williams, N.H. (1969) Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science*, **164**, 1243–1249.

Dressler, R.L. (1982) Biology of the orchid bees (euglossini). *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **13**, 373–394.

Driscoll, D.A. (2008) The frequency of metapopulations, metacommunities and nestedness in a fragmented landscape. *Oikos*, **117**, 297-309.

Fahrig, L. (2007) Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, **21**, 1003–1015.

Faria, L.R.R.; Soares, E.D.G.; do Carmo, E. & de Oliveira, P.M.C. (2016) Diploid male dynamics under different numbers of sexual alleles and male dispersal abilities. *Theory in Biosciences*. < http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27067711> 15 julho 2016.

Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2005) Perfectly nested or significantly nested - an important difference for conservation management. *Oikos*, **109**, 485-494.

Gilbert, F.S.; Gonzalez, A. & Evans-Freke, I. (1998) Corridors maintain species richness in fragmented landscapes of natural microecosystems. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, **265**, 577-582.

Gotelli N. J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606–2621.

Gotelli, N.J. & Ulrich, W. (2012) Statistical challenges in null model analysis. *Oikos*, **121**, 171-180.

Gonzalez, A. 2000. Community relaxation in fragmented landscapes: the relation between species richness, area and age. *Ecology Letters*, **3**, 441-448.

Gonzalez, A.; Lawton, J.H.; Gilbert, F.S.; Blackburn, T.M. & Evans-Freke, I. (1998) Metapopulation dynamics, abundance and distribution in a microecosystem. *Science*, **281**, 2045-2047.

Hill, J.K., Gray, M.A., Khen, C.V., Benedick, S., Tawatao, N. & Hamer, K.C. (2011) Ecological impacts of tropical forest fragmentation: how consistent are patterns in species richness and nestedness? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **366**, 3265–3276.

Hylander, K., Nilsson, C., Jonsson, B.G. & Göthner, T. (2005) Differences in habitat quality explain nestedness in a land snail meta-community. *Oikos*, **108**, 351-361.

Jackson, H.B. & Fahrig, L. (2012) What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology*, **27**, 929-941.

Janzen, D.H. (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science*, **171**, 203–205.

Knoll, F.R.N. & Penatti, N.C. (2012) Habitat fragmentation effects on the orchid bee communities in remnant forests of southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, **41**, 355–365.

Leibold, M. A. & Mikkelson, G. M. (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos*, **97**, 237–250.

Louzada, J., Gardner, T., Peres, C. & Barlow, J. (2010) A multi-taxa assessment of nestedness patterns across a multiple-use Amazonian forest landscape. *Biological Conservation*, **143**, 1102–1109.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, **17**, 373–83.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, US.

Matthews, T.J., Cottee-Jones, H.E.W. & Whittaker, R.J. (2015) Quantifying and interpreting nestedness in habitat islands: a synthetic analysis of multiple datasets. *Diversity and Distributions*, **21**, 392–404.

Matthews , T.J., Sheard, C., Cottee-Jones , H.E.W., Bregman , T.P., Tobias, J.A. & Whittaker, R.J. (2015) Ecological traits reveal functional nestedness of bird communities in habitat islands: a global survey. *Oikos*, **124**, 817–826.

Melo, A.S., Cianciaruso, M.V. & Almeida-Neto, M. (2014) treeNODF: nestedness to phylogenetic, functional and other treebased diversity metrics. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 563-572.

Murakami, M. & Hirao, T. (2010) Nestedness of insect assemblages on small Bahamian islands: importance of spatial processes. *Insect Conservation and Diversity*, **3**, 229–235.

Nemésio, A. (2009) Orchid bees (Hymenoptera: Apidae) of the Brazilian Atlantic Forest. *Zootaxa*, **2041**, 1-142.

Nemésio, A. (2011) *Euglossa marianae* sp. n. (Hymenoptera: Apidae): a new orchid bee from the Brazilian Atlantic forest and the possible first documented local extinction of a forest dependent orchid bee. *Zootaxa*, **2892**, 59–68.

Nemésio, A. (2013) Are orchid bees at risk? First comparative survey suggests declining populations of forest-dependent species. *Brazilian Journal of Biology*, **73**, 367–374.

Nemésio, A. & Silveira, F.A. (2006) Edge effects on the orchid bee fauna (Hymenoptera: Apidae) at a large remnant of Atlantic forest in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, **35**, 313–323.

Patterson, B.D. (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, **28**, 65-82.

Patterson, B.D. (1987) The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. *Conservation Biology*, **4**, 323-334.

Patterson, B.D. & Atmar, W. (2000) Analyzing species composition in fragments. *Bonner Zoologische Monographien*, **46**, 9-24.

Peintinger, M. Bergamini, A. & Schmid, B. (2003) Species-area relationships and nestedness of four taxonomic groups in fragmented wetlands. *Basic and Applied Ecology*, **4**, 385–394.

Peixoto, A.L. & Simonelli, M. (2007) Florestas de Tabuleiro, *Espécies da flora ameaçadas de extinção no estado do Espírito Santo* (ed. by Simonelli, M. & Fraga, C.N.), pp. 33-43. Ipema, Vitória, BR.

Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. (2009) The Brazilian Atlantic forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 114–1153.

Rueda, M.; Saiz, J.C.M.; Morales-Castilla, I.; Albuquerque, F.S.; Ferrero, M. & Rodríguez, M.A. Detecting fragmentation extinction thresholds for forest understory plant species in peninsular Spain. *Plos One*, **10**, e0126424.

Sang, A.; Teder, T.; Helm, A. & Pärtel, M. (2010) Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biodiversity Conservation*, **143**, 1405-1413.

Simonelli, M. (2008) Diversidade e conservação das Florestas de Tabuleiros no Espírito Santo. *Ecossistemas Costeiros do Espírito Santo – Conservação e Restauração* (ed. by Menezes, L.F.T., Pires, F.R. & Pereira, O.J.), pp. 21-32. EDUFES, Vitória, BR.

Schouten, M.A., Verweij, P.A., Barendregt, A., Kleukers, R. J. M. & de Ruiter, PC. (2007) Nested assemblages of Orthoptera species in the Netherlands: the importance of habitat features and life-history traits. *Journal of Biogeography*, **34**, 1938–1946.

Thomaz, L.D. (2010) A Mata Atlântica no estado do Espírito Santo, Brasil: de Vasco Fernandes Coutinho ao século 21. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, **27**, 5-20.

Tilman, D.; May, R.M.; Lehman, C.L. & Nowak, M.A. (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, **371**, 65-66.

Triantis, K.A.; Borges, P.A.V.; Ladle, R.J.; Hortal, J.; Cardoso, P.; Gaspar, C.; Dinis, F.; Mendonça, E.; Silveira, L.M.A.; Gabriel, R.; Melo, C.; Santos, A.M.C.; Amorim, I.R.; Ribeiro, S.P.; Serrano, A.R.M.; Quartau, J.A. & Whitakker, R.J. (2010) *Extinction debt on oceanic islands. Ecography*, **33**, 285-294.

Uezu, A. & Metzger, J.P. (2011) Vanishing bird species in the Atlantic Forest: relative importance of landscape configuration, forest structure and species characteristics. *Biodiversity Conservation*, **20**, 3627.

Ulrich, W. (2009) Nestedness analysis as a tool to identify ecological gradientes. *Ecological Questions*, **11**, 27-34.

Ulrich, W. & Almeida-Neto, M. (2012) On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography***, 35**, 001–007.

Ulrich, W. & Gotelli, N.J. (2007) Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, **88**, 1824–1831.

Ulrich, W. & Gotelli, N.J. (2010) Null model analysis of species associations using abundance data. *Ecology*, **91**, 3384–3397.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. (2009) A consumer's guide to nestedness analysis, *Oikos*, **118**, 3–17.

Ulrich, W. (2012) NODF - a FORTRAN program for nestedness analysis. Version 2.0. <http://www.home.umk.pl/~ulrichw/Downloads/NODFManual.pdf>.12 de maio de 2016.

Wang, Y., Bao, Y., Yu, M., Xu, G. & Ding, P. (2010) Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, **16**, 862–873.

Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., López-Uribe, M.M., Holland, R., Moskowitz, D., Roubik, D.W. & Kays, R. (2010) Large-Range movements of neotropical orchid bees observed via radio telemetry. *PLoS ONE*, **5**, 1-6.

Worthen, W.B., Jones, M.T. & Jetton, R.M. (1998) Community structure and environmental stress: desiccation promotes nestedness in mycophagous fly communities. *Oikos*, **81**, 45-54.

Zayed, A.; Roubik, D.W. & Packer, L. (2004) Use of diploid male frequency data as an indicator of pollinator decline. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, **271**, S9–S12.

Figura 1. Matrizes ordenadas por riqueza, tamanho do fragmento, forma do fragmento, NDVI da estação seca e chuvosa, acompanhadas dos valores de NODF total, NODF coluna e NODF linha para assembleias de abelhas Euglossina coletadas em treze fragmentos no norte do Espírito Santo. Células sombreadas indicam presença e abertas indicam ausência das espécies nos fragmentos.

Tabela 1. Espécies de abelhas Euglossina e seus respectivos locais de ocorrência nos 13 fragmentos amostrados no norte do Espírito Santo, com valores de abundância e riqueza para cada fragmento.

ÉSPÉCIES	ÁREA DE ESTUDO													
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12	F13	Total
Euglossa cordata (Linnaeus, 1758)	29	44	105	52	40	28	33	233	110	362	24	160	544	1764
Eulaema cingulata (Fabricius, 1804)	24	13	35	60	23	39	66	109	37	269	84	200	374	1333
Euglossa fimbriata (Moure, 1968)	11	25	53	30	10	41	11	501	12	340	0	80	157	2763
Eulaema nigrita Lepeletier, 1841	0	0	5	3	1	0	10	53	2	71	1	6	84	236
Euglossa securigera Dressler, 1982	11	11	80	0	20	0	10	20	0	300	0	40	240	732
Euglossa cognata Moure, 1970	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	360	370
Euglossa ignita Smith, 1874	0	10	50	10	0	10	0	20	0	30	0	10	210	350
Euglossa gaianii Dressler, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	300	320
Eulaema niveofasciata (Friese, 1899)	0	10	120	0	0	0	10	0	10	10	10	10	30	210
Euglossa avicula Dressler, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	210	210
Eulaema atleticana Nemésio, 2009	0	0	40	10	10	10	0	0	30	20	0	10	70	200
Exaerete smaragdina (Guérin, 1844)	0	0	10	0	0	10	0	10	0	30	10	20	100	190
Euglossa pleosticta Dressler, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0	10	40	0	0	60	110
Euglossa clausi Nemésio e Engel, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	20	50	20	100
Euglossa iopoecila Dressler, 1982	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70	0	70
Euglossa adiastola Hinojosa-Díaz, Nemésio e Engel, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	60
Euglossa calycina Faria e Melo, 2012	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	10
Euglossa townsendi Cockerell, 1904	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
Eufriesea surinamensis (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	10
Abundância	75	112	448	165	104	138	140	946	211	1565	149	655	2844	7352
Riqueza	4	6	10	6	6	6	6	7	7	15	6	11	15	19

Tabela 2. Resultados das análises para o modelo nulo EF com NODF para matriz ordenada pela riqueza, área do fragmento, forma e NDVI da estação seca e chuvosa, com valores para matriz total (T), coluna (C) e linha (L).

Matriz organizada por	Medida da matriz	NODF observado	NODF esperado	IC 95%	P(H0)
Riqueza	T	78,20	47,50	41,74-53,06	0,000
	C	71,99	44,78	41,86-48,28	0,000
	L	81,03	48,74	41,35-55,61	0,000
Área	T	68,32	28,36	21,12-36,04	0,000
	C	59,25	37,12	34,40-40,35	0,000
	L	72,45	24,37	14,06-35,08	0,000
Forma	T	60,22	22,92	15,82-30,41	0,000
	C	33,39	19,71	17,61-21,95	0,000
	L	72,45	24,39	14,27-34,98	0,000
NDVI (estação seca)	T	59,63	22,88	15,62-30,37	0,000
	C	31,53	19,47	17,38-21,38	0,000
	L	72,45	24,44	13,99-35,01	0,000
NDVI (estação chuvosa)	T	63,32	24,41	17,35-32,00	0,000
	C	43,29	24,47	21,96-27,31	0,000
	L	72,45	24,38	14,38-35,11	0,000

Tabela 3. Resultados das análises para o modelo nulo EE com NODF para matriz ordenada pela riqueza, área do fragmento, forma e NDVI da estação seca e chuvosa, com valores para matriz total (T), coluna (C) e linha (L).

Matriz organizada por	Medida da matriz	NODF observado	NODF esperado	IC 95%	P(H0)
Riqueza	T	78,20	43,46	14,51-29,42	0,000
	C	71,99	43,35	10,65-32,89	0,000
	L	81,03	43,51	12,64-31,38	0,000
Área	T	68,32	21,74	14,44-29,54	0,000
	C	59,25	21,72	11,11-32,97	0,000
	L	72,45	21,75	12,67-31,29	0,000
Forma	T	60,22	21,75	14,47-29,34	0,000
	C	33,39	21,72	10,83-32,97	0,020
	L	72,45	21,76	12,63-31,34	0,000
NDVI (estação seca)	T	59,63	21,74	14,52-29,47	0,000
	C	31,53	21,73	11,08-33,11	0,045
	L	72,45	21,75	12,72-31,19	0,000
NDVI (estação chuvosa)	T	63,32	21,79	14,47-29,64	0,000
	C	43,29	21,74	10,69-33,03	0,000
	L	72,45	21,81	12,81-31,35	0,000

Tabela 4. Resultados das análises para o modelo nulo FF com NODF para matriz ordenada pela riqueza, área do fragmento, forma e NDVI da estação seca e chuvosa, com valores para matriz total (T), coluna (C) e linha (L).

Matriz ordenada por	Medida da matriz	NODF observado	NODF esperado	IC 95%	P(H0)
Riqueza	T	78,20	77,40	76,13-78,25	0,041
	C	71,99	70,96	69,46-72,15	0,050
	L	81,03	80,34	78,61-81,48	0,232
Área	T	68,32	68,05	66,45-69,07	0,429
	C	59,25	58,07	56,44-59,38	0,043
	L	72,45	72,60	70,54-73,86	0,320
Forma	T	60,22	60,14	58,65-61,10	0,447
	C	33,39	32,82	31,75-33,79	0,133
	L	72,45	72,6	70,55-73,85	0,328
NDVI (estação seca)	T	59,63	59,68	58,16-60,67	0,377
	C	31,53	31,32	29,86-32,57	0,411
	L	72,45	72,61	70,56-73,88	0,323
NDVI (estação chuvosa)	T	63,32	63,11	61,61-64,09	0,457
	C	43,29	42,26	41,00-43,48	0,050
	L	72,45	72,62	70,55-73,88	0,315

Tabela 5. Valores de DeltaSpC e DeltaSiC para as espécies e fragmentos nas análises de aninhamento nas matrizes ordenadas por riqueza e área dos fragmentos.

Espécie	DeltaSpC		Fragmento	DeltaSiC	
	Riqueza	Área		Riqueza	Área
Euglossa cordata	-1,735	8,145	F1	-1,432	8,447
Eulaema cingulata	-1,735	8,145	F2	1,054	10,934
Euglossa fimbriata	-0,876	9,004	F3	-4,842	5,038
Eulaema nigrita	-0,098	9,782	F4	0,919	10,798
Euglossa securigera	1,908	11,787	F5	0,829	10,708
Euglossa ignita	2,042	11,921	F6	2,226	12,106
Eulaema niveofasciata	1,715	11,594	F7	0,821	10,700
Eulaema atleticana	1,939	11,818	F8	-0,103	9,776
Exaerete smaragdina	0,394	10,273	F9	-0,317	9,563
Euglossa clausi	0,486	10,366	F10	-13,879	-4,000
Euglossa pleosticta	-1,792	8,088	F11	1,463	11,343
Euglossa gaianii	-0,400	9,479	F12	-5,763	4,116
Euglossa cognata	-0,400	9,479	F13	-13,879	-4,000
Euglossa avicula	0,867	10,747			
Euglossa iopoecila	1,453	11,333			
Euglossa adiastola	0,867	10,747			
Euglossa calycina	0,867	10,747			
Euglossa townsendi	2,327	12,206			
Eufriesea surinamensis	0,867	10,747			