

Varição do tamanho corporal de machos de *Eulaema nigrita* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). Resposta materna à flutuação de recursos?

Rui Carlos Peruquetti ¹

¹ Laboratório de Genética Molecular, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa. 36571-000 Viçosa, Minas Gerais, Brasil. E-mail: peruquetti@bol.com.br

ABSTRACT. Body size variation in males of *Eulaema nigrita* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). Maternal response to resource fluctuation? It was compared body size (measured as intertegular span) variance of trapped-males of *Eulaema nigrita* Lepeletier, 1841 sampled in dry (July, August and September) and wet (December, January and February) seasons of the years 1988/89 and 1994/95 in Viçosa (Minas Gerais, Brazil). It was also compared the body size variance between males and females sampled in three nests found in São Carlos (São Paulo, Brazil) and between these males and trapped ones. The smaller male (6.4 mm) was sampled in June and the bigger (8.9 mm) in July 1994, but the majority (32.3%) showed an intertegular span ranging from 7.8 to 8.0mm. The observed variance in body size was similar between males sampled in nests and trapped-males and the variance found inside a nest was similar between the sexes. However, males sampled in 1988/89 were bigger than 1994/95 males and males sampled in nests were smaller than trapped-males. The variance of the body size of males did differ between 1988/89 and 1994/95. In the first period differences between males sampled in dry or wet season was not observed, but in 1994/95 period the males sampled in dry season showed significantly greater variance in body size than males sampled in wet season. The body size variance did not differ between the wet seasons of 1988/89 and 1994/95. The body size variation, measured as the coefficient of variation in intertegular span, did not differ between males of *E. nigrita* (CV = 4.3%) and ground-nesting bees. These results show that the variation in body size of males of *E. nigrita* reflects that one found inside the nests of this bee, being similar among males and females. This variation is expected as result of ecological factors influences the nesting females. El Niño climatic events alone or in association with the lack of local food resources due to deforestation and presence of monocultures might play a role in observed body size variation. However this hypothesis is not sufficient to explain the observed body size variation inside a single nest. The absence of pressures of selection related to the females' advantages of produce large offspring perhaps contributes to the maintenance of the observed size variation. Studies regarding maternal allocation in *E. nigrita* may be useful to explain either the variation in body size or sex ratio found in this Neotropical bee.

KEY WORDS. Apidae, ENSO, maternal allocation, Orchid bee, sex-allocation.

Em *Eulaema nigrita* Lepeletier, 1841, abelha comum, com ampla distribuição geográfica (MOURE 1950) e que habita preferencialmente áreas abertas, ou com influência antrópica (PERUQUETTI *et al.* 1999), os machos recebem menos alimento (SANTOS & GARÓFALO 1994a) e são, em média, 1,23 vezes mais leves ao emergir do que as fêmeas ($t = 4,41$; $gl = 24$; $p < 0,001$) (Tab. I). As células que receberão filhas, demandam cerca de 28% mais tempo para serem aprovisionadas do que células que receberão filhos, mas há grande variação na quantidade de alimento depositada em cada célula de cria (PEREIRA-MARTINS & KERR 1991). Estas diferenças podem chegar a até 85% (PEREIRA-MARTINS &

KERR 1991), o que provoca variação no tamanho do corpo entre os indivíduos de ambos os sexos. Em São Carlos (São Paulo, 22°01'03"S, 47°53'27"W), machos coletados em ninhos foram muito variáveis em relação ao peso ao emergir [mín = 270 mg; máx = 391 mg; $\bar{x} = 336(\pm 45,6DP)$ mg; $n = 11$; dados de um único ninho] e em coletas realizadas com iscas aromáticas é possível observar que ao longo do ano os machos de *E. nigrita* são muito heterogêneos em relação ao tamanho do corpo. As fêmeas também apresentaram grande variação em seu peso ao emergir [mín = 359 mg; máx = 474 mg; $\bar{x} = 421,2(\pm 48,5DP)$ mg; $n = 5$; dados de um único ninho]. ZUCCHI *et al.* (1969) clas-

Tabela I. Distância intertegular (DI), largura da cabeça (LC) e peso ao emergir de machos e fêmeas de *Eulaema nigrita* nascidos de três ninhos coletados em São Carlos (São Paulo). Os valores são apresentados como média (DP; N). (*) As fêmeas são maiores do que os machos (teste t, $p < 0,05$). Não houve diferenças significativas ($p > 0,05$) entre os ninhos quando os sexos foram comparados em relação ao tamanho do corpo (teste t), ou variação desta característica (teste de Levene).

Ninho	Medidas	Sexos		Total
		Fêmeas	Machos	
1	DI (mm)		7,14 (0,33; 11)	7,14 (0,33; 11)
	LC (mm)		5,89 (0,15; 11)	5,89 (0,15; 11)
	Peso (mg)		336 (45,58; 11)	336 (45,58; 11)
2	DI (mm)	7,77 (0,29; 6)	7,05 (0,46; 6)	7,41 (0,53; 12)
	LC (mm)	6,35 (0,12; 6)	5,85 (0,23; 6)	6,1 (0,31; 12)
	Peso (mg)	429,5 (30,5; 4)	371,3 (55,55; 4)	400,4 (51,88; 8)
3	DI (mm)	7,61 (0,29; 7)	7,45 (0,64; 2)	7,58 (0,35; 9)
	LC (mm)	6,34 (0,11; 7)	6,15 (0,50; 2)	6,3 (0,21; 9)
	Peso (mg)	421,2 (48,54; 5)	342,5 (0,70; 2)	398,7 (55,18; 7)
DI Média (mm)		7,68 (0,29; 13)*	7,14 (0,40; 19)	7,36 (0,44; 32)
LC Média (mm)		6,35 (0,11; 13)*	5,90 (0,22; 19)	6,08 (0,28; 32)
Peso Médio (mg)		424,9 (39,34; 9)*	345,1 (45,87; 17)	372,7 (57,79; 26)

sificaram as fêmeas de *E. nigrita* em maiores e menores e atribuíram a elas papéis sociais diferentes, o que foi contestado por PEREIRA-MARTINS & KERR (1991) e por SANTOS & GARÓFALO (1994b).

Em abelhas, o tamanho do corpo afeta várias características associadas ao valor adaptativo do indivíduo. Para fêmeas, ter maior tamanho de corpo pode significar maior sucesso reprodutivo, seja pela maior capacidade de provisionamento de células, maior produção de ovos ou maior capacidade competitiva que lhe asseguraria maior produção de descendência (TENGO & BAUR 1993, ALCOCK 1979, 1995a). Para os machos, maior tamanho pode assegurar maior sucesso no deslocamento de competidores e melhores oportunidades de reprodução (ALCOCK 1995b, KURUK 1996). Devido a baixa herdabilidade do tamanho do corpo, esta característica é normalmente influenciada por fatores ambientais, como a quantidade e/ou a qualidade do alimento recebido pela larva e dimensões do local onde esta é criada (revisão em ROULSTON & CANE 2000). Assim, nos himenópteros em geral, fatores relacionados a efeitos maternos (KIRKPATRICK & LANDE 1989, MOUSSEAU & FOX 1998) são decisivos na determinação do tamanho e sucesso reprodutivo do adulto, o que pode gerar, devido a diferentes estratégias adotadas pelas fêmeas, variabilidade suficiente para ação da seleção natural (MOLUMBY 1997, STROHM & LINSENMAIR 1997).

Também é interessante notar que nos himenópteros a fêmea pode controlar não só o tamanho de seus filhos(as), fornecendo mais ou menos alimento a eles, mas também seu sexo (FLANDERS 1965, GERBER & KLOSTERMEYER 1970). Desta forma, a decisão materna de qual sexo destinar a uma determinada

quantidade/qualidade de alimento pode ter grande influência sobre seu próprio valor adaptativo (CROZIER & PAMILO 1996).

Diante dos relatos que mostram as desvantagens em produzir prole com tamanho corporal pequeno, como explicar a heterogeneidade de tamanhos em *E. nigrita*? Neste trabalho, são apresentados dados que sugerem que fatores ambientais, como o regime pluviométrico e conseqüente disponibilidade de alimento, teria papel importante sobre a heterogeneidade populacional no tamanho de corpo de *E. nigrita* e que as fêmeas utilizariam outros estímulos, que não abundância ou escassez de recursos, na determinação do sexo de sua prole.

MATERIAL E MÉTODOS

Utilizando-se a armadilha proposta por CAMPOS *et al.* (1989) e escatol como isca, foram coletados, em intervalos quinzenais de maio de 1994 a março de 1995, em Viçosa (Minas Gerais, 20°45'14"S, 42°52'55"W), 463 machos de *E. nigrita*. Estes foram mortos, levados para o laboratório e suas distâncias intertegulares (DI) medidas com auxílio de microscópio estereoscópico e ocular micrométrica (precisão de 0,05 mm). Em vários outros grupos de abelhas, a DI reflete o tamanho do indivíduo e correlaciona-se bem com a largura da cabeça ou comprimento da asa anterior, outras duas medidas adotadas como índices de tamanho corporal (CANE 1987, BULLOCK 1999). Nos machos amostrados, a relação entre DI e peso seco foi de 87% ($p < 0,001$; $n = 412$) e em *E. nigrita*, a correlação entre DI e a largura da cabeça é bastante significativa ($p < 0,001$; $r^2 = 0,86$; $n = 32$; R.C. Peruquetti, observação pessoal).

Depois de medidos, os machos foram montados em

alfinetes entomológicos, etiquetados e depositados na coleção do Museu de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa (UFVB).

Outros 327 machos de *E. nigrita*, amostrados no período de março de 1988 a fevereiro de 1989 em Viçosa, durante a realização de um outro estudo, foram medidos da mesma maneira que os anteriores para verificar se a heterogeneidade de tamanhos era persistente ao longo do tempo. Estes machos já faziam parte da coleção do museu. Assim, não foram possíveis comparações, em termos de abundância, entre os períodos 1988/89 e 1994/95.

Medidas de DI tomadas em machos emergidos de três ninhos (com 24, 36 e 42 células de cria) coletados em janeiro de 2001 no município de São Carlos (São Paulo), foram utilizados para verificar se as diferenças de tamanho de corpo entre machos produzidos em um ninho eram compatíveis com as dos machos amostrados com iscas aromáticas.

Caracterização da área de amostragem

Viçosa situa-se a 650 m de altitude, seu clima, pela classificação de Köppen, é Cwa (mesotérmico úmido, com verões quentes e invernos secos). A temperatura média anual é de 18,5°C. O período mais frio e seco corresponde aos meses de maio a agosto. A precipitação média anual é de 1400 mm, havendo, em média, 118 dias de chuva por ano. O período úmido estende-se de dezembro a março, com picos pluviométricos em novembro e janeiro (VALVERDE 1958). Os dados de pluviosidade e temperatura média mensal utilizados neste estudo (Fig. 1) foram obtidos no Setor de Meteorologia do Departamento de Engenharia Agrícola da Universidade Federal de Viçosa (Estação Meteorológica 83642).

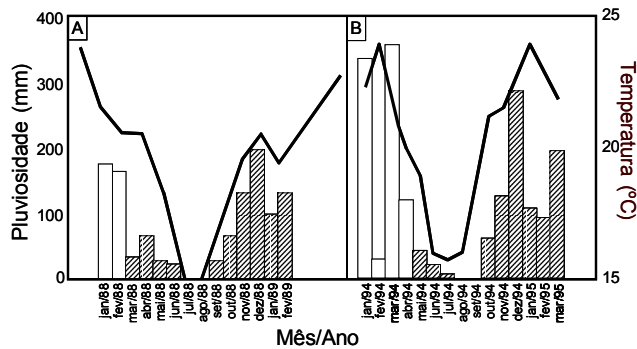


Figura 1. Pluviosidade mensal (barras) e temperatura média mensal (linhas) em Viçosa (Minas Gerais) nos períodos de (A) janeiro de 1988 a fevereiro de 1989 e (B) janeiro de 1994 a março de 1995. As barras hachuradas representam os meses de coleta dos machos de *Eulaema nigrita* cujas distâncias intertegulares foram medidas.

A vegetação natural de Viçosa é a Floresta Tropical Atlântica Subperenifólia. As árvores deste tipo de formação florestal perdem parte de suas folhas no período seco do ano, voltando a vegetar somente no início das chuvas (GOLFARI 1975). Atualmente, há apenas remanescentes florestais de tamanho variável inseridos em uma matrix com predominância de pastagens.

Análise dos dados

O tempo de desenvolvimento de *E. nigrita* varia de 55 (época quente) a 118 (época fria) dias (PEREIRA-MARTINS & KERR 1991, SANTOS & GARÓFALO 1994a). Desta forma, as análises para verificar a influencia ambiental sobre a variação de tamanho de corpo em machos de *E. nigrita* foram feitas considerando-se apenas os meses de dezembro, janeiro e fevereiro (período chuvoso) e julho, agosto e setembro (período seco). Este procedimento tenta minimizar a influência de DIs de machos produzidos em um regime climático sobre a variabilidade de tamanhos dos machos do regime seguinte.

O teste de Levene foi utilizado para verificar possíveis diferenças na heterogeneidade do tamanho de corpo entre os machos amostrados dentro (seca vs. chuva) e entre (1984/85 vs. 1994/95) os períodos de amostragem e entre os machos amostrados com iscas aromáticas (dados agrupados) e os provenientes de ninhos. O teste de Levene compara a homogeneidade das variâncias de duas amostras e, em relação a outros métodos empregados para este mesmo fim, é menos sensível aos preceitos de normalidade dos dados (MANLY 1994). Outras comparações foram feitas empregando-se testes estatísticos usuais (ZAR 1999).

RESULTADOS

A maioria (255; \cong 32,3%) dos machos amostrados apresentaram valores de DI variando de 7,8 a 8,0mm (Fig. 2). O menor macho (DI = 6,4 mm) foi amostrado em junho de 1994 e o maior (DI = 8,9 mm), em julho daquele mesmo ano. Os machos amostrados em ninhos foram menores [7,14 (\pm 0,40 DP) mm; n = 19] do que os coletados com iscas [7,79 (\pm 0,36 DP) mm; n = 481] (teste de Mann-Whitney, Z = 5,8; p < 0,0001).

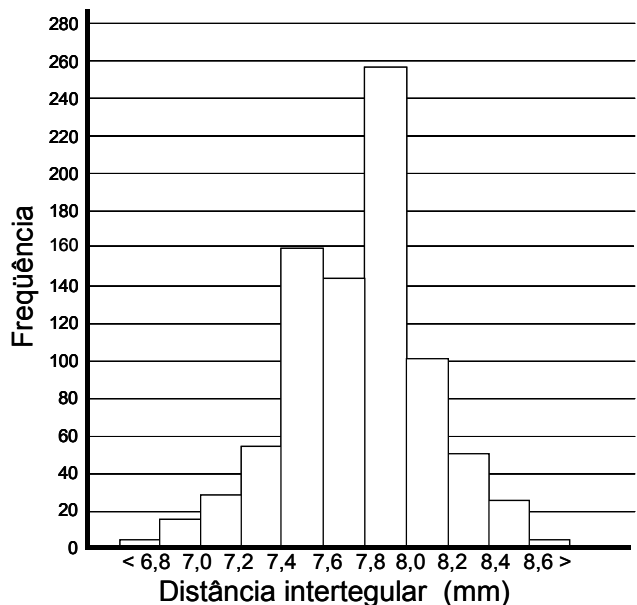


Figura 2. Distribuição (limite superior) dos valores das distâncias intertegulares medidas em machos de *Eulaema nigrita* amostrados em Viçosa (Minas Gerais).

A variação do tamanho corporal dos machos de *E. nigrita* (CV = 4,3%; n = 832) não difere dos valores encontrados em machos de outras abelhas solitárias que modificam seu local de nidificação (CV = 4,6%±1,2DP; n = 22) (aquelas que escavam seus ninhos, ou utilizam cavidades grandes que necessitam de vedação e/ou modificação do local de entrada) (teste t para uma amostra; t = 1,34; p = 0,19; gl = 21; dados de ROULSTON & CANE 2000); sendo menor do que a encontrada (CV = 7,7% ± 1,9 DP; n = 6) em abelhas que utilizam cavidades preexistentes que não permitem alterações, como talos de plantas (t = 4,21; p < 0,01; gl = 5).

A heterogeneidade do tamanho de corpo (DI) dos machos de *E. nigrita* apresentou variação temporal (Fig. 3). No período 1988/89, a DI média foi 7,88(±0,29DP)mm e no período 1994/95, 7,78(±0,36DP)mm; valores estatisticamente diferentes (teste de Mann-Whitney, Z = -3,9; p < 0,001). A variação da DI em 1988/89 (s² = 8,5%; n = 327) foi menor do que a encontrada em 1994/95 (s² = 13,2%; n = 463) (teste de Levene, F = 19,23; p < 0,0001). No primeiro período, as épocas seca e chuvosa apresentaram variabilidades homogêneas (para seca, s² = 5,9% e n = 61; para chuva, s² = 8,4% e n = 214; teste de Levene, F = 0,92; p = 0,33). No segundo, a variabilidade na época seca (s² = 15%; n = 126) foi maior do que encontrada na época chuvosa (s² = 7,8%; n = 136) (teste de Levene, F = 13,62; p < 0,01). Comparando-se as épocas entre os períodos, tem-se que a variação na época seca de 1988/89 foi menor do que a observada na época seca de 1994/95 (teste de Levene, F = 14,01; p < 0,01), mas para as épocas chuvosas, os valores não diferiram entre si (teste de Levene, F = 0,01; p = 0,92). Estes resultados estão sumariados na tabela II.

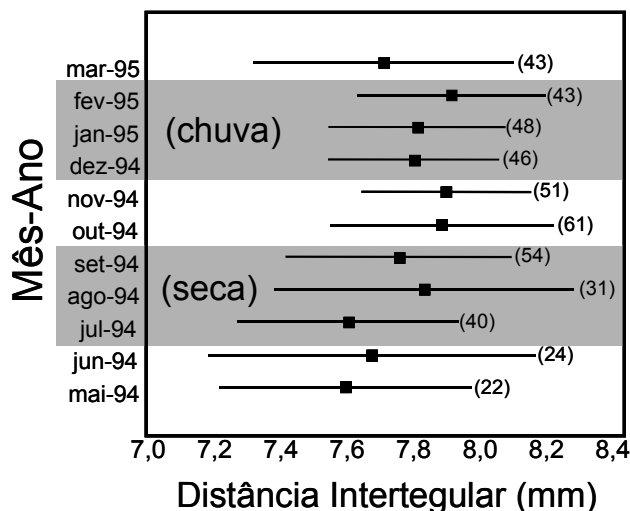


Figura 3. Heterogeneidade do tamanho corporal de machos de *Eulaema nigrita* amostrados em Viçosa (Minas Gerais) de maio de 1994 a março de 1995. A variação observada entre as épocas seca (s² = 15%) e chuvosa (s² = 7,8%) é estatisticamente diferente (teste de Levene, p < 0,01; F = 13,62). Para a definição das estações (áreas em destaque), veja material e métodos. Os quadrados representam o valor médio da distância intertegular em cada mês e as linhas, o desvio padrão. Os números entre parênteses indicam o tamanho amostral.

A variação do tamanho do corpo encontrada entre os machos amostrados em ninhos (s² = 15,8%; n = 19) não é diferente da observada entre machos amostrados com iscas aromáticas (s² = 11,4%; n = 832) (Teste de Levene, F = 1,39; p = 0,86). Fêmeas e machos amostrados em ninhos apresentaram variação semelhante em relação ao tamanho do corpo (para fêmeas: s² = 8,5%; n = 13; para machos: s² = 15,8%; n = 19; teste de Levene, F = 1,86; p = 0,88; dados de três ninhos). Considerando-se machos e fêmeas produzidos em um mesmo ninho, observa-se que apesar dos machos apresentarem valores elevados de variação (s² = 21,5%; n = 6) comparados aos das fêmeas (s² = 8,67%; n = 6) não há diferenças estatísticas entre eles (teste de Levene, F = 0,08; p = 0,77).

DISCUSSÃO

A variação observada no tamanho do corpo dos machos de *E. nigrita* amostrados com iscas aromáticas reflete a variação intranidal e há correspondência no sexo feminino, sendo, aparentemente, resposta da fêmea a fatores ecológicos que promoveriam desvios no valor padrão do tamanho de corpo da prole que, nos machos e considerando-se a distância intertegular como índice de tamanho de corpo, estaria próximo a 7,8mm (Fig. 2). Estes fatores ecológicos atuam sobre a disponibilidade de alimento oferecido às larvas, produzindo variações equivalentes no tamanho do corpo de ambos os sexos (Tab. I). Correspondências desta natureza já foram observadas em outras abelhas (ROULSTON & CANE 2000).

Apesar das populações de *E. nigrita* apresentarem abundâncias estáveis ao longo do tempo, grandes flutuações podem ocorrer entre períodos sucessivos, provocadas por mudanças climáticas que aumentam a disponibilidade momentânea de alimento (ROUBIK 2001). Fenômenos como El Niño, a princípio, contribuem para o aumento na produtividade vegetal, quando muitos animais (inclusive Euglossini) proliferam abundantemente (WRIGHT *et al.* 1999, ROUBIK 2001). Porém, tal exuberância exaure as reservas vegetais e, nos períodos seguintes, há escassez de alimento, fome e declínio das populações animais (WRIGHT *et al.* 1999). Em algumas situações, La Niña também pode promover grande diminuição e/ou ausência de sincronismo da floração de plantas que necessitam de condições especiais de luz e, assim, também promover diminuição das populações animais que dependem destas plantas (WRIGHT & SCHAIK 1994).

A homogeneidade da variação do tamanho do corpo dos machos de *E. nigrita* no período de 1988/89 seria reflexo da pequena influência do fenômeno El Niño naquele período (CAVALCANTI 1996) e ocorrência de chuvas bem distribuídas (Fig. 1). Por outro lado, a região sudeste do Brasil no período de 1990 a 1994 esteve sob forte influência do El Niño (CAVALCANTI 1996) e os machos amostrados em 1994/95 refletiriam o depauperamento dos recursos alimentares disponíveis, apresentando grande variação no tamanho do corpo e redução do tamanho médio do macho em comparação com o período sem tal influência. O mesmo fenômeno pode ser responsável pelo menor tamanho dos machos amostrados em ninhos de São Carlos em relação aos amostrados em Viçosa (Tab. II). A suposta falta de alimento para estas abelhas em áreas com predomínio de cana-de-açúcar e pouquíssimas áreas com mata natural também poderia ter alguma influência sobre o tamanho dos machos amostrados em ninhos. Infelizmente, não foi possível determinar a influência da cavidade utilizada por *E. nigrita* sobre o tamanho do corpo da prole (ROULSTON & CANE 2000), mas é

Tabela II. Estatísticas descritivas do tamanho de corpo (medido como distância intertegular em milímetros, DI) de machos de *Eulaema nigrita* coletados em Viçosa (Minas Gerais) em anos e épocas distintas. Nas comparações entre as épocas secas e chuvosas, letras (a-c) diferentes indicam que a variação do tamanho do corpo encontrada foi estatisticamente significativa (teste de Levene, $p < 0,01$), o que também aconteceu com a diferença observada na variação total da DI nos períodos 88/89 e 94/95 (teste de Levene, $p < 0,0001$). (N) número de indivíduos amostrados; (Mínima) DI mínima; (Máxima) DI máxima; ($x \pm P$) DI média \pm desvio padrão.

Parâmetros	Ano (época)					
	1988/89 (Seca) ^a	1994/95 (Seca) ^b	1988/89 (Chuva) ^a	1994/95 (Chuva) ^{a,c}	1989/89 (Total)	1994/95 (Total)
N	61	126	214	136	327	463
Mínima	7,4	6,4	7,0	7,0	7,0	6,4
Máxima	8,7	8,8	8,6	8,5	8,7	8,9
$x \pm DP$	$7,8 \pm 0,23$	$7,7 \pm 0,39$	$7,9 \pm 0,29$	$7,7 \pm 0,28$	$7,9 \pm 0,29$	$7,8 \pm 0,36$

pouco provável que este fator tenha contribuição significativa na magnitude da variação observada.

Apesar de ser possível explicar a variação populacional do tamanho do corpo de *E. nigrita* em termos de fatores ecológicos atuando sobre as fêmeas, como verificado em outras abelhas (ALCOCK 1995a), como explicar a variação intranidal observada?

Com os dados disponíveis até o momento, entender a variação intranidal no tamanho do corpo de machos e fêmeas de *E. nigrita* não é fácil. De maneira geral, não existem estudos sobre alocação sexual em Euglossini. Contudo, alguns estudos indicam que nestas abelhas maior tamanho não relaciona-se com maior sucesso reprodutivo. STERN (1992) estudando machos de *E. meriana* (Oliver, 1789) observou que machos grandes não teriam maior sucesso na obtenção de territórios de exibição do que machos pequenos. SANTOS & GARÓFALO (1994b) relatam que fêmeas grandes e pequenas de *E. nigrita* reproduzem, porém estes autores não mencionam possíveis diferenças nas taxas reprodutivas destas duas classes de fêmeas. Desta forma, uma hipótese para explicar a variação intranidal no tamanho do corpo de *E. nigrita* estaria baseada na ausência de pressões de seleção, relacionadas às vantagens na produção de filhos(as) com tamanho ótimo, atuando sobre as fêmeas (ALCOCK *et al.* 1979, ALCOCK 1995a, MOLUMBY 1997).

Outro aspecto interessante relacionado à alocação sexual em Euglossini é que, até o momento, não se conhecem as razões que levam uma fêmea (ou associação de fêmeas) a produzir prole desviando grandemente da proporção sexual esperada de 1:1 (FISHER 1930) (tabela I, revisão em PERUQUETTI & CAMPOS 1997). Estudos que tratem destes problemas são necessários em Euglossini e, certamente, seus resultados contribuirão para ampliar nosso conhecimento sobre a adoção de diferentes estratégias de alocação sexual em Hymenoptera. Algumas espécies de *Eulaema* Lapeletier, 1841 e *Euglossa* Latreille, 1802 são especialmente interessantes neste sentido porque nidificam em cavidades artificiais colocadas no campo, permitindo o estudo detalhado de sua biologia em condições controladas (GARÓFALO 1994, CAMERON & RAMÍREZ 2001).

AGRADECIMENTOS

A Lúcio A. O. Campos pelo estímulo e apoio. A Paulo De Marco Jr pelos comentários e sugestões. À FAPESP pelo auxílio financeiro (processo no. 98/16390-0) durante a redação do

manuscrito. Este estudo foi desenvolvido quando o autor era bolsista de Iniciação Científica da FAPEMIG.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J. 1979. The relation between female body size and provisioning behavior in the bee *Centris pallida* Fox (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, Lawrence, 52 (3): 623-632.
- . 1995a. Persistent size variation in the anthophorine bee *Centris pallida* (Apidae) despite a large male mating advantage. *Ecological Entomology*, Oxford, 20: 1-4.
- . 1995b. Body size and its effect on male-male competition in *Hylaeus alcyoneus* (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of Insect Behaviour*, New York, 8 (2): 149-159.
- BULLOCK, S.H. 1999. Relationships among body size, wing size and mass in bees from a tropical dry forest in México. *Journal of the Kansas Entomological Society*, Lawrence, 72 (4): 426-439.
- CAMERON, S.A. & S. RAMÍREZ. 2001. Nest architecture and nesting ecology of orchid bee *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Journal of the Kansas Entomological Society*, Lawrence, 74 (3): 142-165.
- CAMPOS, L.A.O.; F.A. SILVEIRA; M.L. OLIVEIRA; C.V.M. ABRANTES; E.F. MORATO & G.A.R. MELO. 1989. Utilização de armadilhas para a captura de machos de Euglossini (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, 6 (4): 621-626.
- CANE, J.H. 1987. Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, Lawrence, 60 (1): 145-147.
- CAVALCANTI, I.F.A. 1996. Episódios El Niño, oscilação sul durante a década de 1986 a 1996 e suas influências sobre o Brasil. *Climanálise*, Cachoeira Paulista, (especial): 52-64.
- CROZIER, R.H. & P. PAMILO. 1996. *Evolution of social insect colonies. Sex allocation and kin selection*. New York, Oxford University Press, 306p.
- FISHER, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford, Clarendon Press, 230p.
- FLANDERS, S.E. 1965. On the sexuality and sex ratios of hymenopterous populations. *American Naturalist*, Chicago, 93: 489-494.
- GARÓFALO, C.A. 1994. Biologia de nidificação dos Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). *Anais do Encontro sobre Abelhas*,

- Ribeirão Preto, 1: 17-26.
- GERBER, H.S. & E.C. KLOSTERMEYER. 1970. Sex control by bees: a voluntary act of egg fertilization during oviposition. *Science*, Washington, D.C., **167**: 82-84.
- GOLFARI, L. 1975. **Zoneamento ecológico do Estado de Minas Gerais para reflorestamento**. Belo Horizonte, IBDF, 75p.
- KIRKPATRICK, M. & R. LANDE. 1989. The evolution of maternal characters. *Evolution*, Tempe, **43** (3): 485-503.
- KUKUK, P.F. 1996. Male dimorphism in *Lasioglossum* (*Chialictus*) *hemichalceum*: the role of larval nutrition. *Journal of the Kansas Entomological Society*, Lawrence, **69** (4 Suppl.): 147-157.
- MANLY, B.F.J. 1994. **Multivariate statistical methods. A primer**. London, Chapman & Hall, 2nd ed., 215p.
- MOLUMBY, A. 1997. Why make daughter larger? Maternal sex-allocation and sex-dependent selection for body size in a mass-provisioning wasp, *Trypoxylon politum*. *Behavioral Ecology*, Oxford, **8** (3): 279-287.
- MOURE, J.S. 1950. Contribuição para o conhecimento do gênero *Eulaema* Lepeletier. *Dusenya*, Curitiba, **1** (3): 181-200.
- MOUSSEAU, T.A. & C.W. FOX. 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolution*, Amsterdam, **13** (10): 403-407.
- PEREIRA-MARTINS, S.R. & W.E. KERR. 1991. Biologia de *Eulaema nigrita*. 1. Contrução de células, oviposição e desenvolvimento. *Papéis Avulsos de Zoologia*, São Paulo, **37** (13): 227-235.
- PERUQUETTI, R.C. & L.A.O. CAMPOS. 1997. Aspectos da biologia de *Euplusia violacea* (Blanchard) (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, **14** (1): 91-97.
- PERUQUETTI, R.C.; L.A.O. CAMPOS; C.D.P. COELHO; C.V.M. ABRANTES & L.C.O. LISBOA. 1999. Abelhas Euglossini (Apidae) de áreas de Mata Atlântica: abundância, riqueza e aspectos biológicos. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, **16** (Supl. 2): 101-118.
- ROUBIK, D.W. 2001. Ups and Downs in pollinator populations: when is there a decline? *Conservation Ecology* **5** (1): 2 [On line] URL: <http://www.consecol.org/Vol5/iss1/art2>.
- ROULSTON, T.H. & J.H. CANE. 2000. The effect of diet breadth and nesting ecology on body size variation in bees (Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society*, Lawrence, **73** (3): 129-142.
- SANTOS, M.L. & C.A. GARÓFALO. 1994a. Arquitetura de ninhos e duração do período de aprovisionamento de células de machos e fêmeas de *Eulaema nigrita* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Anais do Encontro sobre Abelhas Ribeirão Preto*, **1**: 161-170.
- SANTOS, M.L. & C.A. GARÓFALO. 1994b. Nesting biology and nest re-use of *Eulaema nigrita* (Hymenoptera: Apidae, Euglossini). *Insectes Sociaux*, Basel, **41**: 99-110.
- STERN, D.L. 1992. Male territoriality and alternative male behaviors in the euglossine bee, *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, Lawrence, **64** (4): 421-437.
- STROHM, E. & K.E. LINSENMAIR. 1997. Female size affects provisioning and sex allocation in a digger wasp. *Animal Behaviour*, Amsterdam, **54**: 23-34.
- TENGO, J. & B. BAUR. 1993. Number and size of oocytes in relation to body size and time of day in the kleptoparasite bee *Nomada lathburiana* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Entomologia Generalis*, Stuttgart, **18**: 19-24.
- VALVERDE, O. 1958. Estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. *Revista Brasileira de Geografia*, Rio de Janeiro, **1**: 3-82.
- WRIGHT, S.J. & C.P. SCHAIK. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*, Chicago, **143**: 192-199.
- WRIGHT, S.J., C. CARRASCO; O. CALDERÓN & S. PATON. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, Ithaca, **80** (5): 1632-1647.
- ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical analysis**. London, Prentice Hall, 4th ed., 633p.
- ZUCCHI, R.; S.F. SAKAGAMI & J.M.F. CAMARGO. 1969. Biological observations on a Neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology*, Hokkaido, **17** (2): 271-380.

Recebido em 11.XI.2002; aceito em 07.V.2003.