



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

MARIA NOEL CLERICI HIRSCHFELD

**ESTRUTURAÇÃO ESPAÇO-AMBIENTAL DA VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE
Eulaema nigríta LEPELETIER (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) NO
NORDESTE DO BRASIL**

Recife

2019

MARIA NOEL CLERICI HIRSCHFELD

**ESTRUTURAÇÃO ESPAÇO-AMBIENTAL DA VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE
Eulaema nigrita LEPELETIER (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) NO
NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Ecologia

Orientador: Dr. Artur Campos Dália Maia

Coorientador: Dr. Luiz Roberto R. Faria Jr.

Recife

2019

Catálogo na fonte:
Bibliotecária Claudina Queiroz, CRB4/1752

Hirschfeld, Maria Noel Clerici

Estruturação espaço-ambiental da variação morfológica de *Eulaema nigríta* Lepeletier no Nordeste do Brasil (Hymenoptera, Apidae, Euglossina) / Maria Noel Clerici Hirschfeld - 2019.

75 folhas: il., fig.

Orientador: Artur Campos Dália Maia

Coorientador: Luiz Roberto R. Faria Junior

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.
Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia
Animal. Recife, 2019.

Inclui referências e anexo.

1. Ecomorfologia 2. Variação morfológica 3. Abelha das orquídeas
I. Maia, Artur Campos Dália (orient.) II. Faria Junior, Luiz Roberto R.
(coorient.) III. Título

595.799

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-153

MARIA NOEL CLERICI HIRSCHFELD

**ESTRUTURAÇÃO ESPAÇO-AMBIENTAL DA VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DE
Eulaema nigrita LEPELETIER (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) NO
NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Ecologia

Aprovada em: 27/02/2019

BANCA EXAMINADORA

Prof^o. Dr. Artur Campos Dalia Maia (Orientador)
Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Luciana Iannuzzi (Examinador interno I)
Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Simão Dias de Vasconcelos (Examinador interno II)
Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Bruno Karol Cordeiro Filgueiras (Examinador externo)
Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Hace un tiempo, fruto de otro proceso académico y en otra realidad circundante, me vi frente a la necesidad de manifestar en palabras escritas todos los merecidos agradecimientos a quienes hicieron posible que este ser, necio y caminante, culminara un ciclo más de lo que hace parte de un sueño de vida, lucha y por lo tanto, existencia. El problema fue que por cuestión ideológica, y un tanto emocional, colocar nombres propios en un orden no aleatorio, me resultó lejano demás a la naturaleza de las intenciones que están por detrás del objetivo real de la legitimidad de estas palabras. Por eso, en aquel entonces y hoy de nuevo, recurro a la imaginación de quienes paren para leer estas líneas, pues para quienes se reconozcan en ellas, sin duda alguna, para ellxs van estas palabras:

A quienes me enseñaron por el placer de contar, a quienes me enseñaron a leer y escuchar. A quienes me enseñaron a arriesgar y caminar. A quienes no salieron de mi lado y siguen acá. A quienes se fueron y me enseñaron del desencuentro. A quienes estoy lejos pero siguen acá.

A quienes luchan. A quienes viven lo que cantan.

A quienes sueñan sin emblemas y con la mas pura creatividad.

A quienes me enseñaron a luchar y por quienes tengo motivo para luchar.

A quienes me enseñaron sobre identidad, raíz y autenticidad. A quien vive sin un rótulo de existencia virtual. A quienes me enseñaron sobre el compromiso, la coherencia y la honestidad.

A quien me escuchó y me dio esa, la más bella libertad. A quienes me enseñaron a amar sin categoría contractual. Al amor por conocer y por saber un poquito más.

Al amor por la búsqueda de alguna verdad. Al amor por quien camina observando y vive enseñando más allá de lo institucional.

Al amor por el compañerismo y la amistad.

Al amor por estas tierras, Nuestra América, y la libertad.

INFINITAS GRACIAS

RESUMO

Mudanças no ambiente podem alterar as pressões de seleção sobre as espécies, causando diferentes tipos de resposta tanto no nível da comunidade quanto no nível populacional, levando a uma diversidade de consequências para a sobrevivência dos indivíduos. A dinâmica da comunidade, interações entre as espécies, os padrões de ocupação do espaço, o comportamento de forrageamento ou as próprias características morfológicas dos indivíduos podem ser alvo de mudança perante ditas modificações nas condições ambientais. Neste cenário, a variação morfológica pode aumentar a capacidade da espécie para ocupar uma variedade de habitats, persistir em ambientes incertos e estabilizar as suas interações com outras espécies cuja incidência e números mudam ao longo do tempo e espaço. Examinamos assim, a variação morfológica em populações de *Eulaema nigrita*, uma espécie de abelha de ampla distribuição, que habita ambientes abertos, climaticamente extremos ou imprevisíveis e polinizadora de dezenas de espécies de plantas, coletadas em 13 localidades do Nordeste de Brasil, buscando entender como elas respondem às diferentes condições ambientais. Encontramos que as populações de *E. nigrita* avaliadas apresentaram grande variação morfológica tanto dentro das populações quanto entre elas (as populações variaram significativamente entre os locais) e que a sazonalidade tanto da temperatura quanto da precipitação foram as variáveis mais importantes para entender dita variação nos diferentes atributos morfológicos medidos. Contudo, nem todos os atributos morfológicos definidos variaram de igual forma e em resposta às mesmas variáveis nas mesmas escalas. Assim, os resultados apresentados fornecem evidências empíricas de como a variação morfológica é fundamental para entender as respostas das espécies aos ambientes, suas variações na disponibilidade de recursos, condições limitantes e a importância da variação morfológica na adaptação dos indivíduos a ambientes heterogêneos, tanto espacial quanto temporalmente, atenuando as flutuações sazonais e os efeitos potenciais que as mudanças climáticas podem ter sobre as comunidades de polinizadores nos serviços ecossistêmicos que eles fornecem.

Palavras-chave: Ecomorfologia. Variação morfológica. Abelha das orquídeas. Morfometria Geométrica. Ótimos sazonais. Efeito portfólio.

RESUMEN

Cambios en el ambiente pueden alterar las presiones de selección sobre las especies, causando diferentes tipos de respuesta tanto en el nivel de la comunidad cuanto en el nivel poblacional, llevando a una diversidad de consecuencias para la sobrevivencia de los individuos. La dinámica de las comunidades, las interacciones entre las especies, los patrones de ocupación del espacio, el comportamiento de forrajeo o las propias características morfológicas de los individuos pueden ser objeto de cambio ante dichas modificaciones en las condiciones ambientales. En este escenario, la variación morfológica puede aumentar la capacidad de la especie para ocupar una variedad de hábitats, persistir en ambientes inciertos y estabilizar sus interacciones con otras especies cuya incidencia y números cambian a lo largo del tiempo y el espacio. En el presente estudio se analizó la variación morfológica en diferentes poblaciones de *Eulaema nigrata*, una especie de abeja de amplia distribución, que habita ambientes abiertos, climáticamente extremos o imprevisibles y polinizadora de decenas de especies de plantas, colectadas en el nordeste de Brasil, buscando entender cómo ellas responden a las diferentes condiciones ambientales. Se encontró que las poblaciones de *E. nigrata* evaluadas presentaron gran variación morfológica tanto dentro de las poblaciones como entre ellas (las poblaciones variaron significativamente entre los locales) y que la estacionalidad tanto de la temperatura cuanto de la precipitación fueron las variables más importantes para entender dicha variación en los diferentes atributos morfológicos medidos. Sin embargo, no todos los atributos morfológicos definidos variaron de igual forma y en respuesta a las mismas variables en las mismas escalas. Concluimos que los resultados presentados proporcionan evidencias empíricas de cómo la variación morfológica es fundamental para entender las respuestas de las especies a los ambientes, sus variaciones en la disponibilidad de recursos, condiciones limitantes y la importancia de la variación morfológica en la adaptación de los individuos a ambientes heterogéneos, tanto espacial como temporalmente, atenuando las fluctuaciones estacionales y los efectos potenciales que los cambios climáticos pueden tener sobre las comunidades de polinizadores en los servicios ecosistémicos que ellos proveen.

Palabras llave: Ecomorfología. Variación morfológica. Abeja de las orquídeas. Morfometría geométrica. Óptimos sazonales. Efecto portaflóio.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	11
2.1	TRÂNSITOS EPISTEMOLÓGICOS: ALGUMAS QUESTÕES SOBRE MORFOLOGIA, FUNÇÃO E AMBIENTE	11
2.1.1	Estruturas morfológicas e a ideia de função em biologia	11
2.1.2	Influência do ambiente na morfologia	14
2.1.3	Variação morfológica	15
2.2	ECOLOGIA E MORFOLOGIA	18
2.2.1	Variação morfológica num contexto ecológico	19
2.2.2	Questões metodológicas: a Morfometria Geométrica como ferramenta de análise	21
2.2.3	Ecomorfologia de abelhas	22
2.2.3.1	<i>Eulaema nigrata</i> (Hymenoptera, Apidae, Euglossina) como modelo de estudo.....	24
3	SPATIAL-ENVIRONMENTAL STRUCTURATION OF THE MORPHOLOGICAL VARIATION OF THE ORCHID BEE <i>EULAEMA NIGRITA</i> (HYMENOPTERA, APIDAE, EUGLOSSINA) IN NORTHEASTERN BRAZIL	25
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	52
4.1	CONSIDERAÇÕES SOBRE OS APORTES DESTE TRABALHO PARA O CAMPO CIENTÍFICO: COMPROMISSOS TEÓRICOS, IDEOLÓGICOS E CONCEITUAIS	54
	REFERÊNCIAS	57
	ANEXO A- NORMAS DE SUBMISSÃO DE MANUSCRITO AO PERIÓDICO <i>Apidologie</i>	63

1 INTRODUÇÃO

Grande parte da teoria biológica e da compreensão dos sistemas ecológicos tem sido baseada em relações causais e determinísticas sobre o funcionamento dos sistemas. Desde o início do século XX, os ecólogos têm partido do pressuposto ontológico (que guiou a ciência desde Bacon e Descartes) de que o objeto se define a partir das partes que o compõem, de forma que é suficiente examinar a função das partes para entender a totalidade, i.e., a soma das partes. Para os sistemas definidos desde esta perspectiva, o meio é passivo e simplesmente impõe obstáculos aos organismos, e os sistemas são então divididos em partes, ao invés de serem considerados como totalidades. O resultado é uma concepção ontológica que pressupõe que os organismos não podem mudar o meio, que ele é fixo e que a evolução é uma confirmação do *status quo* em um universo estático (LEVINS & LEWONTIN 1985). Esta abordagem determinística que viu seu apogeu durante e após a Segunda Guerra Mundial, começou a ganhar grandes críticas com o avanço de estudos que mostraram a natureza dinâmica e não necessariamente linear dos sistemas naturais a meados do século XX (KEINRAD 2004).

Não é demais dizer que tais estudos mudaram a concepção do pensamento biológico. Para eles, os sistemas biológicos, embora permaneçam em estados estáveis, dado que esta é uma condição essencial para o desenvolvimento do ser vivo como tal, também podem experimentar mudanças espontâneas, que os levam a adotar estados com características diferentes dependendo das condições do médio (KEINRAD 2004). Dessa forma, eles passam por transições de fase, fenômenos comuns nos quais os sistemas passam por uma mudança abrupta em suas propriedades qualitativas, uma vez que um parâmetro relevante para o sistema cruza um valor crítico (CAMAZINE 2003). Essas variações não ocorrem em todas as direções, apenas naquelas que as dinâmicas locais e globais permitem (KEINRAD 2004), pois são elas que finalmente regulam e controlam os sistemas. Desta forma colocou-se a ênfase nas interações possíveis entre o ambiente e os organismos em todas as escalas, levando a uma mudança nos pressupostos historicamente constituídos na teoria biológica.

Talvez o exemplo mais importante seja o do DNA, molécula considerada a unidade ontológica única e básica da vida, porém que nas últimas décadas, com o descobrimento da possibilidade de que a relação genótipo-fenótipo possa não ser determinística, estática e direcionada, senão que os estados observados assim como qualquer outra dinâmica dos sistemas biológicos pode responder de diferentes formas, dependendo de variações no

ambiente como fonte estimuladora de câmbio, e que um leque de combinações é possível em razão das diversas interações, suas histórias, magnitudes e direções, não se limitando à compreensão das possíveis mutações e eventos aleatórios. A compreensão da importância da interação do genótipo com ambiente e as consequências sobre o fenótipo, tem significado uma mudança grande para o desenvolvimento das pesquisas biológicas nas diversas áreas, entre elas a Ecologia.

Em resposta ao meio, as espécies podem expressar mudanças em seu fenótipo que incluem ajustes muito finos em seu desenvolvimento, morfologia e fisiologia, e que podem aumentar a sobrevivência e persistência em novos cenários ambientais (VALLADARES et al. 2000). No nível populacional, a variação nas características morfológicas pode permitir a colonização e estabelecimento em vários habitats, alterando assim a amplitude ecológica de uma espécie (PIGLIUCCI 2001; SULTAN 2003). Pode fornecer ainda uma resposta inicial rápida às alterações ambientais, atuando como um ponto de partida para a mudança evolucionária subsequente (GHALAMBOR et al. 2007). Por estas razões, existe um crescente interesse em se compreender a prevalência e importância da variação fenotípica/morfológica de espécies assim como as causas e processos subjacentes, principalmente num cenário de mudanças climáticas.

Entretanto, uma limitação que se apresenta para os teóricos é a escassez de dados empíricos sobre as causas, padrões e consequências da variação ecológica dentro da população (BOLNICK et al. 2011). A maioria dos estudos empíricos de variação ecológica entre indivíduos simplesmente testa a hipótese nula de que indivíduos são idênticos, mas não quantificam ou analisam a magnitude da variação (DELLICOUR et al. 2017). Se o ambiente influencia o ser vivo em todos seus níveis, então é indispensável entender como o ambiente se vincula com as características dos seres vivos tais como a morfologia.

Nesse sentido, sabemos que variáveis bióticas e abióticas múltiplas controlam a diversidade, composição e flutuações temporais das comunidades de insetos (CARIVEAU & WINFREE 2015). Mas ainda o conhecimento é nebuloso em relação a como isto afeta a variação nos diversos atributos morfológicos e as funções que estes desempenham.

Neste cenário situa-se o presente trabalho, o qual é composto por três partes: i) uma fundamentação teórica que aborda questões tanto epistemológicas (na primeira parte) quanto metodológicas (na segunda parte) sobre o estudo da morfologia num contexto essencialmente teórico para além do ecológico; (ii) por um artigo a ser submetido ao periódico *Apidologie*,

produto da pesquisa realizada no transcurso do mestrado. A pesquisa teve como objetivo avaliar a variação morfológica de populações *Eulaema nigrita* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Euglossina) em diferentes localidades do Nordeste de Brasil, buscando entender como elas respondem às diferentes condições ambientais, verificando assim a existência de estruturação ambiental da variação de diferentes atributos morfológicos; e finalmente, (iii) as considerações finais, que neste trabalho visam de forma sintética enfatizar o papel da pesquisa científica no contexto acadêmico-científico e histórico-social em que se situa.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 TRÂNSITOS EPISTEMOLÓGICOS: ALGUMAS QUESTÕES SOBRE MORFOLOGIA, FUNÇÃO E AMBIENTE.

Existe um compromisso inerente à *praxis* científica que advém da necessidade de entender (definir e delimitar) o objeto de estudo que pretendemos analisar. A tarefa de definir nosso objeto não implica unicamente na sua delimitação num campo disciplinar específico, senão que passa pelo seu reconhecimento teórico enquanto corpo de conhecimento. Na biologia, a forma dos organismos aparece como um dos temas investigados há mais tempo (FORNEL & CORNEIRO 2012), e portanto um tema que tem gerado grandes debates desde então. A forma como ramo específico de estudo, porém, surgiu só no século XVIII, quando o poeta e naturalista alemão Johan von Goethe, definiu a “morfologia” como o estudo das formas orgânicas (FORNEL & CORNEIRO 2012). Definir morfologia para além do etimológico, e interpretá-la além de tal ponto, no entanto, não é uma tarefa tão simples, uma vez que sua definição pode variar dependendo do contexto, principalmente quando se considera o crescente interesse em estudos morfológicos ao longo das últimas décadas, onde uma diversidade de abordagens foi desenvolvida sob uma variedade de tópicos. Nesse sentido, Bock (1994) já chamava a atenção à necessidade de se identificar e definir essas abordagens e tipos de explicações em morfologia, de forma a se evitar o caos em forma de argumentos, tipos de testes contra observações empíricas e extrapolação de resultados e conclusões.

Nesse sentido, nas seções seguintes pretende-se definir e contextualizar a abordagem adotada na presente pesquisa de forma crítica, para assim contribuir nesse trânsito epistemológico intrínseco à realidade das pesquisas biológicas atuais que envolvem o estudo da morfologia num contexto inerentemente ecológico.

2.1.1 Estruturas morfológicas e a ideia de função em biologia

Os seres vivos são como tudo o que existe no Universo: matéria e energia organizadas de uma maneira específica, de um modo que nos define como tal. A vida pode ser entendida como uma propriedade emergente da organização da matéria e dos processos energéticos intrínsecos a ela. O que a distingue de todos os outros sistemas que podem ser definidos são os processos

de dissipação-condução desses dois componentes que ocorrem entre os seres vivos e entre eles e o ambiente em que se encontram (PERUNOV et al. 2014). Assim, um ser vivo podemos entendê-lo como um sistema de dupla ordem: estrutural e funcional, estático e dinâmico, que ocupa um lugar no espaço e no tempo (VALVERDE et al. 2015).

A organização estrutural é fundamental para entender as características dos sistemas biológicos. Dependendo da organização da matéria no espaço, os processos energéticos serão mais ou menos estáveis e eficientes, impondo restrições ao sistema e às funções que ele desempenha. Assim, embora os sistemas biológicos não possam alterar as propriedades físico-químicas da matéria e energia dentro das restrições mencionadas, as estruturas biológicas podem seguir um amplo espectro de opções, mais ou menos robustas e constantes, mais ou menos flexíveis ou adaptativas (DECHNIK 2014).

Definir a estrutura morfológica passa em grande parte por definir os limites e a escala de análise. A morfologia pode ser entendida como um processo espacial, onde a matéria é organizada com base em regras e relações energéticas específicas que definem os sistemas biológicos (KEINRAD 2004). Elas são influenciadas por fatores genéticos, funcionais, ambientais e comportamentais (WAINWRIGHT 1991), que fazem delas únicas e concretas. Porém, isto não significa que elas sejam estáticas e imutáveis, a morfologia assim como qualquer outro elemento dos sistemas biológicos, responde a processos e dinâmicas temporais. Portanto ela é objeto de evolução e pode variar dependendo dos diferentes mecanismos que atuam em relação ao contexto do qual faz parte.

Embora as estruturas sejam as constituintes concretas de um ser vivo, elas não seriam *per se* se não realizassem alguma função. Função em um sentido estrito pode ser definida como a atividade ou conjunto de atividades que podem realizar um ou vários elementos de uma vez, de forma complementar, a fim de atingir um objetivo (IRSCHICK & HENNINGSEN 2009), ou então como todas as propriedades físicas e químicas que surgem das estruturas em todos os níveis de organização (BOCK 1994).

Diferentes estruturas morfológicas podem ter a mesma propriedade funcional, assim como as propriedades funcionais dos organismos podem ser consequência do acoplamento de várias estruturas concretas subjacentes (WAINWRIGHT 2007). Esta característica onipresente da estruturação dos organismos resulta em variações entre as estruturas morfológicas que são neutras em relação à propriedade funcional, e as constituem como sistemas complexos no tamanho, na forma e nas suas propriedades funcionais que caracterizam o desempenho e

sobrevivência dos organismos, além de revelar uma série de dinâmicas evolutivas (HELMUTH et al. 2005).

Esses e outros fatores podem tornar difícil determinar completamente a base da natureza morfofuncional, já que muitas características de desempenho dependem da situação. No entanto, as propriedades funcionais são propriedades emergentes da “construção” do organismo (WAINWRIGHT 2007), representando o resultado final dos atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais dos mesmos (IRSCHICK & HENNINGSEN 2009). Ao final, as explicações para seleção natural não justificam necessariamente atribuições funcionais, elas explicam a configuração de uma determinada estrutura em virtude de considerações que incluem referências ao desempenho funcional dessa estrutura, mas não exclusivamente (CAPONI 2013). A associação entre morfologia e função é indissociável, mas não concreta e determinística no espaço-tempo.

Esta complexidade da relação entre morfologia e função inerente à natureza do estudo dos sistemas biológicos, tem sido protagonista de um intenso debate, principalmente num contexto ecológico-evolucionista. No geral, existem duas correntes que tentam definir esta questão. Por um lado, há aqueles que defendem que a morfologia existe e persiste porque desempenha uma função, e que a função é, por sua vez, uma consequência da morfologia existente (WRIGHT 1973), colocando a Seleção Natural como única fonte estruturadora e como única promotora de novidades evolutivas (NUNES-NETO & EL-HANI 2009), e, por outro lado, temos a abordagem de análise funcional de Cummins (CUMMINS 2002), que entende a função em um contexto sistêmico, colocando que os atributos não existem por causa de suas funções, pelo contrário, os processos que produzem a morfologia são "insensíveis" à função, definindo assim a função em termos das capacidades das partes dos componentes (CUMMINS 2002).

Ambas abordagens constituem os extremos epistemológicos na história recente dos estudos que envolvem questões morfofuncionais, e além das críticas que cada abordagem pode ter, ambas, assim como muitas outras propostas, são usadas hoje em dia. Esse argumento é suficiente para destacar a necessidade de aceitar o pluralismo como preceito no que tange as teorias sobre análise funcional e a própria entidade funcional. Tal afirmação deve-se principalmente ao fato de que a função não deixa de ser o efeito ou fenômeno que entendemos em virtude de suas consequências em cada caso de explicação (CAPONI 2010), então o contexto em que as explicações são desenvolvidas desempenha um papel fundamental. Como

Ponce coloca (PONCE 1987 *apud* CAPONI 2010, NUNES-NETO & EL-HANI 2009) “a relação entre os fins e as entidades funcionais deve ser baseada nas necessidades de conhecimento e inteligibilidade”, de modo que “fim” e “entidade funcional” desempenham um papel em virtude de sua posição dentro de um argumento explicativo.

2.1.2 Influência do ambiente na morfologia

Ao longo da história da biologia encontramos um debate recorrente em relação a quais processos determinam com maior vigor as características dos seres vivos. Do neolamarckismo que concebia a possibilidade de que os organismos herdassem de uma geração para outra características adquiridas durante seu próprio ciclo de vida, sendo a variação nas características das estruturas produto direto da influência do ambiente, à síntese moderna e o concomitante determinismo científico, onde se mantêm como foco a causalidade linear que implica uma visão determinista do fenótipo, o paradigma hegemônico em torno do estudo dos seres vivos foi mudando com o avanço do conhecimento. Na segunda metade do século XX perante uma “demanda epistemológica” que se faz necessária com o avanço das pesquisas, onde fica evidente a relação complexa existente entre genes e fenótipo, começam a aparecer novas abordagens. Tais abordagens sustentam que a atividade dos organismos tem um efeito sobre o ambiente em que eles existem em virtude de suas características estruturais, comportamentais e seu metabolismo, permitindo-lhes modificar as condições em que vivem, alterando assim, parte das pressões de seleção que enfrentam, ao mesmo tempo que o ambiente exerce uma influência sobre a regulação gênica que é restritiva de um lado e criativa pelo outro, pois abre possibilidades para o surgimento de novas variantes fenotípicas em diferentes contextos de desenvolvimento. Sob esta perspectiva que entende a relação entre genes-ambiente-fenótipo, desenvolvem-se uma série de pesquisas nas diversas áreas da Biologia, que ajudam a entender no seu conjunto as características dos seres vivos.

Em suma, considera-se que a sobrevivência dos indivíduos passa por exercer certas funções básicas (FERRY-GRAHAM et al. 2002). O desempenho de tais funções depende de (i) condições físicas adequadas (temperatura, umidade, pH, radiação, etc.), (ii) características morfológicas que tornam possível manter o sistema estável dadas as condições existentes, e (iii) da disponibilidade de recursos. Em termos de condições físicas, o desempenho de um indivíduo ocorre dentro de um intervalo específico dentro do gradiente ambiental (VIOLE et

al. 2007), tendendo a apresentar uma distribuição não homogênea do desempenho das atividades em relação aos valores das variáveis concebidas. Nesse sentido, a grande maioria das espécies apresentam um ótimo de funcionamento numa faixa específica de tolerância.

A morfologia neste contexto desempenha um papel fundamental, uma vez que é a conexão direta com o ambiente (todos os componentes externos ao sistema interagem ou podem interagir com ele). Além de influenciar a capacidade de desempenho do organismo, ela também influencia os padrões de uso de recursos, limitando a capacidade do indivíduo de realizar tarefas-chave (WAINWRIGHT 1991). É por essa razão que as pressões ambientais são consideradas um fator-chave na diferenciação morfológica (HESPENHEIDE 1973). Gaston et al. (2016), por exemplo, mostraram que as diferenças morfológicas dos peixes encontrados em quatro rios do leste da Índia refletem, direta ou indiretamente, a variação na velocidade da água. Exemplos como este são abundantes na literatura (ver GASTON 2003), e demonstram que a identificação da influência do habitat é essencial para entender os sistemas naturais.

2.1.3 Variação morfológica

Muitas investigações têm focado seus esforços na compreensão da variação dos atributos morfológicos, procurando compreender as adaptações morfológicas em diferentes espécies, sob diferentes condições ambientais e diferentes regimes de disponibilidade de recursos (BOCK 1994). No entanto, as espécies não são entidades uniformes (PIGLIUCCI 2012), e embora sejam mais comumente usados como unidades de análise, nem todas as populações, nem todos os indivíduos respondem da mesma forma às pressões ambientais (KAWECKI 2008). Indivíduos de diferentes populações também podem ser caracterizados por diferentes respostas morfológicas (VALLADARES et al. 2014).

Existem dois componentes básicos que determinam essa variação: a estrutura genética de uma espécie e sua plasticidade. Se por um lado, um genótipo pode produzir diferentes fenótipos quando expostos a diferentes condições ambientais ao longo do seu desenvolvimento (PIGLIUCCI 2005), o que é chamado de plasticidade fenotípica (KAWECKI, 2008), por outro lado indivíduos da mesma espécie podem apresentar uma estrutura genética diversa, o que leva à diferenciação fenotípica de alguns atributos entre os indivíduos (ALBERT et al. 2011). Por conseguinte, a observação de variações morfológicas

pode resultar de diferentes combinações de plasticidade, variabilidade genética e ambiental (BOLNICK et al. 2003), levando a que espécies possam conter alguns genótipos altamente plásticos, muitos genótipos não plásticos, alguns genótipos não plásticos, ou muitos genótipos plásticos.

Espera-se que as populações com composições genéticas contrastantes apresentem diferentes respostas de curto e longo prazo às mudanças ambientais. Essas variações também podem ser vistas a partir de diferentes escalas espaço-temporais e níveis de organização ecológica. Nesse sentido, Albert et al. (2011) distinguiram três níveis de variabilidade. O primeiro é a variação inter-populacional, em que as divergências nos valores dos atributos entre as populações de uma espécie podem ser devido a diferentes composições genotípicas nas populações, bem como à plasticidade da resposta genética para diferentes condições ambientais (por exemplo, clima, perturbações). O segundo nível é o de variabilidade interindividual ou intrapopulacional, onde se entende que a variabilidade nas estruturas (atributos) dentro de uma dada população pode ser devido à coexistência de diferentes genótipos e a plasticidade diferente entre estes diferentes genótipos contra condições ambientais tais como o stress (e.g., pH do solo), a disponibilidade de recursos, ou perturbações. Finalmente, o terceiro nível de variabilidade, versa sobre a capacidade de variabilidade intra-individual, em que os valores das características podem variar dentro de indivíduos ao longo do seu ciclo de vida, ou processos de aclimação.

Embora algumas dessas mudanças reflitam consequências inevitáveis de condições adversas, muitas delas são o produto da seleção natural que molda a capacidade de um organismo para sobreviver e se reproduzir em um mundo cujas condições variam de tempos em tempos e de lugar para lugar (BOZINOVIC 2007). Muitos exemplos de plasticidade fenotípica refletem a evolução de um sistema de desenvolvimento que tenta produzir diferentes atributos sob condições diferentes porque nenhum atributo é o mais adequado para todas as condições. A plasticidade facilita a capacidade de uma espécie para ocupar uma grande variedade de habitats (BOLNICK et al. 2011), persistir em ambientes incertos e estabiliza as suas interações com outras espécies cuja incidência e números mudam ao longo do tempo e espaço (VIOLLE et al. 2012).

Porém, embora exista uma variação genética da plasticidade na natureza, e possamos documentar que a seleção natural favorece certos tipos de resposta plástica, também deve haver limites para a evolução da plasticidade como uma propriedade adaptativa (PIGLIUCCI

2005), relacionada a restrições genéticas e/ou no desenvolvimento, ou custos incorridos pelas pressões seletivas locais que afetam o valor adaptativo, i.e. o desempenho dos indivíduos (GONZÁLEZ-SUÁREZ et al. 2013).

Além disso, muitos exemplos de plasticidade na natureza sugerem que quase qualquer característica de um organismo pode ser fenotipicamente plástica e quase todos os ambientes podem induzir uma resposta deste tipo (BOLNICK et al., 2003). Isto é verdade se observarmos de forma geral exemplos na natureza: cada característica responde a algum fator ambiental, e quase qualquer fator ambiental imaginável afeta alguma característica em algumas espécies. Sem dúvida, existem padrões gerais de plasticidade, por exemplo, todos os animais ectotérmicos produzem ovos maiores em temperaturas mais baixas, no entanto, a plasticidade pode ser muito específica (FERRY-GRAHAM et al. 2002). O desenvolvimento de certas características responde em espécies específicas a sinais específicos (BOLNICK et al., 2011). Atributos em espécies que respondem a um agente ambiental podem não responder da mesma forma a um diferente, e as mesmas características em espécies diferentes podem não responder ao mesmo agente ambiental. É por essa razão que é necessário especificar quais espécies e em resposta à variação em qual condição ambiental está baseando um estudo.

Portanto, fatores ambientais podem causar modificações fenotípicas alterando características morfológicas, fisiológicas e comportamentais. A variação morfológica pode ser considerada então, uma importante ferramenta adaptativa para a sobrevivência em ambientes instáveis e heterogêneos (SILVA et al 2009) incluindo aqueles que variam devido à interferência humana.

2.2 ECOLOGIA E MORFOLOGIA

Durante as décadas de 1950 e 1960, vários trabalhos, principalmente com aves (JAMES 1982), ativeram-se à análise de uma série de questões relacionadas aos conceitos de nicho, partição do habitat, estrutura da comunidade e diversidade intrataxonômica, usando medidas morfológicas simples como ferramentas para abordar questões ecológicas. A inclusão e compreensão de temas relacionados à origem evolutiva das restrições impostas pela fisiologia, morfologia e comportamento dos organismos, e a necessidade de uma compreensão clara dos custos e *trade off* entre diferentes características de várias espécies levou a que pesquisadores começassem a se perguntar quais particularidades de uma determinada espécie permitiam que

elas existissem na natureza sob determinadas condições. Este tema não era inteiramente novo para a ecologia, no entanto, foi somente na década de 1970 que essa visão evolucionária se tornou um elemento importante do pensamento ecológico.

Assim, no ano de 1975 em um artigo que examinou a relação entre características morfológicas e aspectos ambientais estritamente sob um prisma ecológico, Karr e James utilizaram pela primeira vez o termo “ecomorfologia” (BOCK 1994). Dois anos depois, Bock apresentou um trabalho que posicionou as ligações essenciais entre os desenvolvimentos até então independentes, mas paralelos, da Morfologia e Ecologia, formulando alguns fundamentos básicos e métodos para uma “ecomorfologia unificada” (LEISLER & WINKLER 1985).

A ecomorfologia seria então definida como o estudo da adaptação dos organismos a diferentes ambientes através das mudanças nas características morfológicas (BOCK 1997). Embora esse processo seja de real importância para a biologia evolutiva através do estudo da morfologia funcional, difere do conceito usual de ecomorfologia. Assim, Bock (1994) distingui três aspectos principais que diferenciam a ecomorfologia da morfologia funcional: (i) a questão básica é o do papel biológico e não o da função; (ii) observações de organismos que vivem em seu ambiente natural são necessárias, já a morfologia funcional pode ser realizada completamente em indivíduos em cativeiro; e (iii) a ecomorfologia depende dos resultados dos estudos morfológico-funcionais, enquanto a morfologia funcional pode ser feita independentemente de qualquer informação ecomorfológica.

2.2.1 Variação morfológica num contexto ecológico

A variabilidade na forma e tamanho dos indivíduos tem sido amplamente estudada para caracterizar a diversidade fenotípica, a evolução de um organismo ou a delimitação de táxons (DELLICOUR et al. 2017). Variações na morfologia podem ser observadas também intraespecificamente, quando as condições locais exercem uma pressão de seleção sobre formas ou tamanhos particulares, associadas com habitats fragmentados, temperatura, precipitação ou elevação (GERARD et al. 2018), de tal forma que, embora a variação morfológica constitua uma questão fundamental para a biologia evolutiva, ela é também um marco importante na ecologia.

Por um lado, processos ecológicos podem influenciar a morfologia. Com base na teoria ecológica clássica sobre a regra de montagem de comunidades proposta por Cody & Diamond (1975), podemos entender como os processos em um contexto ecológico podem moldar os padrões de morfologia observados. Distinguindo uma população, entende-se que as condições externas exercem uma pressão seletiva sobre um valor dos atributos que se considera ótimo. Os indivíduos com valores próximos a este suposto ótimo tenderiam a passar através do filtro externo (condições ambientais físicas e químicas) para crescer e reproduzir-se, enquanto que indivíduos com valores de atributos distantes não conseguiriam estabelecer-se (PIGLIUCCI 2005). Por outro lado, processos internos, regidos pelos processos dependentes da densidade como a competição, podem levar a que, partindo de uma população onde a maioria dos indivíduos têm valores dos atributos perto do ótimo, os indivíduos que possuem valores de atributos distantes destes valores tendem a se mover no espaço, ocupando outros ambientes (VIOLE et al. 2012).

Juntos, os processos externos e internos gerariam uma distribuição de valores dos atributos em torno do ótimo, estruturando o padrão de ocupação das populações, tanto no espaço quanto no tempo, de tal forma que para cada atributo poderia esperar-se que: (i) a média do atributo local é potencialmente diferente da média do atributo regional, e o valor do atributo modal é o valor do atributo ótimo dadas as condições externas, e (ii) os valores de atributos de cada local ficam em torno do valor ótimo com pequena variação, caso o processo externo seja mais influente, e variam muito em torno do ótimo caso os processos internos (dependentes da densidade populacional) sejam mais limitantes (PIGLIUCCI 2005).

Por outro lado, a morfologia também influencia a ecologia, limitando a capacidade do indivíduo de realizar tarefas-chave em sua história de vida, dado que a capacidade comportamental de um indivíduo define o leque de recursos ecológicos que ele pode potencialmente utilizar (WAINWRIGHT 1991). Continua existindo, porém, uma brecha entre os pressupostos teóricos de que a média estatística dos valores dos atributos captura o mais importante dos processos e dinâmicas ecológico-evolutivas, e os resultados de cunho empíricos mostrando que existe uma variação intraespecífica significativa que possui um papel fundamental nos próprios processos (VIOLE et al. 2012). A variação morfológica pode permitir que uma espécie lide com ambientes altamente sazonais ou ocupe diversos habitats. Mas, de forma mais sutil, a variação morfológica pode ter um efeito substancial sobre uma variedade de processos ecológicos e, portanto, agir como uma influência

importante sobre quais as espécies que vemos, onde e em que densidade populacional (BOLNICK et al. 2011). Nesse sentido, um número cada vez maior de estudos documentou a importância da variação intraespecífica em muitos processos evolutivos e ecológicos (VIOLE et al. 2012).

Bolnick et al. (2011), por exemplo, construíram um marco para entender os efeitos ecológicos da variação, distinguindo seis mecanismos que explicam como a variação morfológica pode intervir na ecologia de comunidades. Os quatro mecanismos que se mostraram empiricamente mais robustos foram:

a) desigualdade de Jensen: quando uma interação ecológica depende não-linearmente do atributo de uma espécie, a variação em torno da média do atributo pode alterar a força média de interação. Portanto, populações com a mesma média de atributo, mas variâncias diferentes, terão forças de interação médias diferentes, alterando assim as taxas demográficas e a dinâmica da comunidade (ver DOEBELI & DE JONG 1999);

b) *increased degree*: a variação intraespecífica do atributo pode alterar o número e a força das interações interespecíficas de uma espécie, alterando a topologia e a dinâmica das redes de interação das espécies. Em suma, o que afeta é a amplitude do nicho (ver VELLEND 2006);

c) efeito portfólio: a variação intraespecífica do atributo pode proteger as populações de flutuações extremas na densidade populacional (ver DOEBELI & DE JONG 1999);

d) dinâmica eco-evolutiva adaptativa (*adaptive eco-evolutionary dynamics*): a variação hereditária intraespecífica permite uma evolução adaptativa em resposta a interações ecológicas. A evolução pode então ocorrer em escalas de tempo proporcionais à dinâmica populacional (ver JONES et al. 2009).

Podemos então distinguir duas categorias gerais quanto ao efeito da variação nos processos ecológicos apresentados: (i) efeitos ecológicos diretos na variação dos atributos, independentemente de herança, como nos primeiros três casos e (ii) efeitos indiretos resultantes da variação genética que permite uma dinâmica eco-evolutiva como no último.

Assim, embora as relações entre seleção natural, fisiologia e morfologia sejam multidirecionais, uma vez que a seleção natural atua na performance dos indivíduos, e, atributos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos determinam e limitam o próprio desempenho e o repertório comportamental, o estudo da morfologia é parte essencial para o

entendimento da ocorrência e, por conseguinte, da distribuição de espécies nos espaços ambientais (BOZINOVIC 2007).

2.2.2 Questões metodológicas: a Morfometria Geométrica como ferramenta de análise

A morfometria, teve seu início no final do século XIX com os trabalhos de Francis Galton, Weldon e Karl Pearson, que estudaram a variação na forma dos organismos através de correlações entre medidas de distâncias em estruturas biológicas (FORNEL & CORDEIRO 2012). A obra *On Growth and Form* de 1917 de D'Arcy W. Thompson é considerada um marco na consolidação da morfometria, já que nela Thompson analisa a mudança na forma de organismos através de uma abordagem geométrica, embora desprovida de rigor estatístico (MONTEIRO & REIS 1999). O termo morfometria propriamente dito foi utilizado pela primeira vez em 1965 por Blackith, referindo-se aos estudos que analisavam de maneira quantitativa a variação na forma dos organismos, relacionada tanto a forma como ao tamanho (ROHLF & MARCUS 1993; FORNEL & CORDEIRO 2012). Porém, apenas em 1984 com os trabalhos de Goodall, Kendall e Bookstein (MARCUS et al. 1996) é que se considera o aparecimento do campo de pesquisa denominado morfometria geométrica, definindo o mesmo como “o estudo estatístico da variação da forma em relação a fatores causais” (BOOKSTEIN 1991).

A morfometria é um bom método de pesquisa que se especializou na variação da forma e sua covariação com outras variáveis (BOOKSTEIN 1991). O método morfométrico geométrico combinado com análise estatística multivariada pode capturar as mudanças morfológicas gerais de forma e evitar a perda de informações da estrutura (ROHLF & MARCUS 1993), podendo expressar com precisão as características da forma biológica e fornecer informações completas sobre a forma dos indivíduos, comparando com a análise morfométrica tradicional baseada na relação entre dimensões lineares (FORNEL & CORDEIRO 2012). Segundo Rohlf e Marcus (1993), em relação à morfometria tradicional a morfometria geométrica é mais eficiente em capturar a informação relacionada à forma dos organismos e apresenta uma maior robustez estatística. Porém, para estudos de tamanho a morfometria tradicional é suficiente para captar a variação nas estruturas morfológicas.

Devido a estas vantagens, a morfometria geométrica é amplamente aplicada para estudos de quantificação da forma dos organismos relacionados à ontogenia (trajetória ontogenética),

variação geográfica intraespecífica, taxonomia, sistemática, evolução de caracteres morfológicos, dimorfismo sexual, questões funcionais e biomecânicas das formas biológicas e ecomorfologia (FORNEL & CORDEIRO 2012). Além de que as estruturas de origem biológica que podem ser analisadas com técnicas de morfometria geométrica são quase infinitas, os estudos vão desde nervuras de asas e carapaças de insetos passando por toda sorte de estruturas ósseas, conchas, escamas até pegadas fósseis de dinossauros (FORNEL & CORDEIRO 2012). Por todas estas questões, nas últimas décadas as diferentes técnicas de morfometria vêm sendo extensivamente usadas, devido à massiva popularização dos programas de aquisição de dados e pacotes estatísticos de fácil acesso (FRANCOY et al. 2016), o que a constitui como uma poderosa ferramenta de análise.

2.2.3 Ecomorfologia de abelhas

Vimos que existe uma relação direta entre as características morfológicas e as condições ambientais. Nesse contexto, a variação morfológica pode ser considerada uma importante ferramenta adaptativa para a sobrevivência em ambientes instáveis e heterogêneos (PARSONS 1990), incluindo aqueles que variam devido à interferência humana (SILVA et al. 2009). Insetos constituem o grupo de animais mais diversificado do planeta e apresentam um grau particularmente alto de variabilidade, assim como caracterizam-se por responder de forma rápida às mudanças ambientais dado seu rápido ciclo de vida e altas taxas de reprodução (DELLICOUR et al. 2017). Assim, é esperado que atributos morfológicos variem de espécie para espécie e dentro delas, influenciadas pelas condições dos ambientes.

Tradicionalmente, ecólogos buscam entender os padrões de variação do tamanho das espécies ao longo de diferentes gradientes ambientais, como reflexo do efeito de controlar a disponibilidade de recursos e condições limitantes (como temperatura, precipitação e estação do ano) no tamanho do corpo e gasto de energia (GREENLEAF et al. 2007). Nesse sentido, entre varias hipóteses propostas, destacam-se duas regras que tentam explicar a distribuição das espécies em relação às características morfológicas, a regra de Bergmann e a regra de Allen. Bergmann afirma que, para duas espécies semelhantes que diferem em tamanho, esperaríamos que as espécies maiores habitassem climas mais frios (BLANCKENHORN & DEMONT 2004). A regra de Allen, por outro lado, afirma que as extremidades do corpo ou partes “salientes” são relativamente mais curtas nas regiões mais frias (PEAT et al. 2005).

Estas regras são comumente aplicadas em endotermos como mamíferos e aves e em alguns insetos grandes, como algumas espécies de abelhas (PEAT et al. 2005). Porém, pesquisas sobre padrões latitudinais em abelhas são geralmente pouco estudados (PEAT et al. 2005), embora vários estudos constatem que as abelhas assim como outras espécies respondem de maneiras diferentes a diferentes variáveis do ambiente (BRITO et al. 2018).

Dessa forma, com o intuito de entender os padrões ecomorfológicos de abelhas, Gérard et al. (2018) avaliaram 615 espécies de abelhas de 21 gêneros registrados na região Paleártica. Eles observaram que para todas as espécies de abelhas avaliadas, o tamanho médio do corpo aumentou com as latitudes mais altas, seguindo a regra de Bergmann. No entanto, considerando os gêneros de abelhas separadamente, três mostraram uma tendência inversa, três não apresentaram relação significativa e quatro foram consistentes com o que se observou em nível específico.

Outro exemplo recente é dado por Classen et al. (2016), que avaliaram atributos morfológicos e funcionais de comunidades de abelhas ao longo de um gradiente altitudinal e observaram que, enquanto o número de espécies de abelhas com grandes tamanhos corporais diminuiu com a elevação, os indivíduos de cada espécie se tornaram em média maiores, resultando em tendências contrastantes nos parâmetros morfométricos no nível de comunidade vs população. Além disso, o tamanho do corpo dos indivíduos dentro de cada comunidade de abelhas se tornou menos variável em altitudes mais elevadas, em grande parte como resultado de uma perda não aleatória de espécies, mas em paralelo com um declínio na variância intraespecífica, sugerindo um forte efeito do filtro ambiental com o aumento da elevação, exercendo mais força sobre a seleção de valores de atributo “adequados” a essas condições.

Assim, fica demonstrado como – ainda que de diversas formas – as comunidades de abelhas são fortemente influenciadas por fatores climáticos. Isto, como já demonstrado em outras seções do trabalho, é fundamental para a compreensão da ecologia destas espécies, uma vez que variações na morfologia influenciam a maneira como os organismos percebem e utilizam o ambiente, acarretando em consequências no valor adaptativo das abelhas (GREENLEAF et al. 2007; RAMÍREZ et al. 2015) e por conseguinte, na sua capacidade reprodutiva (SILVA et al. 2009).

2.2.3.1 *Eulaema nigrita* (Hymenoptera, Apidae, Euglossina) como modelo de estudo

Existem evidências de que o clima afeta atributos morfológicos de abelhas euglossinas, tais como o tamanho de seus corpos (PERUQUETTI 2003; Silva et al. 2009; Brito et al. 2018). Estes insetos se caracterizam por uma alta capacidade de voo e experimentos de marca e recaptura revelaram distâncias percorridas de 4 a 6 km (POKORNY 2014).

As abelhas do gênero *Eulaema* são de grande porte, apresentando cerdas densas e tegumento desprovido de matiz de coloração metálica em suas cabeças e mesossomo (SILVEIRA et al 2002). Essas espécies constroem ninhos em cavidades de árvores, geralmente construídos com lama e fezes misturadas com substâncias glandulares e/ou resinas (SANTOS & GARÓFALO 1994). Esta espécie é abundante em áreas abertas, como o Cerrado (SILVA & DE MARCO 2014), bem como em paisagens degradadas e antropizadas (TONHASCA et al. 2002; NEMÉSIO & SILVEIRA 2006). A espécie ocorre do sul do México ao sul do Brasil e norte da Argentina (ROUBIK & HANSON 2004) e poliniza mais de 70 espécies vegetais diferentes (KLEINERT et al. 2015).

Dada a facilidade de captura e identificação da espécie, sua ampla distribuição e grande abundância em diferentes ambientes e épocas do ano, além das suas características morfológicas que facilitam o levantamento de dados morfométricos, escolhemos utilizar *Eulaema nigrita* como modelo de estudo para tentar responder questões ecomorfológicas que visam compreender, através da morfologia, a relação entre os indivíduos e as mudanças nos ambientes, não só pelos efeitos ecológicos que a variação nas características morfológicas podem apresentar sobre os diferentes níveis de organização ecológica, mas também pela própria necessidade de conhecer os processos que estão por trás da adaptação das espécies às mudanças ambientais.

Manuscrito a ser enviado ao periódico *Apidologie*

Spatial-environmental structuration of the morphological variation of the orchid bee *Eulaema nigrata* (Hymenoptera, Apidae, Euglossina) in northeastern Brazil

Maria Noel Clerici HIRSCHFELD¹, Artur Campos Dalia MAIA¹, Luiz Roberto Ribeiro FARIA Jr.²

¹*Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901, Recife, Brazil*

²*Laboratório de Biodiversidade Neotropical, Universidade Federal da Integração Latino-Americana, 85866-000, Foz do Iguaçu, Brazil.*

Corresponding author: maria.clerici.h@gmail.com

Morphological variation of the orchid bee *Eulaema nigrata*

Abstract - Changes in the environment may alter selection pressures on species. Morphological variation can increase a species' ability to occupy a variety of habitats, persist in uncertain environments and stabilize its interactions with other species whose incidence and numbers change over time and space. In this sense, we examined the variation of morphological variability in populations of *Eulaema nigrata*, trying to understand how they respond to different environmental conditions. Our results suggest that localities with different environmental characteristics influence different morphological characteristics of shape and size, finding a morphological structuring in the environmental space. The variation in environmental factors, such as temperature and rainfall, led to variation in morphological responses; however, not all defined morphological attributes varied in the same way and in response to the same variables. Findings emphasize the importance of considering the seasonal fluctuations and potential effects that climate change can have on pollinator population and the ecosystem services they provide.

Ecomorphology / Morphological variation / orchid bee / Seasonal optimum/ Portfolio effect

INTRODUCTION

Understanding and predicting species responses to environmental changes and how these responses vary along landscape gradients or among habitats persist as key issues in ecology (Williams et al 2010). Changes in abiotic conditions can suscite direct alterations in the biotic component, either in species distribution patterns with consequent effects on the metapopulation dynamics, in the interaction networks, or in the attributes that characterize them, such as morphology (Yates & Andrews 2011).

The morphology of organisms is directly connected to their environment. In addition to influencing individual performance, morphology affects its patterns of resource use, limiting its capacity for development (Wainwright 1991). Measures of morphological attributes influenced by the ecology of species, their use of habitat and evolutionary history may then be as important as measures of richness and composition in the perception of differences in the structure of communities in different landscape contexts and at different levels and regimes of disturbance (Yates & Andrews 2011). On the other hand, morphology is a promising tool based on its rapid response to changes in the environment, as well as easy measurability and analysis, thus making it a key element in predicting and understanding species ecology (Chevin et al., 2010). Attributes such as body size, for example, that influence the spatial scale in which organisms perceive their environment and manage access to different resources (Peru et al., 2010; Cariveau & Winfree 2015), can affect the species turnover among habitats or along environmental gradients (Cariveau & Winfree 2015). In this sense, many investigations have focused on the understanding of the variation of morphological attributes, trying to recognize the morphological adaptations of species under different environmental conditions and resource availability regimes (Bock 1994).

It is known, however, that species are not uniform entities (Pigliucci 2012) and, although they are the most commonly used units in ecological analysis, not all populations, and not all individuals of a given species respond in the same way to environmental pressures (Kawecki 2008). Conspecific individuals from different populations may also exhibit variation in their morphological responses to the environment (Valladares et al., 2014). Different ecotypes of a species are thus distinguished, as results from the adaptation to varied regional factors of climate and vegetation (Turrill 1946).

Understanding the inter- and intraspecific morphological variation is paramount, since it enables a given species to occupy a variety of habitats (Bolnick et al., 2011) and persist in uncertain environments (Valladares et al., 2014), and also stabilizes its interactions with other species (Violle et al. 2012). It constitutes an important adaptive element for survival in unstable and/or heterogeneous environments (Parsons, 1990), including those that vary due to human interference (Silva et al., 2009).

There are two basic components that determine such variation: genetic structure and phenotypic plasticity (Violle et al., 2012). However, depending on the scale and in a specific context, genetic variability and phenotypic plasticity may cause similar effects on communities and populations (Violle et al., 2012). Thus, depending on the objective, measuring all the phenotypic variation (i.e., *ipso facto* morphological variation of the attribute) in natural populations seems to be methodologically sufficient and adequate (Valladares et al., 2014).

As observed in several groups of holometabolous insects, bee populations are strongly influenced by climatic factors (Brito et al., 2018), as well as by the variability in the availability of food resources (e.g. floral nectar and pollen), which in turn also fluctuate in response to climatic variables (Ramirez et al., 2015). Morphological variation may play a key role in allowing the persistence of individuals or populations of bees in different environments that present varying environmental characteristics to them (Chevin et al., 2010). Bees belonging to the tribe Euglossini (Hymenoptera, Apidae) are an important group of anthophilous insects and pollinators in Neotropical ecosystems (Bawa 1990; Abrahamczyk et al., 2011; Nemesio & Vasconcelos 2013). Male euglossine bees characteristically collect fragrant compounds in flowers from different plant families, a relationship that often presents a high degree of insect-host selectivity mediated by olfactory attraction (Eltz et al., 2006). They have a prominent role as long-distance pollinators and maintainers of the gene flow of plant species with low natural population densities (Dressler 1982), especially orchids (Orchidaceae), since few insects have a potential to consistently carry pollen within foraging areas of tens of kilometers (Pokorny 2014). *Eulaema (Apeulaema) nigrita* Lepeletier, 1841 is an abundant, easily recognizable species whose males are known visitors and effective pollinators of more than 70 plant species (Kleinert et al. 2015). It is widespread, found in open areas (Alvarenga et al. 2007) and anthropized matrices (Nemésio & Silveira 2006) from Costa Rica to south of Brazil (Nemésio 2002; Roubik & Hanson 2004). The species has

caught particular attention for its role in the reproductive success of a number of native and economically important species, such as guabiroba *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae), Brazil nut (*Bertholletia excelsa* HBK; Lecythidaceae), guava (*Psidium guajava* L.; Myrtaceae) and fragrant grenadilla (*Passiflora alata* Curtis; Passifloraceae) (da Silva et al., 2012). Some studies have demonstrated variability in body size of male *E. nigrita* related to the strong interaction of these individuals with vegetation and rainfall regimes (Peruquetti 2003). However, we know little about the critical variables of the population dynamics, the limits of their physiological tolerances, their ecological restrictions and the variations in their own morphological characteristics (Williams et al., 2010).

In this sense, and due to the importance of fragrance-seeking male euglossine bees as pollinators and the potential biological and ecological characteristics of *E. nigrita* as a study model to answer ecomorphological questions, we examined the variation of morphological variability in populations from different locations in northeastern Brazil, attempting to understand how they respond to different environmental conditions and verifying the existence of environmental structure on the variation of different morphological attributes.

MATERIAL AND METHODS

We analyzed a total 390 male specimens of *E. nigrita* collected in 13 different localities in northeastern Brazil (Table I), all of which deposited in the Entomological Collection of Universidade Federal de Pernambuco (UFPE). The criteria for material selection were that individuals must have been collected using the same sampling method and within the same time frame (collection expedition) at each site, considering only those collections represented by at least 20 specimens.

We based our choice of morphological features on the evidence that they are directly linked to the target organism's performance in a set of environmental conditions or ecosystem processes. For the morphometric analysis, the following morphological attributes of each individual were considered: (i) body size: measurement of the intertegular distance, which can accurately approximate the total size of the individual (de Paula 2009). This attribute is related to the spatial scale in which organisms perceive their environment and rule the access to resources of various types (nutrients, nesting sites) (Peruquetti 2003), affecting characteristics associated with flight capacity and adaptive value (Greenleaf et al., 2007); (ii)

size of the anterior and posterior wings: the wings on the left side of each individual were dissected and mounted between blade and cover slip. Wing shape and size are essential characteristics for flight performance, foraging and dispersal skills (Dellicour et al., 2017); (iii) size of the posterior tibia: a highly modified structure in fragrance-seeking male euglossine bees, where the fragrant compounds are stored by the insect post active collection (Mattozo et al., 2011), thus being related to the availability of resources. The measurements of each attribute were made from photographs obtained with a stereomicroscope model Discovery V12 - Carl Zeiss SE64, coupled with AxioVision Software.

Data analysis

Eighteen (18) homologous anatomical landmarks were defined on the anterior wings, and six (6) on the posterior wings (Figure 1) using tpsDig2 version 2.12 (Rohlf 2015). In order to minimize the differences between the corresponding anatomical landmarks, a generalized analysis of Procrustes (Generalized Procrustes Analysis GPA) was performed to remove the effects of position (translation), size (proportionalisation) and orientation (rotation) of the photos. The Cartesian coordinates of each landmark were recorded and used as input data in the software MorphoJ 1.05f (Klingenberg 2011) to perform the morphometric analysis. For the analysis of the tibiae, six (6) anatomical landmarks were plotted to calculate and extract the centroid size, also in MorphoJ (Figure 1).

The variations in shape and size of structures were analyzed separately. For the shape analysis the images of the anterior and posterior wings were aligned using distance from Procrustes and data were analyzed through analysis of canonical variables (CVA) and Procrustes ANOVA. For the analysis of the variation in the size of attributes, the centroid size, defined as the square root of the sum of the square distances of all the anatomical landmarks to the centroid (center of gravity; Klingenberg 2011) from the anterior and posterior wings and tibia were extracted in MorphoJ. To analyze whether the variation in size of attributes differs between populations, i.e. between the different environments, a Procrustes ANOVA was made.

The kurtosis of the centroid size variation, measures that exploit the distribution of the values of the attribute in relation to the mean, were calculated. Kurtosis is a scatter measure that characterizes the “flattening” of the resulting curve (Toledo & Ovalle 1985) compared to

a standard normal curve. Depending on its value, we can evidence different behaviors in the variation of the data. Kurtosis represents the relative intensity of the distribution of characteristics around the mean, as well as the weight of their tails. A platykurtic curve reflects a high morphological variation (Enquist et al., 2015). The lower the value of the kurtosis, the more leptokurtic the curve is, reflecting in a smaller variation in values around the mean (Enquist et al., 2015, Bagousse-Pinguet et al 2017). In addition, (iv) the index of variation of each attribute was calculated, defined as the ratio between the variation of each attribute in the population by its total variations considering all the populations. The measures of kurtosis and the index of variation of each attribute were later used as response variables for the spatial-environmental structuring analysis.

To test the relationship between the morphological variation and climatic and spatial variables, i.e. spatial and environmental structuring, a model selection approach based on Akaike Information Criterion (AIC) was used. The delta AIC (Δi) value for each model, i.e., the difference between the AIC value for that model with the lowest AIC in the set, was used to evaluate the plausibility of the candidate models. We also considered the Akaike weights (W_i) of the models to evaluate the relative amount of evidence for the best model (Burnham & Anderson 2002). The model selection was performed using the mean, kurtosis and variation index of each attribute as dependent variables. In addition, a Principal Component Analysis (PCA) was performed with the mean values of each population for each attribute, in order to use the first axis (PC1) as the response variable, defined as “total morphology” (TM). The most important climatic variables for the species were selected according to data from other studies (Aguiar et al., 2013, Ramírez et al., 2015). The data of rainfall, rainfall seasonality, temperature and temperature seasonality of each collection locality, obtained in the WorldClim database (Fick & Hijmans 2017) (2.5 arc-minutes resolution), were normalized and used as explanatory variables in subsequent analyzes. The spatial variables were determined by means of the analysis of Principal Coordinates of Neighbor Matrices (PCNM), from the geographical coordinates of each sample unit, using as truncation criterion the maximum distance in the minimum spanning tree. The PCNM produces the spectral decomposition of the spatial relations between all the sample plots, generating variables that represent different spatial structures (Dray et al. 2006). Given the small sample size ($n < 30$) we use only the first two vectors representing different spatial scales. This spatial predictors

are necessary to understand the fraction of the results that could be explained by the spatial distribution among the collection sites.

Homoscedasticity and normality of the residues were previously tested with the Levene and Shapiro-Wilk tests, respectively. Analyzes were computed with the packages *mass* and *vegan* for performed model selection in R v.2.11.1 (R Development Core Team 2010), Past v.3.20 (Hammer et al., 2001) and MorphoJ (Klingenberg 2011) available free of charge from the following Internet links: [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>] and [http://www.flywings.org.uk/morphoj_page.htm].

RESULTS

Analysis of shape

We found statistically significant shape variation in both the anterior ($F = 2.37$ $p < .0001$) and posterior ($F = 3.25$ $p < .0001$) wings according to the Procrustes ANOVA. The first two axes of the analysis of canonical variation (CVA) of the anterior wings explained 45.76% of the variance (CVA1 explained 26.6% and CVA2 explained 19.1%). The plot of the individuals on the first two CVA axes showed some degree of superposition of the individuals of all localities, with a tendency to separate them, indicating similarities between the individuals of the more arid environments (BA, PI, CSF) and between the coastal environments (STAG, GO and IG). The Mahalanobis distance varied from 1.4948 (between CA x MA) to 3.5047 (between TER x CR) and the Procrustes distances varied from 0.0048 (between IG x STAG) to 0.0141 (between TER x CR), presenting a similar pattern. In the posterior wings, the first two axes of the analysis of canonical variation explained 55.4% of the variance (CVA1 32.8% and CVA2 22.6%). Similarly to what was found for the anterior wings, we evidenced the formation of groups significantly different from each other. However, the posterior wings diverge less between pairs of populations compared to the anterior wings. The Mahalanobis distance varied from 0.05169 (between PI x STAG) to 1.8925 (between TER x JM) and the Procrustes distances varied from 0.0045 (between PI x STAG) to 0.0259 (between BA x IG), presenting a similar pattern. The results can be assessed in Tables II and III, where Mahalanobis and Procrustes distances and their significance between paired localities are presented.

Analysis of size

The intertegular distance ranged within the populations from 5073 to 5328 μm (CB and CA respectively; see Table IV for values); the centroid size of the tibiae ranged from 7.2758 to 7.298 (MAR and IG); the average size of the anterior wing (centroid size) between 7,5486 and 7,5698 (JM and EM); and those of the posterior wings varied between 6.4967 and 6.5315 (CB and PI).

The most variable attribute, considering all the populations in the study, was the intertegular distance, whereas the less variable was the size of the anterior wings (Table IV). JM, EM and STAG are the populations with the lowest index of variation for all attributes in general, with CSF and CR presenting the highest variation indexes. TER and PI, as well as BA and GO, have high variation indexes for some attributes. BA was most variable in relation to the size of both the anterior and posterior wings, but not in relation to the intertegular distance nor tibia size; TER and PI were characterized by pronounced variation in the intertegular distance, and GO presented higher variation indexes in tibia and anterior wing sizes in relation to the remainder populations.

We found statistically significant variation in the size of the posterior wings ($F = 2.25$ $p = 0.0025$), as well as in the intertegular distance ($F = 4.48$ $p < 0.0001$) among the different locations evaluated, i.e. individuals of the same populations are more morphometrically similar to each other than to individuals from populations occurring in different localities. We did not find significant difference in the size of the anterior wings ($F = 1.74$, $p = 0.056$) nor in the size of the tibiae among populations of the different localities ($F = 0.90$ $p = 0.54$). The kurtosis shows the variation related to the distribution of the mean values. Most of the attributes presented platykurtic curves. Histograms with kurtosis values can be seen in Figure 2.

Analysis of the spatial-environmental structuring

Results of the Model Selection are presented in Table V. The intertegular distance (ID), the kurtoses of ID and the total morphology (scores extracted from PC1 of the morphological PCA) were better explained by the model that included only temperature seasonality (Figure

4). In more seasonal environments individuals are on average larger ($R^2 = 0.41$ $p < 0.05$) and populations vary more, i.e., kurtosis curves are more platykurtic ($R^2 = 0.39$ $p < 0.05$) (Figure 3).

The model that includes the temperature, precipitation seasonality and PCNM1 was the one that best explained the variation in size of the anterior wings among populations ($R^2 = 0.66$ $p < 0.05$), and thus individuals with larger wings were found in environments with more pronounced temperature seasonality, lower precipitation seasonality and belonging to populations geographically closer to one another. The variation in the posterior wings had a negative relation with precipitation seasonality, and positive with the distance between populations ($R^2 = 0.67$ $p < 0.05$), i.e. individuals with larger wings from populations located at sites with less pronounced precipitation seasonality and closer to one another. In relation to the tibiae, it was observed that in populations living in areas with a higher mean of precipitation and geographically closer to one another, more platykurtic curves were observed ($R^2 = 0.68$ $p < 0.05$), i.e. the size of the tibiae varies more around the mean, thus showing no uniformity of values within populations as the average precipitation increases in the studied sites.

DISCUSSION

Localities with different environmental characteristics influence different morphological characteristics of shape and size in populations of *E. nigrita*. As expected, the variation in abiotic environmental factors, such as temperature and rainfall, led to variation in morphological responses; however, not all defined morphological attributes varied in the same way or in response to the same variables on the same scales. While measurements of body size (inferred by ID) and wing size were significantly influenced by temperature and/or rainfall seasonality, tibia size was not related to any of the analyzed variables.

In environments with more pronounced temperature seasonality we found individuals with larger body size and anterior wings, and in environments with a more seasonal rainfall regime individuals presented smaller wings, both anterior and posterior. On the other hand, when we take into consideration the results of intraspecific morphological variation inferred from kurtosis, we observed a heterogeneity of responses in the populations. Populations with greater variation in body size (more platykurtic curves) tend to occur in environments with

more pronounced temperature seasonality, whereas populations with greater variation in the size of the tibiae were associated with environments with higher average annual rainfall. The wing variation, on the other hand, did not respond significantly to any of the analyzed variables.

Even among geographically close and/or similar populations, morphological differences were found, which suggests the importance of local factors in morphological structuring. These inter-population variations related to the local scale could be associated with ontogenetic factors, i.e. with the development of individuals and therefore with the variables that influence them, for example, different types of vegetation that produce differences in the availability of resources- changing pollinator population patterns, climate factors such as temperature and precipitation, as well as competition with similar species, historical factors, and habitat heterogeneity (Aguilar et al., 2013).

The influence of temperature on the development of bees has been widely explored, linking environmental mean temperature values with their body size, which influences various attributes related to individual fitness such as reproductive success and dispersion (Greenleaf et al. 2007; Silva et al. 2009; Brito et al. 2018). Peruquetti (2003) compared the body size of male *E. nigrita* over the course of two years, finding heterogeneous data in different of rainy and dry periods. His results showed a variation between dry periods, but for the rainy periods, the values did not differ, suggesting that environmental factors such as the pluviometric regime, associated with the availability of food that is deposited in each brood cell, would induce the variation in body size, delineating the observed pattern.

Similarly, a study by Pinto et al. (2015) with Cerrado populations of *E. nigrita* showed that adult males that reached maturity early in spring had different morphological characteristics from those that developed later the same season, which the authors also related to the variation in food availability for females, since reduced resources for egg provisioning would lead to differences in offspring development. The same is discussed by Silva et al. (2009), who attributed differences in the size of bees to the variation of environmental conditions and resources over time in the evaluated locations.

Therefore, the variation in environmental conditions and resources among sites and over time is fundamental to explain the observed results, since the floral landscape in the analyzed types of environments is spatially and temporally heterogeneous. Environments such as those of CA, TER, MA, EM, CR are ecotonal areas, containing fragments of both Caatinga and

rainforest, a characteristic which promotes a considerable change in the pattern of abundance and quantity of resources in bees' nests (Aguilar et al., 2013). For instance, the high values of platykurtic curves for the different attributes observed in the CA population, despite it being a forest environment, could arguably be a result of the fact that it is a *Brejo de Altitude*, i.e. a humid enclave located in a dry seasonal forest landscape.

Both temperature and precipitation seasonality were the most important variables to understand the morphological variation of the different attributes (Table V). Very seasonal environments, interpreted in terms of climatic characteristics, also vary in their plant activity and therefore in productivity, which end up influencing the availability of resources used by the populations, causing stress in individuals that develop at different periods of the year (Ramirez et al., 2015). In this sense, there are hypotheses that individuals with larger body sizes would be selected in seasonal or unpredictable areas (e.g. Slavenko & Meiri 2015), as observed for the CSF, PI, MS and TER populations (with the highest values of temperature seasonality), because larger organisms would present food reserves that allow them to survive for longer periods under scarce resource availability.

Traditionally it is conceived that the performance and development of an individual occur within a specific range of the environmental gradient (Violle et al., 2007), tending to present a nonhomogeneous distribution in relation to the values of the gradient variables, so that the species exhibits an optimal functioning within a specific tolerance range. However, this does not mean that there is a single optimum. For multivoltine species, such as *E. nigrita*, whose abundance is expected to vary over the year (Aguilar et al., 2013), we can consider the existence of more than one optimum depending on the environmental conditions. This leads one to consider the importance of understanding the temporal structuring of the variation, since given variables exert different pressures on the development of individuals throughout the year, resulting in the definition of what we can call “seasonal optima”, i.e. favorable heterogeneous conditions for development that lead to morphological differences, and consequently higher morphological variation in more seasonal environments, such as those of CSF, TER, PI and MS populations. Silva et al. (2009) state that it is possibly this physiological plasticity of *E. nigrita* that acts as a buffer for environmental stress conditions, allowing the maintenance of the development program under optimal conditions. In this sense, should we consider in all cases the existence of a single optimum? Does the definition of “seasonal optima” have an adaptive advantage in a scenario of constant climate change?

On the other hand, as a consequence of this possible temporal structuration of the morphology in relation to seasonality in the studied sites, individuals sampled from the same site may have different development histories, which could also explain the predominance of platykurtic curves in the observed results.

As for spatial structuring, although the geographical factor was present in most of the models that best explained the variation in morphological attributes (Table V), none was the main descriptor, which corroborates the importance of environmental variables in the local scale, but does not exclude it as a structuring factor, which is expected considering the proximity of the sites and the high dispersion capacity of the species. In this sense, Milet-Pinheiro & Schlindwein (2005) observed that the difference between male individuals of *E. nigrita* and those of other species is that they were able to leave the small forest fragments and fly over the vast sugarcane monoculture matrix, which raises another important question: what is the persistence of gene flow among populations? In a study conducted in small islands off the coast of the state of São Paulo in Brazil, Rocha-Filho et al. (2013) observed high levels of gene flow and little population genetic structuring of *E. nigrita* compared to other species/groups of bees. Likewise, Suni et al. (2014) point out the fact that euglossine bees are characterized by low genetic structure and high levels of genetic diversity (Freira et al., 2011). This agrees with Souza et al. (2010) who concluded that euglossine bee populations may escape extinction because of these genetic factors. The low genetic differentiation is explained in most cases by the capacity of dispersion among sites. However, as pointed out by Grassi-Sella et al. (2017), even though these powerful fliers can cover great distances, there is evidence that they do not migrate in large numbers (Milet-Pinheiro & Schlindwein 2005). The observed morphological differences, therefore, could be thus attributed to epigenetic factors, i.e. to the phenotype-environment relationship, which, given the heterogeneity in the analyzed environments, explains the differences among populations.

Flight morphology is known to vary according to habitat or landscape structure (Van Dyck & Matthysen, 1999). Geographic variations were observed in our study, with significant changes in the size of the posterior wings among different localities and differences in the shape of the anterior and posterior wings between the evaluated populations. Unlike size, which is related to flight distance capacity and foraging efficiency (Pokorny et al., 2014), shape is a characteristic that tends to respond to factors that vary in a more refined scale and relative to local pressures (Pinto et al. 2015). As highlighted by Brito et al. (2018) for solitary

wild bees, as in the case of male *E. nigrita* (although they present some level of sociality), the perception of the landscape structure is more affected in the local spatial scale, since it depends on the spatial characteristics of the environment that can affect the flight maneuverability of the individuals. Aspects such as phyto-physiognomy, which influence how individuals perceive and move in the environment, may be key to understanding these differences found in wing shape, since it directly affects the foraging capacity in the habitat (Pokorný et al., 2014). This could explain the relationships among populations, since they are characterized by different vegetations. Wings were larger and more similarly shaped in more seasonal, dry and less vegetated environments, and smaller in environments with greater annual precipitation and with denser plant cover.

As for the tibiae, we did not find a statistically significant difference among the study sites, but we observed a significant positive relation of the kurtosis with the increase of the average precipitation and the geographical distance between the sites. Male euglossine bees collect compounds from various floral and non-floral sources in their environment (Roubik and Hanson 2004; Pokorný 2014), accumulating them in specialized posterior tibiae. More pronounced kurtoses, i.e., more platykurtic, reflect higher variation of the attribute values in relation to the mean. In environments with lower precipitation and closer to one another, we found populations with lower variation in tibiae size, which may be due to the local characteristics of the habitats and their specific phytophysionomies. Environments with less pronounced rainfall are related to lower productivity, so it is expected that they will exert stronger selective pressures, which act as filters, reducing variation.

However, when discussing morphological variation, we must pay attention to issues related to scale. For example, Kaiser et al. (2016) found that urbanization on thin, but not coarse spatial scales explains the variation in fitness-related morphology of *Lasiommata megera* (Linnaeus, 1767) (Lepidoptera, Nymphalidae), concluding that spatial scale is to be considered in ecomorphological studies, since scale-dependent effects on phenotype are common. In our results this question is paramount, mainly because we have considered attributes of both size and shape, which respond differently to environmental changes, since shape is more related to ontogenetic questions that vary in finer scales and size is related to factors that act or exert force on the local scale (Moloney, 1997).

In order to survive, organisms can seek suitable environmental conditions or adjust to local conditions through genetic adaptation or phenotypic plasticity (Vandewoestijne & Van

Dyck 2011). The great morphological variation found in the distinct morphological attributes of *E. nigrita* appears to be the evolution of a developmental system that tries to produce different attributes under different conditions because no attribute presents itself as more suitable for all conditions. This "bet on diversity" found may be evidence of the "portfolio effect" at the intra-specific level. The central idea behind the concept of the portfolio effect is that a wide variability or diversity in biological systems stabilizes their performance, leading to their dynamics being extremely volatile at small scales but less variable at more aggregate scales (Schindler et al. 2015). In this way, the great variability found in the morphological attributes can be understood as the production of a great morphological variability (within the limits of possible variation of the gene expression) that allows the stability and resistance of the species to the diverse environmental conditions.

Thus, the results we present here provide empirical evidence of how morphological variation is fundamental to understand species' responses to environments, their variations in resource availability, limiting conditions (e.g. temperature and precipitation), and the importance of morphological variation in the adaptation of individuals to heterogeneous environments, both spatially and temporally, cushioning seasonal fluctuations and the potential effects that climate change can have on pollinator communities in the ecosystem services they provide.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Coleção Biológica de Entomologia da Universidade Federal de Pernambuco and Laboratorio de Biodiversidade Neotropical of Universidade Federal da Integração Latino-americana for the facilities and materials provided, and Araceli J. Arce for collaboration and support in the development of the data bank. The corresponding author has a Masters scholarship from Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE).

LITERATURE CITED

- Abrahamczyk, S., et al. (2011) Diversity and community composition of euglossine bee assemblages (Hymenoptera: Apidae) in western Amazonia. *Biodivers. Conserv.* **20**, 2981–3001
- Aguiar, W. M., de Melo, G. A. R., & Gaglianone, M. C. (2013) Does Forest physiognomy affect the structure of orchid bee (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) communities? A study in the Atlantic forest of Rio de Janeiro state, Brazil. *Sociobiology*, **61** (1), 68-77
- Alvarenga P. E. F., Freitas R. F., Augusto S. C. (2007) Diversidade de Euglossini (Hymenoptera: Apidae) em áreas de cerrado no triângulo mineiro. *Biosci J* **23**, 30–37.
- Bawa K. S. (1990) Plant–pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu Rev Ecol Syst* **21**: 299–422
- Blanckenhorn, W. U., Demont, M. (2004) Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integr. Comp. Biol.* **44**, 413-424.
- Bock, W. J. (1994) Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences.* **19** (4), 403-413
- Brito, T. F., Contrera, F. A., Phifer, C. C., Knowlton, J. L., Brasil, L. S., Maués, M. M., & Silva, D. P. (2018). Effects of habitat type change on taxonomic and functional composition of orchid bees (Apidae: Euglossini) in the Brazilian Amazon. *Journal of Insect Conservation*, **22** (3-4), 451-463
- Anderson, D. R., Burnham, K. P. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New York.
- Cariveau, D. P., Winfree, R.. (2015) Causes of variation in wild bee responses to anthropogenic drivers. *Current Opinion in Insect Science*, **10**, 104-109
- Carrié, R., Andrieu, E., Cunningham, S. A., Lentini, P. E., Loreau, M., & Ouin, A. (2017). Relationships among ecological traits of wild bee communities along gradients of habitat amount and fragmentation. *Ecography*, **40** (1), 85-97
- Chevin, L. M, et al. (2010). Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biol.* **8** (4), 100-357
- da Silva, Cláudia Inês, Gomes Bordon, Natali, Correia da Rocha Filho, Léo, & Garófalo, Carlos Alberto. (2012). The importance of plant diversity in maintaining the pollinator bee, *Eulaema nigrita* (Hymenoptera: Apidae) in sweet passion fruit fields. *Revista de Biología Tropical*, **60** (4), 1553-1565

- De paula, G. A. R. (2009) Efeitos da fragmentação de habitats sobre Assembléias de abelhas: comparação entre padrões de abundância e biomassa. Dissertação UFPR, Curitiba-PR.
- Dellicour, S., Gerard, M., Prunier, J. G., Dewulf, A., Kuhlmann, M., & Michez, D. (2017) Distribution and predictors of wing shape and size variability in three sister species of solitary bees. *PloS one*, **12** (3), e0173109
- Dray S., Legendre P., Peres-Neto, P. R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecol Model* **196**, 483–493
- Dressler, R. L. (1982) Biology of the Orchid Bees (Euglossini). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **13** (1), 373–394
- Eltz, T., et al. (2006) Species-specific antennal responses to tibial fragrances by male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology*, **32** (1), 71-79
- Fick, S.E., Hijmans, R. J.. (2017) Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*
- Forsman, A. et al. Variation in founder groups promotes establishment success in the wild. (2012). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **279** (1739), 2800-2806.
- Francoy, T. M., Bonatti, V., Viraktamath, S., & Rajankar, B. R. (2016) Wing morphometrics indicates the existence of two distinct phenotypic clusters within population of *Tetragonula iridipennis* (Apidae: Meliponini) from India. *Insectes sociaux*, **63** (1), 109-115
- Gerard, M., Michez, D., Debat, V., Fullgrabe, L., Meeus, I., Piot, N., Vanderplanck, M. (2018). Stressful conditions reveal decrease in size, modification of shape but relatively stable asymmetry in bumblebee wings. *Scientific reports*, **8** (1), 15169
- Grassi-Sella, M. L., Garófalo, C. A., Francoy, T. M. (2018) Morphological similarity of widely separated populations of two Euglossini (Hymenoptera; Apidae) species based on geometric morphometrics of wings. *Apidologie*, **49** (2), 151-161
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C.. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, **153** (3), 589-596
- Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 321-342
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular ecology resources*, **11** (2), 353-357

- Knoll, F. R. N. (2016) Variation in the Abundance of Neotropical Bees in an Unpredictable Seasonal Environment. *Neotropical Entomology*. **45** (2), 129-138
- Mattozo, V.C., et al.. (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* (São Paulo). **51** (33), 505-515
- Mikac, K. M., Lemic, D., Benítez, H. A., Bažok, R. (2018). Changes in corn rootworm wing morphology are related to resistance development. *Journal of Pest Science*, **92** (2), 443–451
- Milet-Pinheiro, P., Schlindwein, C. (2005) Do euglossine males (Apidae, Euglossini) leave tropical rainforest to collect fragrances in sugarcane monocultures? *Rev. Bras. Zool.* **22**, 853–858
- Molumby, A. (1997). Why make daughter larger? Maternal sex - allocation and sex-dependent selection for body size in a mass-provisioning wasp, *Trypoxylon politum*. *Behav. Ecol.* **8**, 279-287
- Nemésio, A., Silveira, F. A. (2007) Diversity and distribution of orchid bees (Hymenoptera: Apidae) with a revised checklist of species. *Neotrop Entomol* **36**, 874–888
- Nemésio, A., Vasconcelos, H. L. (2013) Beta diversity of orchid bees in a tropical biodiversity hotspot. *Biodiv Conserv.* **22**, 1647–1661
- Parsons, P. A. (1990) Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **65**, 131-145
- Peruquetti, R. C. (2003) Variação do tamanho corporal de machos de *Eulaema nigríta* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). Resposta materna à flutuação de recursos? *Revista Brasileira de Zoologia*. **20** (2), 207
- Pigliucci, M. et al. (1995) Reaction norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology*. **8** (4), 421-438
- Pigliucci, M. (2012) Landscapes, surfaces, and morphospaces: What are they good for. Svensson, E. and Calsbeek, R. (Eds.), *The adaptive landscape in evolutionary biology*. Oxford University Press. Oxford. pp. 26-38
- Pinto, N. S., Silva, D. P., Rodrigues, J. G., and De Marco, P. (2015) The size but not the symmetry of the wings of *Eulaema nigríta* Lepeletier (Apidae: Euglossini) is affected by human-disturbed landscapes in the Brazilian Cerrado Savanna. *Neotropical entomology*. **44** (5), 439-447

- Pokorny, T., Loose, D., Dyker, G., Quezada-Euán, J. J. G., Eltz T. (2014) Dispersal ability of male orchid bees and direct evidence for long-range flights. *Apidologie* **46**, 224–237
- 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** (1), 95-101
- Ramírez, S. R., Hernández, C., Link, A., and López-Urbe, M. M. (2015) Seasonal cycles, phylogenetic assembly, and functional diversity of orchid bee communities. *Ecology and evolution*, **5** (9), 1896-1907
- Ribeiro, E et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*. **52** (3), 611-620
- Rohlf, F. J. (2015) tpsDig, version 2.17. Department of Ecology & Evolution, State University of New York, Stony Brook
- Roubik, D. W. and Hanson, P. E. (2004) Orchids bees of Tropical America: Biology and Field Guide. INBio Press, Heredia, Costa Rica.
- Silva, A. O. et al. (2014) Classificação climática de thornthwaite e sua aplicabilidade agroclimatológica nos diferentes regimes de precipitação em Pernambuco. *Irriga, Botucatu*. **19** (1), 46-60
- Silva, M. C., Lomônaco, C., Augusto, S. C., and Kerr, W. E. (2009) Climatic and anthropic influence on size and fluctuating asymmetry of Euglossine bees (Hymenoptera, Apidae) in a semideciduous seasonal forest reserve. *Genetics and Molecular Research*, **8** (2), 730-737
- Souza R. (O.), Del Lama M. A., Cervini M., Mortari N., Eltz T., Zimmermann Y., Bach C., et al. (2010) Conservation genetics of neotropical pollinators revisited: microsatellite analysis suggests that diploid males are rare in orchid bees. *Evolution* **64**, 3318–3326
- Sydney, Nicolle V.; Gonçalves, Rodrigo B.; Faria, Luiz R. R. (2010) Padrões espaciais na distribuição de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) da região Neotropical. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*. **50** (43), 667-679
- Turrill, W. B. (1946) The ecotype concept. A consideration with appreciation and criticism, especially of recent trends. *New Phytologist* **45**, 34–43
- Valladares, F., et al. (2014) The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*. **17** (11), 1351-1364
- Van Dyck, H. and Matthysen, E. (1999) Habitat fragmentation and insect flight: a changing ‘design’ in a changing landscape? *Trends Ecol. Evol.* **14**, 172-174

Violle, C. et al. (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*. **27** (4), 244-252

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. and Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, **116** (5), 882-892

Wainwright, P. C. (2007) Functional versus morphological diversity in macroevolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **38**, 381-401

Williams, N. M. et al. (2010) Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biological Conservation*. **143** (10), 2280-229

Yates, M. and Andrew, N. R. (2011) Comparison of ant community composition across different land-use types: assessing morphological traits with more common methods. *Australian Journal of Entomology*. **50** (2), 18-124

Figure 1. (Left) Tibial landmarks of *Eulaema nigrita*. (Right) anterior and posterior wings of *Eulaema nigrita* with landmarks plotted on vein intersections.

Figure 2. Distribution of the frequency of morphological attributes in each population. ID- Intertegular distance; T- Tibial; AW- Anterior Wing; PW- Posterior Wing; k- kurtose; CR- Crato; BA- Barbalha; MAR- Martins; JM- Jardim; GO- Goiana; IG- Igarassu; CB- Camaragipe; STAG- Cabo de Santo Agostinho; CA- Caruaru; PI- Piranhas; CSF- Canindé de São Francisco; TER- Santa Terezinha; EM- Elísio Medrado

Figure 3. Relationships between the dependent variables with the selected explanatory factors. The solid lines represent fitted models and the dots represent the observed results for each sample unity. ID- Intertegulas distance; K_ID- Kurtose; Intertegular distance; TM- Total morphology.

Table I. General characteristics of the localities from where the specimens of *Eulaema nigrita* analysed in the study were collected.

Locality	Abb	Lat	Long	n	Localities description	Annual rainfall (mm) (seasonality**)	Annual average temperature (°C) (seasonality ***)
Barbalha (CE)	BA	-7.30	-39.30	31	Cerrado <i>stricto sensu</i> (Seasonally Deciduous Forest)	1058 (99,2)	25,5 (108,1)
Camaragibe (PE)	CB	-8.02	-34.98	31	Tropical rainforest	1690 (66,7)	25,4 (105,1)
Caruaru (PE)	CA	-8.28	-35.97	28	Brejo de altitude (Altitudinal Wet Forest) and Caatinga (Seasonally dry tropical forest)	548 (62,6)	21,8 (142,9)
Crato (CE)	CR	-7.22	-39.40	30	Caatinga (Seasonally dry tropical forest) and Tropical rainforest	1095 (98,4)	25,2 (111,2)
Canindé do São Francisco (SE)	CSF	-9.64	-37.78	38	Caatinga (Seasonally dry tropical forest)	485 (49,9)	26,5 (192,1)
Elísio Medrado (BA)	EM	-12.93	-39.51	30	Seasonally dry tropical forest and Tropical rainforest	878 (36,6)	22,1 (146,2)
Goiana (PE)	GO	-7.57	-35.01	27	Tropical rainforest (surrounded by sugarcane plantations)	1882 (62,4)	25 (106,5)
Igarassu (PE)	IG	-7.83	-34.90	28	Coastal Tropical rainforest	2009 (65,1)	25,6 (107,5)
Martins (RN)	MAR	-6.086	-37.91	30	Montane Tropical rainforest and Caatinga (Seasonally dry tropical forest)	1127 (108,6)	22,7 (89,5)
Jardim (RN)	JM	-6.59	-36.77	30	Caatinga (Seasonally dry tropical forest)	605 (123,7)	26,5 (103,8)
Piranhas (AL)	PI	-9.59	-37.75	30	Caatinga (Seasonally dry tropical forest)	551 (51,3)	25 (194,3)
Cabo Stº Agostinho (PE)	STAG	-8.28	-35.03	27	Coastal Tropical rainforest	1952 (58,7)	25,1 (106,3)
Stª Terezinha (BA)	TER	-12.74	-39.51	30	Montane Tropical rainforest Seasonally dry tropical forest	1952 (38,2)	23,1 (151,6)

*Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) <https://www.ibge.gov.br/geociencias-novoportal/informacoes-ambientais/vegetacao>

**Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation). Data: worldclim.

***Temperature Seasonality (standard deviation *100). Data: worldclim.

Table II. Procrustes (lower triangle) Mahalanobis (upper triangle) distances between the centroids of the groups obtained from the Analysis of Canonical Variation (CVA) of the **posterior wings** of male *Eulaema nigrita* (Apidae, Euglossini) compared between different populations in northeastern Brazil (refer to **Figure 1** for geographical locations). Gray values are significantly different ($p < 0.05$).

	BA	CAR	CB	CR	CSF	EM	GO	IG	JM	MA	PI	STAG	TER	BA
CAR	0,0129		1,1259	0,6196	1,068	1,0383	1,1024	1,4348	1,0733	0,7607	1,1822	1,0486	1,8394	1,2812
CB	0,0246	0,0171		1,1573	0,8571	1,3624	1,5171	1,1978	1,0537	1,4764	1,328	1,2161	1,8442	1,6302
CR	0,01	0,0063	0,018		1,0549	1,1442	1,3015	1,3867	1,0911	0,712	0,9853	0,911	1,6168	1,1513
CSF	0,0188	0,0128	0,0085	0,0138		1,0716	0,9628	0,7844	1,1208	0,9615	0,8378	0,7479	1,4555	1,2211
EM	0,0198	0,0137	0,0158	0,0152	0,0106		0,8311	1,2198	1,1218	0,9975	1,3052	1,2234	1,1609	1,6272
GO	0,0156	0,0108	0,0188	0,014	0,0118	0,0113		1,2818	1,1949	0,8496	1,0132	1,0624	1,4696	1,2225
IG	0,0259	0,0242	0,0212	0,0233	0,0185	0,0149	0,0238		1,5092	1,2222	1,0091	0,9319	1,4126	1,4686
JM	0,0172	0,0122	0,0104	0,0124	0,0078	0,0126	0,0123	0,022		1,2226	1,3254	1,4658	1,8925	1,2574
MA	0,0081	0,0086	0,0219	0,0076	0,0154	0,0135	0,0114	0,0217	0,0153		0,7998	0,8192	1,5461	0,9122
PI	0,0084	0,0097	0,0181	0,0078	0,0116	0,013	0,0106	0,0202	0,0117	0,0065		0,5164	1,3986	0,8556
STAG	0,0105	0,0075	0,017	0,0068	0,0107	0,0121	0,0106	0,0197	0,0126	0,0064	0,0045		1,3109	1,1042
TER	0,021	0,0176	0,0177	0,0171	0,0122	0,0071	0,0144	0,0142	0,015	0,0155	0,0136	0,0134		2,0363

Table III. Procrustes (lower triangle) Mahalanobis (upper triangle) distances between the centroids of the groups obtained from the Analysis of Canonical Variation (CVA) of the **anterior wings** of male *Eulaema nigrita* (Apidae, Euglossini) compared between different populations in northeastern Brazil (refer to **Figure 1** for geographical locations). Gray values are significantly different ($p < 0.05$).

	BA	CAR	CB	CR	CSF	EM	GO	IG	JM	MA	PI	STAG	TER	BA
CAR	0,0096		2,4768	2,2502	1,8055	1,7694	1,5727	1,7721	2,0085	1,4948	1,6904	1,762	2,6542	2,4478
CB	0,012	0,0092		2,4843	2,3099	2,4816	3,0779	2,5837	2,3062	2,7643	2,0889	2,5466	3,1114	2,6432
CR	0,0091	0,0076	0,0115		2,0855	2,7593	2,3845	2,2865	2,235	2,5268	2,1389	2,1933	3,5047	2,5554
CSF	0,0097	0,0071	0,0078	0,0076		2,1738	2,2477	2,0298	2,0513	1,8675	1,4748	2,467	3,1943	2,1728
EM	0,011	0,0063	0,0092	0,0096	0,009		2,1491	2,0977	2,0828	1,8746	1,8385	2,2802	2,1025	2,557
GO	0,0079	0,0059	0,0114	0,0097	0,0094	0,0078		1,6842	2,3578	1,6818	1,9529	2,0833	3,1578	2,4031
IG	0,0075	0,0072	0,0095	0,0099	0,009	0,0088	0,006		1,9374	2,0171	1,6434	1,6803	2,6497	2,3183
JM	0,0087	0,0083	0,0106	0,0092	0,0107	0,0074	0,0091	0,0084		2,0544	1,8568	1,8471	2,5043	2,1783
MA	0,0087	0,0059	0,0103	0,0091	0,0087	0,0059	0,0056	0,0079	0,0075		1,6011	2,1742	2,9928	2,0804
PI	0,0076	0,0064	0,008	0,0094	0,0068	0,0074	0,0056	0,0052	0,0089	0,0067		1,8425	2,8129	1,7154
STAG	0,008	0,0068	0,01	0,0094	0,01	0,0079	0,0067	0,0048	0,0065	0,0072	0,0063		2,5613	2,411
TER	0,0133	0,0098	0,0115	0,0141	0,0132	0,0085	0,0102	0,0091	0,0091	0,0105	0,01	0,0081		3,4252

Tabela IV. Index of variation and average population size of attributes for each population.

	Variation Index*					Mean population size		
	<i>T</i>	<i>AW</i>	<i>PW</i>	<i>ID</i>	<i>czT</i>	<i>czAW</i>	<i>czPW</i>	<i>ID(μm)</i>
BA	0,634	0,801	0,756	0,583	7,278	7,553	6,501	5130
CA	0,586	0,642	0,447	0,637	7,288	7,561	6,506	5328
CB	0,590	0,641	0,447	0,637	7,280	7,552	6,496	5073
CR	0,840	0,762	0,804	0,784	7,287	7,561	6,516	5237
CSF	0,588	0,805	0,881	0,897	7,278	7,566	6,516	5327
EM	0,551	0,404	0,585	0,531	7,291	7,569	6,531	5218
GO	0,818	0,796	0,681	0,614	7,288	7,556	6,512	5280
IG	0,745	0,587	0,671	0,602	7,298	7,561	6,508	5271
JM	0,409	0,601	0,492	0,610	7,278	7,548	6,504	5174
MAR	0,590	0,632	0,574	0,809	7,275	7,548	6,503	5213
PI	0,491	0,499	0,549	0,879	7,278	7,563	6,511	5265
STAG	0,534	0,494	0,567	0,702	7,279	7,551	6,505	5103
TER	0,755	0,641	0,525	0,877	7,278	7,562	6,524	5327

*to see formula go to Material and Methods section

Table V. Results of model selection. The models that best explain each response variable are presented.

Response variables	Best model	Adjustment (General Model)					Partial Adjustment (Model Variables)			
		AIC	AIC _w	Δ AIC	R ² _{adj.}	F	p	t	p	VIF
Total Morphology	BIO 4	-69.0	0.2679	2.2	0.4396	10.41	0.0080	'3.227	0.0080	*
Tibia	~1	-89.9	0.1651	0.5	*	*	*	*	*	*
VI Tibia	BIO 12 + PCNM 1	-13.3	0.1491	0.3	0.2102	'2.596	0.1235	'2.149	0.0572	'1.519
								'1.725	0.015	
Kurtose Tibia (w/o GO)	BIO 12 + PCNM 1	10	0.3625	1.0	0.667	12.02	0.0028	'3.793	0.0042	'3.670
Anterior wing	BIO 4 + BIO 15 + PCNM 1	-98.9	0.0980	0.1	0.6608	'8.794	0.0048	'1.955	0.0824	3.9313
								'-1.741	0.1156	
								'1.690	0.1252	
VI Anterior wing	PCNM 2	-13.6	0.1838	0.3	0.1162	'2.578	0.1366	'1.606	'0.137	*
Kurtose anterior wing	~1	18.8	0.2216	1.3	*	*	*	*	*	*
Posterior wing	BIO15N + PCNM1	-91.9	0.2688	1.1	0.6747	13.44	0.0014	'-2.735	0.0210	3.688
								'3.801	0.0034	
VI Posterior wing	BIO 4 + BIO 12 + BIO 15 + PCNM 1	-13.0	0.2338	1.4	'0.431	'3.279	0.0718	'3.288	'0.011	'2.639
								'3.291	'0.011	
								'3.157	'0.013	
								'2.821	'0.022	
Kurtose posterior wing	~1	20.8	'0.174	0.4	*	*	*	*	*	*
Intertegular distance (w/o EM)	BIO 4	-64.1	0.2681	2.2	0.4106	'8.664	0.0147	'2.943	0.0147	*
VI Intertegular distance	BIO 4	-15.2	0.2071	1.6	'0.230	'4.598	0.0552	'2.144	0.0552	*
Kurtose Intertegular distance	BIO 4	23.1	0.3119	2.5	'0.388	'8.617	0.0135	'2.936	0.0135	*

VI = Variation index; BIO4: temperature seasonality; BIO12: average annual rainfall; BIO15: rainfall seasonality; PCNM1: geographical vector (wide scale); PCNM2 geographical vector (minor scale). AIC – Akaike’s Information Criterion; Δ AIC delta Akaike ; AIC_w – Akaike weight. VIF: variance inflation factor

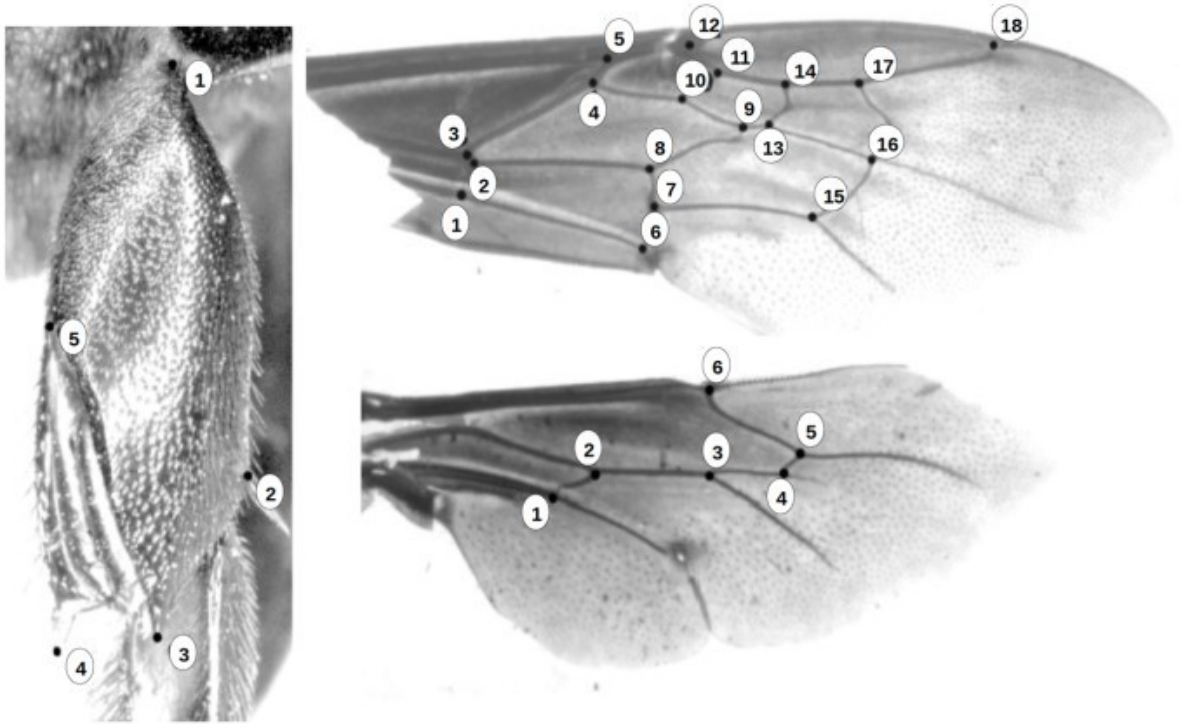


Figure 1.

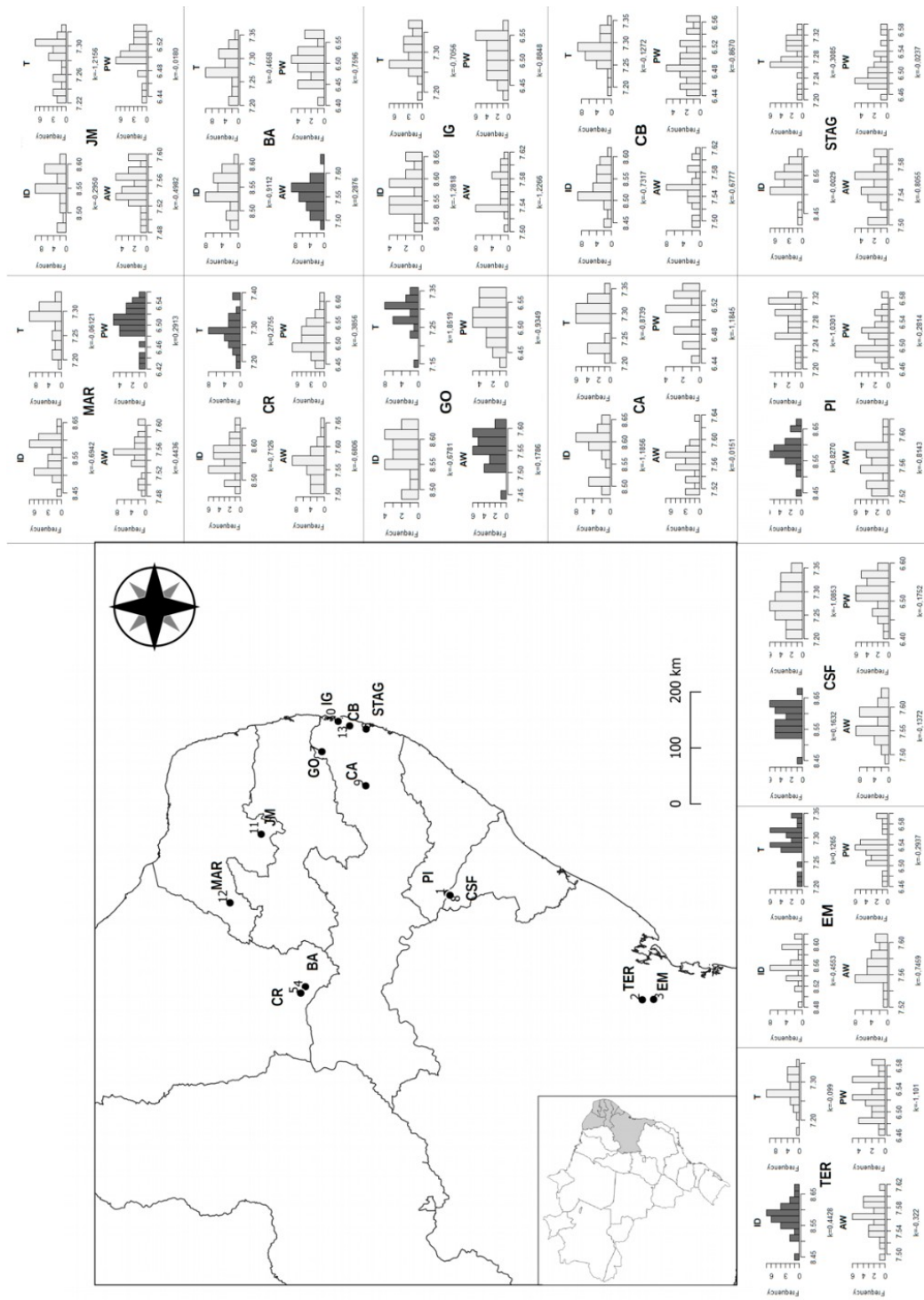


Figure 2.

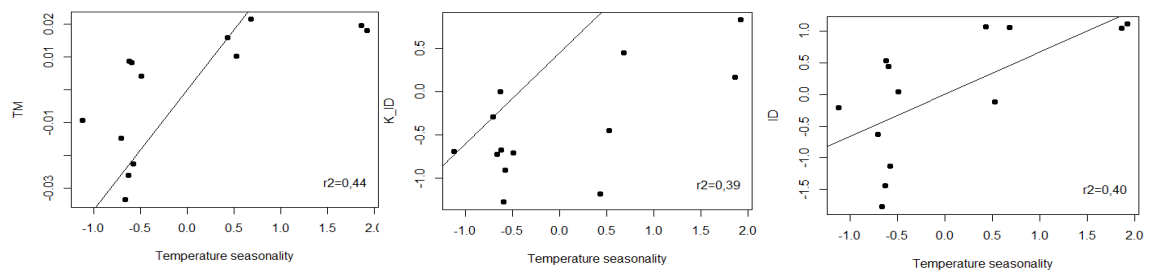


Figure 3.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

*“Y en el epílogo seamos críticos
con los muy éticos sanos propósitos
de tantos épicos tonos mesiánicos
y tantas fáciles tonadas módicas.”*
Epílogo (Daniel Viglietti, 1993)

No desenvolvimento desta dissertação, nos propusemos a entender a estruturação espaço-ambiental da variação morfológica de atributos ecologicamente importantes de *Eulaema nigrita*, uma espécie de abelha de ampla distribuição, que habita ambientes abertos, climaticamente extremos ou imprevisíveis e polinizadora de dezenas de espécies de plantas. Encontramos que as populações de *E. nigrita* avaliadas apresentaram grande variação morfológica tanto dentro das populações (a maioria das curvas de curtose observadas foram platicúrticas) quanto entre elas (as populações variaram significativamente entre os locais) e que a sazonalidade tanto da temperatura quanto da precipitação foram as variáveis mais importantes para entender dita variação nos diferentes atributos morfológicos medidos. Observamos assim o que aparenta ser a evolução de um sistema de desenvolvimento que tenta produzir diferentes atributos sob condições diferentes porque nenhum atributo apresenta-se como mais adequado para todas as condições.

O relacionamento entre variação das características biológicas e sazonalidade nas condições ambientais mostra-se como a questão chave levantada nesta investigação a ser explorada. A ideia da existência de um ótimo, tradicionalmente utilizado como pressuposto dentro do pensamento e *praxis* na pesquisa biológica, considera que existe um valor ideal ou ótimo para o funcionamento dos organismos em relação aos gradientes ambientais e que os indivíduos que encontramos na natureza são os que possuem estas características ou perto delas. Porém, esta teoria clássica da teoria ecológica não se mostra totalmente suficiente ou adequada para nos acercar ao entendimento do observado, uma vez que nossos resultados apontam à existência de vários ótimos que parecem responder às mudanças nas condições dos locais ao longo do tempo e do espaço. Por isto preferimos propor a ideia de “ótimos sazonais”, dado que as distintas condições exercem pressões diferentes sobre o desenvolvimento dos indivíduos ao longo do ano, refletindo a existência de condições favoráveis heterogêneas para o desenvolvimento, que acarretam em diferenças morfológicas e

por consequência numa variação morfológica maior em ambientes mais sazonais ou imprevisíveis.

Esta observação referente a importância da variação biológica em razão das mudanças nos ambientes não é nova, e existem esforços de entender esta natureza variante dos seres vivos e suas implicações. Dentre os trabalhos encontrados, destaca-se uma corrente teórica que fala do “efeito portfólio”. Dito efeito propõe que os sistemas biológicos têm semelhanças com portfólios financeiros, os quais funcionam partindo do pressuposto de que as propriedades emergentes de sistemas agregados são mais resistentes ou resilientes que seus componentes isoladamente (Schindler et al. 2015). Segundo Schindler et al. (2010), da mesma forma que em sistemas financeiros, a dinâmica de muitos sistemas biológicos é frequentemente menos variável do que os componentes individuais dos quais eles são compostos, mostrando assim os efeitos do portfólio. A ideia central que está por detrás desta teoria é que uma ampla variabilidade ou diversidade em sistemas biológicos é o que estabiliza o desempenho dos mesmos, levando a que a dinâmica destes pode ser extremamente volátil em pequenas escalas, mas menos variável em escalas mais agregadas.

Originalmente esta ideia foi proposta nas ciências econômicas em 1952 pelo economista Markovitz que postulou que para maximizar o retorno e minimizar o risco nos sistemas financeiros é necessário abordar o “portfólio” como um todo, estudando as características de risco e retorno global, em vez de escolher valores individuais em virtude do retorno esperado particular, para desta forma chegar num equilíbrio através da diversificação (Markovitz 1952). Décadas depois Tilman et al. (1998) aplicaram esta teoria na Biologia para entender a relação existente entre diversidade biológica e estabilidade nas comunidades (Schindler et al. 2015). Sua aplicação na ecologia de comunidades foi em aumento, uma vez que várias investigações comprovaram como os efeitos do portfólio são predominantemente presentes, embora sua força e magnitude variem consideravelmente dependendo dos sistemas biológicos nos quais aplica-se (Thibaut & Connolly 2012).

Desde então, na ecologia, o efeito portfólio como teoria vem se concentrando sobre os efeitos da diversidade de espécies na estabilidade do ecossistema, entendendo que ecossistemas diversos são mais prováveis de serem funcionalmente estáveis se muitas espécies estiverem presentes. Entretanto, como apontam Schindler et al. (2010), estes trabalhos não consideraram a importância da diversidade dentro de espécies individuais,

indicando uma necessidade urgente de esclarecer como a diversidade da população e da história de vida afeta o desempenho de espécies na prestação de serviços ecossistêmicos.

Os resultados deste trabalho, sem pretensões iniciais nessa direção, trazem fortes evidências de que o efeito portfólio aplica-se também na escala intraespecífica no nível populacional, de forma que a variabilidade nas características morfológicas dos indivíduos nas populações é o que permite a resistência desta espécie às diversas condições ambientais, como visto em algumas populações de peixes (Moore et al. 2010) e aves (Mclean et al. 2018). As flutuações na disponibilidade de recursos no tempo e no espaço atuam por sua vez exercendo pressão para a seleção de indivíduos com características morfológicas diferentes, ampliando o espectro de variação de cada atributo da população como um todo. Desta maneira, a seleção natural faria com que a espécie “aposte na diversidade” para aumentar a sobrevivência através de uma variedade de características morfológicas ótimas (o que difere de considerar a existência de “sub-ótimos”) em razão de características ambientais diferentes. Os ótimos sazonais seriam o padrão de estruturação temporal da variação morfológica em relação ao ambiente, o efeito portfólio o processo governante e a seleção natural junto as questões inerentemente biológicas da espécie o mecanismo por detrás da realidade que observamos. Porém, a aplicação destes conceitos tem sido limitada ou descrita em termos diferentes.

Cabe enfatizar assim, que adotar uma visão dinâmica assumindo que assim como as abundâncias das espécies varia em resposta às mudanças no ambiente em escalas espaciais e temporais diversas, a morfologia e o funcionamento dos indivíduos também varia, e não apresenta necessariamente uma distribuição estática e ótima, pelo contrário, tende a apresentar variações que aumentam a resistência e resiliência nos sistemas biológicos frente as adversidades do meio deve se consolidar como nosso maior objetivo.

5.1 CONSIDERAÇÕES FINAIS SOBRE OS APORTES DESTE TRABALHO PARA O CAMPO CIENTÍFICO: COMPROMISSOS TEÓRICOS, IDEOLÓGICOS E CONCEPTUAIS

Num mundo caracterizado por estocasticidade e imprevisibilidade, os efeitos descritos e discutidos no presente trabalho trazem importantes implicações, principalmente pelo fato de que os conceitos colocados e propostos oferecem perspectivas para o desenvolvimento de

estratégias de conservação e gerenciamento que se apresentam como uma alternativa à tendência de desenvolver estratégias em torno de distribuições espaciais ótimas, as quais são abordagens estáticas que não permitem a possibilidade de prever até certo ponto ou com certa acuracidade as dinâmicas populacionais espacialmente heterogêneas. Desenvolver os meios para distribuir os riscos da incerteza inevitável, mantendo “opções biológicas” e os processos que os produzem, deve ser uma característica central (Yamane et al. 2018). Sem embargo isto exige uma mudança de perspectiva que ultrapassa questões metodológicas.

Mas, primeiramente, para entender o que acontece é preciso poder pensar de forma correta. Pensar corretamente significa ordenar e tratar adequadamente os dados que se produzem sobre a realidade e os conceitos que se utilizam como marco de interpretação auxiliando no processo de consolidação do pensamento através da teoria, a qual não é mais do que um sistema de conceitos. Este processo é fundamental de entender pois faz parte da conquista da realidade empírica. Isso significa a ruptura da concepção imediatista e neutralista da construção do conhecimento e a necessidade de consolidar o objeto de estudo dentro de um esquema teórico coerente e fiel aos propostos.

Este trabalho, para além do resultado concreto fornecido, consolida-se dentro de uma corrente que busca entender a resiliência, resistência dos sistemas biológicos a partir do papel fundamental que joga a variação, rompendo com ideais de ótimos estáticos e focando na adaptabilidade frente a contextos adversos. O esquema teórico que a sustenta parte de uma visão sistêmica, que considera as dependências de escala quase onipresentes nos sistemas biológicos, onde o todo se comporta de maneira diferente do que os componentes individuais. Isto implica reconhecer de forma crítica os modelos que se tornaram clássicos por messianismos científicos, e que não são suficientes para explicar e prever as dinâmicas e as mudanças nos padrões ecológicos atuais.

Os sistemas biológicos possuem uma complexidade suficiente para que cientistas sejam honestos sobre os limites da possibilidade de compreensão, previsão e possibilidades de gerirlos. Entender espectro inteiro de variação para além da média e dos valores considerados ótimos, é o desafio colocado dentro deste trânsito epistemológico em que estamos imersos, e do qual talvez só tenhamos entendido ou utilizado seu desdobramento metodológico.

Portanto, chamo a atenção a uma ação polemizadora incessante da razão que se constitui entre a realidade que se apresenta e o idealismo da realidade que os dados apresentam. Precisamos entender as fissuras que estão para além de extremos epistemológicos, reconhecer

que a ciência é parte de um processo histórico, que se constrói pelo amontoamento de elementos heterogêneos tanto temporalmente como conceitualmente, e que frente a isso, nosso desafio é esforçar-se em analisar a realidade de forma crítica e coerente aos nossos objetivos, sem esquecer dos fatores históricos que a sustentam, fugindo da naturalização de conceitos direcionados pelo ritual da apresentação canônica.

Por outro lado, não podemos esquecer que estamos imersos em uma dinâmica social institucional, que brinca com interesses e que é tecida ou entendida através das relações entre indivíduos em níveis ou posições diferentes. A geração de conhecimento científico é pervertida quando se orienta exclusivamente para a gestação de resultados com um valor predeterminado, ou simplesmente sem um valor de compromisso com o conhecimento, assim como vem ocorrendo em decorrência da imposição da lógica neoliberal no campo científico-tecnológico e em seu ambiente acadêmico. Contribuições científicas contribuem para o avanço do conhecimento e a superação de paradigmas anteriores. Se isso não acontecer, não há ciência. As formas de fazer ciência podem ser diferentes e serem influenciadas pelos contextos econômico-políticos, culturais ou mesmo ideológicos, mas em cada caso, a pesquisa científica é o que faz novas contribuições para o conhecimento. Em outras palavras, há um fato universal: há ciência, e há, ao mesmo tempo, também uma realidade histórica. Essa complexidade do problema, muitas vezes ignorada, se traduz num obstáculo epistemológico, e como Dayton (1979) chama a atenção “a pesquisa ecológica é um fenômeno sociológico, dado que os paradigmas que direcionam nossa pesquisa são, eles próprios, um fenômeno “histórico-sociológico-psicológico”.

REFERÊNCIAS

- BLANCKENHORN, W. U.; DEMONT, M. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum?. **Integrative and Comparative Biology**, v. 44, n. 6, p. 413-424, 2004.
- BOCK, Walter J. Concepts and methods in ecomorphology. **Journal of Biosciences**, v. 19, n. 4, p. 403-413, 1994.
- BOLNICK, Daniel I. et al.. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 4, p. 183-192, 2011.
- BOLNICK, Daniel I. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist**, v. 161, n. 1, p. 1-28, 2003.
- BOOKSTEIN, F.L. Morphometric tools for landmark data. Geometry and Biology. **Cambridge University Press**: New York. 1991.
- BOOKSTEIN, Fred L. Foundations of morphometrics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, n. 1, p. 451-470, 1982.
- BOZINOVIC, Francisco; CANALS, Mauricio. Fisiología ecológica de mamíferos: compromisos y restricciones en el uso de la energía. **Mamíferos de Chile**, p. 267-287, 2007.
- BROWN, James H. et al. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771-1789, 2004.
- CAPONI, Gustavo. Función, adaptación y diseño en Biología. **Signos filosóficos**, v. 12, n. 24, p. 71-101, 2010.
- CAPONI, Gustavo. Teleología naturalizada: los conceptos de función, aptitud y adaptación en la Teoría de la Selección Natural. **Theoria: an international journal for theory, history and foundations of science**, v. 28, n. 76, p. 97-114, 2013.
- CLASSEN, Alice et al. Integrating intraspecific variation in community ecology unifies theories on body size shifts along climatic gradients. **Functional ecology**, v. 31, n. 3, p. 768-777, 2017.
- CODY, Martin L.; DIAMOND, Jared M. Assembly of species communities. En: **Ecology and evolution of communities**. **Harvard University Press**, pp. 342-444, 1975.

- CUMMINS, Robert. Neo-teleology. *Philosophy of Biology: An Anthology*, p. 164-174, 2002.
- DAYTON, Paul. Ecology: a science and a religion. *Ecological processes in coastal and marine systems.*, Primer edição, Boston: Springer, 1979. p. 3-18.
- FERRY-GRAHAM, Lara A.; BOLNICK, Daniel I.; WAINWRIGHT, Peter C. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, n. 2, p. 265-277, 2002.
- FORNEL, Rodrigo; CORDEIRO-ESTRELA, Pedro. Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. **Temas em Biologia: Edição comemorativa aos**, v. 20, p. 101-120, 2012.
- FORSMAN, Anders et al. Variation in founder groups promotes establishment success in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 279, n. 1739, p. 2800-2806, 2012.
- FRONTIER, S.. Applications of fractal theory to ecology. In: **Develoments in Numerical Ecology**. Springer Berlin Heidelberg, p. 335-378, 1987.
- GABRYŚ, E. A. et al. Fractal models of circulatory system. Symmetrical and asymmetrical approach comparison. *Chaos, Solitons & Fractals*, v. 24, n. 3, p. 707-715, 2005.
- GARLAND, Theodore; HUEY, Raymond B. Testing symmorphosis: does structure match functional requirements?. **Evolution**, v. 41, n. 6, p. 1404-1409, 1987.
- GÉRARD, M.; Vanderplanck, M.; Franzen, M.; Kuhlmann, M.; Potts, S. G.; Rasmont, P.; Michez, D. Patterns of size variation in bees at a continental scale: does Bergmann's rule apply?. **Oikos**. 2018.
- GHILAROV, Alexei M. The changing place of theory in 20th century ecology: from universal laws to array of methodologies. **Oikos**, v. 92, n. 2, p. 357-362, 2001.
- GONZÁLEZ-SUÁREZ, Manuela; REVILLA, Eloy. Variability in life-history and ecological traits is a buffer against extinction in mammals. **Ecology letters**, v. 16, n. 2, p. 242-251, 2013.
- HALLEY, J. M. et al. Uses and abuses of fractal methodology in ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 3, p. 254-271, 2004.
- HEINRICH, B. The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation. – **Harvard Univ. Press**. 1993.
- HELMUTH, B.; KINGSOLVER, J. G.; CARRINGTON, E. Biophysics, physiological ecology, and climate change: Does mechanism matter? **Annu. Rev. Physiol.** v. 67, p. 177–201, 2005.

HERRMANN, John D.; HADDAD, Nick M.; LEVEY, Douglas J. Mean body size predicts colony performance in the common eastern bumble bee (*Bombus impatiens*). *Ecological Entomology*, 2018.

HESPENHEIDE, Henry A. Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology and Systematics*, p. 213-229, 1973.

JAMES, Frances C. The ecological morphology of birds: a review. In: *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Academy of Sciences, 1982. p. 265-275. KEINRAD, Mariana B. Criticalidad autoorganizada en sistemas ecologicos. Tese. UNAM, Ciudad de México, 2004.

KENKEL, N. C.; WALKER, D. J. Fractals in the biological sciences. *Coenoses*, v. 11, n. 2, p. 77100, 1996.

KIRILYUK, A. P. Complex-dynamical extension of the fractal paradigm and its applications in life sciences. In: **Fractals in biology and medicine**. Birkhäuser Basel, p. 233-244, 2005.

LAGOS, María Fernanda Galvis. La generalización en cartografía básica y temática. **Revista Científica**, n. 9, p. 207-239, 2006.

LEHN, Jean-Marie. Toward self-organization and complex matter. *Science*, v. 295, n. 5564, p. 2400-2403, 2002.

LEISLER, Bernd; WINKLER, Hans. Ecomorphology. In: **Current ornithology**. Springer, Boston, 1985.

LEVIN, Simon. Complex adaptive systems: exploring the known, the unknown and the unknowable. **Bulletin of the American Mathematical Society**, v. 40, n. 1, p. 3-19, 2003.

LEVINS, Richard; LEWONTIN, Richard. El biólogo dialéctico. 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires : RyR, 2015. **The dialectical biologist**. Harvard University Press, 1985.

MARCUS, Leslie F.; CORTI, Marco. Overview of the new, or geometric morphometrics. In: **Advances in morphometrics**. Springer, Boston, MA, 1996. p. 1-13.

MARKOWITZ, Harry. Portfolio selection. **The journal of finance**, v. 7, n. 1, p. 77-91, 1952.

MATTOZZO, V.C., et al.. 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** (São Paulo), v. 51, n.33, p. 505-515, 2011.

MCLEAN, Nina; VAN DER JEUGD, Henk P.; VAN DE POL, Martijn. High intra-specific variation in avian body condition responses to climate limits generalisation across species. **PloS one**, v. 13, n. 2, p. e0192401, 2018.

MOORE, Jonathan W. et al. Synchronization and portfolio performance of threatened salmon. *Conservation Letters*, v. 3, n. 5, p. 340-348, 2010.

NEMÉSIO Andre, VASCONCELOS HL. Beta diversity of orchid bees in a tropical biodiversity hotspot. *Biodiv Conserv.* v. 22, p.1647–1661, 2013.

NEMÉSIO, Andre; SILVEIRA, Fernando. Diversity and distribution of orchid bees (Hymenoptera: Apidae) with a revised checklist of species. *Neotrop Entomol.* v. 38, p. 874–888, 2007.

NUNES-NETO, Nei Freitas; CARMO, Ricardo Santos do; EL HANI, Charbel Niño. O conceito de função na ecologia contemporânea. *Revista UFBA*, 2013.

NUNES-NETO, Nei Freitas; EL-HANI, Charbel Niño. O que é função? Debates na filosofia da biologia contemporânea. *Scientiae Studia*, v. 7, n. 3, p. 353-401, 2009.

PEAT, James.; DARVILL, Ben.; ELLIS, Jim.; GOULSON, Dave. Effects of climate on intra- and interspecific size variation in bumble-bees. *Functional Ecology*, v. 19, n. 1, 145-151, 2005.

PERUNOV, Nikolay; MARSLAND, Robert A.; ENGLAND, Jeremy L. Statistical physics of adaptation. *Physical Review*, v. 6, n. 2, 2016.

PIGLIUCCI, Massimo. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 20, n. 9, p. 481-486, 2005.

PIGLIUCCI, Massimo. Landscapes, surfaces, and morphospaces: What are they good for. *The adaptive landscape in evolutionary biology*, p. 26-38, 2012.

ROHLF, F. J.; MARCUS, L. F. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 8, n. 4, p. 129-132. 1993.

ROUBIK, D.W. & Hanson, P.E. **Orchids bees of Tropical America: Biology and Field Guide**. INBio Press, Heredia, Costa Rica. 370p. 2004.

SCHINDLER, Daniel E. et al. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature*, v. 465, n. 7298, p. 609, 2010.

SCHINDLER, Daniel E.; ARMSTRONG, Jonathan B.; REED, Thomas E. The portfolio concept in ecology and evolution. *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 13, n. 5, p. 257-263, 2015.

SILVA, M. C.; LOMÔNACO, Cecilia.; AUGUSTO, Solange. C.; Kerr, Warwick. Climatic and anthropic influence on size and fluctuating asymmetry of Euglossine bees (Hymenoptera, Apidae) in a semideciduous seasonal forest reserve. *Genetics and Molecular Research*, v. 8, n. 2, p. 730-737. 2009.

THIBAUT, Loïc M.; CONNOLLY, Sean R. Understanding diversity–stability relationships: towards a unified model of portfolio effects. **Ecology Letters**, v. 16, n. 2, p. 140-150, 2013.

TONHASCA A Jr; Blackmer JL; Albuquerque GS. Abundance and diversity of Euglossine bees in the fragmented landscape of the Brazilian Atlantic forest. **Biotropica**. v. 34, p. 416–422, 2002.

VALVERDE, Sergi et al. Structural determinants of criticality in biological networks. *Frontiers in physiology*, v. 6, 2015.

WAINWRIGHT, Peter C. Functional versus morphological diversity in macroevolution. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 38, p. 381-401, 2007.

WILLMER Patricia. STONE Graham. Behavioural, ecological and physiological determinants of the activity patterns of bees. **Adv. Stud. Behav.** v. 34, p. 347–466, 2004.

YAMANE, Lauren; BOTSFORD, Louis W.; KILDUFF, D. Patrick. Tracking restoration of population diversity via the portfolio effect. **Journal of Applied Ecology**, v. 55, n. 2, p. 472-481, 2018.

ANEXO A - NORMAS DE SUBMISSÃO DE MANUSCRITO AO PERIÓDICO *Apidologie*



Instructions for Authors

SCOPE

Apidologie publishes original research articles, reviews and scientific notes on the biology of insects belonging to the superfamily Apoidea (Michener, 1944), the term “biology” being used in the broader sense. The main topics include: behavior, ecology, pollination, genetics, physiology, toxicology and pathology. Systematic research can also be submitted to the extent that it concerns the Apoidea. Also accepted are research papers, including economic studies, on the rearing, exploitation and practical use of Apoidea and their products, as far as they make a clear contribution to the understanding of bee biology. Preference will be given to studies that are hypothesis driven. Papers which are only of descriptive kind and of local interest are not accepted.

TYPES OF ARTICLES

The journal *Apidologie* publishes original articles, review articles, scientific notes and proceedings of scientific meetings..

It is the author's responsibility to ensure that the manuscript is written in appropriate English. Non-English-speaking authors are strongly encouraged to consult a professional proof-reading service prior to submission. The editorial board maintains the option of returning, before evaluation, manuscripts which do not meet the instructions and/or acceptable standards of English.

Original and review articles have an abstract in English.

A- Original articles: they should be no longer than ten pages as a rule, i.e. about 30,000 characters (spaces excluded), including references, tables and figures (see ‘Manuscript structure’ for more information). The number of references should not exceed 60.

B- Review articles: Their length is limited to about 60,000 characters, spaces excluded but all items included (text, references, tables, figures...).

The usual division into ‘materials and methods, results and discussion’ may be replaced by a more adapted structure.

C- Scientific notes: *Apidologie* publishes brief notes to report information and observation **for which replication is not possible or additional data cannot be easily obtained and which**

have an exceptional scientific interest. The authors must justify in the cover letter the appropriateness of presenting their data as a Scientific Note.

The length of such notes will be strictly restricted to 3 printed pages (i.e about 9,000 characters, spaces excluded, if only text and references) and publication will depend on the availability of space in the journal and general interest to readers of. This form is intended to augment scientific communication and is by no means for articles that are not of sufficient rigor to be published as full papers. All submissions must include 'scientific note' in the title. Only the title is translated in French and German; there is no Abstract.

D- *Proceedings of scientific meetings*: Summaries of communications are limited to 1700 characters, spaces excluded. They have no chapters, bibliographic references, tables or acknowledgements and are published, online only, by prior arrangement with the Editorial Board.

PEER REVIEW PROCESS

All manuscripts are examined initially by *Apidologie* scientific editors for their appropriateness to the journal. Those which do not match the scope of *Apidologie* or are of insufficient general interest are sent promptly to their authors. Other manuscripts are sent to a minimum of two experts chosen by the handling editor. Reviewers are invited to present their comments and/or suggestions within 4 weeks after getting access to the manuscript.

Reviewers' comments are sent to the authors without their names to remain anonymous. Final acceptance is a decision of the handling editor and is based on the reviewers' reports and the editorial board advice.

In case of revision, the authors must indicate in which ways the comments and suggestions were taken into account or why they were not. The corrected version should be returned to the handling editor within 2 months after the decision has been made. After this delay, it will be considered as a new manuscript. Depending on the handling editor's decision, revised manuscripts may be sent out to reviewers a second time.

SUBMISSION OF MANUSCRIPTS

Please read these instructions carefully before submitting your manuscript: the Editorial Board maintains the option of returning to authors, before the reviewing process, any manuscript not in compliance with these recommendations.

Submission of a paper implies that it reports original unpublished work that it has not been accepted and is not under consideration for publication elsewhere. **All authors must have read and approved the manuscript and the individual contribution of each author should be clearly stated in the article.**

Apidologie is now a member of COPE (Committee on Publication Ethics) and so is particularly attached to the ethical aspect of the publication. All the articles submitted to *Apidologie* are systematically checked for potential plagiarism with the iThenticate tool,

and the Editorial Board may reject any manuscript which would present some unethical issues.

The accepted language is English. The papers (original and review articles) are published with an abstract in English.

How to submit

Authors have to submit their manuscripts online <https://www.editorialmanager.com/apid/>.

Electronic submission substantially reduces the editorial processing and reviewing times and shortens overall publication times. Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

Manuscript structure

The manuscript should be submitted in Word and typed in Times 12 double-spaced with margins of at least 3 cm at the top, bottom and sides for editor’s marking. Lines and pages should be numbered.

The manuscripts (original articles) should be arranged as follows: title page, authors’ names and addresses, short title, abstract and keywords, introduction, materials and methods, results, discussion/conclusion; acknowledgements, authors contribution, conflict of interest, references, figures captions, tables, figures.

Tables and figures, with their captions, should not appear in the text, but be placed together in the end of the text.

Please do not use more than three levels of displayed headings

1. Introduction

2. Material and Methods

3. Results

4. Discussion/ Conclusion

Acknowledgements

Title

With no more than 150 characters, spaces excluded (i.e. 3 lines max. on the printed page).

If there are Latin names of plants and animals, please do not mention the name of the author in the title. (This authority needs to appear only once in the article, with the first mention of the taxon in the text)

Authors

First names (in full) and last names of each author.

Address of all authors; detailed address of the corresponding author with his/her mail address.

Short title

No more than 45 characters, including spaces.

Abstract

It should be no more than 850 characters and should contain no paragraphs, footnotes, references, cross-references to figures or tables and undefined abbreviations.

Keywords

Up to five keywords should be supplied, separated by slashes, in bold lowercase letters.

Acknowledgements

Acknowledgements of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section. The names of funding organizations should be written in full.

Authors Contribution:

This information is now mandatory and we require the following kind of format (please use initials to refer to each author's contribution):

"AC, TK and BN conceived this research and designed experiments; JY participated in the design and interpretation of the data; TM performed experiments and analysis; AC and TK wrote the paper and participated in the revisions of it. All authors read and approved the final manuscript."

OR:

"Both (All) authors have contributed equally to the work"

Definition of the authorship:

*An "author" is generally considered to be someone who has made substantive intellectual contributions to a published study. To qualify as an author one should 1) have made substantial contributions to conception and design, or acquisition of data, or analysis and interpretation of data; 2) have been involved in drafting the manuscript or revising it critically for important intellectual content; and 3) have given final approval of the version to be published. Each author should have participated sufficiently in the work to take public responsibility for appropriate portions of the content. Acquisition of funding, collection of data, or general supervision of the research group, alone, does not justify authorship. **All contributors who do not meet the criteria for authorship should be listed in an acknowledgements section.** Examples of those who might be acknowledged include a person who provided purely technical help, writing assistance, or a department chair who provided only general support.*

Conflict of interest

This information is now required and should be provided such as follows:

"The authors declare that they have no potential conflict of interest in relation to the study in this paper"

References

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. An author citing a paper 'in press' should either provide a DOI or a proof of acceptance to the editors, otherwise it should be cited as 'unpubl. data'.

Unpublished data or personal communication should not appear in the list but should be cited in the text as 'unpubl. data'.

Reference list entries should be alphabetized by the last name of the first author of each work. In case of a reference with more than 10 authors, list only the first 5 authors and then 'et al.' If an author has several publications, the order is as follows : publications of the single author in chronological order, publications of this senior author with one co-author in chronological order, publications of this author with more than one co-author in chronological order.

The titles of the journals should be abbreviated, with punctuation marks, according to the ISSN List of Title Word Abbreviations (see : www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php)

The authors' initials should be punctuated as well.

Exemples of the layout and punctuation to be used are given below :

Article of a journal :

Burgett, M., Burikam, I. (1985) Number of adult honey bees (Hymenoptera: Apidae) occupying a comb: a standard for estimating colony populations. J. Econ. Entomol. **78** (6), 1154-1156

Article by DOI (online journals):

Bevk, D., Kralj J., Cokl, A. (2011) Coumaphos affects food transfer between workers of honeybee *Apis mellifera*. Apidologie, DOI:10.1007/s13592-011-0113-x

Book :

Bailey, L., Ball, B. V. (1991) Honey Bee Pathology. Academic Press Ltd., London.

Book Chapter :

Henderson, P. J. F. (1992) Statistical analysis of enzyme kinetic data, in: Eienthal, R. and Danson, M. J. (Eds.), Enzyme assays: a practical approach. Oxford University Press, Oxford, pp. 277-316

Electronic material:

Agreste, MAAPRAT (2011) Répartition du Territoire. 2009-2010 semi-définitive [online] <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/thematiques/territoire-environnement> (accessed on 05 July 11)

Citation in the text: refer to author(s) and year of publication (Dupont 1956). When there are more than two authors, give the first author's name followed by 'et al.'

Miscellaneous points

Abbreviations:

The acronyms and scientific abbreviations should be defined at first mention in the text, except for the common ones (DNA, RFLP, PCR, ANOVA, etc.).

The authors' initials and the abbreviated titles of the journals should be presented with punctuation marks in the list of references.

Units

Units should be from the International System of Units (SI) (English version available at: <http://www.bipm.org/en/si/>).

For example, hectares and ppm do not belong to the SI and should be changed into m² and mg/kg or µL/L, respectively.

On the SI website you also find the official abbreviation of each unit. For example :

1 h = 60 min = 3600 s and 1 d = 24 h

The official abbreviation of liter is L. We use L to discriminate from l (one).

Time is expressed as follows : 1150 h for 11h50 a.m. and 1715 h for 5h15 p.m.

Latin names

The Latin names as well as the authority must be cited in full at the first mention in the text and then the genus abbreviated in the following citations. The authority should not appear in the title or the abstract. Latin genus and species must be italicized.

Varroa

The word should not be used like a common noun (varroa) but be replaced either by the Latin binomial (*V. destructor* or *V. jacobsoni*) or by « mites » when the meaning is unequivocal.

Races of honeybees

The honeybee subspecies should be mentioned in Latin *only* if morphometric or genetic proof of the race can be produced. If not, use a circumlocution such as « derived from Carnolian honeybees ». For the sake of accuracy, the terms European-derived and African-derived should be used for studies involving honey bees in the New World in which the origins or racial makeup of the study population needs to be stated.

Geographical coordinates

When the location of the experiment is meaningful, geographic coordinates of the place should be added.

DNA Sequences

Apidologie requires that sequence data generated and used in studies published in the journal be submitted to Genbank prior to publication and the Accession numbers then placed in the manuscript text (or in figures and tables). [<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/submit.html>]

TABLES AND ARTWORKS

Tables

- All tables are to be numbered using **Latin numerals**.
- Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.
- For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.
- Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.
- Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

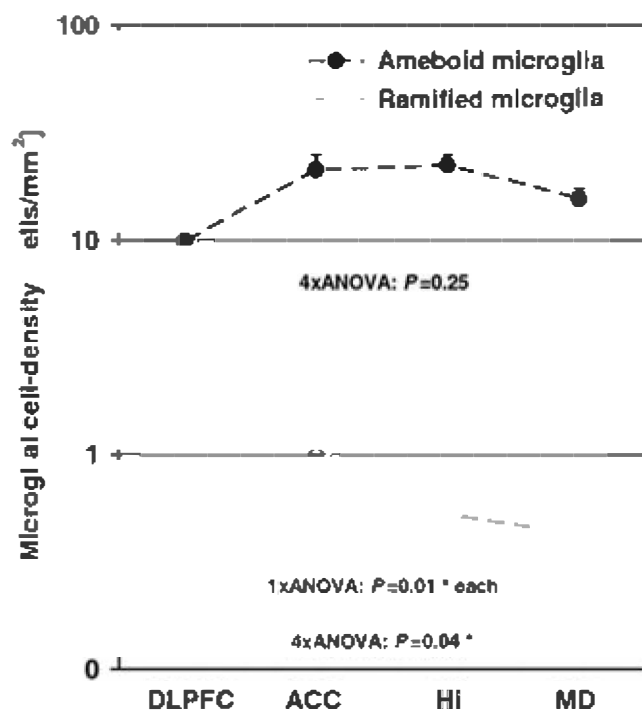
Artwork

For the best quality final product, it is highly recommended that you submit all of your artwork – photographs, line drawings, etc. – in an electronic format. Your art will then be produced to the highest standards with the greatest accuracy to detail. The published work will directly reflect the quality of the artwork provided.

Electronic Figure Submission

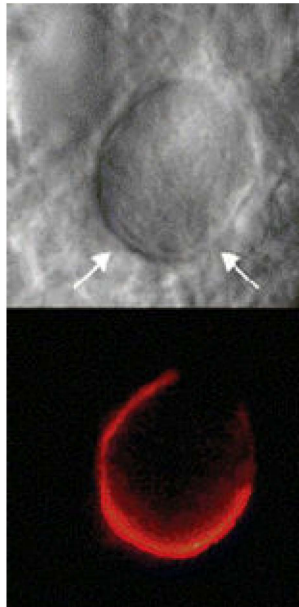
- Supply all figures electronically.
- Indicate what graphics program was used to create the artwork.
- For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format. MS Office files are also acceptable.
- Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.
- Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

Line Art



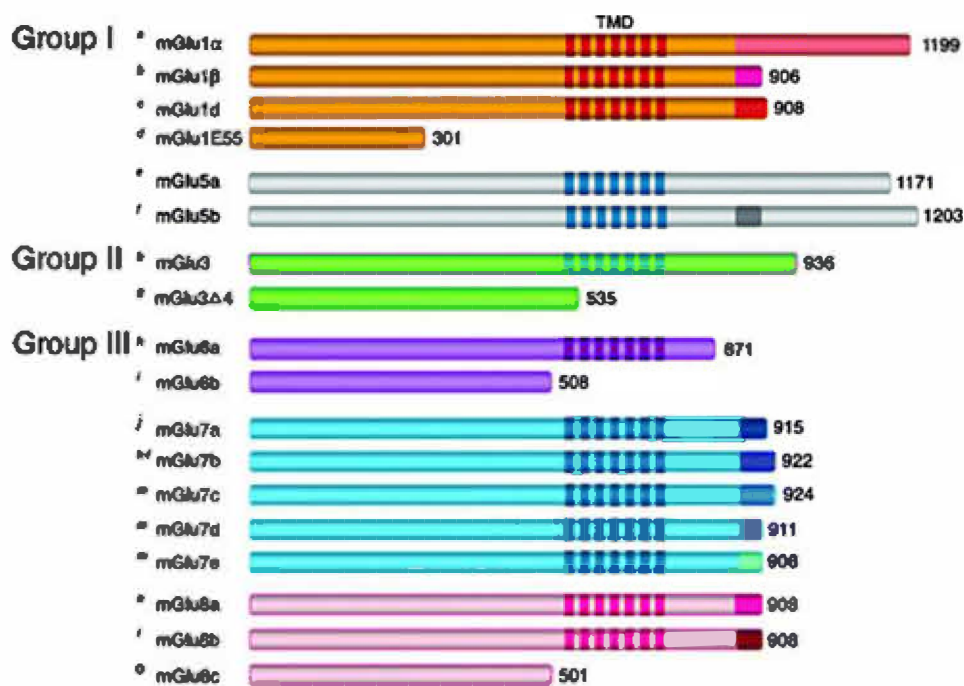
- Definition: Black and white graphic with no shading.
- Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.
- All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.
- Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi.
- Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Halftone Art



- Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.
- If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves.
- Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

Combination Art



- Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.
- Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

Color Art

- Color art is free of charge for online publication.
- If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.
- If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.
- Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

Figure Lettering

- To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).
- Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).
- Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.
- Avoid effects such as shading, outline letters, etc.
- Do not include titles or captions within your illustrations.

Figure Numbering

- All figures are to be numbered using **Arabic numerals**.
- Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.
- Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).
- If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

Figure Captions

- Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.
- Figure captions begin with the term Fig. in bold type, followed by the figure number, also in bold type.
- No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.
- Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.
- Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

Figure Placement and Size

- When preparing your figures, size figures to fit in the column width.

- For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and not higher than 234 mm.
- For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and not higher than 198 mm.

Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

ELECTRONIC SUPPLEMENTARY MATERIAL

Springer accepts electronic multimedia files (animations, movies, audio, etc.) and other supplementary files to be published online along with an article. This feature can add dimension to the author's article, as certain information cannot be printed or is more convenient in electronic form.

Submission

- Supply all supplementary materials in standard file formats.
- **Please include in each file the following information: article title, journal name, author names; affiliation and e-mail address of the corresponding author.**
- To accommodate user downloads, please keep in mind that larger-sized files may require very long download times and that some users may experience other problems during downloading.

Audio, Video, and Animations

- Always use MPEG-1 (.mpg) format.

Text and Presentations

- Submit your material in PDF format preferably; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability.
- A collection of figures may also be combined in a PDF file.

Spreadsheets

- Spreadsheets should be converted to PDF if no interaction with the data is intended.
- If the readers should be encouraged to make their own calculations, spreadsheets should be submitted as .xls files (MS Excel).

Specialized Formats

- Specialized format such as .pdb (chemical), .wrl (VRML), .nb (Mathematica notebook), and .tex can also be supplied.

Collecting Multiple Files

- It is possible to collect multiple files in a .zip or .gz file and this is strongly recommended when there are more than 5 files

Numbering

- If supplying any supplementary material, the text must make specific mention of the material as a citation, similar to that of figures and tables.
- Refer to the supplementary files as “Online Resource”, e.g., "... as shown in the animation (Online Resource 3)", "... additional data are given in Online Resource 4”.
- Name the files consecutively, e.g. “ESM_3.mpg”, “ESM_4.pdf”.

Captions

- For each supplementary material, please supply a concise caption describing the content of the file.
- If you cannot include this legend/ explanation of the tables/ figures/ data within these electronic materials, because of a particular format, please provide this information in the article, as an Annex or Appendix.

Processing of supplementary files

- Electronic supplementary material will be published as received from the author without any conversion, editing, or reformatting.

RESEARCH DATA POLICY

A submission to the journal implies that materials described in the manuscript, including all relevant raw data, will be freely available to any researcher wishing to use them for non-commercial purposes, without breaching participant confidentiality.

The journal strongly encourages that all datasets on which the conclusions of the paper rely should be available to readers. We encourage authors to ensure that their datasets are either deposited in publicly available repositories (where available and appropriate) or presented in the main manuscript or additional supporting files whenever possible. Please see Springer Nature’s information on recommended repositories.

[List of Repositories](#)
[Research Data Policy](#)

General repositories - for all types of research data - such as figshare and Dryad may be used where appropriate.

Datasets that are assigned digital object identifiers (DOIs) by a data repository may be cited in the reference list. Data citations should include the minimum information recommended by DataCite: authors, title, publisher (repository name), and identifier.

[DataCite](#)

Where a widely established research community expectation for data archiving in public repositories exists, submission to a community-endorsed, public repository is mandatory. Persistent identifiers (such as DOIs and accession numbers) for relevant datasets must be provided in the paper.

For the following types of data set, submission to a community-endorsed, public repository is mandatory:

Mandatory deposition	Suitable repositories
Protein sequences	Uniprot
DNA and RNA sequences	Genbank DNA DataBank of Japan (DDBJ) EMBL Nucleotide Sequence Database (ENA)
DNA and RNA sequencing data	NCBI Trace Archive NCBI Sequence Read Archive (SRA)
Genetic polymorphisms	dbSNP dbVar European Variation Archive (EVA)
Linked genotype and phenotype data	dbGAP The European Genome-phenome Archive (EGA)
Macromolecular structure	Worldwide Protein Data Bank (wwPDB) Biological Magnetic Resonance Data Bank (BMRB) Electron Microscopy Data Bank (EMDB)
Microarray data (must be MIAME compliant)	Gene Expression Omnibus (GEO) ArrayExpress
Crystallographic data for small molecules	Cambridge Structural Database

For more information:

[Research Data Policy Frequently Asked Questions](#)

Data availability

The journal encourages authors to provide a statement of Data availability in their article. Data availability statements should include information on where data supporting the results reported in the article can be found, including, where applicable, hyperlinks to publicly archived datasets analyzed or generated during the study. Data availability

statements can also indicate whether data are available on request from the authors and where no data are available, if appropriate.

Data Availability statements can take one of the following forms (or a combination of more than one if required for multiple datasets):

1. The datasets generated during and/or analyzed during the current study are available in the [NAME] repository, [PERSISTENT WEB LINK TO DATASETS]
2. The datasets generated during and/or analyzed during the current study are not publicly available due [REASON WHY DATA ARE NOT PUBLIC] but are available from the corresponding author on reasonable request.
3. The datasets during and/or analyzed during the current study available from the corresponding author on reasonable request.
4. Data sharing not applicable to this article as no datasets were generated or analyzed during the current study.
5. All data generated or analyzed during this study are included in this published article [and its supplementary information files].

More examples of template data availability statements, which include examples of openly available and restricted access datasets, are available:

[Data availability statements](#)

This service provides advice on research data policy compliance and on finding research data repositories. It is independent of journal, book and conference proceedings editorial offices and does not advise on specific manuscripts.

[Helpdesk](#)

AFTER ACCEPTANCE

Upon acceptance of your article you will receive a link to the special Author Query Application at Springer's web page where you can sign the Copyright Transfer Statement online and indicate whether you wish to order Open Choice, offprints, or printing of figures in color. Once the Author Query Application has been completed, your article will be processed and you will receive the proofs.

Open Choice

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springer's online platform SpringerLink. We regret that Springer Open Choice cannot be ordered for published articles.

Copyright transfer

Authors will be asked to transfer copyright of the article to the Publisher (or grant the Publisher exclusive publication and dissemination rights). This will ensure the widest possible protection and dissemination of information under copyright laws.

Open Choice articles do not require transfer of copyright as the copyright remains with the author. In opting for open access, they agree to the Springer Open Choice License.

Offprints

Offprints can be ordered by the corresponding author.

Color illustrations

The publication of color illustrations is free of charge for the online version, as well as now for the print version.

Proof reading

The purpose of the e-proof is to check for typesetting or conversion errors and the completeness and accuracy of the text, tables and figures. Substantial changes in content, e.g., new results, corrected values, title and authorship, are not allowed without the approval of the Editor. After online publication, further changes can only be made in the form of an Erratum, which will be hyperlinked to the article.

Online First

The article will be published online after receipt of the corrected proofs. This is the official first publication citable with the DOI. After release of the printed version, the paper can also be cited by issue and page numbers.

Complimentary copies for colleagues

At acceptance, you can provide a list of max. 10 email addresses of colleagues: the journal will send them a complimentary copy of the PDF of your paper. This may definitely help disseminating your study and increasing its potential impact, as well as the impact of the journal.