

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Abelhas Generalistas (Meliponina) e o Sucesso Reprodutivo de *Stryphnodendron pulcherrimum* (Fabales: Mimosaceae) com Florada em Massa na Mata Atlântica, BA

DANIELA MONTEIRO, MAURO RAMALHO

PPG em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia, Univ Federal da Bahia, R Barão de Jeremoabo s/n, Ondina, 40170-115 Salvador, BA, Brasil; danielam@ufba.br; ramauro@ufba.br

Edited by Kleber Del Claro – UFU

*Neotropical Entomology* 39(4):519-526 (2010)

Generalist Bees (Meliponina) and the Reproductive Success of the Mass Flowering Tree *Stryphnodendron pulcherrimum* (Fabales: Mimosaceae) in the Atlantic Rainforest, Bahia

**ABSTRACT** - It is controversial the role played by Meliponina bees in the pollination of mass flowering trees with small generalized flowers (FMPG), very common group of trees in the tropical forest canopy. The species richness and relative abundance of flower visiting insects of the mass flowering tree *Stryphnodendron pulcherrimum* were measured to test the hypothesis of tight ecological association between these generalist bees and FMPG and to evaluate the effect of this relationship upon the reproductive success variation among tree crowns. The flower visiting insects were sampled on 10 flowering tree crowns at the Atlantic Rainforest in southern Bahia. Altogether, 553 visiting insects were collected during the flowering period of *S. pulcherrimum*: 293 (52%) Meliponina bees out of 438 bees (79.4%). All tree crowns were visited by Meliponina, with the proportion of these bees ranging from 27% to 87%. The tight ecological association between FMPG trees and Meliponina bees is supported by the observed pattern of spatial relationship. Both the relationship between variation of fruit set among tree crowns and species richness ( $r = 0.3579$ ;  $P = 0.3098$ ) or relative abundance ( $r = 0.3070$ ;  $P = 0.3881$ ) of Meliponina were not statistically significant. Likely a threshold of minimum relative abundance combined with the absolute abundance of these bees explain the fruit set variation among tree crowns of *S. pulcherrimum*, even by self-pollination. We tested this assumption with a preliminary analysis of Melipona bee genera distribution among the tree crowns.

**KEY WORDS:** Stingless bee, pollination, geitonogamy, canopy

O dossel de florestas tropicais úmidas tem alta diversidade de plantas arbóreas com florada em massa, produzindo muitas flores em várias copas, simultaneamente (Janzen 1967, 1980, Gentry 1974), as quais oferecem, em um curto período de tempo, grande quantidade de recursos florais para seus visitantes.

Uma alta proporção de árvores com florada em massa nas florestas tropicais apresenta características peculiares: flores com morfologia generalizada, pequenas (menores que 1cm), com cores pálidas (brancas amarelas ou esverdeadas) (Bawa 1980, 1990, Beach 1981). Em conjunto, essas características estão provavelmente associadas ao modo de polinização (Janzen 1967, Gentry 1974). Estudos na floresta tropical constataram a associação muito frequente entre árvores com florada em massa e pequenos insetos generalistas (Bawa 1980, 1990, 1994, Kress & Beach 1994, Ramalho 2004).

Bawa (1980, 1994) sugeriu que uma quantidade desproporcional de espécies de árvores dióicas apresentavam floração em massa e eram visitadas por pequenos insetos

generalistas nas florestas tropicais. Essas árvores de diferentes famílias vegetais frequentemente compartilhavam as características peculiares acima referidas. A associação ecológica com insetos generalistas teria influenciado a evolução da dioécia em diferentes grupos de árvores, que, por sua vez, teriam desenvolvido esse sistema reprodutivo para evitar a autopolinização extensiva – “hipótese de Bawa” (Beach 1981). Essa hipótese pressupõe limitado movimento interplantas e, portanto, ineficiência desses pequenos polinizadores na polinização cruzada, que teria promovido a separação espacial dos sexos (dioécia).

Porém, há algumas evidências indiretas contrárias à “hipótese de Bawa”: 1) proporcionalmente, em florestas tropicais poucas espécies dióicas arbóreas são polinizadas por um amplo espectro de diversos táxons animais (Renner & Feil 1993); 2) alta frequência de árvores não dióicas em ambientes tropicais estão associadas aos pequenos insetos generalistas (Renner & Feil 1993, Kress & Beach 1994, Ramalho 2004).

Apesar das características morfológicas e comportamentais dos insetos generalistas (pequeno tamanho, pequeno raio de vôo), alguns fatores podem promover o vôo inter-copas, tais como a baixa produção de néctar por copa (Heinrich 1975, Frankie & Haber 1983), e interações agressivas entre forrageadores de diferentes espécies em defesa de recursos alimentares espacialmente concentrados (Mori & Pipoly 1984, Breed *et al* 1999). Gentry (1978) observou que o aumento do movimento de visitantes florais entre copas com floradas em massa também poderia se dar pela atração de predadores insetívoros, geralmente pássaros.

Nas florestas tropicais úmidas, um dos grupos de insetos generalistas mais bem sucedidos são as abelhas Meliponina (Hymenoptera: Apidae), com grande abundância e riqueza de espécies (Roubik 1989, Michener 2000). Vivendo em colônias perenes, com grande número de indivíduos, altas taxas de substituição da biomassa e com capacidade de estocar recursos para uso futuro, os Meliponina poderiam “movimentar” em torno de 3% da produção primária líquida em algumas florestas tropicais (Roubik 1993).

As abelhas Meliponina são numericamente dominantes entre os insetos visitantes das flores na Mata Atlântica, especialmente no estrato superior ((Wilms *et al* 1997, Ramalho 2004). Aparentemente, apresentam relação ecológica estreita, isto é, frequente no tempo e no espaço, com copas de árvores com floração em massa (Ramalho 2004, Ramalho & Batista 2005). Provavelmente, exercem forte influência sobre o sucesso reprodutivo dessas árvores, desempenhando papel relevante na regeneração natural da floresta (Imperatriz-Fonseca *et al* 1993, Ramalho 2004).

A associação com árvores que exibem floração em massa é frequente, provavelmente porque as abelhas do grupo Meliponina possuem adaptações para exploração de recursos concentrados no espaço e no tempo (Ramalho 2004), tais como grandes colônias perenes, comunicação de fontes florais e estocagem de excedentes de pólen e néctar para uso futuro (Michener 2000). Segundo Wilms *et al* (1997), a co-evolução difusa entre as abelhas Meliponina e flores nas florestas tropicais teria contribuído para o grande número de árvores com floração em massa. Ramalho (2004) argumentou que a associação de Meliponina com floradas em massa pode ser interpretada como um fenômeno mais recente, resultante da apropriação ecológica de nichos de outros pequenos insetos generalistas.

Em florestas tropicais de alta diversidade de árvores, além da baixa mobilidade do polinizador, outros fatores podem aumentar as chances de autopolinização, como a baixa densidade populacional e grandes distâncias entre indivíduos arbóreos co-específicos (Bawa 1974, 1980, Bawa *et al* 1985, Kress & Beach 1994) ou a flutuação temporal na abundância do polinizador efetivo. Sendo assim, ao contrário da dioécia, a autocompatibilidade ou auto-incompatibilidade parcial aparecem como estratégias que asseguram a produção de sementes via autopolinização, incluindo a geitonogamia (Harder & Barrett 1996), mesmo que com baixa variabilidade.

*Stryphnodendron pulcherrimum* (Fabales: Mimosaceae) é uma espécie arbórea frequente em áreas de Mata Atlântica no baixo sul da Bahia. Apresenta floração em massa, com flores típicas de árvores atrativas para os Meliponina. É

uma candidata adequada ao teste de hipótese de associação ecológica estreita com essas abelhas generalistas. Se a relação for ecologicamente estreita, a premissa de que Meliponina atua como polinizador efetivo das floradas em massa, mesmo que tenha papel mais relevante na autopolinização (incluindo a geitonogamia) do que na polinização cruzada (Ramalho 2004), poderá ser testada. Assim, este trabalho tem por objetivo verificar se 1) a frequência de Meliponina é alta nas copas de *S. pulcherrimum* e previsível no espaço e no tempo, e 2) se há relação entre a variação no sucesso reprodutivo de cada árvore e a variação na atividade dessas abelhas generalistas entre as copas.

## Material e Métodos

**Área de estudo.** O estudo foi realizado em área de Mata Atlântica, na Reserva Ecológica Michelin - Bahia (REM) (13° 50'S e 39° 15'W), localizada entre os municípios de Ituberá e Igrapiúna. A REM tem área aproximada de 3000 ha, caracterizada pela presença de fragmentos de Mata Atlântica em meio à plantação extensiva de seringueira (*Hevea brasiliensis*), entre outras silviculturas.

***Stryphnodendron pulcherrimum.*** É uma árvore pioneira encontrada nas matas pluviais da região Amazônica e em áreas de Mata Atlântica do Sul da Bahia, sendo exclusiva de mata pluvial de terra firme, onde pode apresentar alta frequência (Lorenzi 1998). A altura das árvores varia entre 4 m e 8 m, mas na área em estudo alcançam entre 8 m e 15 m. A copa é ampla, com folhas compostas bipinadas. Conhecida vulgarmente por favinha, faveira-camuzé, faveiro, localmente é chamada de muanza ou muzé.

No Sul da Bahia, vários indivíduos florescem sincronicamente, durante os meses de dezembro e janeiro, evidenciando o padrão de floração em massa (Janzen 1967, Gentry 1974). As flores de morfologia generalizada são muito pequenas (< 0,5 cm) e inconspícuas, de coloração pálida amarelo-limão. Estão reunidas em inflorescências em forma de espigas, com cerca de 360 flores (n = 150 inflorescências). Para se referir a esse conjunto de características será usada a sigla FMPG. A cada dia, cada copa florida disponibiliza grande quantidade de recursos florais (néctar e pólen) para os seus visitantes.

*Stryphnodendron pulcherrimum* apresenta flores estaminadas e hermafroditas no mesmo indivíduo (e também na mesma inflorescência) e pode ser classificada como andromonóica (Endress 1994). Várias outras espécies do gênero apresentam esse sistema sexual (Ortiz *et al* 2003).

Foram coletados ramos floridos dos indivíduos amostrados e montadas exsicatas, depositadas no Herbário Alexandre Leal Costa/IBIO-UFBA, e identificadas pela curadora Maria Lenise da Silva Guedes (n° 76881).

**Desenho amostral.** *Stryphnodendron pulcherrimum* apresenta-se amplamente distribuída na paisagem local da REM. É relativamente comum em uma variedade de habitats locais, sendo encontrada em áreas de floresta contínua, na borda de grandes remanescentes florestados e em pequenos fragmentos florestados isolados na paisagem de ambientes

antropizados. Considerando-se as distâncias esperadas de atividade de forrageio das abelhas Meliponina em ambiente de floresta (vide, p.ex. Breed *et al* 1999), foram sorteadas 10 copas floridas de *S. pulcherrimum* na paisagem local, com distância mínima entre si de 100 m, para manter a independência entre pontos amostrais (Magnusson & Mourão 2003).

**Amostragem dos visitantes florais de *S. pulcherrimum*.** Entre 30/12/2006 e 16/01/2007, foram feitas amostragens intensivas dos visitantes florais nos indivíduos de *S. pulcherrimum*, previamente mapeados e monitorados. As copas foram acessadas com técnica de arborismo e os visitantes amostrados com rede entomológica acoplada a cabos telescópicos, com até 6 m de comprimento (Ramalho 2004). Cada ponto amostral equivale a uma copa de *S. pulcherrimum*.

As coletas foram concentradas no período das 8:00h às 12:00h. Em cada copa, foram feitas coletas dos visitantes em três intervalos de 30 min, totalizando 15h de esforço amostral.

Nos intervalos entre as amostragens foram feitas observações sobre o comportamento das abelhas nas flores. Todos os espécimes capturados foram sacrificados em frasco contendo acetato de etila e montados em alfinetes entomológicos. As espécies e morfo-espécies foram identificadas com a colaboração da Dra Favizia Freitas de Oliveira, do Laboratório de Sistemática de Insetos (LASIS)/ Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), de acordo com a classificação de Silveira *et al* (2002). Uma parcela dos espécimes foi depositada na coleção científica do LASIS e outra no Laboratório de Ecologia da Polinização (ECOPOL)/Instituto de Biologia/ Universidade Federal da Bahia (UFBA).

#### Determinação do sucesso reprodutivo de *S. pulcherrimum*.

O sucesso reprodutivo de *S. pulcherrimum* foi estimado como a quantidade de frutos produzidos no período de frutificação (entre maio e julho de 2007) pelos indivíduos usados nas amostragens dos visitantes florais. Em cada copa foram amostrados ao acaso três quadrados (40 x 40 cm) para contagem dos frutos.

Para estimar a produção de frutos sem a atuação dos visitantes florais, 50 inflorescências de *S. pulcherrimum* foram protegidas com sacos de voil no período de floração, com acompanhamento da formação de frutos.

**Análise dos dados.** O coeficiente de correlação de Pearson ( $r$ ) foi utilizado como medida de associação entre a abundância relativa de abelhas da subtribo Meliponina e número de frutos produzido em cada copa de *S. pulcherrimum*, e a riqueza de espécies de abelhas Meliponina e o número de frutos produzido em cada copa de *S. pulcherrimum*, utilizando-se do programa BioEstat versão 5.0.

A cada valor de correlação foi aplicado um teste de hipótese sobre a existência de correlação significativa determinando-se o valor de  $P$ . Para avaliar o quanto cada variável independente ( $x$ ) explicaria a variação na variável dependente ( $y$ ), foi determinado o coeficiente de determinação ( $R^2$ ) dos testes. Todas as variáveis apresentaram distribuição normal, verificada pelos métodos de Kolmogorov e Smirnov

(KS) (Zar 1999). O valor do alfa (0,05) foi corrigido para a realização dos dois testes de hipóteses (Magnusson & Mourão 2003).

## Resultados

**Visitantes florais de *S. pulcherrimum* na REM.** As copas de *S. pulcherrimum* atraíram grande número de insetos generalistas: foram amostrados 553 insetos nas flores, sendo 438 abelhas. Entre as abelhas, a maioria (293) foi Meliponina, totalizando 52% do total de insetos amostrados. Halictidae (15%) e Exomalopsini-Apidae (10%) também foram comuns nas amostras, além de algumas vespas e outros visitantes, principalmente pequenas mariposas e moscas (Fig 1).

Foram caracterizadas 46 morfo-espécies e 19 gêneros de abelhas. A subtribo Meliponina foi representada por 13 espécies e 10 gêneros (Figs 1 e 2). Além das espécies de Meliponina, destacaram-se entre as abelhas os gêneros *Exomalopsis* (Apidae – Exomalopsini) e *Augochloropsis* (Halictidae – Augochlorini), respectivamente, com 9,9% e 8,1% do total de insetos visitantes das copas de *S. pulcherrimum*. Todas essas abelhas têm pequeno porte e se enquadram dentro da amplitude de variação de tamanho dos Meliponina amostrados. Os demais grupos de abelhas e insetos podem ser considerados visitantes esporádicos.

A abundância de Meliponina em relação aos demais insetos nas copas variou entre 27% e 87%, enquanto que a abundância absoluta dessas abelhas variou entre sete e 73 indivíduos amostrados por copa (Fig 2). Duas a sete espécies de Meliponina visitaram cada copa de *S. pulcherrimum* e a abundância absoluta das espécies também foi bastante

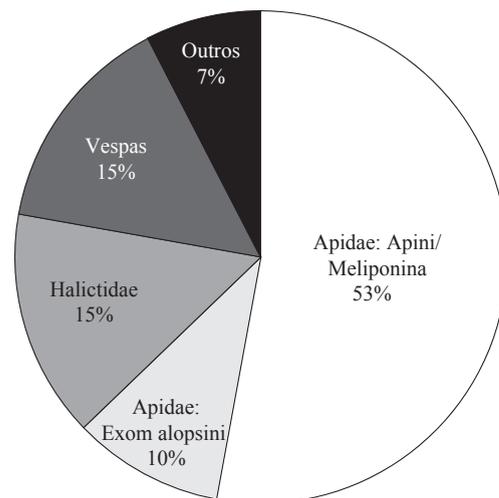


Fig 1 Abundância relativa dos grupos de insetos visitantes das copas com floração em massa de *Stryphnodendron pulcherrimum*, na Reserva Ecológica da Michelin (REM), Mata Atlântica ( $n = 553$ ). Grupos de abelhas: Apidae/Meliponina, 13 spp. (ver lista na Fig 2); Apidae/Exomalopsini-*Exomalopsis*, sete spp.; Halictidae/Augochlorini-*Augochlora*, seis spp.; *Auochlora*, uma spp.; *Augochloropsis*, oito spp.; *Neocorynura*, uma spp.; *Pereirapis*, duas spp.; Halictidae/Halictini-*Dialictus*, quatro spp.

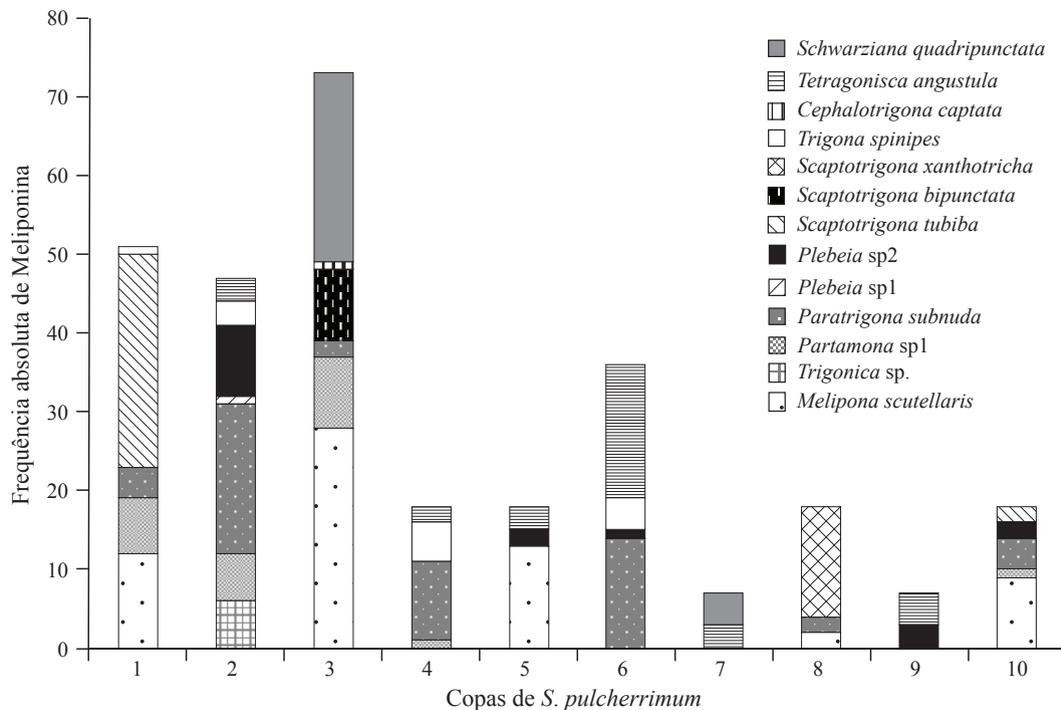


Fig 2 Abundância absoluta das espécies de abelhas Meliponina visitantes das 10 copas de *Stryphnodendron pulcherrimum* na REM, Mata Atlântica.

variável entre as copas. As espécies mais abundantes também foram as mais frequentes nas copas (Fig 2): por exemplo, *Melipona scutellaris* (Latreille) e *Paratrigona subnuda* (Moure) tiveram, cada uma, abundância relativa ao redor de 10% e frequência entre cinco e sete copas.

Dada a ampla distribuição espacial dos espécimes amostrados de *S. pulcherrimum* e a alta frequência de Meliponina nas copas floridas (Figs 2 e 3), essa relação ecológica pode ser considerada estreita na Mata Atlântica regional.

**Comportamento das abelhas Meliponina nas copas de *S. pulcherrimum*.** A maioria das abelhas coletou pólen e néctar nas flores de *S. pulcherrimum*. Frequentemente, as abelhas Meliponina voavam a curtas distâncias de uma inflorescência a outra próxima, onde permaneciam por alguns segundos, caminhando de uma flor a outra. Os demais grupos de abelhas pequenas também se comportaram de maneira similar.

As inflorescências ensacadas não formaram frutos e a atividade dessas abelhas parece ser essencial para o sucesso reprodutivo de *S. pulcherrimum*, mesmo que atuem na autopolinização. Entretanto, devido a problemas técnicos com o experimento de ensacamento (perdas com fortes chuvas e ventos no período), o número final de réplicas (n = 5) foi insuficiente para se interpretar esse resultado.

**Meliponina e sucesso reprodutivo das copas de *S. pulcherrimum* – teste de associação.** Os valores de correlação (r) entre a produção de frutos de *S. pulcherrimum* e variação na abundância relativa de Meliponina (Fig 3) foram baixos (r = 0,3070; P = 0,3881; gl = 8) e não significativos (P > 0,025). O coeficiente de determinação (R<sup>2</sup> = 0,0943)

também indicou que apenas 9,43% da variação observada na produção de frutos de *S. pulcherrimum* foi explicada pela variação na abundância de Meliponina. Também não houve relação significativa entre produção de frutos de *S. pulcherrimum* e a riqueza de espécies de Meliponina (r = 0,3579; P = 0,3098; gl = 8), embora pareça explicar uma quantidade um pouco maior da variação observada (R<sup>2</sup> = 0,1281). Ao contrário da abundância, não era de se esperar efeito da variável riqueza, dado: a) o caráter geral similar da morfologia funcional das espécies de Meliponina (apontados acima); e b) os condicionantes básicos da morfologia floral de *S. pulcherrimum* (FMPG).

Isoladamente, a riqueza ou a abundância de Meliponina não explicaram o sucesso reprodutivo de *S. pulcherrimum*. Entretanto, as combinações das abundâncias relativa e absoluta parecem oferecer explicação satisfatória para a variação observada na produção de frutos. As copas com valores simultaneamente altos de abundâncias absoluta e relativa de Meliponina (copas 1, 2, 3 e 6) também apresentaram alta produção de frutos, em relação às demais (Fig 3). Já as combinações de baixas abundâncias relativa e absoluta (copas 4 e 7) ou de alta abundância relativa e baixa abundância absoluta (copa 9) foram relacionadas a valores baixos de produção de frutos.

Em particular, as copas com os maiores valores de produção de frutos (1, 3, 5) tiveram em comum alta abundância relativa de Meliponina (Fig 3) associadas aos maiores valores de abundância absoluta de *Melipona scutellaris* (Fig 2). Mesmo entre as copas com abundância relativa baixa de Meliponina em geral (4, 7, 8, 10), observou-se maior produção de frutos entre aquelas associadas à maior abundância absoluta de *M. scutellaris* (8 e 9).

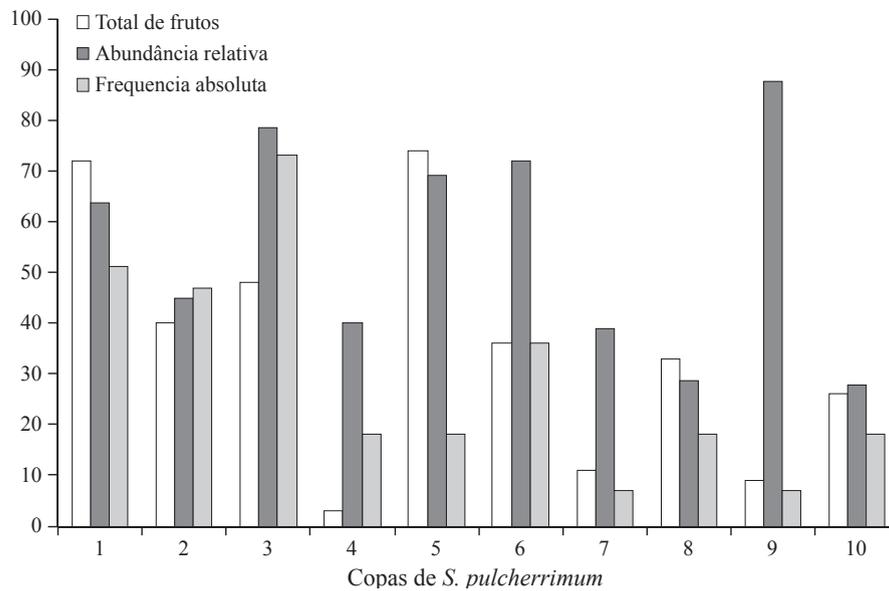


Fig 3 Total de frutos, abundância relativa e abundância absoluta de abelhas Meliponina nas 10 copas de *Stryphnodendron pulcherrimum*, na REM, Mata Atlântica.

### Discussão

As abelhas Meliponina predominaram entre os insetos visitantes das copas de *S. pulcherrimum*, estando presentes em todas as copas floridas amostradas em distâncias que variaram entre 120 m a cerca de 8 km, já no limite da Floresta Atlântica da REM. A abundância relativa dessas abelhas foi alta (acima de 27%) em todas as copas. Assim, os resultados sustentam a hipótese de associação ecologicamente estreita, isto é, previsível no espaço e no tempo, entre essas árvores com floração em massa e as abelhas Meliponina.

A dominância numérica frequentemente observada das abelhas Meliponina nas flores de árvores com floradas em massa da floresta tropical tem sido interpretada de duas maneiras. A primeira considera que seria o resultado da apropriação de nichos de outros visitantes generalistas (Roubik 1992, Ramalho 2004). O comportamento generalista associado à necessidade de grandes quantidades de recursos alimentares (Roubik 1989, Michener 2000) teria levado os Meliponina a se apropriarem de recursos florais de fácil acesso nas floradas em massa, com flores pequenas e morfologia generalizada, antes associadas a outros pequenos insetos (Ramalho 2004). Do ponto de vista das árvores FMFGs nas florestas tropicais, é provável que esteja em curso a substituição gradual de polinizadores generalistas pouco eficientes e/ou imprevisíveis no tempo (p.ex., pequenos besouros e dípteros sazonais, principalmente) por outro grupo também generalista, porém mais previsível (mais abundante ao longo do ano inteiro, p.ex.), isto é, os Meliponina (Ramalho 2004).

A segunda linha de argumentação considera a possibilidade de co-evolução difusa entre as abelhas Meliponina e as floradas em massa, com flores pequenas atrativas para pequenos insetos generalistas (Wilms *et al* 1997, Ramalho 2004). Produzindo grandes quantidades de recursos concentrados no tempo e no espaço, muitas árvores FMFG

da floresta tropical não teriam como evitar a concentração de forrageio por parte dos Meliponina, desde o Terciário. Como consequência, passaram a investir no controle do nível de autopolinização, sem, entretanto, excluir esse mecanismo de reprodução (Ramalho 1998, 2004).

Sob a perspectiva de ambas as linhas de argumentação, os Meliponina causariam forte pressão sobre o sucesso reprodutivo das árvores FMFG. Segundo Bawa (1980), isso explicaria a frequência relativamente alta da dioécia entre árvores da Floresta Tropical. Entretanto, de acordo com a hipótese de segurança reprodutiva (Harder & Barrett 1996), essas árvores também deveriam apenas controlar os níveis de autopolinização e autofertilização para assegurar taxas adequadas de produção de sementes, mesmo na presença de visitantes pouco eficientes na polinização cruzada (Ramalho 1998). Ramalho (2004) argumenta que essa interpretação é mais compatível com a distribuição de frequência observada dos sistemas reprodutivos e sistemas de polinização de árvores em florestas tropicais (Bawa *et al* 1985, Kress & Beach 1994), inclusive a Mata Atlântica (Ramalho & Batista 2005). A relação ecológica estreita entre Meliponina e as copas de *S. pulcherrimum* também é mais compatível com essa hipótese de segurança reprodutiva, dada a condição andromonóica.

As observações do comportamento dos Meliponina nas flores de *S. pulcherrimum* evidenciam períodos longos de forrageio numa mesma copa, com caminhadas entre flores numa inflorescência e frequentes movimentos entre inflorescências próximas. Considerando ainda o pequeno raio de vôo da maioria dos Meliponina e a baixa similaridade observada na composição de espécies entre as copas de *S. pulcherrimum*, conclui-se que, muito provavelmente, há concentração de forrageio de cada espécie ou cada colônia em copas individuais, com transferência de pólen entre flores, predominantemente dentro da mesma copa. Assim, é mais defensável o papel desse grupo de abelhas na autopolinização

(incluindo a geitonogamia) de *S. pulcherrimum*.

Variações simultâneas nas abundâncias absoluta e relativa de Meliponina podem explicar melhor a variação observada na produção de frutos de *S. pulcherrimum*. Mas, muito provavelmente, também há um limiar mínimo de abundância absoluta dessas abelhas (>20 na Fig 3; p.ex.), para que a sua abundância relativa em relação ao conjunto de visitantes florais torne-se um bom preditor da variação na produção de frutos. Dados o comportamento e tamanho similares das demais abelhas observadas (principalmente Exomalopsini e Augochlorini) e suas baixas frequências e abundâncias, não há razão para supor que possam explicar melhor as variações observadas no sucesso reprodutivo entre copas de *S. pulcherrimum*. Também é improvável que essas pequenas abelhas se diferenciem dos Meliponina quanto à eficiência de polinização dessas flores pequenas e generalizadas, especialmente no que se refere à polinização cruzada.

A partir de um dado limiar, quanto maior a abundância de Meliponina em relação aos demais visitantes, maior a produção de frutos em *S. pulcherrimum*, que tende a ser ainda maior dependendo da frequência de espécies propensas a fazer vôos inter-copas. Frequentemente, as copas devem estar produzindo sementes por autopolinização (de acordo com hipótese de segurança reprodutiva), dado a baixa mobilidade geral da maioria dos Meliponina e as distâncias médias relativamente grandes entre as árvores co-específicas. Mas vôos esporádicos entre copas podem promover a polinização cruzada, potencializando o sucesso reprodutivo total (com aumento das taxas de fertilização/pólen depositado sobre o estigma, p.ex.). No último caso, estariam envolvidas abelhas relativamente robustas, como *Melipona scutellaris*.

*Melipona scutellaris* é uma espécie restrita às florestas do Nordeste do Brasil (Ramalho & Batista 2005). As Mimosaceae com flores pequenas são frequentemente visitadas por *M. scutellaris* nessa região (Ramalho *et al* 2007). Ambos os fatos corroboram, indiretamente, a premissa de associação ecológica estreita dessa abelha com *S. pulcherrimum*.

Como são relativamente grandes e robustas e estão entre as espécies com maiores raios de vôo entre os Meliponina (Roubik & Aluja 1983, Van Nieuwstadt & Iraheta 1996, Araújo *et al* 2004), as forrageiras de *M. scutellaris* também têm maiores chances de promover a polinização cruzada de *S. pulcherrimum*. Um argumento similar foi usado para interpretar o sucesso reprodutivo de árvores com flores hermafroditas e floradas em massa na Mata Atlântica, dominadas por Meliponina (Ramalho 2004, Ramalho & Batista 2005).

A variação na abundância absoluta de *M. scutellaris* (Fig 2) contribui para explicar parte da variação observada no sucesso reprodutivo de *S. pulcherrimum* (Fig 3). Quando se testa a associação entre a abundância relativa de *M. scutellaris* e a produção de frutos também se observa correlação significativa (Fig 4). Como não é de se esperar que essa abelha seja mais eficiente na autopolinização (ou geitonogamia) do que as demais Meliponina, sua maior influência sobre o sucesso reprodutivo deve ser atribuída à maior contribuição relativa para a polinização cruzada.

A combinação das abundâncias relativa e absoluta de Meliponina oferece explicação para parte da variação observada na produção de frutos e sementes de *S.*

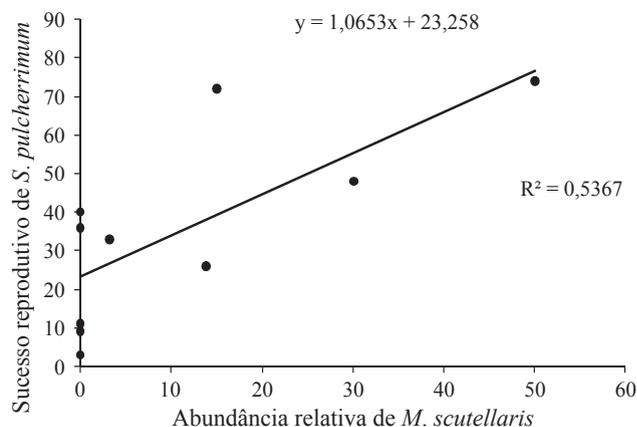


Fig 4 Correlação entre abundância relativa de *Melipona scutellaris* e o sucesso reprodutivo de *Stryphnodendron pulcherrimum* ( $r = 0,7306$ ;  $P = 0,0202$ ,  $gl = 8$ ), na REM, Mata Atlântica.

*pulcherrimum*. Se essa árvore não estivesse se beneficiando com as visitas dessas abelhas, teria havido pressão não apenas para minimizar efeitos supostamente indesejáveis da autopolinização, como prevê a hipótese de dioécia (Bawa 1980, 1994), mas, principalmente, para reduzir a visitação. Nesse caso, a relação ecológica estreita rejeita a premissa de mecanismos florais para desestimular a visitação. Assim, a hipótese mais coerente é de que o sucesso reprodutivo nessa árvore FMPG e andromonóica resulta de um compromisso entre taxas de autopolinização (incluindo geitonogamia) e polinização cruzada, tendo os Meliponina um papel central nos eventos.

A condição andromonóica de *S. pulcherrimum* configura uma solução conciliadora de árvores FMPG para a relação ecológica estreita com Meliponina. Quando os polinizadores obtêm recursos com maior frequência nas flores masculinas (estaminadas) do que nas flores femininas (pistiladas) pode haver depreciação da função materna (Lloyd & Bawa 1984). As abelhas particularizam-se por serem consumidores ativos de pólen e, de fato, podem evitar flores (ou “copas”) femininas, quando espacialmente separadas (Bierzchudek 1987). No caso de Meliponina, como são consumidores vorazes de pólen (Roubik 1989, Ramalho 1990), a assimetria na atratividade de copas com flores masculinas ou femininas em árvores dióicas ficaria potencializada. Isto exerceria forte restrição sobre a estratégia dióica como solução para polinização cruzada em árvores FMPG. Ao contrário, a oferta de flores masculinas e hermafroditas numa mesma copa, como acontece com *S. pulcherrimum*, elevaria a atratividade dirigida aos Meliponina e ao mesmo tempo reduziria os riscos de comprometimento da função materna (menor atratividade das flores pistiladas).

Propõem-se duas explicações alternativas para a condição andromonóica de árvores FMPG na Mata Atlântica que são atrativas aos pequenos insetos generalistas: 1) uma solução para lidar com visitantes generalistas consumidores ativos de pólen (que procuram ativamente flores masculinas); 2) uma solução para assegurar certo nível de polinização cruzada, via polinização por decepção por consumidores de néctar (que procuram recursos apenas nas flores femininas). No primeiro

caso, ficaria sustentada a hipótese de co-evolução difusa com Meliponina (Wilms *et al* 1997); no segundo a hipótese de apropriação de nichos de outros insetos por Meliponina (Roubik 1992, Ramalho 2004)

Em resumo, a hipótese de segurança reprodutiva (autopolinização, no caso) (Harder & Barrett 1996), vinculada à premissa de que Meliponina são polinizadores generalistas em oferta mais previsível no espaço e no tempo do que outros pequenos visitantes florais generalistas das florestas tropicais (Ramalho 2004), também encontra sustentação nos resultados gerais da relação ecológica observada com as floradas em massa das copas de *S. pulcherrimum*. O estudo aprofundado da polinização de árvores andromonóicas na Mata Atlântica pode ser a chave para a compreensão das relações co-evolutivas ou ecológicas com as abelhas Meliponina.

### Agradecimentos

Aos colegas do Lab de Ecologia da Polinização (ECOPOL-IB-UFBA) pelo apoio aos trabalhos de campo. À Dra Favízia F de Oliveira pela identificação das abelhas. À Michelin pela concessão da bolsa de mestrado e apoio logístico. Ao CNPq (481113/2004-5) e à FAPESP (APR0114/2006) pelo financiamento concedido ao projeto integrado do ECOPOL.

### Referências

- Araújo E D, Costa M, Chaud-Netto J, Fowler H G (2004) Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponina): Inference of flight range and possible ecological implications. *Braz J Biol* 64: 563-568.
- Azeredo G A, Bruno R L A, Andrade L A, Cunha A O (2003) Germinação em sementes de espécies florestais da Mata Atlântica (Leguminosae) sob condições de casa de vegetação. *Pesq Agropec Trop* 33: 11-16.
- Bawa K S (1974) Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* 28: 85-92.
- Bawa K S (1980) Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann Rev Ecol Syst* 11: 15-39.
- Bawa K S (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rainforest. *Annu Rev Ecol Syst* 21: 399-422.
- Bawa K S (1994) Pollinators of tropical dioecious angiosperms: a reassessment? No, not yet. *Am J Bot* 81: 456-460.
- Bawa K S, Bullock S H, Perry D R, Coville R E, Grayum M H (1985) Reproductive biology of Tropical Lowland Rain Forest. II. Pollination systems. *Am J Bot* 72: 346-356.
- Beach J H (1981) Pollinator foraging and the evolution of dioecia. *Am Nat* 118: 572-577.
- Bierzychudek P (1987) Pollinators increase the cost of sex by avoiding female flowers. *Ecology* 68: 444-447.
- Breed M D, McGlynn T P, Sanctuary M D, Stocker E M, Cruz R (1999) Distribution and abundance of selected meliponine species in a Costa Rican tropical wet forest. *J Trop Ecol* 15: 765-777.
- Dafni A (1992) *Pollination ecology. A practical approach*. IRL Press at Oxford University Press, Oxford, 272p.
- Endress P K (1994) *Diversity and evolutionary biology of the tropical flowers*. Cambridge Tropical Biology Series. Cambridge Univ Press, Cambridge, 511p.
- Frankie G W, Haber W A (1983) Why bees move among mass-flowering Neotropical trees p.360-372. In Jones C E, Little R J *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, 558p.
- Gentry A H (1974) Flowering phenology and diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- Gentry A H (1978) Anti-pollinators for mass-flowering plants? *Biotropica* 10: 68-69.
- Harder L D, Barrett S C H (1996) Pollen dispersal and mating patterns in animal pollinated plants, p.140-190. In Lloyd D G, Barrett S C *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman and Hall, New York, 424p.
- Heinrich B (1975) Energetics of pollination. *Ann Rev Ecol Syst* 6: 139-170.
- Imperatriz-Fonseca V L, Ramalho M, Kleinert-Giovannini A (1993) Abelhas sociais e flores: análise polínica como método de estudo, p.17-30. In Pirani J R, Cortopassi-Laurino M *Flores e abelhas em São Paulo*. Edusp/FAPESP, São Paulo, 192p.
- Janzen D H (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen D H (1980) *Ecologia vegetal nos trópicos*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 79p.
- Kress J W, Beach J H (1994) Flowering plant reproductive systems, p.161-182. In McDade L A, Bawa K S, Hespeneide H A, Harstshorn G S *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, 493p.
- Lloyd D G, Bawa K S (1984) Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *BMC Evol Biol* 17: 255-336.
- Lorenzi H (1998) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas nativas do Brasil*. Plantarum, Nova Odessa, 384p.
- Magnusson W E, Mourão G (2003) *Estatística sem matemática: a ligação entre as questões e a análise*. Editora Planta, Londrina, 126p.
- Michener C D (2000) *The bees of the world*. Baltimore, Johns Hopkins University, 913p.
- Mori S A, Pipoly J J (1984) Observations on the big bang flowering of *Miconia minutiflora* (Melastomataceae) *Brittonia* 36: 337-341.
- Ortiz P L, Arista M, Oliveira P E, Talavera S (2003) Pattern of flower and fruit production in *Stryphnodendron adstringens*, an Andromonoecious legume tree of Central Brazil. *BMC Plant Biol* 5: 592-599.

- Ramalho M (1990) Foraging by stingless bees of the genus *Scaptotrigona* (Apidae, Meliponinae). *J Apic Res* 29:61-67.
- Ramalho M (1998) Os meliponíneos na Floresta Atlântica: efeitos potenciais na pressão de forrageio sobre sistemas reprodutivos de árvores com florada maciças. *Anais do Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto*, 3: 75-81.
- Ramalho M (2004) Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. *Acta Bot Bras* 18: 37-47.
- Ramalho M, Batista M A (2005) Polinização na Mata Atlântica: perspectiva ecológica da fragmentação, p.93-142. In Franke C R, Rocha P L B, Klein W, Gomes S L Mata Atlântica e Biodiversidade. EDUFBA, Salvador, 476p.
- Ramalho M, Silva M D, Carvalho C A L (2007) Dinâmica de uso de fontes de pólen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise comparativa com *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), no domínio Tropical Atlântico. *Neotrop Entomol* 36: 38-45.
- Renner S S, Feil J P (1993) Pollinators of tropical dioecious Angiosperms. *Am J Bot* 80: 100-1107.
- Roubik D M (1989) Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, Cambridge, 514p.
- Roubik D M (1992) Loose niches in tropical communities: why are there so few bees and so many trees?, p.327-354 In Hunter M D, Ohgushi T, Price P W Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego, 505p.
- Roubik D W (1993) Direct costs of forest reproduction, bee-cycling and efficiency of pollination modes. *Z Naturforsch Sect C J Biosci* 18: 537-552.
- Roubik D W, Aluja M (1983) Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *J Kans Entomol Soc* 56: 217-222.
- Silveira F A, Melo G A R, Almeida E A B (2002) Abelhas brasileiras: sistemática e identificação. Fundação Araucária, Curitiba, 253p.
- Van Nieuwstadt M G L, Iraheta C E R (1996) Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 27: 219-228.
- Varela V P, Brocki E, Sá S T de (1991) Tratamentos pré-germinativos de sementes de espécies florestais da amazônia: *Stryphnodendron pulcherrimum* (Willd.) Hochr Leguminosae. *Rev Bras Sementes* 13: 87-90.
- Wilms W, Ramalho M, Wendel L (1997) Stingless bees and Africanized honey bees in the Mata Atlântica rainforest of Brazil. XXXth International Apicultural Congress of Apimondia, Antuerpia, p.167-170.
- Zar J H (1999) Biostatistical analysis. Prentice Hall, New Jersey, 929p.

Received 23/IX/08. Accepted 12/II/09.