

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Polinizadores de *Bertholletia excelsa* (Lecythidales: Lecythidaceae):  
Interações com Abelhas sem Ferrão (Apidae: Meliponini) e Nicho Trófico

CHARLES F SANTOS<sup>1</sup>, MARIA L ABSY<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Curso de Pós-Graduação em Entomologia, <sup>2</sup>Lab de Palinologia - Coordenação de Pesquisas em Botânica, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, CP 478, Av André Araújo 2936, Bairro Petrópolis, 69011-970 Manaus, AM, Brasil; [luciabsy@inpa.gov.br](mailto:luciabsy@inpa.gov.br)

Edited by Paulo R Pereira – EMBRAPA

*Neotropical Entomology* 39(6):854-861 (2010)

Pollinators of *Bertholletia excelsa* (Lecythidales: Lecythidaceae): Interactions with Stingless Bees (Apidae: Meliponini) and Trophic Niche

**ABSTRACT** - This paper presents an analysis of the foraging behavior and interactions of *Xylocopa frontalis* Olivier (Apidae: Xylocopini) and *Eulaema mocsaryi* (Friese) (Apidae: Euglossini) in the presence of stingless bees (Apidae: Meliponini) in flowers of *Bertholletia excelsa*, the Brazilian nut. The palynological load carried by both species was also examined. This study was conducted in the farm Aruanã, Itacoatiara/ Amazonas state, Brazil, during the flowering peak of *B. excelsa*. The visitation by the main pollinators *X. frontalis* and *E. mocsaryi* were influenced by the presence and activities of stingless bees in the flowers of *B. excelsa*. Meliponini bees did not have any effect on the visits and collection of floral resources by *X. frontalis*, while negatively affecting the number of visits by *E. mocsaryi*. The stingless bees presented a variety of strategies to get access to pollen grains of *B. excelsa*, grouped into two categories: opportunism - *Frieseomelitta trichocerata* Moure, *Tetragona goettei* (Friese), and *Tetragona kaieteurensis* (Schwarz), and stealing - *Trigona branneri* Cockerell, *Trigona fuscipennis* Friese, and *Trigona guianae* Cockerell. The palynological analysis from *X. frontalis* showed that the bee collected pollen in a few species of plants, but mainly on *B. excelsa*. The pollen grains of *B. excelsa* were poorly represented in the pollen shipments of *E. mocsaryi*, due to its large trophic niche in the locality.

**KEY WORDS:** Foraging strategy, interspecific relation, pollen stealing, Central Amazonia, Brazil

Muitas espécies de plantas protegem suas recompensas florais em estruturas complexas que influenciam a tomada de decisão de um organismo em visitar ou não suas flores (Goulson 1999). Conseguir manipular estruturas florais complexas pode prover aos visitantes a oportunidade de obter recursos florais que outros indivíduos estão incapazes de acessar. Um exemplo desse tipo de planta é a castanheira do Brasil, *Bertholletia excelsa*, cujas flores são protegidas por uma estrutura denominada lígula, que dificulta a entrada de determinados visitantes (Mori *et al* 1978). *Bertholletia excelsa* ocorre na floresta Amazônica em mata de terra firme do Brasil, Guianas, Colômbia, Peru e Venezuela (Müller 1980, Moritz 1984, Mori & Prance 1990). Suas flores são polinizadas por abelhas grandes, robustas e de língua comprida da família Apidae, pertencentes aos gêneros *Bombus* (Bombini), *Centris* e *Epicharis* (Centridini), *Eulaema* (Euglossini) e *Xylocopa* (Xylocopini) (Mori *et al* 1978, Müller 1980, Nelson *et al* 1985, Maués 2002). Esses polinizadores necessitam abaixar a lígula para ter acesso ao néctar e pólen oferecidos pelas flores da castanheira (Moritz 1984). A floração de *B. excelsa* ocorre de outubro a fevereiro

(Cymerys *et al* 2005) e as visitas das abelhas ocorrem das 05:30h às 11:00h. Após esse período, o androceu e as pétalas caem e novas flores se abrem na manhã seguinte (Müller 1980, Nelson *et al* 1985, Maués 2002).

Embora as flores da castanheira dificultem o acesso direto aos seus recursos por espécies de abelhas não-polinizadoras, elas não impedem completamente que outras espécies de abelhas obtenham indiretamente suas recompensas florais. Em áreas de cultivo de *B. excelsa* na região de Belém, PA – Amazônia Oriental, há relatos de abelhas sem ferrão (Apidae: Meliponini) expulsando os polinizadores dessa plantação por agirem como oportunistas ou pilhadoras de pólen nas flores da castanheira (Mori & Prance 1990, Maués 2002). Contudo, não há informações qualitativas e quantitativas detalhando a relação entre polinizadores e visitantes florais. O oportunismo e o roubo de recursos alimentares realizados pelas abelhas sem ferrão poderiam, dependendo da intensidade e constância, afetar negativamente as relações mutualísticas existentes entre as abelhas polinizadoras e suas flores (Irwin & Brody 1998). Um cenário possível seria as abelhas sem ferrão influenciarem o padrão de forrageio

de espécies polinizadoras, afetando a interação planta-polinizador (Eickwort & Ginsberg 1980).

Dessa forma, o presente estudo teve por objetivo analisar as interações de *Xylocopa frontalis* Olivier e *Eulaema mocsaryi* (Friese) (Hymenoptera: Apidae) com abelhas sem ferrão em flores de *B. excelsa* em uma área agroflorestal na Amazônia Central. A hipótese é que *X. frontalis* e *E. mocsaryi* têm suas visitas às flores da castanheira influenciadas pelas abelhas sem ferrão. Adicionalmente, foi feita análise polínica das cargas presentes nas escopas e corbículas de *X. frontalis* e *E. mocsaryi*, respectivamente, a fim de conhecer o nicho trófico e preferências florais dessas abelhas dentro da área estudada, assumindo-se que as duas espécies de abelhas visitem preferencialmente as flores da castanheira.

### Material e Métodos

O trabalho foi conduzido na fazenda Aruanã (3° 2'S 58° 45'W), município de Itacoatiara, AM. A área possui 12.000 ha em grande parte ocupada por vegetação primária de terra firme. O cultivo principal na localidade é de *B. excelsa* que ocupa área total de 3.000 ha intercalados por fragmentos de vegetação secundária de aproximadamente 15 m de largura e 100 m de comprimento. Algumas espécies de plantas comumente encontradas na vegetação secundária são: *Bellucia grossularioides* (Melastomataceae), *Byrsonima chrysophylla* (Malpighiaceae), *Cordia nodosa* (Boraginaceae), *Davilla kunthii* (Dilleniaceae), *Endopleura uchi* (Humiriaceae), *Isertia hypoleuca* (Rubiaceae), *Lacistema grandifolium* (Lacistemaataceae), *Miconia argyrophylla* (Melastomataceae), *Passiflora coccinea* (Passifloraceae), *Rinorea macrocarpa* (Violaceae), *Solanum rugosum* e *Solanum stramonifolium* (Solanaceae), *Vismia cayennensis* (Clusiaceae) e *Xylopia benthamii* (Annonaceae). O clima da região é Af (Köppen 1948) e as médias de temperatura, umidade relativa e pluviosidade no município de Itacoatiara durante o período de estudo foram 27°C, 82% e 251 mm, respectivamente.

A abelha *X. frontalis* é uma importante polinizadora da castanheira (Maués 2002) e *E. mocsaryi*, por pertencer ao gênero *Eulaema* e apresentar características morfológicas e comportamentais aparentemente adequadas ao transporte polínico, foi considerada também como polinizadora da castanheira. As observações e coletas de insetos visitantes florais foram feitas durante o pico de floração de *B. excelsa* em períodos de observação definidos como: novembro e dezembro de 2006 e janeiro de 2007. Em cada período de observação, três árvores de no máximo 15 m de altura foram selecionadas, sendo instalados andaimes ao lado de suas copas. A coleta dos dados foi feita durante três dias consecutivos em cada árvore durante o período das 5:00h às 11:00h. A cada meia hora os comportamentos de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* foram registrados durante 20 min e nos 10 min restantes todas as abelhas que visitavam as flores da castanheira foram coletadas com rede entomológica e acondicionadas individualmente em frascos matadores contendo acetato de etila e etiquetados. O material testemunho foi enviado para especialistas para identificação e depositado na Coleção de Invertebrados do Instituto Nacional de Pesquisas da

Amazônia (INPA).

A análise das interações de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* com abelhas sem ferrão foi feita por meio de protocolo comportamental que continha quatro atividades que foram quantificadas e, posteriormente, classificadas da seguinte maneira: A) Os polinizadores pairam em frente à inflorescência; B) Os polinizadores abaixam a lígula quando as abelhas sem ferrão estão sobrevoando as inflorescências ou tocam seus corpos; C) Os polinizadores abandonam as flores quando abelhas sem ferrão se aproximam; D) Os polinizadores afastam abelhas sem ferrão que estão sobrevoando as inflorescências. Cada uma dessas quatro atividades (A-D) foi registrada 60 vezes por período de observação (novembro 2006, dezembro 2006 e janeiro 2007), totalizando 720 atividades registradas para cada uma das abelhas, *X. frontalis* e *E. mocsaryi*.

Os carregamentos polínicos presentes exclusivamente nas escopas de seis indivíduos de *X. frontalis* e nas corbículas de seis indivíduos de *E. mocsaryi* foram amostrados em cada período, totalizando 18 amostras para cada espécie. Os indivíduos foram coletados assim que chegavam às copas das árvores selecionadas e antes que entrassem em contato com suas flores. No Laboratório de Palinologia do INPA, os espécimes coletados tiveram seus carregamentos retirados com estiletes previamente esterilizados a rubro, sendo a carga polínica transferida para tubos de centrifuga contendo 2 ml de ácido acético glacial, onde permaneceram por 24h até a preparação do material para análise. As cargas polínicas foram acetolizadas segundo Erdtman (1960), e os grãos de pólen montados em lâminas de vidro com gelatina glicerínada. Posteriormente, foi feita a lufagem das lâminas com parafina. Para cada amostra foi padronizada a contagem máxima de 1500 grãos de pólen e, a fim de obter a frequência em porcentagem de cada tipo polínico, a quantidade registrada na amostra para cada espécie foi multiplicada por 100 e dividida por 1500. A identificação do pólen foi feita por consulta à literatura especializada e por comparação com as lâminas da Palinoteca do INPA, incluindo a comparação com as lâminas de referências das plantas coletadas na localidade.

Os comportamentos de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* foram analisados por meio dos testes de qui-quadrado ( $\chi^2$ ) e tabela de contingência. O nicho trófico de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* foi analisado utilizando-se o índice de diversidade de Shannon-Weaver ( $H'$ ), o que, de acordo com Ramalho *et al* (1985), analisa a proporção dos tipos polínicos de  $i$  espécies de plantas visitadas em cada mês. Quanto menor  $H'$ , maior a especificidade da coleta. O índice de equitatividade de Pielou ( $J'$ ) também foi utilizado pois, segundo Ramalho *et al* (1985), ele possibilita verificar o grau de uniformidade das coletas de pólen feitas pelas abelhas nos meses considerados.  $J'$  pode variar de 0 a 1, dependendo da utilização heterogênea ou homogênea dos recursos. Todos os testes foram analisados com o programa estatístico *PAST*, versão 1.35b.

### Resultados

**Abelhas visitantes.** Duas famílias de abelhas foram registradas no presente estudo, Apidae e Megachilidae, sendo

esta última representada apenas por uma espécie, *Megachile cf. orbiculata* Mitchell (Tabela 1). Apidae foi representada por 25 espécies reunidas em sete tribos, dentre elas aquelas relacionadas à guilda de abelhas polinizadoras da castanheira, Bombini, Centridini, Euglossini e Xylocopini.

As abelhas sem ferrão (Meliponini) foram representadas por 12 espécies, sendo *Aparatrigona impunctata* (Ducke), *Cephalotrigona femorata* (Smith), *Geotrigona subgrisea* (Cockerell), *Partamona vicina* Camargo, *Trigona dimidiata* Smith e *Trigonisca vitrifrons* Albuquerque & Camargo ocasionalmente registradas, tentando, sem sucesso, entrar nas flores das castanheiras abaixando a lígula. As outras seis espécies frequentes de Meliponini permaneceram

Tabela 1 Abelhas registradas em flores de *Bertholletia excelsa*. Fazenda Aruanã, Itacoatiara, AM.

Família /tribo	Espécie
Apidae	
Apini	<i>Apis mellifera</i> L.
Bombini	<i>Bombus transversalis</i> (Olivier)
Euglossini	<i>Euglossa intersepta</i> Latreille <i>Eulaema bombiformis</i> (Packard) <i>Eulaema cingulata</i> (Fabricius) <i>Eulaema mocsaryi</i> (Friese)
Meliponini	<i>Aparatrigona impunctata</i> (Ducke) <i>Cephalotrigona femorata</i> (Smith) <i>Frieseomelitta trichocerata</i> Moure <i>Geotrigona subgrisea</i> (Cockerell) <i>Partamona vicina</i> Camargo <i>Tetragona goettei</i> (Friese) <i>Tetragona kaieteurensis</i> (Schwarz) <i>Trigona branneri</i> Cockerell <i>Trigona dimidiata</i> Smith <i>Trigona fuscipennis</i> Friese <i>Trigona guianae</i> Cockerell <i>Trigonisca vitrifrons</i> Albuquerque & Camargo
Centridini	<i>Centris dimidiata</i> (Olivier) <i>Centris flavifrons</i> Fabricius <i>Centris flavilabris</i> Mocsáry <i>Epicharis zonata</i> Smith
Exomalopsini	<i>Exomalopsis analis</i> Spinola
Xylocopini	<i>Xylocopa frontalis</i> (Olivier) <i>Xylocopa muscaria</i> (Fabricius)
Megachilidae	
Megachilini	<i>Megachile cf. orbiculata</i> Mitchell

grande período de tempo nas flores das castanheiras e foram classificadas em oportunistas - *Tetragona goettei* (Friese), *Tetragona kaieteurensis* (Schwarz), *Frieseomelitta trichocerata* Moure, ou ladras - *Trigona branneri* Cockerell, *Trigona fuscipennis* Friese e *Trigona guianae* Cockerell. Devido à estrutura floral e ao tamanho das flores da castanheira, essas abelhas não foram consideradas polinizadoras, pois não conseguiram manipular a lígula. Entretanto, as Meliponini coletaram grãos de pólen caídos sobre os limbos das folhas, ou entraram em flores com as lígulas semi-abaxadas devido à pressão exercida na região abdominal dos polinizadores quando estes estavam dentro das flores (oportunistas). As abelhas sem ferrão também podiam conseguir os grãos de pólen pelo roubo do carregamento polínico das escopas e corbículas dos polinizadores. Somente os comportamentos entre *X. frontalis* e *E. mocsaryi* com as abelhas sem ferrão foram registrados nesse estudo; portanto, não serão relatados aqui possíveis comportamentos antagônicos entre as próprias abelhas sem ferrão.

**Comportamentos dos polinizadores.** O comportamento de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* de pairar em frente à inflorescência antes de pousar na flor foi diferente entre elas ( $X^2 = 37,09$ ;  $P < 0,01$ ), porém, não mudou entre os períodos estudados (novembro de 2006 a janeiro de 2007) para *X. frontalis* (tabela de contingência =  $0,19$ ;  $P > 0,05$ ) e *E. mocsaryi* (tabela de contingência =  $0,13$ ;  $P > 0,05$ ) (Tabela 2). A maioria das abelhas, 63% dos indivíduos de *X. frontalis* e 80% de *E. mocsaryi*, pousou imediatamente nas flores assim que chegavam às copas das castanheiras, independentemente da presença ou não de abelhas sem ferrão nas proximidades das flores. Quanto às que pairavam, a quantidade variou entre 17% para *X. frontalis* e 19.5% para *E. mocsaryi* na ausência das Meliponini e de 20% para *X. frontalis* e 0,5% para *E. mocsaryi* na presença das Meliponini.

O comportamento de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* de abaixar a lígula quando abelhas sem ferrão oportunistas ou pilhadoras estavam sobrevoando as inflorescências ou tocavam seus corpos diferiu entre as duas espécies de polinizadores ( $X^2 = 18,67$ ;  $P < 0,01$ ), não havendo, contudo, mudança desse comportamento entre os períodos estudados (*X. frontalis* -  $X^2 = 1,83$ ;  $P > 0,05$ ; *E. mocsaryi* -  $X^2 = 0,49$ ;  $P > 0,05$ ). A maior parte de *X. frontalis* (85%) e *E. mocsaryi* (98%) não abaixaram a lígula quando havia abelhas sem ferrão próximas às flores.

O comportamento de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* de abandonar as flores quando as abelhas sem ferrão oportunistas e pilhadoras se aproximaram ou as contataram foi diferente entre essas duas espécies de abelhas ( $X^2 = 224,45$ ;  $P < 0,01$ ). Quando dentro das flores e tocadas pelas abelhas sem ferrão, 70% de *X. frontalis* e 6% de *E. mocsaryi* abandonaram as flores dirigindo-se para outras na mesma inflorescência. Por outro lado, na mesma situação, 10% dos indivíduos de *X. frontalis* e 72% de *E. mocsaryi* abandonaram as flores dirigindo-se para outras inflorescências do mesmo ramo, enquanto 5,5% de *X. frontalis* e 22% de *E. mocsaryi* abandonavam as flores e trocavam de ramo, dirigindo-se muitas vezes para o outro lado das copas. Todos os indivíduos de *E. mocsaryi* abandonaram as flores quando as abelhas sem ferrão as sobrevoaram ou as contataram; porém, 14,5% de *X. frontalis* continuaram dentro das flores coletando os recursos florais nessa situação. O comportamento de abandonar as

Tabela 2 Interações entre os polinizadores, *Xylocopa frontalis* e *Eulaema mocsaryi* com abelhas sem ferrão em flores de *Bertholletia excelsa*. Fazenda Aruanã, município de Itacoatiara/AM.

Comportamentos	<i>X. frontalis</i> (%)	<i>E. mocsaryi</i> (%)	$X^2$
A. Os polinizadores pairam em frente à inflorescência?			
1. Não	63	80	
2. Sim. Com abelhas sem ferrão (independente do número de abelhas)	20	0,5	< 0,01
3. Sim. Sem abelhas sem ferrão	17	19,5	
B. Os polinizadores abaixam a lígula quando as abelhas sem ferrão estão sobrevoando as inflorescências ou tocam seus corpos?			
1. Não	85	98	
2. Sim	15	2	< 0,01
C. Os polinizadores abandonam as flores quando abelhas sem ferrão se aproximam?			
1. Não	14,5	0	
2. Sim. Flores vizinhas (mesma inflorescência)	70	6	
3. Sim. Flores à meia distância (mesmo ramo)	10	72	< 0,01
4. Sim. Flores distantes (em ramos diferentes na mesma planta)	5,5	22	
D. Os polinizadores afastam abelhas sem ferrão que estão sobrevoando as inflorescências?			
1. Não	97	100	
2. Sim	3	0	< 0,05

flores não diferiu entre os períodos estudados (*X. frontalis* - tabela de contingência = 0,17;  $P = 0,44$ ; *E. mocsaryi* - tabela de contingência = 0,10;  $P = 0,71$ ).

O comportamento de afastar as abelhas sem ferrão que estavam sobrevoando as inflorescências foi apresentado somente por *X. frontalis* e em apenas 3% dos indivíduos observados. Embora esse comportamento tenha sido significativamente diferente entre as duas espécies de abelhas ( $X^2 = 6,10$ ;  $P < 0,05$ ), os comportamentos de afastar abelhas sem ferrão das flores por indivíduos de *X. frontalis* foram quase tão inexistentes quanto os de *E. mocsaryi*. Entre os períodos estudados não houve variação desse comportamento para ambas as espécies de abelhas ( $X^2 = 1,03$ ;  $P > 0,05$ ).

**Carga polínica.** Foram identificadas sete espécies de plantas fornecedoras de pólen distribuídas em cinco famílias na análise da carga polínica de *X. frontalis* (Tabela 3). *Bertholletia excelsa* foi a mais significativa (84,9%), seguida por *Bellucia grossularioides* Triana (Melastomataceae) (12%); outras espécies de plantas foram menos representadas. Os carregamentos polínicos de *E. mocsaryi* foram mais diversificados em relação à quantidade de espécies ( $n = 13$ ) e famílias de plantas ( $n = 9$ ), sendo *B. grossularioides*, *Solanum stramonifolium* (Solanaceae) e *Miconia argyrophylla* (Melastomataceae) as espécies de plantas mais representativas, com 54,5%, 20% e 12,3%, respectivamente.

*Eulaema mocsaryi* apresentou nicho trófico mais extenso que *X. frontalis*, como demonstra o índice de diversidade Shannon-Weaver ( $H'$ ): novembro (0,87), dezembro (1,35) e janeiro (0,70) comparado a novembro (0,39), dezembro (0,51) e janeiro (0,60) para *X. frontalis*. Portanto, o nicho trófico de *X. frontalis*, em relação a *E. mocsaryi*, foi mais

específico porque apresentaram valores de  $H'$  menores. O índice de equitatividade de Pielou ( $J'$ ) demonstrou que em novembro o nicho trófico de *E. mocsaryi* ( $J' = 0,21$ ) foi mais heterogêneo que o de *X. frontalis* ( $J' = 0,37$ ); em dezembro *X. frontalis* apresentou dieta mais heterogênea (0,41) comparada à de *E. mocsaryi* (0,55), sendo que em janeiro *E. mocsaryi* voltou a apresentar dieta mais heterogênea (0,40) em relação a *X. frontalis* (0,45).

## Discussão

**Estudo comportamental.** No presente estudo, foi demonstrado que *X. frontalis* e *E. mocsaryi*, duas das principais abelhas polinizadoras da castanheira na região da Amazônia Central, têm seus forrageios significativamente afetados por algumas espécies de abelhas sem ferrão. A interferência desses visitantes florais, abelhas Meliponini, foi tão alta ao ponto de fazer com que até mesmo os polinizadores evitassem se aproximar de sua planta hospedeira. Uma característica que outras espécies de abelhas também apresentam quando agindo como visitantes florais (Renner 1986/1987, Sazima & Sazima 1989, Maués 2002, Silva *et al* 2004, Kaminski & Absy 2006). O resultado disso é que as interações mutualísticas entre plantas e seus polinizadores são fortemente perturbadas por um terceiro grupo que não participa de tal interação, os visitantes florais (Irwin & Brody 1998, Bronstein 2001).

Embora ambas as espécies de polinizadores tenham sido negativamente influenciadas em suas visitas, o comportamento de *X. frontalis* foi diferente do de *E. mocsaryi*, a qual foi significativamente mais influenciada

Tabela 3 Frequências mensais (%), riqueza, índices de diversidade e de equitatividade dos tipos polínicos transportados por *Eulaema mocsaryi* e *Xylocopa frontalis*, correspondentes à quantidade total de indivíduos amostrados em cada mês, dentro de área de cultivo de *Bertholletia excelsa*. Fazenda Aruanã, Itacoatiara/AM.

Famílias	Espécies de plantas	<i>E. mocsaryi</i>				<i>X. frontalis</i>			
		Nov	Dez	Jan	Média	Nov	Dez	Jan	Média
Lecythidaceae	<i>Bertholletia excelsa</i> Humb. & Bonpl	2,2	7,2	1,2	3,5	90,1	85,3	79,3	84,9
	<i>Jugastrum</i> sp.	-	-	-	-	-	3,4	-	1,1
Solanaceae	<i>Solanum stramonifolium</i> Jacq.	12,7	47	0,4	20	-	-	-	-
Melastomataceae	<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	77,4	8,5	77,6	54,5	7,1	11	17,8	12
	<i>Miconia argrophylla</i> DC.	1,2	31,4	4,4	12,3	-	-	2,4	0,8
Myrtaceae	<i>Myrcia citrifolia</i> (Aubl.) Urb.	2,7	1,2	-	1,3	-	-	-	-
Fabaceae									
Mimosoideae	<i>Mimosa pudica</i> L.	-	1,6	-	0,5	-	-	-	-
Caesalpinioideae	<i>Cassia tora</i> L.	-	3,1	-	1	-	-	-	-
Papilionoideae	<i>Swartzia polyphylla</i> DC.	0,4	-	16,4	5,6	-	-	-	-
Malvaceae	<i>Waltheria viscosissima</i> St. Hil.	0,3	-	-	0,1	-	-	-	-
Piperaceae	<i>Peperomia</i> sp.	0,6	-	-	0,2	-	-	-	-
Malpighiaceae	<i>Byrsonima chrysophylla</i> Kunth	1,5	-	-	0,5	1,6	-	-	0,5
Rubiaceae	<i>Amaioua</i> sp.	0,5	-	-	0,2	1,2	-	0,5	0,6
Passifloraceae	<i>Passiflora coccinea</i> Aubl.	-	-	-	-	-	0,3	-	0,1
Urticaceae	sp. 1	0,5	-	-	0,2	-	-	-	-
Total (%)		100	100	100	100	100	100	100	100
Riqueza (S)		11	7	5		4	4	4	
Índice de diversidade (H')		0,87	1,35	0,70		0,39	0,51	0,60	
Índice de equitatividade (J')		0,21	0,55	0,4		0,37	0,41	0,45	

pelas atividades e presença de abelhas sem ferrão nas flores. Dois importantes fatores podem ter contribuído para que as abelhas Meliponini tenham agido dessa forma sobre os polinizadores e desempenhado, assim, um papel de destaque em nosso estudo. O primeiro deve-se ao fato de que como a área estudada se tratava de um cultivo, em grande parte, dominado por várias castanheiras florindo relativamente ao mesmo tempo, muitas operárias de abelhas Meliponini podem ter sido atraídas até suas flores em busca de recompensas florais alternativas ou complementares, a despeito de outras espécies de plantas florindo na região (Tabela 3). Assim, a floração em massa dessa cultura agrícola, por oferecer recursos florais bastante concentrados no espaço e no tempo, possibilitou o encontro entre várias espécies de visitantes florais que competiam pelas mesmas recompensas florais que os polinizadores, o que pode levar a alguns desses visitantes a atacá-los para ter acesso a tais recompensas (Sazima & Sazima 1989, Maués 2002). O segundo fator que pode ter desempenhado um papel importante nas interações entre as abelhas sem ferrão e *X. frontalis* e *E. mocsaryi*, e até mesmo maximizado tal comportamento, é uma das características estruturais das flores da castanheira, a lígula. Essa estrutura, por dificultar a entrada nas flores por determinados visitantes (Mori *et al* 1978), pode ter contribuído para que muitas

operárias de abelhas sem ferrão tenham optado por atacar alguns polinizadores, obtendo indiretamente os recursos florais da castanheira.

Esse tipo de forrageio, atacando outros visitantes florais/polinizadores para ter acesso a pólen e/ou néctar quando os mesmos são difíceis de se obter, parece ser uma estratégia importante para algumas espécies de abelhas sem ferrão. Tal afirmação corrobora outros estudos realizados na mesma localidade (Renner 1986/87, Santiago 1994), onde algumas espécies de abelhas sem ferrão interagiam antagonicamente com os polinizadores para ter acesso aos recursos florais de espécies de plantas com anteras poricidas. Plantas com esse tipo de antera também apresentam restrições à manipulação floral exercida por determinadas abelhas, pois necessitam ser vibradas, característica que dentre as Meliponini somente ocorre em *Melipona* spp. (Buchmann *et al* 1978, Buchmann 2004).

O maior tamanho corporal e o ferrão bem desenvolvido em *X. frontalis* e *E. mocsaryi* (observação pessoal) poderiam ser utilizados pelas mesmas para afastarem ou atacarem as abelhas menores e com ferrão atrofiado (Sakagami 1982), como fazem algumas *Euglossa* spp. (Apidae: Euglossini) (Kamiski & Absy 2006). Contudo, as mandíbulas fortes e denteadas presentes em muitas espécies de abelhas sem

ferrão as ajudam a se defender (Michener 1974). Além disso, estas podem forragear em pequenos grupos e utilizam-se desse tipo de comportamento para agressivamente roubar o carregamento polínico de outras abelhas (Johnson & Hubbell 1975, Nagamitsu & Inoue 1997, Nieh *et al* 2005). Comportamento que também tem sido observado em outro grupo de abelhas altamente sociais, *Apis mellifera* (Apidae: Apini) (Laroca & Winston 1978, Thorp & Briggs 1980, Jean 2005).

Interações antagônicas, como as mordidas nas asas, pernas e antenas de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* realizadas por *T. branneri*, *T. fuscipennis* e *T. guianae*, no presente estudo, não foram as únicas maneiras pelas quais as interações entre a castanheira e seus polinizadores foram afetadas. A simples presença de *T. goettei*, *T. kaieteurenensis* e *F. trichocerata* coletando grãos de pólen caídos nos limbos foliares, característica comum entre abelhas Meliponini (Eickwort & Ginsberg 1980, Rêgo & Albuquerque 1989, Kaminski & Absy 2006), afetou a decisão dos polinizadores em visitar ou não as flores de *B. excelsa* com essas abelhas próximas.

Embora limitadas pela estrutura apresentada pelas flores de *B. excelsa* e, conseqüentemente, dependentes exclusivamente das atividades dos polinizadores nas flores para obtenção de recursos florais, as abelhas sem ferrão, por oportunismo ou roubo, tiveram acesso aos grãos de pólen da castanheira. Várias espécies de abelhas conseguem contornar impedimentos florais por meio de adaptações morfológicas e comportamentais próprias (Fenster *et al* 2004). Tais atributos contribuem para aumentar o nicho trófico dessas abelhas (Ramalho *et al* 1985, Carvalho & Marchini 1999), mesmo que apenas alguns indivíduos permaneçam em fontes alimentares muito pouco recompensadoras (Imperatriz-Fonseca *et al* 1989). Assim, se por um lado, as abelhas sem ferrão influenciaram as visitas de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* nas flores da castanheira e obtiveram, a seu modo, acesso aos recursos florais, outrora indisponíveis, por outro, elas podem estar contribuindo para o fluxo de pólen dessa planta dentro da área estudada, como discutido na próxima seção.

**Estudo palinológico.** O presente estudo é o primeiro a identificar os carregamentos polínicos transportados por abelhas solitárias durante suas atividades de forrageio na Amazônia Central, uma vez que apenas espécies de abelhas sociais (Apini, Bombini e Meliponini) haviam sido analisadas na mesma região (Absy *et al* 1984, Marques-Souza *et al* 1993, Marques-Souza *et al* 2007). Considerando a importância desse tipo de estudo palinológico sobre a biologia desses organismos, *e.g.*, preferências florais e raios de ação (Imperatriz-Fonseca & Kleinert-Giovannini 1993, Jones & Jones 2001), pudemos observar o quão diferente pode ser a dieta entre duas espécies de abelhas consideradas, por seus comportamentos e quantidade de visitas, as principais polinizadoras dessa planta na área estudada.

Devido à menor riqueza e à maior especificidade de espécies de plantas na dieta de *X. frontalis*, assim como, a significativa representatividade de grãos de pólen de *B. excelsa* amostrados nessa abelha, o fluxo de pólen da castanheira foi quantitativamente melhor realizado por indivíduos de *X. frontalis* (84,9%) que por *E. mocsaryi* (3,5%). Embora *Xylocopa* spp. sejam generalistas, seus

indivíduos podem se concentrar em recursos alimentares bastante produtivos (Gerling *et al* 1989), fato observado neste estudo. Isso pode indicar que *X. frontalis* tem maior potencial na polinização da castanheira em relação a *E. mocsaryi*. Assim, a instalação de ninhos racionais para criação de *X. frontalis*, como os propostos por Freitas & Oliveira Filho (2003), pode ser um plano de manejo adequado para essa espécie visando ao aumento da produtividade de castanhas em muitas localidades da Amazônia.

Por outro lado, fêmeas de *Eulaema* spp. visitam não apenas várias espécies de Lecythidaceae, mas também de Bixaceae, Melastomataceae e Solanaceae (Dressler 1982, Nelson *et al* 1985, Renner 1986/87, Santiago 1994, Moure 2000, Gressler *et al* 2006). Tendo em vista a grande quantidade de indivíduos dessas famílias de plantas na área estudada e ao fato de abelhas Euglossini serem generalistas em seu forrageio (Braga 1976), *E. mocsaryi* não tem na castanheira uma fonte preferencial de pólen como tem *X. frontalis*. Contudo, não se descarta a possibilidade de os grãos de pólen dessa planta serem atrativos a *E. mocsaryi*. A competição com *X. frontalis* e a significativa interferência de abelhas sem ferrão nas flores poderia levar as fêmeas de *E. mocsaryi* a ampliarem o seu nicho trófico visitando outras espécies de plantas presentes na localidade que não predominantemente a castanheira.

Os dados obtidos pela análise polínica demonstra a importância dessa técnica quando utilizada, por exemplo, para identificar os carregamentos polínicos transportados por abelhas, pois muitas vezes o registro desses organismos em outras espécies de plantas é de difícil observação (Imperatriz-Fonseca & Kleinert-Giovannini 1993). Outra implicação desse tipo de análise para o presente estudo é que ela demonstrou a importância de se ter outras espécies de plantas de interesse apícola florindo conjuntamente com a castanheira dentro da área estudada. Isso porque tal estratégia contribuiria para o sucesso reprodutivo da planta cultivada, pois aumentaria a disponibilidade e variedade de polinizadores na localidade (Ghazoul 2006), como aqui registrado.

*Bertholletia excelsa* é uma espécie de planta com sistema reprodutivo auto-incompatível (Maués 2002), sendo, portanto, eficientemente polinizada somente se seus polinizadores visitarem outros indivíduos na população (Goulson 1999, Singer & Koehler 2003, Richardson 2004, Tangmitcharoen *et al* 2006). Desse modo, é intrigante considerar que as abelhas sem ferrão, embora estejam afetando a atividade de forrageio dos polinizadores em questão, possam também, até certo ponto, contribuir para a polinização cruzada da castanheira. Isso decorre de suas interações com *X. frontalis* e *E. mocsaryi*, as quais diminuem o tempo de permanência desses polinizadores nas copas das castanheiras, impedindo-os de visitarem muitas flores de um único indivíduo, forçando-os a visitarem outros indivíduos dentro da localidade.

O presente estudo focou apenas as interações entre dois polinizadores, dentre os 11 identificados na localidade, com abelhas sem ferrão, consideradas apenas visitantes florais. Outros estudos poderiam ser conduzidos na mesma área ou com os mesmos organismos analisando a influência dos demais polinizadores e visitantes florais nas atividades de *X. frontalis* e *E. mocsaryi* nas flores da castanheira.

Adicionalmente, mais estudos devem buscar analisar a carga polínica transportada por outros polinizadores e a importância destes para maximizar a polinização da castanheira.

### Agradecimentos

Os autores são gratos aos especialistas que gentilmente identificaram as abelhas, Dr. Márcio L. Oliveira (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), Dr. João M. F. Camargo (Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto), Dr. Gabriel A. Melo (Universidade Federal do Paraná). Ao Dr. Henrique M. Salgado (Universidade Estadual Paulista/Bauru) pela colaboração na análise estatística do trabalho. Ao Dr. Marcos V. B. Garcia pela co-orientação do 1º autor no Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais/ INPA para os requerimentos para obtenção do grau de mestre. Agradecemos ao CNPQ pelo suporte financeiro ao projeto – processos 480944/2004-0 e 472563/2006-8.

### Referências

- Absy M L, Camargo J M F, Kerr W E, Miranda I P A (1984) Espécies de plantas visitadas por Meliponinae (Hymenoptera; Apoidea) para coleta de pólen na região do Médio Amazonas. *Rev Bras Biol* 44: 227-237.
- Braga P I S (1976) Atração de abelhas polinizadoras de Orchidaceae com auxílio de iscas-odores na campina, campinarana e floresta tropical úmida da região de Manaus. *Cienc Cult* 28: 768-773.
- Bronstein J L (2001) The exploitation of mutualism. *Ecol Lett* 4: 277-287.
- Buchmann S L (2004) Aspects of Centridine biology (*Centris* spp.) importance for pollination, and use of *Xylocopa* spp. as greenhouse pollinators of tomatoes and other crops, p.203-211. In Freitas B M, Pereira J O (eds) Solitary bees: conservation, rearing and management for pollination. Fortaleza, Imprensa Universitária, 285p.
- Buchmann S L, Jones C E, Colin L J (1978) Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *S. xanti* (Solanaceae) in Southern California. *Wasmann J Biol* 35: 1-25.
- Carvalho C A L, Marchini L C (1999) Tipos polínicos coletados por *Nannotrigona testaceicornis* e *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Sci Agric* 56: 717-722.
- Cymerys M, Wadt L, Kainer K, Aryolo V (2005) Castanheira: *Bertholletia excelsa* H. & B. In Shanley P, Medina G (eds) Frutíferas e plantas úteis à vida amazônica. Belém, CIFOR, Imazon, 300p.
- Dressler R L (1982) Biology of orchid bees (Euglossini). *Annu Rev Ecol Syst* 13: 373-394.
- Eickwort G C, Ginsberg H S (1980) Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annu Rev Entomol* 25: 421-446.
- Erdtman G (1960) The acetolysis method: - a revised description. *Svensk Bot Tidskr* 54: 561-564.
- Fenster C B, Armbruster W S, Wilson P, Thompson J D (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annu Rev Ecol Syst* 35: 375-403.
- Freitas B M, Oliveira Filho J H (2003) Ninhos racionais para mamangava (*Xylocopa frontalis*) na polinização do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*). *Cienc Rural* 33: 1135-1139.
- Gerling D, Velthuis W H D, Hafetz A (1989) Bionomics of the large carpenter bee of the genus *Xylocopa*. *Ann Rev Entomol* 34:163-190.
- Ghazoul J (2006) Floral diversity and the facilitation on pollination. *J Ecol* 94: 295-304.
- Goulson D (1999) Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 2/2: 185-209.
- Gressler E, Pizo M A, Morellato L P C (2006) Polinização e espécies de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Rev Bras Bot* 29: 509-530.
- Imperatriz-Fonseca V L, Kleinert-Giovannini A (1993) Abelhas sociais e flores: análise polínica como método de estudo. In Pirani R L, Cortopassi-Laurino M (eds) Flores e abelhas em São Paulo. São Paulo, EDUSP/ FAPESP, 192p.
- Imperatriz-Fonseca V L, Kleinert-Giovannini A, Ramalho M (1989) Pollen harvest by eusocial bees in a non-natural community in Brazil. *J Trop Ecol* 5: 239-242.
- Irwin R E, Brody A K (1998) Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia* 116: 519-527.
- Jean R P (2005) Quantifying a rare event: pollen theft by honey bees from bumble bees and other bees (Apoidea: Apidae, Megachilidae) foraging at flowers. *J Kansas Entomol Soc* 78: 172-175.
- Johnson L K, Hubbell S P (1975) Contrasting foraging strategies and coexistence of two species on a single resource. *Ecology* 56: 1398-1406.
- Jones G D, Jones S D (2001) The uses of pollen and its implication for entomology. *Neotrop Entomol* 30: 341-350.
- Kaminski A C, Absy M L (2006) Bees visitors of three species of *Clusia* (Clusiaceae) flowers in Central Amazonia. *Acta Amazonica* 36: 259-264.
- Köppen W (1948) Climatologia. Con un estudio de los climas de la tierra. Mexico, Fondo de Cultura Económica, 478p.
- Laroca S, Winston M L (1978) Interaction between *Apis* and *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) on the flowers of Tall Thistle; honey bees gather pollen from bodies of bumblebees. *J Kansas Entomol Soc* 51: 274-275.
- Marques-Souza A C, Absy M L, Conde P A A, Coelho H A (1993) Dados da obtenção de pólen por operárias de *Apis mellifera* no município de Ji-Paraná (RO), Brasil. *Acta Amazonica* 23: 59-76.
- Marques-Souza A C, Absy M L, Kerr W E (2007) Pollen harvest features of the central amazonian bee *Scaptotrigona fulvicutis*

- Moure 1964 (Apidae: Meliponinae), in Brazil. *Acta Bot Bras* 21:11-20.
- Maués M M (2002) Reproductive phenology and pollination of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bompl. Lecythidaceae) in eastern Amazonia, p.245-254. In Kevan P, Imperatriz-Fonseca V L (eds) *Pollination bees: the conservation link between agriculture and nature*. Brasília, Distrito federal, Ministry of environment, 313p.
- Michener C D (1974) *The social behaviour of the bees. A comparative study*. Cambridge, Belknap Press, 404p.
- Mori S A, Prance G T (1990) Taxonomy, ecology and economic botany of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa*, Humb & Bonpl. Lecythidaceae), p.130-150. In Prance G T, Balick M J (eds) *New directions in the study of plants and people (Advances in economic botany)*. New York, The New York Botanical Garden Press, 278p.
- Mori S A, Prance G T, Bolten A B (1978) Additional notes on the floral biology of neotropical Lecythidaceae. *Brittonia* 30: 113-130
- Moritz A (1984) Estudos biológicos da floração e da frutificação da castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* H.B.K.). Belém, Embrapa/ CPATU, 24p.
- Moure J S (2000) As espécies do gênero *Eulaema* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Apidae, Euglossinae). *Acta Biol Par* 29: 1-70.
- Müller C H (1980) Castanheira-do-Brasil: Resultados de pesquisa. Belém, EMBRAPA, CPATU (Miscelânea, 2), 25p.
- Nagamitsu T, Inoue T (1997) Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. *Oecologia* 110: 432-439.
- Nelson B W, Absy M L, Barbosa E M, Prance G T (1985) Observations on flower visitors to *Bertholletia excelsa* H. & B. K. and *Couratari tenuicarpa* A. S. SM (Lecythidaceae). *Acta Amazonica* (supl.) 15: 225-234.
- Nieh J C, Kruizinga K, Barreto L S, Contrera F A L, Imperatriz-Fonseca V L (2005) Effect of grupe size on the aggression strategy of an extirpating stingless bees, *Trigona spinipes*. *Insectes Soc* 52: 147-154.
- Ramalho M, Imperatriz-Fonseca V L, Kleinert-Giovannini A, Cortopassi-Laurino M (1985) Exploitation of floral resources by *Plebeia remota* Holmberg (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 16: 307-330.
- Rêgo M M, Albuquerque P M C (1989) Comportamento das abelhas visitantes de Murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Bol Mus Para Emilio Goeldi Ser Zool* 5: 179-193.
- Renner S S (1986/1987) Reproductive biology of *Bellucia* (Melastomataceae). *Acta Amazonica* (16/17): 197-208.
- Richardson S C (2004) Are nectar-robbers mutualists or antagonists? *Oecologia* 139: 246-254.
- Sakagami S F (1982) Stingless bees, p.361-423. In Hermann H R (ed) *Social insects*. New York, Academic Press, 491p.
- Santiago F F (1994) Aspectos da biologia reprodutiva de *Bixa orellana* L. (Urucu) na Amazônia Central. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas, 95p.
- Sazima I, Sazima M (1989) Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e consequências para polinização do maracujá (Passifloraceae). *Rev Bras Entomol* 33: 109-118.
- Silva A C, Kinnupp V F, Absy M L, Kerr W E (2004) Pollen morphology and study of the visitors (Hymenoptera, Apidae) of *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) in Central Amazon. *Acta Bot Bras* 18: 653-657.
- Singer R B, Koehler S (2003) Notes on the pollination biology of *Notylia nemorosa* (Orchidaceae): Do pollinators necessarily promote cross pollination? *J Plant Res* 116: 19-25.
- Tangmitcharoen S, Takaso T, Siripatanadilox S, Tasen W, Owens J N (2006) Behavior of major insects pollinators of teak (*Tectona grandis* L. f.): a comparison of clonal seed orchard versus wild trees. *For Ecol Manage* 222: 67-74.
- Thorp R W, Briggs D L (1980) Bees collecting pollen from other bees. *J Kansas Entomol Soc* 53: 166-170.

Received 13/1/09. Accepted 16/VI/10.