

Por que *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae) forrageia sob alta umidade relativa do ar?

Marília D. e Silva¹, Mauro Ramalho¹ & Jaqueline F. Rosa²

1. Laboratório de Ecologia da Polinização, Departamento de Botânica, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo, s/n, Ondina, 40170-115, Salvador, Bahia, Brasil. (ailirambio@hotmail.com; ramauro@ufba.br)
2. Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Baiano, Campus Guanambi, Bahia, Brasil. (jaquefrosa@gmail.com)

ABSTRACT. Why do the stingless bee *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae) forage at high relative air humidity? There are evidences that air temperature and relative humidity exerts influence on the flight activity of the social stingless bees (Meliponini). Particularly, the relatively large species of *Melipona* Illiger, 1806 would present variation in daily foraging activity very close to variation in relative humidity. In this study, we argue that the relative humidity is a confounding variable. In this same line of argumentation, it was also examined the role of pollen harvest on daily rhythm of foraging. The robust *Melipona scutellaris* (Latreille, 1811) was used as a model and the flight activity and pollen harvest along the day were measured in 12 colonies (4 colonies/habitat), in three types of habitats with varying rainfall, within the natural distribution range of this species (tropical rainforest, seasonal tropical forest and transition of tropical forest-savannah). Most of flight activity occurs during morning time in the three habitats. Colony foraging is high in the very early morning when the relative humidity is also high, and often associated with peaks of pollen harvest. Flight activity decreases abruptly during the high temperatures around noon time. The relationship between the flight activity and the relative humidity was highly significant and linear, in contrast to the unimodal and significant relationship with temperature. The relationship between the flight activity and the relative humidity is assumed to be contingent within humid tropical habitats, considering the daily microclimate variation and pollen foraging patterns. In particular, the latter pattern supports the hypothesis of temporal partitioning of pollen sources.

KEYWORDS. Temporal resource partitioning, pollen foraging, physiological constraint, stingless bees.

RESUMO. Há evidências de que a temperatura do ar e a umidade relativa afetam a atividade de voo de espécies de abelhas sociais Meliponini. Em particular, as espécies grandes do gênero *Melipona* Illiger, 1806 responderiam de maneira mais estreita à variação na umidade relativa. Neste estudo defende-se o argumento de que a umidade relativa seja uma variável de confusão. Nesta linha de argumentação, também foi analisado o papel da coleta de pólen sobre o ritmo diário de forrageio. A robusta *Melipona scutellaris* (Latreille, 1811) foi usada como modelo e a atividade diária de voo e de forrageio de pólen foi medida em 12 colônias (4 colônias/habitat), em três tipos de habitats, que variam principalmente quanto à pluviosidade, na área de distribuição natural desta espécie (Floresta Pluvial, Floresta Sazonal e Transição Floresta Tropical-Cerrados). A maioria da atividade de voo acontece durante a manhã. A atividade de forrageio das colônias foi mais elevada nas primeiras horas do alvorecer, quando a umidade relativa também era alta, frequentemente associada a picos de coleta de pólen. A atividade de voo decresceu abruptamente durante as temperaturas altas ao redor do meio dia. A relação da atividade de voo com a umidade relativa foi altamente significativa e linear, contrastando com a relação significativa e unimodal com a temperatura. Na relação com o forrageio de *M. scutellaris*, a umidade relativa se configura como uma variável contingente, em habitats tropicais úmidos, considerando os padrões diários de variação do microclima e de forrageio de pólen. Este último padrão também sustenta a hipótese de partição temporal de fontes florais de pólen.

PALAVRAS-CHAVE. Partição temporal de recursos, forrageio de pólen, restrição fisiológica, abelhas sem ferrão.

A atividade de forrageio das abelhas eusociais Meliponini é influenciada por demandas internas às colônias e pelas condições ambientais externas, incluindo os fatores climáticos e a disponibilidade de recursos florais. A temperatura, umidade relativa do ar, intensidade luminosa, pluviosidade e velocidade do vento são fatores que, isolados ou em conjunto, exercem grande influência sobre a atividade de voo dessas abelhas (KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986; HILÁRIO *et al.*, 2000; KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005).

A amplitude de condições abióticas adequadas para forrageio varia entre as espécies de Meliponini em uma mesma comunidade, dependendo de um conjunto de características morfológicas, como tamanho, cor e capacidade de termorregulação individual (ROUBIK, 1989; PEREBOOM & BIESMEIJER, 2003). Por sua vez, essas características podem restringir as oportunidades de escolha entre fontes florais, promovendo a partição temporal de recursos nas comunidades ecológicas (KLEINERT *et al.*, 2009).

O tamanho corporal tem influência potencialmente relevante sobre a capacidade de regulação da temperatura pelas diferentes espécies de Meliponini (PEREBOOM & BIESMEIJER, 2003). A atividade de voo de espécies muito pequenas (<5mm) é frequentemente inibida por temperaturas apenas moderadas (entre 15°C e 20°C) nos períodos relativamente mais frios do dia, tanto no inverno como no verão tropicais (KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1985; HILÁRIO *et al.*, 2001; TEIXEIRA & CAMPOS, 2005). Em contrapartida, espécies maiores do gênero *Melipona* Illiger, 1806 (entre 8mm e 12mm) voam sob temperaturas mais baixas (GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA, 1984; HILÁRIO *et al.*, 2000; TEIXEIRA & CAMPOS, 2005), embora sofram maiores restrições sobre a atividade de voo durante períodos mais quentes do dia, principalmente no verão tropical.

A oferta e qualidade das fontes florais também podem modular a atividade de forrageio das abelhas (WILLMER, 1991). Estudos experimentais com *Bombus* Latreille, 1802 e *Apis* Linnaeus, 1758 mostram que as

decisões de forrageio das operárias são de ordem econômica e podem ser influenciadas pela quantidade média ou amplitude de variação na oferta de um dado recurso (KLEINERT *et al.*, 2009). Em tese, a qualidade de uma mesma fonte floral depende também de certas restrições que atuam sobre os seus diferentes consumidores: por exemplo, o tamanho corporal das diferentes espécies de Meliponini impõe restrições diferentes sobre o transporte de pólen e néctar (RAMALHO *et al.*, 1994, 1998). Por fim, nas abelhas eussociais com grandes colônias, as condições gerais experimentadas pelas campeiras individualmente nas fontes alimentares irão se refletir na atividade de forrageio no nível colonial, dependendo da qualidade de troca e eficiência de integração das informações entre co-específicos (SEELEY, 1995).

Há vários estudos sobre forrageio no gênero *Melipona* baseados em medidas da atividade de voo das campeiras à entrada das colônias (GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA, 1984; KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986; RAMALHO *et al.*, 1998; HILÁRIO *et al.*, 2000; PIERROT & SCHILINDWEIN, 2003; BORGES & BLOCHTEIN, 2005; SOUZA *et al.*, 2006; CARVALHO-ZILSE *et al.*, 2007; CORTOPASSI-LAURINO *et al.*, 2007; FIDALDO & KLEINERT, 2007). A premissa implícita ou explícita na maioria desses trabalhos é de que se possam traçar perfis espécie-específicos de atividade de voo em resposta às variações nas condições abióticas (diárias, ao longo do ano ou entre habitats) e, inclusive, fazer inferências sobre distribuição geográfica (p. ex., PEREBOOM & BIESMEIJER, 2003) ou ecológica. Destes estudos com *Melipona* nos trópicos úmidos, conclui-se que as espécies com tamanho corporal relativamente grande forrageiam mais intensamente sob alta umidade relativa, principalmente pela manhã, aparentemente evitando temperaturas mais altas ao longo do dia. Entretanto, estes estudos analisaram respostas às condições locais e nenhum comparou a atividade de voo na escala de distribuição regional das espécies, envolvendo variações entre habitats, por exemplo. Também não existem medidas simultâneas da influência dos fatores abióticos e da oferta de fontes florais ou da interação desses fatores sobre a atividade de forrageio das diferentes espécies e seus efeitos potenciais sobre a partição temporal de recursos nas comunidades locais.

Este estudo usa como modelo *Melipona scutellaris* (Latreille, 1811). Esta espécie tem distribuição restrita à porção norte do domínio tropical Atlântico, ocorrendo entre os estados da Bahia e Rio Grande do Norte (CAMARGO & PEDRO, 2007). Faz parte do grupo de espécies com tamanho corporal relativamente grande de *Melipona* (entre 10 e 13 mm de comprimento total) que, em geral, correspondem às abelhas com largura do tórax acima de 3 mm ou massa corporal acima de 60 mg (RAMALHO *et al.*, 1994, 1998; PEREBOOM & BIESMEIJER, 2003). Em contraste, espécies de *Melipona* de pequeno porte têm cerca de 8 mm de comprimento e 2 mm de largura de tórax; enquanto que a grande maioria das espécies dos demais gêneros de Meliponini (*Partamona* Schwarz, 1939, *Plebeia* Schwarz, 1938, *Scaptotrigona* Moure, 1942, *Tetragonisca* Moure, 1946, *Trigona* Jurine, 1807, *Trigona* Moure, 1950, etc) têm menos de 8 mm de comprimento e entre 1 e 2 mm de largura de tórax.

Este estudo com *M. scutellaris* tem por objetivo analisar causas ecológicas do forrageio sob alta umidade relativa, frequentemente relatada em espécies de

Melipona de grande porte. Analisa-se a premissa de que a umidade relativa possa ser uma variável de confusão, considerando: a) a co-variação da umidade relativa com a temperatura, principalmente sob certas condições microclimáticas nos trópicos úmidos; b) o forrageio frequentemente mais intenso nas primeiras horas do dia; c) provável influência do tamanho corporal sobre a partição temporal de pólen e sobre os padrões diários de atividade de forrageio.

MATERIAL E MÉTODOS

Comparou-se a atividade de voo de *Melipona scutellaris* em habitats que variam quanto aos níveis de pluviosidade, na sua área de distribuição natural no domínio tropical Atlântico do Brasil (*sensu* AB'SABER, 2003), estado da Bahia. Em particular, considerando as restrições do tamanho corporal sobre a capacidade de transporte de pólen pelos Meliponini (RAMALHO *et al.*, 1994, 1998) detalha-se a variação diária no forrageio deste recurso floral. As amostras foram feitas em três localidades distanciadas entre si por cerca de 100 km: 1) em área de transição entre a Floresta Tropical e enclave de cerrados (FTC), com médias anuais de pluviosidade e temperatura de 1469 mm e 24,2°C, e clima, segundo classificação de Köppen, do tipo As, em Alagoinhas (12°08'S, 38°26'W); 2) na área nuclear costeira de distribuição da Floresta Pluvial (FP), com médias anuais de pluviosidade e temperatura de 1902 mm e 25,3°C, e clima do tipo Af, em Salvador (12°58'59'S, 38°31'19'W); 3) em área de Floresta Estacional Semidecidual (FS), com médias anuais de pluviosidade e temperatura de 1240 mm e 24,3°C e clima do tipo Am, em Cruz das Almas (12°40'S, 39°06'W). Os habitats FTC e FS ficam muito próximas dos limites das caatingas, no semi-árido, que também corresponde a um dos limites ecológicos de distribuição de *M. scutellaris*.

Embora todos os Meliponini tenham pequeno tamanho corporal, as abelhas de maior porte do gênero *Melipona* serão tratadas neste estudo como “grandes” e as espécies dos demais gêneros como “pequenas”. A sistemática adotada segue MICHENER (2000).

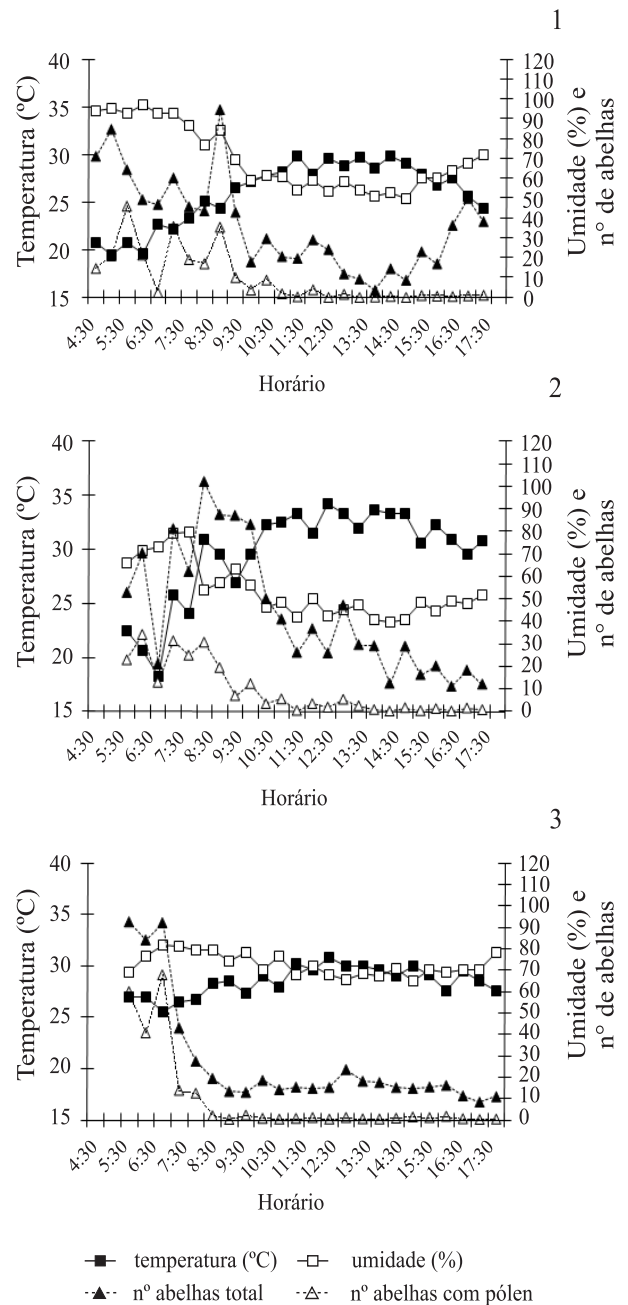
As medidas da atividade de forrageio foram feitas em doze colônias de *M. scutellaris* isto é, quatro por habitat ou localidade. Todas as colônias utilizadas estavam em caixas racionais e foram transferidas para o local de amostragem em cada habitat, com pelo menos três meses de antecedência. Em três meses, entre agosto de 2004 e janeiro de 2005, durante dois dias consecutivos, foram medidas a atividade de voo à entrada de cada colônia. As medidas foram realizadas por um único observador (2 dias/mês em cada localidade). Durante 5 minutos, em intervalos de uma hora entre 4:00 e 18:00h, foram registrados o número total de abelhas que entravam nas colônias (operárias com cargas de barro, resina, néctar e água) e número de abelhas que retornavam com cargas de pólen. As medidas simultâneas da temperatura e umidade relativa (UR) do ar foram feitas com termohigrômetro digital, com resolução de 0,1. Considerando que, teoricamente, os relacionamentos entre atividade biológica, horário do dia e temperatura devem apresentar relação não-linear quadrática, as relações entre

quantidade de abelhas forrageando, horário do dia e temperatura foram analisadas com regressão não-linear polinomial quadrática. A relação entre a atividade de forrageio e a umidade relativa foi analisada com regressão linear. Foi adotado o nível de significância de 0,05. As análises foram feitas com o programa estatístico “SPSS 13.0 for Windows”.

RESULTADOS

Considerando o conjunto de colônias de *M. scutellaris* em cada um dos três habitats, em geral, houve relação significativa entre o número de abelhas forrageando (total e com pólen) e as variáveis mensuradas: hora do dia, temperatura e umidade relativa (Tab. I). Tanto o total de abelhas como o número de abelhas forrageando pólen apresentaram relação com o período do dia, que pode ser descrita como uma relação não-linear quadrática (Figs 1-3): a atividade aumenta rapidamente nas primeiras horas do dia, com maior intensidade entre 06:00h e 09:30h, e decresce após às 10:00h. A maioria da atividade de voo acontece pela manhã, principalmente associada à coleta de pólen, decrescendo bastante ao redor do meio dia. A coleta de néctar foi intensa pela manhã, mas também pode ser frequente após o meio dia (expressa no forrageio total). O forrageio total acompanhou a variação da temperatura e da umidade relativa da seguinte maneira: forrageio intenso, umidade alta e temperatura moderada nas primeiras horas da manhã, invertendo-se essa relação ao longo do dia. A exceção observada na variação desses fatores abióticos ao longo do dia em FS confirma a regra: valores frequentemente altos de umidade relativa associados a temperaturas moderadas ao final do dia também foram acompanhados por aumento considerável de forrageio (Fig. 1).

De modo geral, a relação da atividade de forrageio com a temperatura também pode ser descrita por uma função não-linear quadrática (Figs 4-6): menor atividade sob temperaturas relativamente baixas (abaixo de 20°C) ou altas (acima dos 30°C) e alta atividade sob temperaturas moderadas (21°C a 25°C). Essa resposta unimodal expressa o aumento da atividade de voo acompanhando a pequena e rápida elevação da temperatura, nas primeiras horas da manhã, e subsequente queda acentuada no forrageio após às 10:00h, à medida que a temperatura continua aumentando até às 12:00h. Sob condições tropicais úmidas, essa redução na atividade de voo sob temperaturas mais altas não pode ser dissociada de respostas à redução simultânea na umidade relativa (Fig. 1).



Figuras 1-3. Número de abelhas forrageando (total e com pólen) nas colônias de *Melipona scutellaris* (Latreille, 1811) e variações na temperatura e umidade relativa do ar ao longo do dia: 1, Cruz das Almas (floresta tropical sazonal); 2, Alagoínhas (área de transição de floresta tropical e savana-cerrado); 3, Salvador (floresta tropical pluvial).

Tabela I. Relação entre atividade de forrageio (total e coleta de pólen) de operárias e a hora do dia, temperatura e umidade relativa, em 12 colônias (4 colônias/habitat) de *Melipona scutellaris* (Latreille, 1811) em habitats florestados no estado da Bahia: floresta tropical sazonal (FS, Cruz das Almas); área de transição de floresta tropical e savana-cerrado (FTC, Alagoínhas); floresta tropical pluvial (FP, Salvador). Total, número total de abelhas forrageiras; pólen, número de abelhas que transportam pólen; n, número de observações; r², coeficiente de regressão; *, relações significativas quando p < 0,05.

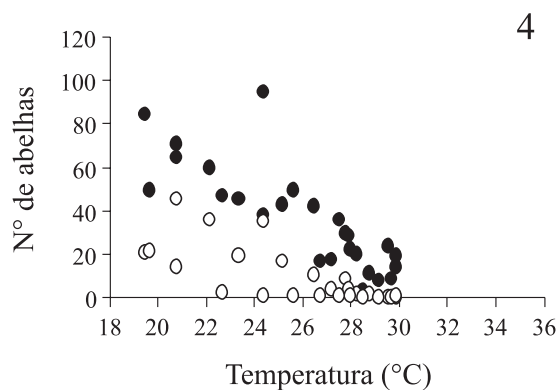
Variável	Nº Abelhas	FS(n=199)		FTC(n=220)		FP(n=253)	
		p	r ²	p	r ²	p	r ²
Hora	Total	< 0,001*	0,621	< 0,001*	0,556	< 0,001*	0,811
	Pólen	< 0,001*	0,538	< 0,001*	0,771	< 0,001*	0,758
Temperatura	Total	< 0,001*	0,691	0,019*	0,314	< 0,001*	0,579
	Pólen	< 0,001*	0,527	< 0,001*	0,522	< 0,001*	0,642
Umidade Relativa	Total	< 0,001*	0,737	0,006*	0,293	0,144	0,099
	Pólen	< 0,001*	0,586	< 0,001*	0,652	0,111	0,117

A variação da atividade de voo com a umidade relativa pode ser expressa por uma função linear em FS e FTC (Tab. I; Figs 7, 8): o número de operárias forrageando aumenta muito rapidamente sob alta umidade relativa, nas primeiras horas da manhã, e ambas as variáveis decrescem continuamente até por volta das 12:00h. A ausência de relação entre essas duas variáveis em FP foi devido, provavelmente, à menor amplitude de variação na umidade relativa neste habitat, com valores mínimos também acima dos demais (> 65%). Em FTC, com pluviosidade intermediária, observou-se atividade de forrageio sob menor umidade relativa, quando comparada aos demais habitats (Fig. 8).

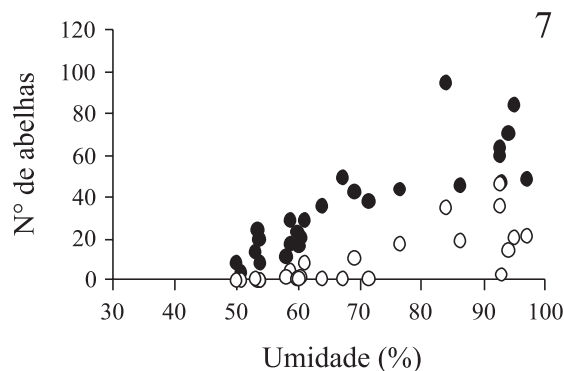
Os resultados indicam haver ajustes no forrageio das colônias de *M. scutellaris* às condições climáticas

predominantes nos habitats, dentro da sua área de distribuição natural no domínio tropical atlântico.

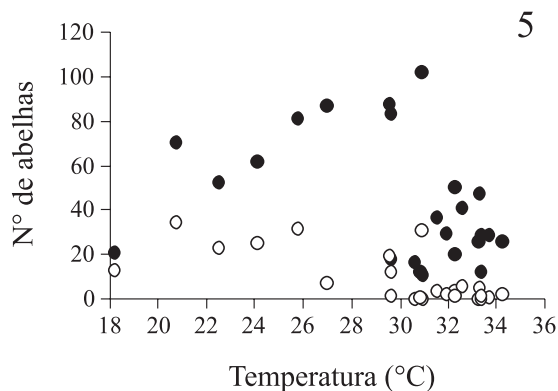
Também houve associação significativa de todas as variáveis independentes com a intensidade de forrageio de pólen em FTC e FS, entretanto em FP não houve associação com a umidade relativa (Tab. I). Neste último caso, a falta de variação de forrageio de pólen com a umidade relativa se deve provavelmente à baixa amplitude de variação desta variável abiótica. Cabe destacar que o forrageio de pólen está concentrado nas primeiras horas da manhã, acontece principalmente sob alta umidade relativa e é praticamente nulo quando a umidade relativa cai abaixo de 50% (Figs 1-3), mesmo quando o forrageio total ainda é intenso (Figs 7, 8).



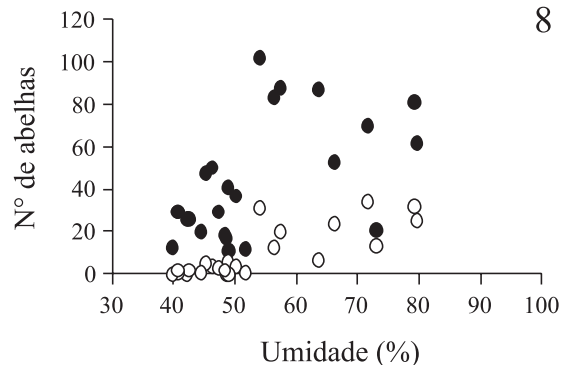
4



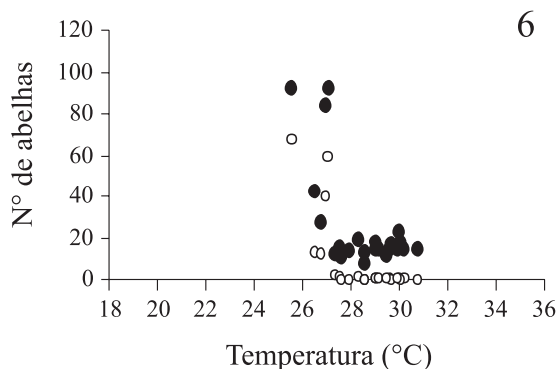
7



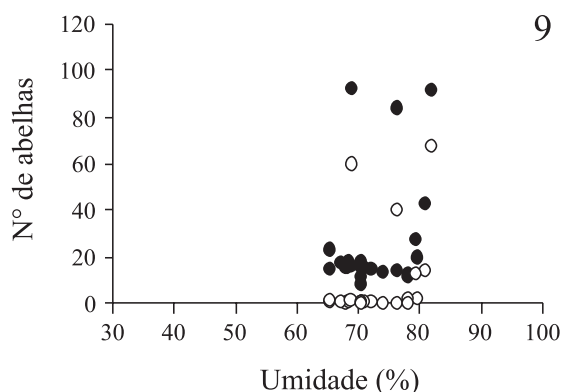
5



8



6



9

● n° abelhas total ○ n° abelhas com pólen

● n° abelhas total ○ n° abelhas com pólen

Figuras 4-6. Número de abelhas forrageando (total e com pólen) nas colônias de *Mellipona scutellaris* (Latreille, 1811), em relação à temperatura: 4, Cruz das Almas (floresta tropical sazonal); 5, Alagoínhas (área de transição de floresta tropical e savana-cerrado); 6, Salvador (floresta tropical pluvial).

Figuras 7-9. Número de abelhas forrageando (total e com pólen) nas colônias de *Mellipona scutellaris* (Latreille, 1811), em relação à umidade: 7, Cruz das Almas (floresta tropical sazonal); 8, Alagoínhas (área de transição de floresta tropical e savana-cerrado); 9, Salvador (floresta tropical pluvial).

DISCUSSÃO

Nos trópicos úmidos, provavelmente, as espécies grandes de *Melipona* sofrem restrições mais fortes do que os pequenos Meliponini para forrageio nos períodos mais quentes do dia, devido aos riscos de superaquecimento (ROUBIK, 1993) e custos associados de termorregulação fisiológica (HEINRICH, 1993). Mesmo sem considerar eventuais mecanismos fisiológicos espécie-específicos (CORBET *et al.*, 1993), o tamanho é um bom predictor da capacidade passiva de termorregulação, através de trocas de calor por condução (PEREBOOM & BIESMEIJER, 2003): espécies grandes aquecem mais, num mesmo período de tempo de exposição a altas temperaturas, e também resfriam mais lentamente do que espécies pequenas.

Em contrapartida, mesmo nos trópicos, as temperaturas nas primeiras horas da manhã podem ser baixas o suficiente para inibir o voo de pequenos Meliponini (KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; HILÁRIO *et al.*, 2000, 2001), embora não ofereçam limitações para atividade de forrageio de espécies relativamente grandes de *Melipona*, como *M. quadrifasciata* (Lepelletier, 1836), *M. bicolor* (Lepelletier, 1836), e *M. scutellaris* (GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA, 1984; HILÁRIO *et al.*, 2000; TEIXEIRA & CAMPOS, 2005). Assim, enquanto as espécies de *Melipona* podem antecipar a atividade de forrageio para as primeiras horas após o alvorecer, os pequenos Meliponini tendem a retardar o forrageio matutino.

Também há evidências de que espécies grandes de *Melipona*, como *M. quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. scutellaris*, *M. seminigra* (Friese, 1903), *M. beechei* (Bennett, 1831), *M. costaricensis* (Cockerell, 1919), *M. fuliginosa* (Lepelletier, 1836), *M. eburnea* (Friese, 1900), *M. flavolienata* (Friese, 1900), *M. crinita* (Moure & Kerr, 1950) e *M. grandis* (Guérin-Méneville, 1844) mantêm alta atividade de voo particularmente durante os períodos de alta umidade relativa, que com frequência coincidem com as primeiras horas da manhã nos trópicos úmidos (GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA, 1984; BRUIJN & SOMMEIJER, 1997; HILÁRIO *et al.*, 2000; PIERROT & SCHLINDWEIN, 2003; CARVALHO-ZILSE *et al.*, 2007; CORTOPASSI-LAURINO *et al.*, 2007; FIDALGO & KLEINERT, 2007). Sob condições similares de voo, espécies pequenas de Meliponini, incluindo outras espécies pequenas de *Melipona*, distanciam-se desse perfil de atividade de forrageio (KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986; BORGES & BLOCHTEIN, 2005). Por exemplo, espécies de *Plebeia* e *Tetragonisca* e a pequena *M. marginata* mantêm forrageio intenso sob valores muito baixos de umidade e forrageio baixo durante períodos do dia com umidade relativa muito alta (KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986; HILÁRIO *et al.*, 2000), enquanto *Trigona cabonaria* Smith, 1854, não responde às variações na umidade relativa (HEARD & HENDRIKZ, 1993).

É particularmente relevante o fato de que a variação na atividade de forrageio de colônias de *M. scutellaris* em relação a esses dois fatores abióticos, em três tipos de habitats seja expressa por funções diferentes: linear no caso da umidade relativa, e unimodal (ou não-linear quadrática), no caso da temperatura. Esses dois padrões de respostas também se ajustam às observações da

atividade diária de voo de *M. quadrifasciata* e *M. bicolor* (GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA, 1984; HILÁRIO *et al.*, 2000), duas outras espécies grandes de *Melipona* também estudadas no domínio tropical atlântico do Brasil (*sensu* AB'SABER, 2003). Como, frequentemente, a umidade relativa tem valores altos nas primeiras horas da manhã e antes dos períodos de temperaturas máximas, a resposta de forrageio linear de *M. scutellaris* à primeira variável também leva à resposta unimodal à segunda, ou vice-versa. Assim, assumindo que nos trópicos úmidos a temperatura e umidade relativa tendem a variar de maneira inversa e previsível ao longo do dia (ARCHIBOLD, 1995), a relação da atividade de forrageio de *M. scutellaris* com a umidade relativa pode ser meramente contingente e direcionada por outras variáveis (luminosidade, temperatura e oferta de recursos florais). Por exemplo, no habitat em que a umidade relativa variou pouco, a atividade de voo de *M. scutellaris* continuou a apresentar relação significativa apenas com a temperatura. Do mesmo modo, a constatação de que é incomum o forrageio sob alta umidade relativa entre os pequenos Meliponini em habitats úmidos tropicais (KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; HILÁRIO *et al.*, 2000, 2001; KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005; TEIXEIRA & CAMPOS, 2005) não pode ser dissociada de respostas às variações simultâneas na temperatura ao longo do dia.

Nos trópicos úmidos, variações previsíveis da temperatura e umidade relativa ao longo do dia provavelmente contribuem para a distribuição temporal não aleatória da atividade de voo de espécies de Meliponini com diferentes tamanhos, coloração, etc. (KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986), criando oportunidades para partição temporal de recursos florais (KLEINERT *et al.*, 2009). Por outro lado, a influência direta dessas variáveis climáticas sobre a oferta de recursos florais ao longo do dia tem sido pouco explorada e, como consequência, ainda pouco se conhece sobre seus efeitos na atividade diária de forrageio de Meliponini. Como ROUBIK (1989), assumiremos que a maior oferta de pólen nos trópicos úmidos ocorre pela manhã e, neste cenário, argumentamos que a partição temporal desse recurso floral ao longo do dia se tornou um mecanismo efetivo nas comunidades de Meliponini. Para a grande maioria das espécies grandes de *Melipona* até então estudadas nos trópicos úmidos, observa-se máxima atividade de forrageio de pólen nas primeiras horas da manhã (GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA, 1984; BRUIJN & SOMMEIJER, 1997; HILÁRIO *et al.*, 2000; PIERROT & SCHLINDWEIN, 2003; CARVALHO-ZILSE *et al.*, 2007; CORTOPASSI-LAURINO *et al.*, 2007). Já o forrageio de néctar está mais amplamente distribuído ao longo do dia. Também segundo ROUBIK (1989) isto aconteceria porque o pólen sofre depleção ao longo do dia, enquanto o néctar tem possibilidade de ser renovado ou mesmo de ter sua qualidade incrementada (aumento da concentração de açúcares) em algumas floradas.

Tanto em *M. scutellaris* como na maioria das espécies grandes de *Melipona* até então estudadas, deve-se destacar que o forrageio mais intenso de pólen também tem relação estreita com períodos de alta umidade relativa (CORTOPASSI-LAURINO *et al.*, 2007; FIDALGO & KLEINERT, 2007). Assim, propomos a hipótese de que *M. scutellaris*

também possa estar usando a umidade relativa como um indicador de oferta deste recurso floral no ambiente. Em uma colônia, se as campeiras que forrageiam sob alta umidade relativa também são as mais bem sucedidas na coleta de pólen ao longo do dia, isto explicaria a intensificação da coleta deste recurso logo após o alvorecer e também a concentração do forrageio colonial em poucas fontes florais (PIERROT & SCHLINDWEIN, 2003; RAMALHO *et al.*, 2007).

Por fim, constata-se que as espécies grandes de *Melipona* apresentam picos de forrageio de pólen frequentemente mais cedo do que os pequenos Meliponini. Esta partição temporal tem duas explicações possíveis: 1) uma estratégia de antecipação para assegurar a posse de recursos (competição por apropriação ou interferência), como argumentam BRUIJN & SOMMEIJER (1997); ou 2) uma maneira de evitar interações diretas, coletando recursos fontes florais de pólen de melhor qualidade ou ainda pouco exploradas (competição por exploração). Considerando que há redução na eficiência de transporte de pólen, com o aumento do tamanho corporal em Meliponini (RAMALHO *et al.*, 1994, 1998), argumentamos que os dados disponíveis sobre atividade diária de forrageio de pólen por *M. scutellaris* e demais espécies grandes de *Melipona* dão suporte à segunda hipótese.

Frequentemente, campeiras de espécies grandes de *Melipona* forrageiam isoladamente ou em grupos muito pequenos, de maneira passiva, evitando encontros antagônicos (KLEINERT *et al.*, 2009), em contraste com várias espécies de Meliponini pequenas que forrageiam em grupos, às vezes compactos e monopolistas (JOHNSON & HUBBELL, 1974, 1975; HUBBELL & JOHNSON, 1978; JOHNSON *et al.*, 1987; SLAA *et al.*, 2003). Dados esses padrões comportamentais distintos, é muito provável que as espécies grandes de *Melipona* sejam pouco eficientes na “apropriação de recursos” e evitem a competição por interferência com pequenos Meliponini, particularmente na coleta de pólen.

Os custos de forrageio de pólen são maiores para as campeiras grandes de *Melipona*. Isto acontece porque a capacidade de carga de pólen (massa da carga de pólen/massa da campeira) decresce com o tamanho corporal em Meliponini (RAMALHO *et al.*, 1994, 1998): a carga de pólen é uma função da área da corbícula que, por variação alométrica, não acompanha na mesma proporção o aumento da massa corporal. Em relação aos pequenos Meliponini, as campeiras relativamente grandes de *Melipona* precisam de mais tempo para formar uma carga de pólen e transportam menos pólen por unidade de massa corporal até a colônia (RAMALHO *et al.*, 1994; KLEINERT *et al.*, 2009). Logo, à medida que o pólen se torna mais disperso espacialmente devido à depleção, os retornos decrescentes seriam mais acentuados para as espécies grandes de *Melipona* que, neste cenário, sofreriam mais com a pressão da “competição por exploração” do que os pequenos Meliponini.

As desvantagens alométricas das espécies grandes de *Melipona* no forrageio de pólen não se aplicam às condições de depleção de néctar, porque o forrageio deste recurso é uma função de volume do papo, que aumenta na mesma proporção da massa-volume corporal. Neste

caso, a premissa é de que as espécies de *Melipona* não teriam desvantagens na competição direta por néctar, eventualmente por interferência, como também argumentaram BRUIJN & SOMMEIJER (1997), de modo que não haveria necessariamente benefícios com antecipação de seu forrageio ao longo do dia.

Em síntese, a possibilidade de mudança de estratégia de forrageio em relação aos pequenos Meliponini deve ser um dos desencadeadores da distribuição temporal diferenciada do forrageio de pólen e do néctar pelas espécies grandes de *Melipona*: da competição por exploração de pólen (sob baixa depleção e com baixa interferência), durante as primeiras horas do amanhecer, para a partilha direta de néctar (mesmo sob alta depleção) ao longo do dia.

Nos habitats tropicais úmidos, onde as abelhas do grupo Meliponini são numericamente dominantes nas flores (RAMALHO, 2004; KLEINERT-GIOVANNI *et al.*, 2009), o pólen provavelmente se destaca como recurso crítico na economia de forrageio colonial principalmente das espécies grandes de *Melipona*. Por isso, sob condições de partilha, espécies como *M. scutellaris* teriam mais a ganhar com a chegada mais cedo às fontes florais ou mais a perder com a depleção progressiva de pólen ao longo do dia.

Agradecimentos. Aos Professores Luís H. Figueroa e Carlos A. Carvalho por disponibilizarem colônias e pelo apoio durante as coletas nos campus da UNEB (Alagoinhas) e UFRB (Cruz das Almas). A Marli Vieira Nascimento pela revisão do resumo em inglês. À Fundação de Apoio à Pesquisa da Bahia (FAPESB) pelo auxílio ao projeto de mestrado da primeira autora.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SABER, A. 2003. **Os domínios de natureza no Brasil**. 2. ed. São Paulo, Ateliê Editorial. 159p.
- ARCHBOLD, O. W. 1995. **Ecology of World Vegetation**. London, Chapman & Hall. 510p.
- BORGES, F. B. & BLOCHTEIN, B. 2005. Atividades externas de *Melipona marginata obscurior* Moure (Hymenoptera, Apidae), em distintas épocas do ano, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 22(3):680-686.
- BRUIJN, L. L. M. & SOMMEIJER, M. J. 1997. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponini) and the regulation of individual nectar foraging. **Insectes Sociaux** 44:35-47.
- CAMARGO, J. M. F. & PEDRO, S. R. M. 2007. Meliponini Lepeletier, 1836. In: MOURE, J. S.; URBAN, D. & MELO, G. A. R. eds. **Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region**. Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia. p.272-578.
- CARVALHO-ZILSE, G.; PORTO, E. L.; SILVA, C. G. N. & PINTO, M. F. C. 2007. Atividade de vôo de operárias de *Melipona seminigra* (Hymenoptera: Apidae) em um sistema agroflorestal da Amazônia. **Bioscience Journal** 23(1):94-99.
- CORBET, S. A.; FUSSELL, M.; AKE, R.; FRASER, A.; GUNSON, C.; SAVAGE, A. & SMITH, K. 1993. Temperature and pollination activity of social bees. **Ecological Entomology** 18(1):17-30.
- CORTOPASSI-LAURINO, M.; VELTHUIS, H. H. W. & NOGUEIRA-NETO, P. 2007. Diversity of stingless bees from the Amazon forest in Xapuri (Acre), Brazil. **Proceedings of Netherlands Entomological Society** 1:105-114.
- FIDALGO, A. O. & KLEINERT, A. M. P. 2007. Foraging behavior of *Melipona rufiventris* Lepeletier (Apinae; Meliponini) in Ubatuba, SP, Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 67(1):133-140.
- GUIBU, L. S. & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 1984. Atividade externa de *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* Lepeletier

- (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Ciência e Cultura** 36(7):623.
- HEARD, T. A. & HENDRIKZ, J. K. 1993. Factors influencing flight activity of colonies of the stingless bee *Trigona carbonaria* (Hymenoptera, Apidae). **Australian Journal of Zoology** 41(4):343-353.
- HEINRICH, B. 1993. **The Hot-blooded Insects**. Berlin, Heidelberg, Springer Verlag. 601p.
- HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. & KLEINERT, A. M. P. 2001. Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (*in litt.*) (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia** 61(2):191-196.
- HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. & KLEINERT-GIOVANNINI, A. 2000. Flight activity and colony strength in the stingless bee *Melipona bicolor bicolor* (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia** 60(2):299-306.
- HUBBELL, S. P. & JOHNSON, L. K. 1978. Comparative foraging behavior of six stingless bees species exploiting a standardized resource. **Ecology** 59:1123-1136.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT-GIOVANNINI, A. & PIRES, J. T. 1985. Climate variations influence on the flight activity of *Plebeia remota* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 29:427-434.
- JOHNSON, L. K. & HUBBELL, S. P. 1974. Aggression and competition among stingless bees: field studies. **Ecology** 55:120-127.
- _____. 1975. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. **Ecology** 56:1398-1406.
- JOHNSON, L. K.; HUBBELL, S. P. & FEENER, D. H. 1987. Defense of food supply by eusocial colonies. **American Zoologist** 27:347-358.
- KAJOBE, R. & ECHAZARRETA, C. M. 2005. Temporal resource partitioning and climatological influences on colony flight and foraging of stingless bees (Apidae; Meliponini) in Ugandan tropical forests. **African Journal of Ecology** 43:267-275.
- KLEINERT, A. M. P.; RAMALHO, M.; CORTOPASSI-LAURINO, M.; RIBEIRO, M. F. & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 2009. Abelhas Sociais (Meliponini, Apinini, Bombini). In: PANIZZI, A. R. & PARRA, J. R. P. eds. **Bioecologia e Nutrição de Insetos. Base para o Manejo Integrado de Pragas**. Brasília, Embrapa Informação Tecnológica. p.371-424.
- KLEINERT-GIOVANNINI, A. 1982. The influence of climatic factors on flight activity of *Plebeia emerina* Friese (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) in winter. **Revista Brasileira Entomologia** 26(1):1-13.
- KLEINERT-GIOVANNINI, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 1986. Flight activity and responses to climatic conditions of two subspecies of *Melipona marginata* Lepeletier (Apidae, Meliponini). **Journal of Apicultural Research** 25(1):3-8.
- MICHENER, C. D. 2000. **The bees of the World**. Baltimore, The Johns Hopkins. 913p.
- PEREBOOM, J. J. M. & BIESMEIJER, J. C. 2003. Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. **Oecologia** 137:42-50.
- PIERROT, L. M. & SCHLINDWEIN, C. 2003. Variation in daily flight activity and foraging patterns in colonies of urucu – *Melipona scutellaris* Latreille (Apidae, Meliponini). **Revista Brasileira de Zoologia** 20(4):565-571.
- RAMALHO, M. 2004. Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. **Acta Botanica Brasilica** 18(1):37-47.
- RAMALHO, M.; GIANNINI, T. C.; MALAGODI-BRAGA, K. S. & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 1994. Pollen harvest by stingless bee foragers (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Grana** 33:239-244.
- RAMALHO, M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. & GIANNINI, T. C. 1998. Within-colony size variation of foragers and pollen load capacity in the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier (Apidae, Hymenoptera). **Apidologie** 29:221-228.
- 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. **Neotropical Entomology** 36(1):38-45.
- ROUBIK, D. W. 1989. **Ecology and Natural History of Tropical Bees**. New York, Cambridge University. 514p.
- ROUBIK, D. W. 1993. Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum "preferences". **Journal Insect Behaviour** 6:659-673.
- SEELEY, T. D. 1995. **The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies**. Cambridge, Harvard University. 295p.
- SLAA, E. J.; WASSENBERG, J. & BIESMEIJER, J. C. 2003. The use of field-based social information in eusocial foragers: local enhancement among nestmates and heterospecifics in stingless bees. **Ecological Entomology** 28:369-379.
- SOUZA, B. A.; CARVALHO, C. A. L. & ALVES, R. M. O. 2006. Flight activity of *Melipona asilvai* Moure (Hymenoptera: Apidae). **Brazilian Journal of Biology** 66(2B):731-737.
- TEIXEIRA, L. V. & CAMPOS, F. N. M. 2005. Início da atividade de vôo em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae): influência do tamanho da abelha e da temperatura ambiente. **Revista Brasileira de Zoociências** 7:195-202.
- WILLMER, P. G. 1991. Constraints on foraging by solitary bees. In: GOODMAN, L. J. & FISHER, R. C. eds. **The Behaviour and Physiology of Bees**. Wallingford, UK, CAB International. p.131-148.