

Capítulo 10

Abelhas sociais (Bombini, Apini, Meliponini)

Astrid M. P. Kleinert

Mauro Ramalho

Marilda Cortopassi-Laurino

Márcia F. Ribeiro

Vera L. Imperatriz-Fonseca

Introdução

Neste capítulo será abordado o papel do alimento na organização das colônias de abelhas sociais, desde a atividade de forrageio até a sua utilização na alimentação da prole, ressaltando também características dos dois principais recursos coletados e processados por elas, o pólen e o mel. Nas abelhas, a eussocialidade surgiu nos Apinae e está presente nas tribos Bombini, Apini e Meliponini. Um dos conflitos sociais mais evidentes se expressa na produção de sexuados e na existência de uma casta reprodutiva especializada. O alimento tem forte influência sobre a diferenciação de castas e o controle de sua quantidade ou qualidade é um dos mecanismos centrais na vida social. A atividade de forrageio nas flores e o processamento do alimento nas colônias influenciam diretamente a vida social da colônia. Será dada maior ênfase aos mecanismos descritos em Meliponini. Os Meliponini são generalistas florais, mas apresentam atividade de forrageio seletiva e, via de regra, o balanço econômico anual da colônia depende de forrageio intensivo de poucas fontes florais de pólen e de néctar disponíveis em cada habitat. A escolha das fontes de alimento é mediada por características morfológicas das campeiras, estratégias de forrageio (solitária ou coletiva) e por interações sociais na colônia e no campo. Nas comunidades, a sobreposição alimentar entre espécies é a regra, mas o papel da competição na organização das assembleias locais é ainda bastante controvertido. As relações entre estratégias reprodutivas das colônias, diversidade e distribuição de abundância nas comunidades apenas começaram a ser exploradas em estudos recentes.

Aquisição de recursos

As abelhas sociais alimentam-se basicamente de pólen (fonte de proteína) e de néctar (fonte de carboidratos) coletados nas flores, embora haja exceções. Algumas

espécies de abelhas-sem-ferrão (Meliponini) são necrófagas, alimentando-se de matéria orgânica em decomposição [como *Trigona hypogea* Silvestri, *Trigona necrophaga* Camargo & Roubik e *Trigona crassipes* (Fabricius)]; outras se alimentam também de melato, solução açucarada produzida por membracídeos; finalmente, algumas se especializaram em roubar alimento dos ninhos de outras abelhas (abelhas cleptobióticas, *Lestrimelitta* spp., nas Américas, e *Cleptotrigona* spp. na África).

Fatores físicos e participação temporal da atividade de forrageio

Os Meliponini são encontrados nas regiões tropicais e subtropicais do planeta. Uma das causas mais prováveis desse padrão de distribuição geográfica é a sensibilidade tanto dos indivíduos como das colônias às baixas temperaturas. Embora haja diferenças interespécíficas em relação à capacidade de termorregulação da colméia, as abelhas dessa tribo parecem depender mais das características estruturais de seus ninhos do que de respostas fisiológicas e comportamentais para a conservação do calor (SAKAGAMI, 1982).

Os principais fatores abióticos que, isolados ou em conjunto, exercem influência sobre a atividade de vôo dos meliponíneos são a temperatura, a umidade relativa, a intensidade luminosa e a velocidade do vento. Segundo FOWLER (1979), os valores extremos atuariam diretamente sobre as abelhas, enquanto os valores moderados afetariam a atividade de vôo, na medida que repercutem sobre a disponibilidade de alimento (por exemplo, fluxo de néctar). Evidentemente, a oferta de alimento só passa a ser importante depois que as abelhas encontram condições favoráveis de vôo. Dessa forma, espécies capazes de atuar em faixas mais amplas de temperatura, umidade relativa, etc., eventualmente, têm vantagens sobre as demais.

A temperatura parece ser o fator condicionante da saída das campeiras das colônias, principalmente nas espécies menores, como *Tetragonisca angustula* (Latreille) e várias espécies do gênero *Plebeia*, que iniciam a atividade de forrageio em temperaturas acima de 16 °C (OLIVEIRA, 1973; IWAMA, 1977; KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; IMPERATRIZ-FONSECA et al., 1985). *Plebeia pugnax* Moure (in litt.), capaz de iniciar o forrageio a partir de 14 °C, pode ser considerada uma exceção (HILÁRIO et al., 2001). Todas essas espécies pequenas reduzem bastante a atividade de vôo quando a temperatura está abaixo de 20 °C.

Já os Meliponini maiores, com tamanho entre 8 mm e 12 mm, como as espécies de *Melipona*, podem iniciar a atividade de vôo em temperaturas mais baixas, a partir de 11 °C em *Melipona bicolor* Lepeletier (HILÁRIO et al., 2000), e 13 °C–14 °C em *Melipona quadrifasciata* Lepeletier e *Melipona marginata* Lepeletier (GUIBU; IMPERATRIZ-FONSECA, 1984; KLEINERT-GIOVANNINI; IMPERATRIZ-FONSECA, 1986). Ainda assim, a maioria das espécies apresenta atividade ótima de forrageio entre 20 °C e 30 °C, com exceção de *M. quadrifasciata* e *M. bicolor* que, preferencialmente, coletam alimento entre 14 °C–16 °C e 16 °C–26 °C, respectivamente.

É provável que a biomassa corporal seja a principal variável nessa relação, pois abelhas sociais maiores, como *Apis mellifera* L. e *Bombus* spp., iniciam a atividade de coleta em temperaturas menores, por vezes, bem abaixo de 10 °C (GARY, 1967; HEINRICH, 1979). Entretanto, em Meliponini, espécies relativamente pequenas, como *Partamona helleri* (Friese), podem apresentar um ótimo de atividade de forrageio entre 15 °C e 24 °C, similar à faixa de espécies grandes, como *M. bicolor* (AZEVEDO, 1997).

Embora associados à temperatura do ar, os valores ótimos de umidade relativa para o forrageio situam-se entre 30 % e 70 % na maioria das espécies (OLIVEIRA, 1973; IWAMA, 1977; KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; KLEINERT-GIOVANNINI; IMPERATRIZ-FONSECA, 1986; HILÁRIO et al., 2001). *Plebeia remota* (Holmberg), *Schwarziana quadripunctata* (Lepeletier) e *M. bicolor* apresentam maior atividade de vôo em faixas mais elevadas, entre 60 % e 90 % (IMPERATRIZ-FONSECA et al., 1985; IMPERATRIZ-FONSECA; DARAKJIAN, 1994; HILÁRIO et al., 2000). *Plebeia emerina* (Friese) também se particulariza pelo fato de que as operárias não deixam seus ninhos quando a umidade é superior a 70 % (KLEINERT-GIOVANNINI, 1982). Com um ótimo de atividade de vôo entre 40 % e 45 %, *M. marginata* demonstra plasticidade comportamental em relação às condições ambientais (KLEINERT-GIOVANNINI; IMPERATRIZ-FONSECA, 1986), intensificando o forrageio sob condições extremas (por exemplo, valores acima de 80 % para essa espécie), após períodos prolongados de chuva.

A intensidade luminosa parece ser importante apenas para o início e o final da atividade externa. Nos outros períodos, fica difícil dissociá-la de mudanças na temperatura e, portanto, seus efeitos passam a ser secundários ou ficam, pelo menos, mascarados. Mesmo assim, alguns autores registraram menor atividade de vôo em dias nublados quando comparados com dias ensolarados nas mesmas temperaturas (OLIVEIRA, 1973; KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; KLEINERT-GIOVANNINI; IMPERATRIZ-FONSECA, 1986).

Ventos com velocidade entre 2 m/s e 3 m/s provocam decréscimo no número de campeiras que deixam os ninhos de *P. emerina* (uma espécie de pequeno porte), levando inclusive à interrupção do forrageio quando atingem 4 m/s (KLEINERT-GIOVANNINI, 1982). Nessas mesmas condições, as campeiras de *T. angustula* continuam a coletar alimento normalmente (IWAMA, 1977), enquanto outras espécies, como *Plebeia droryana* (Friese), *Plebeia saiqui* (Friese) e *M. marginata* são apenas ligeiramente afetadas (OLIVEIRA, 1973; KLEINERT-GIOVANNINI; IMPERATRIZ-FONSECA, 1986).

O estado das colônias também influencia a atividade de vôo dos meliponíneos. Geralmente, colônias fracas são mais suscetíveis às variações na temperatura (KLEINERT-GIOVANNINI; IMPERATRIZ-FONSECA, 1986) e têm atividade deslocada para horários posteriores do dia, quando comparadas a outras colônias da mesma espécie (HILÁRIO et al., 2001).

Embora muitas espécies apresentem faixas ótimas de temperatura e de umidade relativa semelhantes, ou com superposição, os períodos de maior atividade de vôo tendem a ser distintos, possibilitando a partição temporal de recursos florais. Várias

espécies do gênero *Melipona* apresentam maior atividade de vôo em horários diferentes, como, por exemplo, *M. bicolor* e *M. quadrifasciata*, mais ativas nas primeiras horas da manhã, enquanto *M. marginata* apresenta maior atividade entre 11h e 13h. Entre as pequenas espécies do gênero *Plebeia*, *P. saiqui*, *P. remota* e *P. pugnax* têm maior atividade concentrada entre o meio da manhã e o meio da tarde (OLIVEIRA, 1973; IMPERATRIZ-FONSECA et al., 1985; HILÁRIO et al., 2001); já *P. emerina* e *Plebeia droryana* forrageiam principalmente no período vespertino.

As campeiras saem do ninho, principalmente, para coletar alimento (pólen e néctar), resina, água e barro (algumas espécies usam esse material na construção dos ninhos), sendo esses recursos procurados em horários distintos ao longo do dia. Por exemplo, *P. pugnax* coleta pólen preferencialmente pela manhã até o meio-dia, enquanto a resina é coletada ao longo do dia todo (HILÁRIO et al., 2001). Embora ativas o dia inteiro, as campeiras de *M. bicolor* e *Melipona rufiventris* Lepeletier coletam pólen preferencialmente nas primeiras horas da manhã (mais cedo nas colônias fortes e mais tarde nas colônias médias e fracas). Enquanto *M. bicolor* coleta resina e barro preferencialmente no final da tarde, as forrageiras de *M. rufiventris* apresentam, além desse pico, um pico adicional de coleta de resina coincidente com o pico matinal de pólen (HILÁRIO et al., 2000; FIDALGO; KLEINERT, 2007).

Essa partição temporal de coleta de recursos foi também observada em outras regiões neotropicais para outras *Melipona* (BRUIJN; SOMMEIJER, 1997) e é um dos mecanismos que aumenta as chances de coexistência de diferentes espécies de Meliponini em uma mesma localidade.

Amplitude de nicho e alocação de recursos florais

Com exceção de raras espécies que se especializaram na pilhagem de ninhos (*Lestrimellita*) e no uso de proteína animal de carcaças (*T. hypogea*, por exemplo), os Meliponini se alimentam de pólen e néctar. Nesse caso, são generalistas, no sentido de que forrageiam em amplo espectro de tipos florais.

Entretanto, do amplo espectro de fontes florais efetivamente visitadas pelos Meliponini, poucas são intensamente exploradas nas comunidades locais. Esse padrão de forrageio foi se configurando a partir de estudos sobre a análise do pólen nas colônias e nos censos de abelhas nas flores (IMPERATRIZ-FONSECA et al., 1984; RAMALHO et al., 1985, 1989, 1990, 1991, 2007; KLEINERT-GIOVANNINI; IMPERATRIZ-FONSECA, 1987; CORTOPASSI-LAURINO; RAMALHO, 1988; RAMALHO, 1990, 1995, 2004; WILMS et al., 1996, 1997). As duas técnicas geram dados independentes e extensivos que retratam a expressão desse padrão em dois níveis hierárquicos: as colônias e as populações locais (Fig. 1).

Embora haja diferenças na velocidade com que diferentes espécies são capazes de arregimentar grande número de indivíduos para uma dada fonte alimentar (LINDAUER; KERR, 1960; HUBBELL; JOHNSON, 1978; JOHNSON, 1982; JOHNSON et al.,

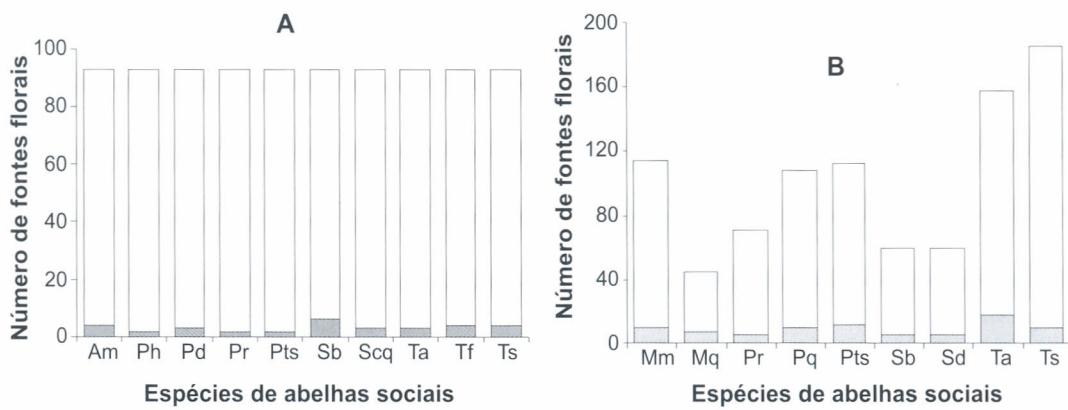


Fig. 1. Alocação de fontes florais por espécies de Meliponini e *Apis mellifera* africanizada (Am) no Domínio Tropical Atlântico: (A) Fontes florais em que foram amostradas pelo menos 10 % das campeiras (preto), em relação ao total de fontes (branco) visitadas por esse conjunto de abelhas na Mata Atlântica (Floresta do Parque Estadual da Cantareira, SP); (B) Fontes florais com representatividade acima de 10 % (preto) na dieta de Meliponini - estimativas por contagem de grãos de pólen no alimento armazenado nas colônias no Campus da USP-SP. Meliponini: Ph – *Partamona helleri*; Pd - *Plebeia droryana*; Pq – *Plebeia saiqui*; Pr – *Plebeia remota*; Pts – *Paratrigona subnuda*; Sb – *Scaptotrigona bipunctata*; Sd – *Scaptotrigona depilis*; Scq – *Schwarziana quadripunctata*; Ta – *Tetragonisca angustula*; Ts – *Trigona spinipes*; Mm – *Melipona marginata*; Mq – *Melipona quadrifasciata*.

Fonte: Ramalho et al. (1991) e Ramalho (1995).

1987), não há relação entre a eficiência do sistema de comunicação e a capacidade das colônias de concentrarem a atividade de forrageio em poucas fontes florais.

Nas comunidades locais de Meliponini, as medidas de extensão de nicho variam amplamente com as mudanças temporais na oferta de fontes florais e com as respostas específicas à distribuição de abundância relativa dos recursos (RAMALHO et al., 1991). Entretanto, em termos médios, a extensão do nicho real mostra-se similar entre grupos de espécies com diferentes estratégias de forrageio (BIESMEIJER; SLAA, 2006). Em linhas gerais, essa análise ratifica o padrão de uso concentrado de fontes florais detectado nas comunidades locais, referido acima. Deve ser ressaltado que o índice freqüentemente usado como medida de extensão de nicho (H' – Shannon-Wiener) é extremamente sensível à eqüitatividade das fontes mais comuns na dieta e somente quando a concentração de forrageio se torna extrema, como no caso de *Scaptotrigona* (RAMALHO, 1990), há redução acentuada no seu valor.

As medidas de extensão de nicho desses consumidores generalistas mais provavelmente refletem o efeito e não a causa da dominância ecológica. Por exemplo, nas comunidades locais, quanto maior o número de campeiras amostradas nas flores, maior o número de fontes visitadas por uma espécie (RAMALHO, 1995 e Fig. 2). De maneira análoga, colônias mais populosas tendem a usar espectro mais amplo de fontes florais (CORTOPASSI-LAURINO; RAMALHO, 1988, RAMALHO et al., 1991). Mesmo espécies consideradas primitivas e especializadas quanto às demandas por

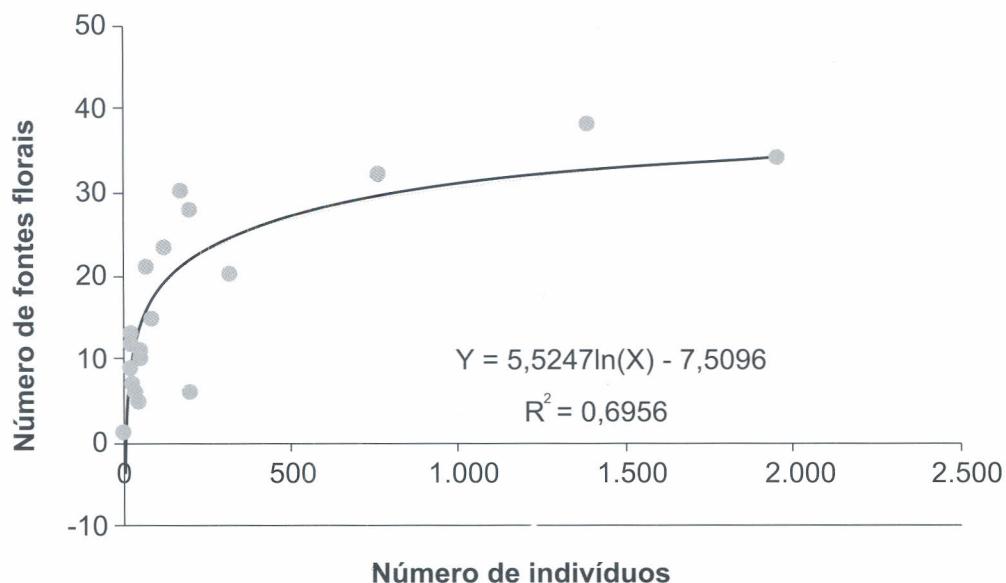


Fig. 2. Relação entre o número de indivíduos amostrados nas flores (tamanho populacional relativo) e o número de fontes florais visitadas por 17 espécies de Meliponini, *Apis mellifera*, e 2 espécies de *Bombus*. Correlação linear: $r = 0,72$; $p < 0,05$. Está indicada a curva de regressão dos dados.

Fonte: Ramalho (1995).

tipos de habitats ou sítios de nidificação, como *Moureella caerulea* (Friese) (CAMARGO; WITTMANN, 1989), são consumidores extremamente generalizados de recursos florais nos habitats em que são dominantes.

Sob a lógica dessa premissa, também não se deve esperar correlação entre a extensão de nicho (real) e a abundância relativa das espécies de Meliponini nas comunidades ecológicas. Por exemplo, *Scaptotrigona bipunctata* (Lepeletier) é dominante na Mata Atlântica da Cantareira, mas apresenta uma das menores amplitudes de nicho real (RAMALHO, 1990, 1995, 2004).

Ainda não está claro em que medida a extensão de nicho é influenciada pelas escolhas de forrageio, mediadas por comportamentos e habilidades espécie-específicas, e pelas interações entre espécies nas comunidades de Meliponini.

A premissa de escolhas específicas modificando o padrão de forrageio está na origem da hipótese de preferência floral em *Melipona* (RAMALHO et al., 1989). A alta freqüência relativa de pólen de Solanaceae, Melastomataceae e Myrtaceae na dieta de *Melipona* está relacionada à capacidade de extração do pólen por vibração, especialmente das flores com anteras poricidas, habilidade que diferencia o grupo em relação aos demais Meliponini. Estudos sobre o hábito alimentar em diferentes habitats, como Cerrado, Mata Atlântica e Lhanos da Colômbia, aos poucos foram dando suporte

empírico a essa hipótese, com algumas reservas quanto às famílias vegetais preferidas (SILVA; SCHLINDWEIN, 2003; ANTONINI et al., 2006; NATES-PARRA, 2006).

Em uma abordagem experimental, Ramalho et al. (2007) mostraram que as escolhas florais de *Melipona scutellaris* Latreille não são aleatórias. Usando *A. mellifera* africanizada como controle, demonstraram que a diversidade de fontes florais na dieta das colônias era dependente da variável-espécie. Ou seja, independentemente do tipo de habitat, as colônias de *M. scutellaris* se mantiveram mais similares entre si, formando agrupamentos (Fig. 3) significativamente mais estreitos do que com colônias de *A. mellifera*. O padrão também se mantém no tempo, com respostas mais similares entre as colônias de *M. scutellaris* às variações locais na oferta de floradas.

Da análise de dados secundários produzidos para 28 comunidades em vários tipos de habitats no Brasil oriental, a aparente estrutura competitiva das comunidades de Meliponini (BIESMEIJER; SLAA, 2006) se expressa sob a forma de três tendências que merecem atenção especial: a) a retração na amplitude do nicho, com o aumento do número de espécies nas comunidades; b) com o aumento do número de espécies vegetais nas comunidades, a razão entre o número de espécies de Meliponini e o número de espécies vegetais decresce, isto é, menor o empacotamento dos nichos (*species packing*); c) as comunidades locais tendem a ser formadas por espécies de gêneros distintos.

Quanto mais fontes florais são exploradas nas comunidades, de fato, maior o número de fontes compartilhadas entre pares de espécies de Meliponini (Fig. 4). A sobreposição alimentar, entre esses consumidores potencialmente generalistas, tende a ser muito difusa e extensiva e isso se reflete principalmente em medidas baseadas na presença-ausência (p. ex., índices de Sorenson e de Cody). Os agrupamentos derivados dessas medidas (BIESMEIJER; SLAA, 2006) refletem de maneira pouco funcional a distância trófica entre consumidores e dissimulam a estrutura real das comunidades. Mas, quando se mede a intensidade de uso das fontes florais compartilhadas (porcentagem de similaridade; p. ex., índice de Schoener (RAMALHO, 1995) obtém-se a expressão ecológica mais funcional da sobreposição entre espécies (Fig. 3) e os agrupamentos podem mudar bastante. Comparando a porcentagem de similaridade alimentar em duas comunidades próximas no domínio da Mata Atlântica, a partir de dados produzidos com duas técnicas independentes (análise de pólen e censo nas flores), Ramalho et al. (1991) e Ramalho (1995) constataram que as dietas de *P. droryana* e *T. angustula* ficaram mais próximas entre si e de *Melipona* e *Scaptotrigona*, desviando-se muito dos agrupamentos baseados na metanálise de medidas de presença-ausência das espécies nas flores, mencionada acima.

Medidas da exploração difusa de recursos florais eventualmente compartilhados (presença-ausência) certamente são menos informativas do que medidas da dependência dos Meliponini em relação a poucas fontes florais produtivas no ambiente: por exemplo, as floradas em massa na Floresta Atlântica (RAMALHO, 2004). Um caso extremo foi observado em três espécies de *Scaptotrigona*, cujas colônias concentram

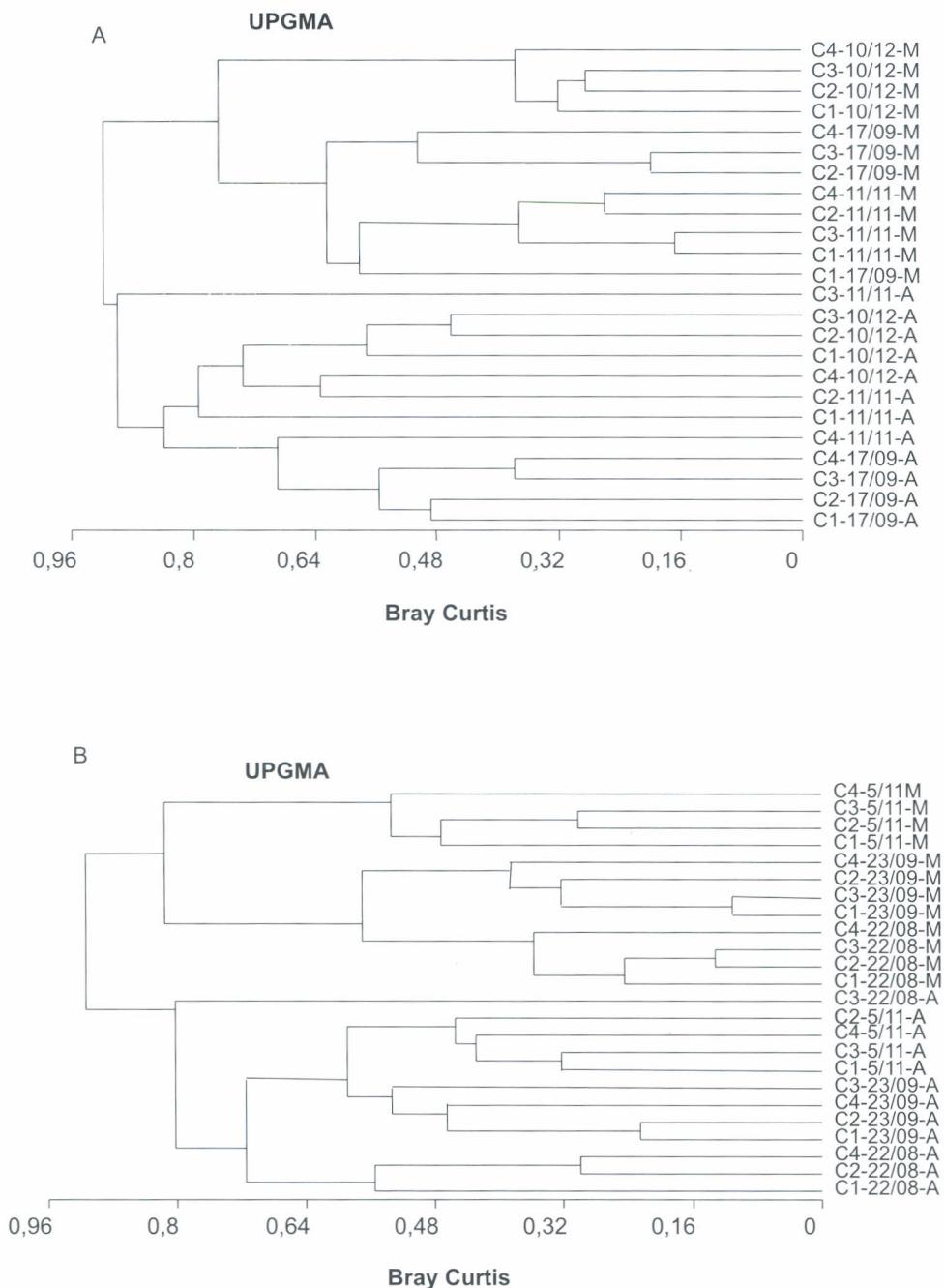


Fig. 3. Análise de similaridade trófica entre colônias de uruçu (*Melipona scutellaris* = M1 a M4), tendo como controle amostras pareadas em colônias de *Apis mellifera* africanizada (A1 a A4) em duas localidades do Domínio Tropical Atlântico, na Bahia. Resultados de dissimilaridade (índice Bray Curtis, método-UPGMA), durante três períodos (meses) de amostras pareadas em duas localidades: (A) Alagoinhas; (B) Cruz das Almas. O teste de significância da Análise de Similaridade (Anosim) sustenta a hipótese de que os agrupamentos não são aleatórios.

Fonte: Ramalho et al. (2007).

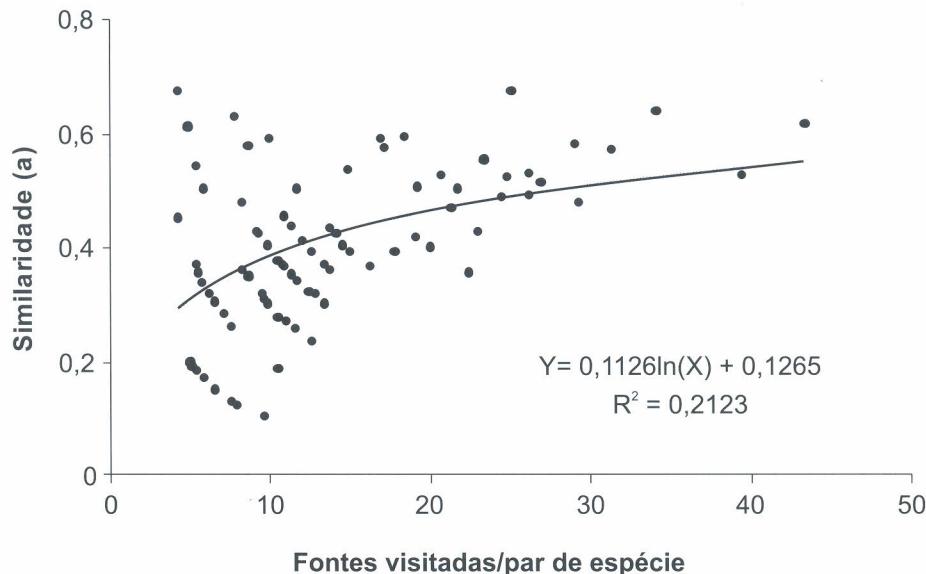


Fig. 4. Variação na similaridade entre pares de espécies de abelhas (Apoidea) conforme o número de campeiras amostradas nas flores (tamanho populacional relativo), na Mata Atlântica (Floresta do Parque Estadual da Cantareira, SP). Comparação entre espécies com número adequado de indivíduos amostrados ($N \geq 50$), ao longo de 18 meses: 11 espécies de Meliponini *Apis mellifera* e uma espécie dos gêneros *Ceratina*, *Paratetrapedia* e *Megachile*. Vários pontos estão sobrepostos: o número total de pares é igual a 105 (15!). Correlação linear: $r = 0,51$; $p < 0,05$. Está indicada a curva de regressão dos dados. Apesar da tendência consistente, há grande dispersão porque a maioria das espécies forrageia com alta intensidade em poucas fontes florais – quando essas poucas fontes são também partilhadas a sobreposição (a = índice de Cody) também é elevada.

Fonte: Ramalho (1995).

as demandas protéicas anuais em uma ou poucas fontes de alimento, armazenando centenas de gramas de pólen excedente para a produção futura de prole (RAMALHO, 1990).

O aumento na qualidade média de um número um pouco maior de fontes florais nas comunidades com flora mais variada seria suficiente para alterar as oportunidades de partilha e reduzir a amplitude de nicho. Por exemplo, em uma comunidade local de Mata Atlântica, menos de duas dezenas de árvores com floradas em massa atraíram mais de 70 % dos indivíduos amostradas nas flores e 100 % das espécies de Meliponini (RAMALHO, 1995, 2004). Estudo recente sustenta a premissa de que a relação entre Meliponini e copas com floração em massa é estreita (ou previsível), do ponto de vista ecológico, isto é, freqüente no espaço e no tempo (MONTEIRO; RAMALHO, 2009).

Alta sobreposição em fontes florais abundantes não se traduz em maior competição. Por exemplo, na Mata Atlântica do Parque Estadual da Cantareira, em

São Paulo, a grande maioria dos Meliponini concentra a atividade de forrageio no dossel, onde também são mais comuns copas com grandes floradas em massa (RAMALHO, 2004). Nessas floradas, a partilha espacial dos recursos é facilitada e valores altos de similaridade (acima de 50 %) foram observados entre 22 pares de espécies que concentraram o forrageio no dossel, enquanto apenas três pares de espécies apresentaram alta similaridade no estrato inferior (RAMALHO, 1995). De maneira ainda mais incisiva, *S. bipunctata* e *Paratrigona subnuda* Moure são extremamente dominantes localmente e se concentram em menos de uma dezena de floradas produtivas, com mais de 50 % de sobreposição entre si.

Os mecanismos de partilha de fontes florais também precisarão ser mais bem contextualizados em termos de custos e benefícios. Por exemplo, com seus grandes tamanhos relativos, as espécies de *Melipona* deveriam evitar recursos florais cuja oferta está sendo deprimida pela exploração; e, de modo inverso, abelhas menores, como jataí (*Tetragonisca*) e algumas mirins (*Plebeia*, *Friesella*), com capacidade de carga de pólen maior (RAMALHO et al., 1994), poderiam continuar explorando fontes florais em processo de depressão local de pólen, porque obtêm taxas de retorno rentáveis com níveis mais baixos de oferta.

Considerando projeções de organização taxonômica, ao acaso, de 28 comunidades locais no Brasil oriental, há super-representação no número de gêneros em alguns casos (BIESMEIJER; SLAA, 2006). Essa situação parece consistente com o conceito de similaridade limitante. Entretanto, a proximidade taxonômica não representa bem a semelhança funcional: há estratégias de forrageio comuns a vários gêneros e espécies co-genéricas com diferentes estratégias. Tanto análises do pólen das colônias (RAMALHO et al., 1989, 1991; RAMALHO, 1990) como censos nas flores (RAMALHO, 1995; MARTINS et al., 2003) têm gerado valores altos de porcentagem de similaridade na dieta entre espécies de um mesmo gênero, como *Melipona*, *Plebeia* e *Scaptotrigona*.

Em resumo, o número de fontes florais compartilhadas entre espécies de Meliponini depende de chances de encontro e, basicamente, do tamanho das populações de forrageadores. Entretanto, a porcentagem de similaridade alimentar, ou seja, a intensidade de uso de recursos compartilhados não se relaciona com a amplitude de nicho. Portanto, medidas do nicho alimentar devem ser tomadas com cautela na análise da estrutura das comunidades de Meliponini, porque não se traduzem como medidas potenciais de competição entre esses consumidores generalistas.

Constância floral, capacidade de carga e estratégias de forrageio

Sob a lógica adaptativa, os animais devem ser modelados para otimizar a dieta e isso significa fazer as melhores escolhas possíveis em face de flutuações na oferta de alimento, com ajustes adequados no forrageio (PYKE, 1984). Os modelos de estratégias de forrageio exploram a relação entre o tempo total de alimentação e a energia líquida

obtida (SCHOENER, 1971). Nos extremos estão os forrageadores que “minimizam o tempo gasto” e aqueles que “maximizam a energia obtida”. Ajustam-se melhor ao primeiro caso, os animais com taxa de reprodução estável e, ao segundo, aqueles com número mais variável de prole. As escolhas também dependem de fatores intrínsecos, como tamanho corporal e taxa metabólica, amplitude de nicho, etc. Por outro lado, um conjunto de fatores ambientais modifica a acessibilidade ao alimento: distribuição e abundância, exposição ao risco, etc.

Parte expressiva das pesquisas experimentais sobre decisões econômicas de forrageio em abelhas está inserida na análise das previsões da “teoria de forrageio ótimo” e hipóteses associadas (PYKE, 1984). A premissa básica é a de que o modo como um animal equaciona a aquisição de alimento, em termos de custos e benefícios, determina seu valor adaptativo, ou seja, a quantidade de prole viável que deixará para as próximas gerações (*fitness*). No caso das abelhas sociais, com enormes colônias perenes, essa questão demanda a solução e a integração de decisões em diferentes momentos e em dois níveis hierárquicos: no campo, pela campeira, e na colônia, por meio das interações sociais que influenciam o sucesso reprodutivo de longo prazo. Para essas abelhas, há duas restrições intrínsecas sobre o forrageio: o deslocamento com ponto central, isto é, a colônia, e o curto período de vida das campeiras. A necessidade de voltar à colônia (ponto central) torna crítico o equacionamento do custo de forrageio associado à distância da fonte floral. Para esses forrageadores tão pequenos, com consumo elevado de energia durante o vôo, a autonomia é baixa e, em última análise, depende da capacidade de estoque de néctar no papo. Daí haver certo senso comum sobre a relação entre o tamanho corporal (volume do papo, p. ex.) e o raio de vôo em Meliponini (Van NIEUWSTADT; IRAHETA, 1996; ARAÚJO et al., 2004).

Além de curta, a longevidade da campeira também tem relação inversa com a intensidade de trabalho. Isso coloca as decisões de forrageio sob a seguinte perspectiva mais fina: a campeira deveria obter e transportar a maior carga possível a cada viagem de forrageio ou teria sido modelada para obter o máximo de energia líquida, ao longo de toda a vida, em benefício da eficiência global da colônia. Deveria forragear de modo a maximizar sua própria longevidade e, assim, indiretamente, elevar os retornos líquidos de mais longo prazo para as colônias? Há estudos com *A. mellifera* que apóiam essa segunda alternativa.

Os estudos experimentais de forrageio se multiplicaram nas últimas décadas e, de maneira geral, confirmam as expectativas de que as decisões de forrageio sofrem restrições do tamanho corporal, metabolismo, longevidade das campeiras e interações sociais. Por exemplo, o processo de escolha conhecido como *majoring-minoring* parece ser típico das enormes campeiras de mamangavas do gênero *Bombus* (HEINRICH, 1979). Nesse caso, as campeiras modulam a intensidade de uso de várias fontes florais, simultaneamente, em uma mesma viagem de forrageio. Em sucessivas viagens fazem ajustes contínuos e conseguem intensificar as visitas às flores mais rentáveis (*majoring*), reduzindo gradualmente o forrageio naquelas que se depreciam (*minoring*). Uma fonte *minor* em um momento torna-se *major* no outro e vice-versa. Seria como diversificar a

aplicação de dinheiro, por segurança, conseguindo canalizar o investimento nos “papéis” mais rentáveis, em curto prazo, por meio do monitoramento de tendências de flutuações de mais longo prazo.

Pesquisas com *A. mellifera* colocaram em perspectiva a habilidade das campeiras de discriminarem entre rendimentos líquidos e brutos de forrageio (SEELEY, 1995). No segundo caso, a campeira deveria concentrar o forrageio nas fontes em que houvesse maior oferta de alimento, a despeito dos custos de aquisição (coleta e transporte). No caso de rendimentos líquidos, fontes que oferecem maior taxa de retorno de alimento, por unidade de tempo de forrageio, deveriam ser preferidas às demais.

A campeira também leva informações sobre as condições de forrageio para a colônia. O seu papel como canal de informação será em função da freqüência de viagens de coleta de alimento (NUÑEZ, 2000): terá maior valor quanto mais vezes obtiver informação no campo e levar até a colônia. Isso explicaria por que nem sempre as campeiras completam a carga de néctar do papo. Por exemplo, há redução gradativa da carga do papo quando a taxa de fluxo de néctar é decrescente. Com essa resposta, a campeira reduz o tempo de viagem e aumenta o próprio valor como canal de informação, contribuindo para a agilidade de resposta coletiva da colônia às mudanças no valor relativo das fontes florais.

Com base em uma série de estudos experimentais comparativos, Nuñez (2000) também argumenta que a capacidade informacional de *M. quadrifasciata* é superior àquela da abelha africanizada (híbrido de *Apis mellifera scutellata* Lepeletier) que, por sua vez, é superior àquela da *A. mellifera* européia. O encurtamento das visitas e o aumento da freqüência de viagens de coleta também permitiriam explicar a maior eficiência de forrageio observada nas colônias de abelhas-africanas, quando expostas à maior diversidade floral. Os meliponíneos e as abelhas africanizadas seriam mais rápidos nas escolhas entre fontes alternativas, habilidade que poderia estar correlacionada com a maior diversidade floral na Região Tropical.

Entre os Meliponini, as decisões de forrageio das campeiras também são influenciadas pelas interações sociais no interior das colônias. Potencialmente, essa influência deve se tornar maior quanto mais eficiente a comunicação entre os indivíduos. Por exemplo, algumas espécies de *Trigona* e *Scaptotrigona* usam trilhas de cheiro para comunicar a localização das fontes de alimento atrativas, de modo que a expressão do forrageio grupal coletivo depende da percepção direta dos estímulos no próprio campo. Surpreendentemente, o tipo de reação das campeiras à presença de coespecíficos nas flores não se relaciona com o tipo de sistema de comunicação (SLAA et al., 2003).

No extremo de máxima influência colonial, estaria *A. mellifera*. Em uma analogia com o processo *majoring-minoring* em *Bombus*, as campeiras levam até a colônia as “expectativas” de rentabilidade de forrageio em diferentes fontes florais e, por troca contínua de informações, os indivíduos conseguem comparar a rentabilidade das fontes e tomar decisões conjuntas, de modo que a colônia redireciona continuamente o

esforço de forrageio para as fontes mais produtivas. Para enfatizar as propriedades emergentes da integração eficiente da informação, esse processo foi chamado de pensamento colonial (SEELEY, 1985).

A maneira como a campeira responde à presença de indivíduos co-específicos e heteroespecíficos nas flores afeta o padrão de distribuição espacial nas fontes de alimento. Johnson e Hubbell (1974, 1975), Hubbell e Johnson (1978), Johnson, 1983, Johnson et al. (1987) analisaram essas respostas em várias espécies e propuseram três categorias de forrageadores: grupais, grupais facultativos e solitários oportunistas. Considerando ainda as diferenças de agressividade entre as espécies, reconheceram a existência de grupos agressivos e monopolistas, grupos não-agressivos e forrageadores pacíficos. A estratégia de grupos agressivos também caracterizaria uma “síndrome” denominada de “especialistas em alta densidade floral”.

Quando se aproxima da flor, a resposta da campeira à presença de outro indivíduo de outra espécie pode ser de repulsão ou atração. A resposta é espécie-específica, mas depende das características do indivíduo que já está na flor: por exemplo, em geral, as campeiras evitam pousar nas proximidades de indivíduos de espécies maiores ou mais agressivas (SLAA et al., 2003).

As interações sociais co-específicas têm reflexos sobre a distribuição espacial e, portanto, afetam a atividade de forrageio das campeiras (SLAA et al., 2003.). Na aproximação às flores, as campeiras de algumas espécies de Meliponini reagem de maneira positiva à presença de co-específicos, enquanto em outras a reação é negativa. No primeiro caso, há tendência de distribuição dos forrageadores em grupos. Também parece haver regras de tomada de decisão individual: forrageadores inexperientes e experientes reagem de maneira oposta à presença de co-específicos em *Trigona amalthea* Olivier, enquanto a resposta é sempre positiva em *Oxytrigona mellicolor* Packard. Essa diferença explica satisfatoriamente por que os grupos de forrageadores são menos compactos ou mais dispersos na primeira espécie.

As decisões de forrageio e o papel da comunicação nas abelhas sociais foram objeto de numerosas pesquisas experimentais, especialmente nas três últimas décadas. Mesmo uma breve revisão desse tema estaria muito além do escopo deste capítulo. Entretanto, a referência é necessária para colocar em perspectiva as peculiaridades e a complexidade do funcionamento econômico das grandes colônias perenes, e também para melhor contextualizar comportamentos aparentemente mais simples, como a constância floral das campeiras.

Quando uma operária visita apenas uma fonte floral a cada viagem de forrageio se diz que apresenta constância ou fidelidade floral. As campeiras de Meliponini podem também apresentar fidelidade a uma mesma fonte durante várias viagens, eventualmente, durante dias (WHITE et al., 2001).

A fidelidade floral de uma abelha teria três causas básicas: necessidade, preferência ou restrição inata (FAEGRI; van der PIJL, 1979). A primeira e a segunda não têm relação verdadeira com a “constância floral”, pois, no primeiro caso, o

ambiente não oferece oportunidade de escolha e, no segundo, a escolha é limitada por restrições morfofisiológicas.

Nas espécies generalistas (politrópicas ou poliléticas), como os Meliponini, os indivíduos têm habilidade física, fisiológica e comportamental para visitar vários tipos de flores, de modo que a fidelidade se expressa como preferência, isto é, a verdadeira “constância floral”. Duas hipóteses não mutuamente exclusivas foram propostas para essas respostas aprendidas: eficiência de forrageio (LEVIN, 1978; HEINRICH, 1979) e restrições de memória (WASER, 1983).

A hipótese de eficiência de forrageio se baseia no uso de imagens de procura pelas abelhas: as campeiras discriminam entre tipos florais e usam a informação à distância, antes de pousar na flor. A hipótese alternativa assume que as abelhas não seriam capazes de usar mais de uma imagem de procura, simultaneamente, por restrições de memória. A segunda não invalida a primeira. Além disso, as campeiras de *Bombus* são capazes de usar mais de uma imagem de procura.

O problema básico das colônias dos Meliponini está em equacionar as altas demandas por alimento (automanutenção, reposição de indivíduos e reprodução), com a variação temporal na oferta de fontes florais, em uma pequena área de ação, dadas as restrições do forrageio com ponto central. Nos ambientes tropicais com alta diversidade florística, a colônia perene deve ser generalista. Nesse caso, a constância floral das campeiras deve ser encarada como “especialização comportamental”.

Paralelamente, o custo de aprendizagem no manuseio de vários tipos de flores deve ter se tornado uma restrição ecológica, porque as campeiras de Meliponini têm vida muito curta. De fato, a abordagem experimental com *Plebeia tobagoensis* Melo indica que as campeiras evitam a permuta entre tipos de recursos, a menos que haja mudanças na oferta de alimento em uso, por causa do custo embutido (HOFSTEDE; SOMMEIJER, 2006) com o tempo de aprendizagem.

Nesse contexto, a constância floral das campeiras de Meliponini se configura como resposta aprendida, que reduz os custos com o tempo de manuseio e a procura de fontes alternativas de alimento. Quando o tempo de vida do indivíduo é muito curto e há floradas relativamente longas, essa estratégia deve ser favorecida.

As evidências mais generalizadas da constância floral de Meliponini resultaram de análises de cargas de pólen das campeiras. Em todas as espécies analisadas, foi constatado esse comportamento (RAMALHO et al., 1994; 1998, SLAA et al., 1997, 1998; WHITE et al., 2001). Entretanto, observam-se variações quando se compararam espécies diferentes ou habitats diferentes. Ramalho et al. (1994) observaram altíssimos níveis de constância floral em nove espécies de Meliponini (Fig. 5) forrageando em jardins com alta diversidade de espécies arbóreas, na costa Atlântica do Brasil: cerca de 95 % das cargas de pólen eram de uma espécie vegetal. Em jardins de Queensland, na Austrália, alta proporção das campeiras de *Trigona carbonaria* Smith (88 %) também apresentou alto nível de constância floral, inclusive durante viagens sucessivas de forrageio. Na Amazônia têm sido registradas, com freqüência, campeiras de *Melipona*

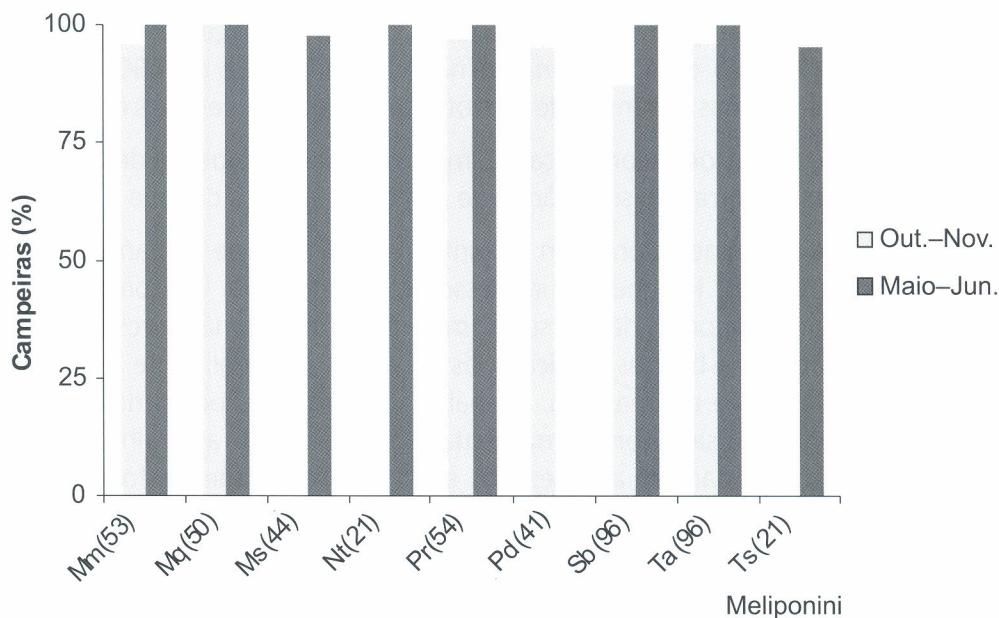


Fig. 5. Constância floral em espécies de Meliponini. Porcentagem de campeiras com cargas de pólen unifloral, em dois períodos de floração.

Mm - *Melipona marginata*; Mq - *M. quadrifasciata*; Ms - *M. scutellaris*; Nt - *Nannotrigona testaceicornis*; Pr - *Plebeia remota*; Pd - *P. droryana*; Sb - *Scaptotrigona bipunctata*; Ta - *Tetragonisca angustula*; Ts - *Trigona spinipes*. Entre parênteses, o número de campeiras amostradas.

Fonte: Ramalho et al. (1994).

transportando cargas mistas de pólen (ABSY; KERR, 1977). Esse não é um padrão peculiar do gênero, pois nas três espécies de *Melipona* estudadas na costa Atlântica (Fig. 5), a constância floral ficou próxima a 100 %. Provavelmente, em vários casos, há a mistura de pólen remanescente de viagens anteriores, a impregnação da campeira com pólen na própria colônia, etc., ou, ainda, altas taxas de permuta entre fontes florais rentáveis em habitats com diversidade florística muito elevada.

A constância floral deve representar o ajuste entre a taxa de variação na oferta de fontes florais e as capacidades espécie-específicas dos Meliponini. Por exemplo, a capacidade informacional (NUÑEZ, 2000) e a velocidade de forrageio (SLAA et al., 2003) devem alterar a freqüência da expressão aparente desse comportamento, simplesmente por que há diferenças quanto à agilidade de resposta das espécies às flutuações na oferta de recursos florais.

A constância floral se expressa mesmo quando as campeiras de Meliponini têm à disposição muitas fontes alternativas (RAMALHO et al., 1994; WHITE et al., 2001) e, portanto, deve ser interpretada como parte de um conjunto de estratégias de forrageio para maximizar a eficiência individual. Na costa Atlântica, foram amostradas quase 500 campeiras, durante 4 meses, em duas estações do ano, e 95 % delas coletaram

pólen unifloral em apenas quatro espécies vegetais, quando havia centenas de floradas no ambiente. No estudo de *T. carbonaria*, na Austrália, cerca de 400 campeiras coletaram pólen em apenas 6 plantas, de um total de 61 espécies vegetais em floração.

Em resumo, por razões econômicas, é improvável que campeiras de Meliponini adotem estratégias de forrageio simultâneo de alimento em mais de uma fonte floral.

Por meio da constância floral, um visitante generalista pode se transformar em um polinizador eficiente. Há enorme interesse em se mensurar a expressão desse comportamento em Meliponini, dada a sua dominância numérica nas flores melítófilas, na maioria dos habitats e biomas tropicais das Américas, especialmente as florestas, como a Mata Atlântica e a Amazônia. A análise de cargas de pólen das operárias poderia ser amplamente usada como ferramenta exploratória para a escolha de árvores focais mais adequadas para as análises dos efeitos da atividade de forrageio dos Meliponini sobre a reprodução vegetal na floresta (RAMALHO, 2004; RAMALHO; BATISTA, 2005).

Ramalho e colaboradores (RAMALHO et al., 1994, 1998) enfocaram a relação entre a capacidade de carga de pólen e o tamanho de operárias em Meliponini, em condições naturais padronizadas, neste último caso, comparando o transporte de pólen monofloral (pólen de *Eucalyptus*). Observaram que a capacidade de transporte de pólen por unidade de peso corporal (capacidade de carga) decrescia com uma função exponencial do peso corporal ou do tamanho da abelha (Fig. 6A). Comparando as cargas de pólen de fontes florais variadas e apenas as cargas de pólen de *Eucalyptus* (Fig. 6B) ficou evidente também que a curva de ajuste do tamanho corporal se torna mais precisa quando se compararam cargas de um mesmo tipo polínico. Há variações no peso das cargas das campeiras que dependem da própria fonte de pólen e/ou do tipo polínico. Também se observam grandes variações entre indivíduos de uma mesma espécie e de mesma categoria de tamanho. Em síntese, não se trata apenas de delineamento das amostras e de estimativa de erro da medida, mas também de uma característica ecológica intrínseca ao parâmetro “capacidade de carga”, ou seja, essa variação também remete às questões de economia e de decisões individuais de forrageio.

A queda na capacidade de carga é maior na transição dos Meliponini pequenos, tais como *T. angustula*, *P. remota* e *Nannotrigona testaceicornis* (Lepeletier), para aqueles de tamanho médio, tais como *S. bipunctatata* e *Trigona spinipes* (F.). De uma categoria para a outra, também se observam diferenças gerais quanto às estratégias de forrageio: de solitário oportunista, que evita interações antagônicas, para forrageadores grupais, às vezes agressivos e monopolistas. Não se trata de uma generalização que se aplique ao conjunto de espécies em cada categoria, mas de chances de se encontrar determinado tipo de estratégia em uma dada categoria de tamanho específico.

O padrão de variação na capacidade de carga das operárias remete às questões teóricas sobre restrições ecológicas do tamanho corporal. Parafraseando uma das hipóteses relevantes sobre forrageio (SCHOENER, 1971), tem-se duas previsões básicas:

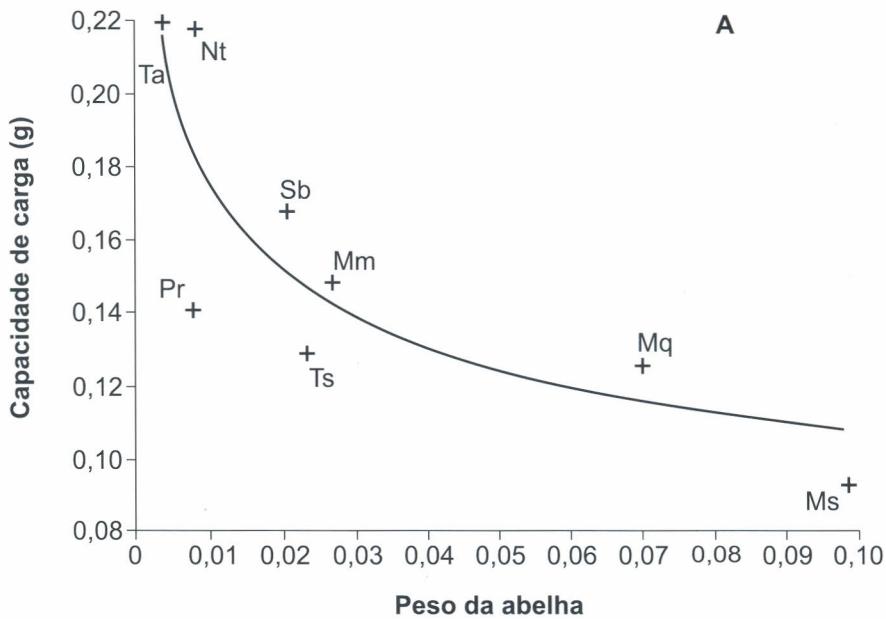


Fig. 6A. Variação na carga de pólen por unidade de peso corporal (capacidade de carga) entre espécies de Meliponini. A capacidade de carga de pólen decresce com o tamanho das espécies, independentemente da fonte floral ($N = 8$; $r = -0,77$; $p < 0,05$; $Y = aX^b$ e $a = 0,065$, $b = -0,218$).

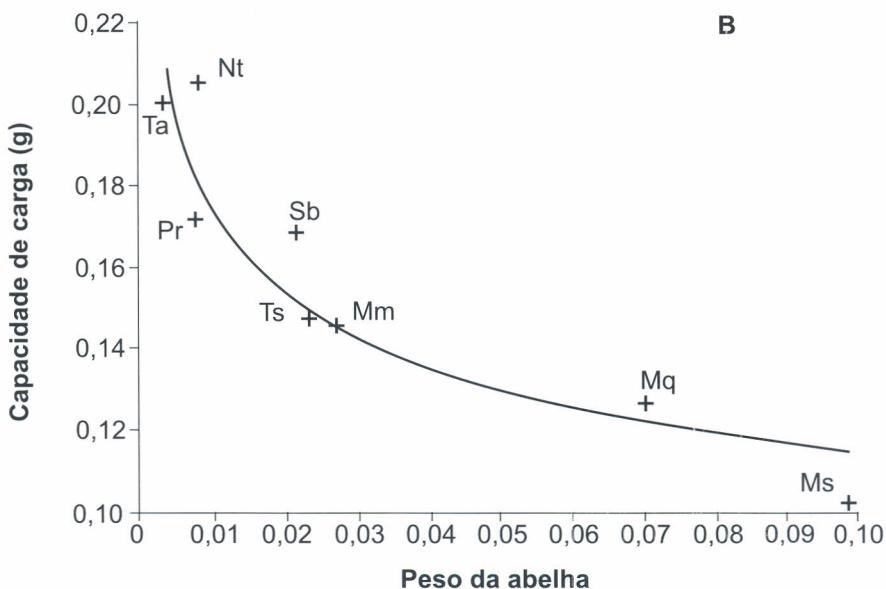


Fig. 6B. A curva se ajusta melhor aos dados quando se comparam cargas de pólen monofloral de *Eucalyptus* sp. ($N = 8$; $r = -0,90$; $p < 0,05$; $Y = aX^b$ e $a = 0,073$, $b = -0,191$). Mm – *Melipona marginata*; Mq – *Melipona quadrifasciata*; Ms – *Melipona scutellaris*; Nt – *Nannotrigona testaceicornis*; Pr – *Plebeia remota*; Sb – *Scaptotrigona bipunctata*; Ta – *Tetragonisca angustula*; Ts – *Trigona spinipes*. Fonte: Ramalho et al. (1994).

a) espera-se que abelhas grandes sejam capazes de satisfazer suas necessidades energéticas mais rapidamente do que a maioria de abelhas pequenas quando o alimento é abundante e mais lentamente quando escasso; b) se competidores reduzem a abundância de recursos florais de maneira relativamente uniforme nas várias floradas, a convergência de tamanho deve ser favorecida enquanto a exaustão diferencial promove a divergência entre os tamanhos das espécies.

A primeira hipótese leva ao seguinte argumento: à medida que varia a oferta média de recursos florais, as abelhas maiores devem responder à redução localizada deslocando-se mais rapidamente para outro sítio ou outra fonte floral. O estudo experimental com *M. quadrifasciata* (NUÑEZ, 2000) sugere que as campeiras podem se comportar de acordo com essa previsão geral. Em contrapartida, nas comunidades ecológicas, as maiores espécies de *Melipona* deveriam, freqüentemente, evitar a sobreposição e interações antagônicas com os pequenos Meliponini. Tanto os censos de abelhas nas flores como as análises comparativas das fontes de pólen das colônias apontam nessa direção. Entre os pequenos meliponíneos serão encontradas estratégias oportunistas extremas, como a de *Paratrigona subnuda* Moure que, freqüentemente, coleta restos de pólen sobre as peças florais resultantes da atividade de outros visitantes.

A segunda hipótese serve como ponto de partida para uma reflexão sobre as interações entre vários Meliponini de porte médio. Em particular, espécies que apresentam espaçamento mais ou menos regular dos ninhos (HUBBELL; JOHNSON, 1977; BREED et al., 1999) tenderiam também a homogeneizar a oferta espacial de recursos florais no habitat imediato. Essas espécies deveriam então apresentar maior convergência de tamanho corporal, como parece ser o caso de um conjunto de espécies de *Trigona*.

Em resumo, o caráter fixo de cada florada e a exaustão gradual de recursos locais pela exploração potencializam as oportunidades de participação espacial dos forrageadores e a distribuição diferenciada das espécies de Meliponini nas flores, de acordo com o seu tamanho corporal.

Também é comum a variação de tamanho das operárias em uma mesma colônia e entre colônias de uma mesma espécie de Meliponini. Dados observacionais em laboratório sugeriam certa tendência de produção de operárias menores pelas colônias fracas. Do ponto de vista da eficiência de forrageio, a redução de tamanho seria apenas um fenômeno contingente ou uma resposta com valor de sobrevivência colonial (RAMALHO et al., 1998). Se operárias menores fossem mais eficientes no transporte de pólen, então a economia da colônia poderia ser mais bem equacionada, com maior quantidade de indivíduos pequenos, do que com poucos indivíduos relativamente grandes em períodos de privação alimentar.

No estudo com mandaçaia (*M. quadrifasciata*), Ramalho et al. (1998) observaram que as operárias pequenas, de fato, transportavam mais pólen por unidade de peso corporal (Fig. 7). Como o pólen é essencial para a produção da prole e as operárias menores estavam também associadas às colônias fracas, o argumento de adaptabilidade parecia estar sustentado.

A causa primária da variação de tamanho das operárias é um dos problemas básicos dessa argumentação aparentemente circular. Quando há menos recursos florais no ambiente, as colônias precisam reduzir a produção da prole. Passam a ter menos operárias para forragear, construir e aprovisionar as células e, assim, a cria recebe menos alimento: as campeiras que emergem são menores. Mas por que em vez de reduzir o tamanho a colônia não produz prole menos numerosa?

Com a queda na oferta de recursos florais na restrita área de ação, uma colônia teria três possibilidades: reduzir a quantidade ou o tamanho da prole ou ambos. Cada um desses caminhos, em um dado momento, seria contingente. Mas, se o limiar de estabilidade das funções sociais nas grandes colônias perenes for especialmente sensível ao número de operárias, então, em curto prazo, a sobrevivência colonial ficaria menos comprometida com a diminuição do tamanho das operárias: a queda populacional é menor e há algum ganho de eficiência na coleta de pólen para a produção da prole futura.

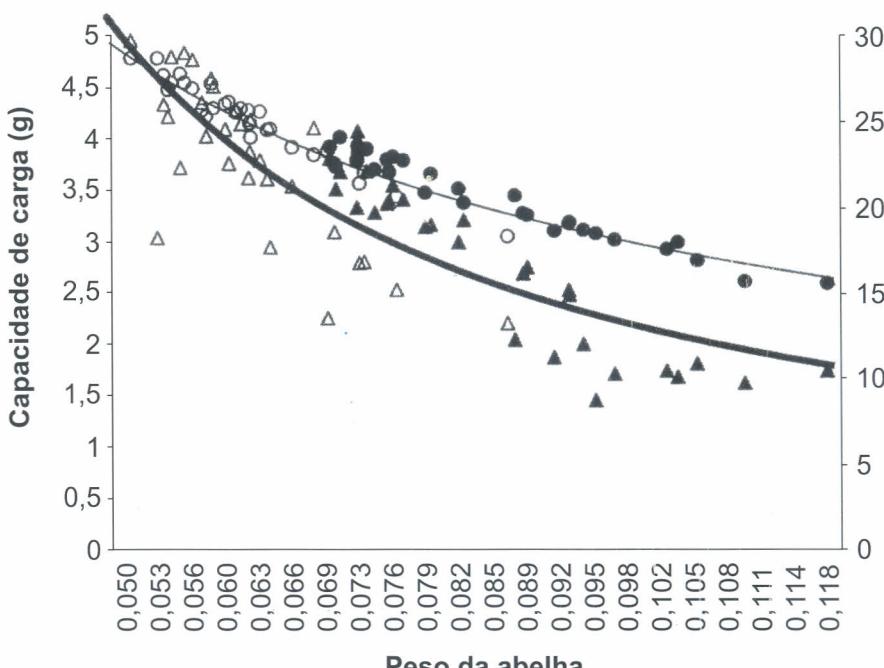


Fig. 7. Relação entre a capacidade de carga de pólen e o peso corporal das campeiras de mandaçaia (*Melipona quadrifasciata*). Símbolos cheios e vazios são operárias de colônias fortes e fracas, respectivamente. Curva de ajuste: $Y = aX^b$. Triângulos – relação entre a capacidade de carga e o peso corporal ($a = 0,08$; $b = -1,37$; $r = -0,88$; $p < 0,05$). Círculos – relação entre a área da tíbia (estrutura de transporte do pólen) e o peso corporal ($a = 2,61$; $b = 0,79$; $r = -0,97$; $p < 0,05$). As operárias pequenas transportam mais pólen por unidade de peso corporal (maior capacidade de carga) e o desenvolvimento alométrico da tíbia explica a maior parte da variação observada.

Fonte: Ramalho et al. (1998).

A relação inversa entre o tamanho corporal e a capacidade de carga de pólen (RAMALHO et al., 1994) também significa que o equilíbrio alimentar das colônias das diferentes espécies pode ser alcançado com diferentes níveis de investimento na atividade de forrageio, com efeitos sobre o histórico de vida. Por exemplo, as espécies com operárias muito pequenas (*Plebeia*, *Tetragonisca*, *Paratrigona*, etc.) conseguiriam maior retorno de biomassa de pólen por esforço *per capita* de forrageio e, portanto, teriam a oportunidade evolutiva de direcionar mais energia (e tempo) para a produção de prole. Se a premissa estiver correta, espera-se encontrar nesses gêneros, com maior freqüência, espécies capazes de responder mais rapidamente e de maneira mais flexível às oportunidades reprodutivas, tais como flutuações na oferta de sítios de nidificação e/ou recursos florais produtivos. A variação na densidade de ninhos e na longevidade das colônias de *T. angustula* entre habitats mais ou menos perturbados de floresta (BATISTA et al., 2003; SLAA, 2006) suporta essa previsão. O argumento oposto se aplica em linhas muito gerais às grandes espécies de *Melipona*, cujas campeiras têm menor capacidade de carga de pólen (RAMALHO et al., 1994) e as colônias investem mais em longevidade (ROUBIK, 1989; SLAA, 2006).

No grupo dos pequenos Meliponini, com alta flexibilidade reprodutiva, devem ser encontrados os forrageadores que maximizam a aquisição de energia e, no outro extremo, os consumidores “grandes”, como *Melipona*, que minimizam o tempo gasto com forrageio. Essas previsões (SCHOENER, 1971) podem ser testadas, experimentalmente, em estudos comparativos de espécies que, aparentemente, mais se ajustam às condições extremas.

Em síntese, decisões econômicas de forrageio levam à constância floral das campeiras de Meliponini. Aliadas às restrições morfológicas do tamanho corporal, interações sociais, etc., podem também se expressar como preferência floral ou estreitamento do nicho real, como tem sido observado nos gêneros *Melipona* e *Scaptotrigona* (RAMALHO, 1990; RAMALHO et al., 1989, 2007).

Utilização de recursos pelas colônias

Nas abelhas adultas, o alimento modifica e/ou promove o desenvolvimento de glândulas endócrinas, determinando as habilidades das operárias. Assim, abelhas em fase inicial da vida adulta participam do aprovisionamento das células de cria, produzindo alimento larval nas suas glândulas hipofaringeanas, que se desenvolvem graças ao consumo de grandes quantidades de pólen. Em idade mais avançada, podem ter o desenvolvimento ovariano estimulado pela ingestão de pólen.

Em relação à rainha, o alimento que recebe (rico em proteínas) permite que ela realize posturas de ovos continuamente. Nas abelhas-sem-ferrão, uma rainha pode receber alimento protéico das operárias por trofálaxis ou por meio da ingestão de ovos tróficos, também colocados pelas operárias. Além disso, a rainha pode se alimentar, ocasionalmente, diretamente nos potes de alimento, ou ingerir alimento larval das

células de cria, antes de realizar a postura. Estudos recentes com *P. remota* indicaram que a condição da colônia e a alimentação recebida pela rainha determinam o tamanho dos ovos que ela produz, independentemente do seu tamanho corporal (M.F. RIBEIRO, comunicação pessoal).

Dessa forma, mesmo na fase adulta, o alimento influencia a regulação social nas colônias das abelhas sociais. Entretanto, é durante o período de vida larval que o alimento exerce papel fundamental na determinação e/ou diferenciação de castas. A qualidade e a quantidade de alimento ingerido são variáveis relevantes, cujos efeitos e mecanismos comportamentais subjacentes variam entre os grupos de abelhas sociais (Bombini, Apini e Meliponini).

Determinação e diferenciação de castas em Bombini

Os Bombini são primitivamente eussociais, isto é, as rainhas fundam os seus ninhos sozinhas, atuando em todas as tarefas do ninho, até a emergência das primeiras operárias.

A alimentação larval é progressiva ou massal, dependendo dos grupos que, por isso, são chamados respectivamente *pollen storers* (estocadoras de pólen), quando as larvas são alimentadas paulatinamente (*Bombus terrestris* (L.), *Bombus hypocrita* Pérez) ou *pocket makers* (apresentam uma bolsa alimentar), quando as larvas obtêm seu alimento diretamente da massa de pólen colocada próximo ao local em que se desenvolvem (inicialmente, uma taça de cera com pólen, em que os ovos são colocados pela rainha; exemplo: *Bombus (Fervidobombus) atratus* Franklin) (SLADEN, 1912; MICHENER, 1974).

Os mecanismos de determinação de castas no gênero *Bombus* diferem entre as espécies. Assim, em *Bombus perplexus* Cresson, o tamanho das larvas fêmeas está relacionado com a quantidade de alimento disponível na colônia que, por sua vez, será mais abundante quanto maior for o número de operárias em relação às larvas (PLOWRIGHT; JAY, 1968). Em *Bombus terricola* Kirby e *Bombus ternarius* Say outros mecanismos também afetam a taxa de alimentação e contribuem para o desenvolvimento de algumas larvas em rainhas (BRIAN, 1957; PLOWRIGHT; JAY, 1968). Em algumas outras espécies (*Bombus hypnorum* (L.), *Bombus diversus* Smith, *Bombus ignitus* Smith e *B. hypocrita*), a diferenciação de castas ocorre tarde e apenas larvas com tempo de desenvolvimento maior conseguem ingerir mais alimento e podem se tornar rainhas (RÖSELER, 1970; KATAYMA, 1966, 1973, 1975). Uma alta taxa alimentar na última fase do desenvolvimento em *Bombus rufocinctus* Cresson influencia o destino larval, provocando mudanças na taxa de crescimento e na produção de seda. Dessa forma, larvas que são alimentadas menos freqüentemente começam a produzir seda mais cedo e logo tecem seus casulos, tornando-se operárias. Outras que recebem alimento mais freqüentemente investem menos tempo na produção de seda, retardando a fase de pupa e, assim, podem alcançar maior tamanho e se tornar rainhas (PLOWRIGHT; JAY, 1977). Embora não existam diferenças nas taxas de crescimento de larvas de rainhas e de operárias em *B. terricola*, o período de desenvolvimento

larval difere (PLOWRIGHT; PENDREL, 1977). Nas espécies com bolsa alimentar, como aquelas que ocorrem no Brasil, os reprodutivos e as operárias recebem alimentação diferenciada. As operárias, na maior parte de seu desenvolvimento, alimentam-se diretamente com pólen das bolsas alimentares. Os machos e as larvas destinadas a serem rainhas, desde a idade tenra, são alimentados com alimento regurgitado pelas operárias adultas (ALFORD, 1975).

Finalmente, em *B. terrestris*, a rainha-mãe produz um feromônio que suprime o sistema endócrino das larvas fêmeas, impedindo-as de se tornarem rainhas. Com o envelhecimento e o provável decréscimo na produção desse feromônio pela rainha e/ou aumento do tamanho da colônia, algumas larvas conseguem escapar desse controle e têm seu sistema endócrino ativado e tornam-se rainhas (RÖSELER, 1970, 1975, 1976, 1977, 1991; RÖSELER; RÖSELER, 1974). O feromônio ainda não foi identificado, mas há indícios de que agiria na supressão de produção do hormônio juvenil, cujo baixo nível faria com que a larva sofresse a primeira muda mais cedo e, portanto, com menor tamanho.

A diferenciação das castas sempre se expressa pela ingestão de quantidades diferentes de alimento. Por sua vez, a disponibilidade de alimento na colônia depende da proporção entre operárias, para a sua coleta, e das larvas, que o consomem. A eficiência individual de cada operária no forrageio e no cuidado com a prole também são importantes.

Outro aspecto a ser considerado é a qualidade do alimento. Acreditava-se que essa variável não afetasse a determinação de castas nesse grupo de abelhas. Alguns autores sugeriram que enzimas produzidas pelas glândulas hipofaringeanas das operárias eram adicionadas ao alimento dado às larvas para ajudar na digestão (FREE; BUTLER, 1959; RÖSELER, 1974). Além disso, outra fonte de proteína, além do pólen, foi detectada no alimento larval de *B. terrestris*, embora não fosse exclusivo do alimento dado às larvas que se desenvolviam em rainhas (PEREBOOM; SHIVASHANKAR, 1994; PEREBOOM, 1996). Diversos trabalhos foram realizados com essa espécie, indicando que a alimentação larval e a diferenciação de castas são complexas.

A taxa de crescimento das larvas de rainha também diferiu daquela de operárias, a partir do décimo dia. Assim, as rainhas ingeriram, proporcionalmente, menos pólen do que o esperado pelo peso alcançado ao final do desenvolvimento e, provavelmente, acumularam mais gordura. Isso sugere que as larvas de rainha têm um metabolismo diferente, aproveitando melhor o pólen ingerido, ou que recebem fonte extra de proteína na sua dieta (RIBEIRO, 1994). Durante o segundo período de desenvolvimento, a freqüência das alimentações também é maior nas larvas de rainha (RIBEIRO et al., 1999). A duração das alimentações das larvas de rainhas e de operárias aumenta na segunda fase de desenvolvimento. Porém, essa duração não está relacionada à quantidade de alimento fornecida, à idade, ao tamanho ou à contração do abdômen da operária, ou à quantidade de pólen presente no alimento larval, mas, provavelmente, à viscosidade do alimento. Algumas alimentações não contêm pólen e sim apenas material glandular (proteínas e enzimas) e/ou xarope de água e açúcar (com o qual as

colônias experimentais foram alimentadas) (RIBEIRO, 1999). Assim, provavelmente, a duração de cada alimentação está relacionada à presença de material glandular adicionado ao alimento larval, como ocorre em *A. mellifera* (BROWERS et al., 1987). Isso poderia ser especialmente importante na fase final de desenvolvimento das larvas de rainha, pois receberiam maiores quantidades dessas substâncias nutritivas, que promoveriam maior crescimento, mesmo na falta de suprimento adequado de pólen na colônia (RIBEIRO, 1999).

Assim como em *Apis* (FREE et al., 1989; HUANG; OTIS, 1991; Le COMTE et al., 1995), a sinalização do estado de fome com feromônios ocorre em *Bombus* e modula o padrão de alimentação das larvas pelas operárias. Comparando larvas que sofreram privação de alimento com um grupo-controle, Pereboom (1996, 1997) verificou que as primeiras foram alimentadas antes e com uma freqüência inicial maior do que as larvas-controle. Pereboom (2000), ao analisar a composição do alimento larval e o desenvolvimento da casta de fêmeas em *Bombus*, sugeriu que todas as larvas receberiam o mesmo tipo de alimento durante todo o seu desenvolvimento e, portanto, as diferenças de desenvolvimento entre larvas de rainhas e de operárias não seriam causadas por modificações qualitativas por causa de variações nas proporções de pólen, proteínas e carboidratos. Entretanto, pelo exposto, a quantidade de pólen pode, na verdade, variar e até mesmo estar ausente no alimento larval. Talvez os resultados contraditórios encontrados quanto a esse aspecto tenham sido decorrentes das diferentes metodologias empregadas pelos pesquisadores. Novas investigações seriam necessárias para se chegar a um consenso.

Cerca de um milhão de colônias de *B. terrestris* são vendidas a cada ano, para polinização na agricultura. Essa criação comercial bem-sucedida, especialmente na Holanda e na Bélgica (VELTHUIS; van DOORN, 2006), também trouxe contribuições importantes para o conhecimento da influência da qualidade do alimento sobre o desenvolvimento dos ninhos. Para o desenvolvimento dos ninhos de *Bombus*, há grande demanda por pólen, que passou a ser obtido de colônias de *A. mellifera*. Assim, vários estudos foram feitos sobre a influência das técnicas de conservação sobre a qualidade desse pólen e, como consequência, sobre a produção de sexuados. Ribeiro et al. (1996) verificaram que a qualidade do pólen influencia a produção de rainhas. Rainhas originadas a partir de alimentação com pólen seco em estufas (que perde qualidades nutritivas no processo de secagem) eram menores, apresentavam taxas maiores de mortalidade e produziam colônias menores do que aquelas originadas a partir de alimentação com pólen fresco. Posteriormente, observou-se que tanto variações qualitativas como quantitativas do pólen tinham influência considerável sobre o desenvolvimento e o sucesso reprodutivo das colônias (GÉNISSEL et al., 2002).

Determinação e diferenciação de castas em Apini

Nas abelhas melíferas (*A. mellifera*), a determinação de castas ocorre muito cedo no desenvolvimento larval. A partir do terceiro dia de vida, ocorrem mudanças

no alimento (quantitativas e qualitativas) fornecido às larvas de operárias e de rainhas. Assim, o alimento destinado à larva de rainha, chamado de geléia real, contém secreções das glândulas mandibulares em maior quantidade do que o alimento destinado às larvas de operárias. Foram descritos três componentes no alimento larval: um branco (secreções das glândulas mandibulares), um claro (secreções das glândulas hipofaringeanas) e outro amarelo (pólen). As larvas de operárias receberiam esses componentes nas seguintes proporções: 2:9:3, respectivamente, enquanto as de rainhas receberiam principalmente 1:1 dos dois primeiros componentes (JUNG-HOFFMAN, 1966).

Outro fator importante é a freqüência de alimentação das larvas. Larvas de rainha são alimentadas mais de 1.600 vezes, enquanto operárias apenas 143 vezes, durante o seu desenvolvimento (LINDAUER, 1952). Mas a quantidade parece ser relativamente menos importante (embora necessária) do que a qualidade do alimento. Larvas alimentadas artificialmente com dieta de rainhas *ad libitum* desenvolvem-se em rainhas, enquanto aquelas alimentadas com dieta de operária *ad libitum* nunca se tornam rainhas (MORITZ, 1994). É relevante mencionar que larvas de rainha ganham peso duas vezes mais rápido do que aquelas de operárias, e a ordem de magnitude de aumento de peso pode ser de 30 mg para >300 mg em apenas 2 dias (MORITZ, 1994). Por isso, larvas de rainha são criadas em células maiores, as chamadas “realeiras”.

As larvas de rainha ainda contam com um fagoestimulante, o açúcar, que está presente em 34 % da geléia real, e apenas em 12 % do alimento das operárias (BEETSMA, 1979; WINSTON, 2003). Além disso, o tipo de açúcar também difere no alimento larval: rainhas recebem principalmente glicose, enquanto operárias recebem glicose nas primeiras fases larvais e frutose nas últimas (BROWERS, 1984).

Finalmente, o hormônio juvenil (HJ), produzido pelos *corpora allata*, exerce influência na diferenciação de castas. Larvas de rainha com 72 horas de idade possuem níveis de HJ dez vezes superiores aos das larvas de operárias com a mesma idade (WIRTZ, 1973). O nível de HJ permanece alto durante o restante das fases larvais nas rainhas, induzindo assim seu desenvolvimento (BEETSMA, 1979).

Determinação e diferenciação de castas em Meliponini

A principal característica dos Meliponini está no fato de que as células de cria recebem todo o alimento antes da postura do ovo, pela rainha, comportamento conhecido como alimentação massal. As células de cria individuais são construídas pelas operárias, seguindo seqüências comportamentais complexas, descritas por Sakagami, Zucchi e colaboradores (SAKAGAMI, 1982; ZUCCHI, 1993). As células são aprovisionadas pelas operárias com um alimento larval líquido. Sobre esse alimento larval, em algumas espécies, é comum as operárias colocarem ovos tróficos, que serão consumidos pela rainha, ou, mais raramente, por operárias (SILVA-MATOS et al., 2000). A rainha coloca, a seguir, o seu ovo nessa célula que, então, é operculada por operárias. Essa seqüência de eventos apresenta variações espécie-específicas e compõe o chamado POP (Provisioning and Oviposition Process), determinado por Sakagami e Zucchi (1963).

Uma questão básica é se o alimento aprovisionado difere quanto à qualidade entre as células que darão origem às rainhas e aquelas de onde emergem as operárias. Além disso, algumas espécies constroem células reais, geralmente maiores e dispostas na periferia dos favos. Esse é um ponto fundamental e separa, de imediato, as abelhas do gênero *Melipona* dos demais gêneros de Meliponini.

A diferenciação de castas é influenciada por fatores distintos nos dois grupos de abelhas-sem-ferrão (i.e., no gênero *Melipona* e no gênero *Trigona* e afins, os chamados trigoníneos). Em *Melipona*, a determinação é genética, embora o aspecto ambiental também seja importante (KERR, 1950b). Dessa forma, rainhas e operárias são criadas em células idênticas. Larvas de rainha seriam duplo heterozigotas (AaBb), enquanto as de operárias seriam homozigotas para quaisquer dos genes, ou para ambos, sendo a quantidade de alimento também importante (KERR, 1950b, 1969; KERR et al., 1966; VELTHUIS; SOMMEIJER, 1991). Rainhas também apresentam quatro gânglios na corda nervosa ventral, enquanto as operárias, cinco gânglios (KERR; NIELSEN, 1966). Outra particularidade de *Melipona* spp. é o grande número de rainhas produzindo nas colônias, que pode alcançar até 25 % da prole (KERR, 1946; 1948; 1950a, b; SANTOS-FILHO et al., 2006). A segunda hipótese que trata da determinação de castas em *Melipona* foi formulada por Ratnieks (2001) e Wenseleers et al. (2003) e tem como premissa a autodeterminação. Esses autores consideram que as larvas podem “decidir” o seu destino escolhendo ou não ser rainhas. O modelo que apresentam para *Melipona* prevê 14 % de rainhas na prole, mas próximo aos dados obtidos até o momento, do que os 25 % sugeridos pelo modelo Kerr (SANTOS-FILHO et al., 2006). Judice et al. (2004) e Makert et al. (2006) analisaram a determinação de castas em *Melipona* usando marcadores moleculares. A lista completa dos genes expressos diferentemente em rainhas e operárias de *M. quadrifasciata* encontra-se em <http://www.lge.ibi.unicamp.br/abelha>. Hartfelder et al. (2006) fizeram uma revisão abrangente das pesquisas sobre a determinação de castas em Meliponini.

Nos outros gêneros de Meliponini, a determinação de castas é essencialmente trófica, embora várias estratégias tenham se desenvolvido para a criação de rainhas em células maiores, conhecidas como células reais. Essas células são construídas, em geral, na periferia do favo de cria e recebem maior quantidade de alimento larval. Assim, consumindo mais alimento, as larvas fêmeas tornam-se rainhas e não operárias (ENGELS; IMPERATRIZ-FONSECA, 1990). Uma variação importante se observa nos gêneros *Frieseomelitta* e *Leurotrigona*, em que não são construídas células reais pelas operárias, mas uma larva pode consumir todo o alimento larval de sua célula e o da célula vizinha, transformando-se então em rainha (TERADA, 1974; FAUSTINO et al., 2002). Esse fenômeno também aparece em *Plebeia lucii* Moure, espécie que constrói as células de cria em cacho. Do mesmo modo que em *Frieseomelitta*, essas abelhas podem construir células para a produção de rainhas, em situações de emergência, quando a colônia fica órfã (TEIXEIRA; CAMPOS, 2005). Em todos esses casos, é a quantidade maior de alimento que determina a diferenciação da larva em uma rainha.

Outras situações sugerem maior complexidade no processo de determinação trófica. Operárias gigantes podem emergir de células reais (uma única observação em *P. remota*, IMPERATRIZ-FONSECA et al., 1975) e rainhas-miniaturas desenvolvem-se em células de tamanho igual ao de operárias (RIBEIRO et al., 2006a), indicando que apenas a quantidade de alimento não é suficiente para explicar a determinação de castas nos Meliponini, que constroem células reais.

A emergência de rainhas-miniaturas de células de tamanho “normal”, como as usadas por operárias e machos, ocorre em diversos gêneros, de maneira regular (*Schwarziana*, *Cephalotrigona*) ou ocasional (*Plebeia*, *Nannotrigona*). De modo geral, algumas rainhas-miniaturas são viáveis, acasalam-se e realizam posturas normalmente, sobrevivendo à frente de suas colônias durante muito tempo (RIBEIRO; ALVES, 2001; RIBEIRO et al., 2003; WENSELEERS et al., 2005; RIBEIRO et al., 2006a, b).

As explicações para a existência e os mecanismos de produção de rainhas-miniaturas variam, dependendo do gênero de Meliponini e das circunstâncias. Algumas larvas podem escapar ao destino de operárias, usando sua capacidade de “autodeterminação” e tornando-se rainhas-miniaturas (WENSELEERS et al., 2005; RIBEIRO et al., 2006a). Nesse caso, o desenvolvimento de rainhas-miniaturas estaria também sob o controle de algum mecanismo genético (WENSELEERS et al., 2004). Outra possibilidade seria a existência de alimento larval de melhor qualidade ou em maior quantidade em algumas células. Castilho-Hyodo (2002) estudou a qualidade do alimento larval em *S. quadripunctata*, mostrando a grande variabilidade nos conteúdos protéicos das células de cria de um mesmo favo.

Em *Melipona beecheii* Bennet, colônias com quantidade de alimento reduzida experimentalmente produziram menor número de rainhas do que aquelas que receberam alimento extra. Entretanto, estas últimas não produziram número significativamente maior de rainhas quando comparadas com as colônias-controle (MOO-VALLE et al., 2001). Em *P. remota* não há relação entre a variação no número de rainhas produzidas e o estoque de alimento das colônias (RIBEIRO et al., 2003).

O alimento larval nos Meliponini

O alimento larval nos meliponíneos parece não ser espécie-específico. Darchen e Delage-Darchen (1971) conseguiram criar rainhas mesmo com alimento larval de espécies distintas. Silva (1977) obteve rainhas em colônias mistas onde associou rainhas e operárias de espécies relacionadas.

A composição do alimento larval dos meliponíneos foi estudada por Hartfelder e Engels (1989). Eles analisaram os constituintes solúveis em água do alimento larval de sete espécies. Estavam interessados em saber se as diferenças na composição estariam correlacionadas com a filogenia. Verificaram que a variação nas proteínas do alimento larval estava de acordo com as árvores filogenéticas. Também sugeriram que as operárias nutridoras de meliponíneos não controlariam o desenvolvimento das

rainhas, por exemplo, aprovisionando determinadas células com dieta especial. Em vez disso, apenas aprovisionariam as células reais com maior quantidade do mesmo tipo de alimento fornecido a toda prole.

Em meliponíneos, o conteúdo protéico do alimento larval é cerca de dez vezes menor do que em *Apis* (TAKENAKA; TAKAHASHI, 1980) e essa é a principal diferença entre os dois grupos. Já a proporção de açúcares e de aminoácidos livres no alimento larval é similar em ambos (SHUEL; DIXON, 1959; REMBOLD; LACKNER, 1978).

O conhecimento da bionomia das abelhas necrófagas (*T. crassipes*, *T. necrophaga* e *T. hypogea*) (ROUBIK, 1982; CAMARGO; ROUBIK, 1991) trouxe questões importantes sobre a qualidade do alimento larval dos meliponíneos. Essas abelhas substituíram o pólen por proteína animal. Nos seus ninhos, não há pólen, mas estoques de soluções açucaradas, provavelmente obtidas em nectários extraflorais. Entre as adaptações (ou pré-adaptações) básicas dessas espécies para esse novo hábito alimentar estão a mandíbula com cinco dentes (número máximo encontrado entre os Meliponini) e a corbícula reduzida no terceiro par de pernas (já que não transportam pólen).

Gilliam et al. (1985) estudaram a microbiologia do alimento larval de *T. hypogea*, considerada na época uma necrófaga obrigatória. Mencionaram também que a espécie coleta alimento numa ampla variedade de animais recém-mortos (rãs, sapos, lagartos, peixes, aves, até macacos). Posteriormente, Mateus e Noll (2004) verificaram que a espécie se alimentava de crias vivas de vespas, capturadas em ninhos abandonados ou desprotegidos. Assim que encontram sua fonte de alimento, as abelhas necrófagas recrutam rapidamente suas companheiras de ninho, que monopolizam a fonte de alimento, excluindo outros insetos. As operárias colocam secreções sobre a matéria orgânica que vai ser utilizada, para uma pré-digestão (NOLL et al., 1997) e depois ingerem e levam o material espesso liquefeito para o ninho. Lá, esse alimento é processado por outras operárias, provavelmente acrescentando grandes quantidades de enzimas das glândulas hipofaringeanas. Essas unidades secretoras são multicelulares em *T. hypogea* e unicelulares nas espécies de Meliponini que se alimentam de pólen (CAVASIN-OLIVEIRA; CRUZ-LANDIM, 1991).

Após o processo, o líquido viscoso resultante tem pH entre 3,0 e 4,0, muito semelhante ao da geléia real de *Apis*, e é armazenado nos potes de alimento. Vários microrganismos transformam e, provavelmente, têm papel importante na conservação desse alimento protéico de origem animal. Gilliam et al. (op. cit.) encontraram *Bacillus pumilus*, *Bacillus meggaterium*, *Bacillus subtilis*, *Bacillus circulans*, *Bacillus licheniformis*, que produzem catalase, fosfatase alcalina, tripisina, fosfatase ácida, glucosidase, além de outras enzimas. Os autores sugerem que os *Bacillus* são responsáveis ou têm papel importante na conversão dessas provisões em alimento nutritivo e metabolizável pelas larvas e pelas abelhas jovens. Os mesmos *Bacillus* foram encontrados no pólen armazenado por *A. mellifera* (GILLIAM; MORTON, 1978). Machado (1971) analisou a associação de um bacilo semelhante ao *B. pumilus* com o pólen de *M. quadrifasciata*. Este parecia pré-digerir o pólen e aparecia em grande quantidade apenas na secreção glandular depositada entre as camadas de pólen e néctar das células de cria. Machado

(1971) também encontrou *Bacillus* no alimento larval de 13 espécies de meliponíneos: quatro espécies de *Melipona*, duas de *Plebeia*, duas de *Trigona*, uma de *Partamona*, uma de *Frieseomelitta*, uma de *Eurotrigona*, uma de *Tetragona* e uma de *Nannotrigona*. Gilliam et al. (1985) argumentam que as abelhas podem adicionar ao alimento microrganismos benéficos, responsáveis pela conversão, fermentação e preservação das provisões larvais, que também inibem a proliferação de outros microrganismos indesejáveis: por exemplo, produzindo antibióticos e ácidos graxos.

O pólen

Como as plantas não podem se movimentar para encontrar seus parceiros para a reprodução, principalmente as plantas com flores, as angiospermas desenvolveram uma série de características que as possibilitaram contornar essa dificuldade: atraem insetos ou outros animais para as suas flores, de forma a favorecer o cruzamento entre elas. Nas flores, as plantas disponibilizam alimento, néctar e pólen, e utilizam várias características, como cores vibrantes, perfumes, pétalas que atuam como plataformas de pouso, etc., para atrair os visitantes florais que levarão os grãos de pólen (parte masculina) de uma flor até o estigma de outra flor (parte feminina), fenômeno denominado polinização.

As abelhas coletores de pólen favorecem mais a polinização efetiva das plantas do que as coletores de néctar (FREE, 1966) e são mais importantes para as espécies de plantas que não oferecem néctar ou que apresentam anteras que liberam o pólen por meio de poros, necessitando de atividade de coleta especializada, realizada somente por algumas espécies de abelhas.

Ao contrário do néctar, oferecido ao longo do dia, o pólen das plantas é um recurso oferecido de uma só vez. Ele é a principal fonte de proteína para a maioria das abelhas e é usado para o desenvolvimento da cria. Por fazer parte da dieta de outros insetos e por complementar a dieta de morcegos, aves e marsupiais, o pólen transformou todos esses animais, assim como as abelhas, em agentes polinizadores.

Valor protéico

O teor protéico dos grãos de pólen é muito variável, de 2,5 % até 61 % (BUCHMANN, 1986). Os nutrientes dos grãos de pólen estão contidos no seu citoplasma e só podem ser aproveitados após um processo digestivo e de contato com esse material, geralmente realizado através de poros das suas camadas. As camadas mais externas dos grãos, formadas de celulose e de esporopolenina, compostos de difícil decomposição, não são digeridas e, como mantêm sua estrutura externa, o grão pode ser identificado após passar pelo trato digestivo dos animais. A indestrutividade dos grãos tem permitido aos paleoecologistas reconstituírem a flora e o clima originais das regiões onde eles ocorreram.

A proteína dos grãos de pólen consiste principalmente de enzimas que atuam durante o crescimento do tubo polínico (STANLEY; LINSKENS, 1974).

Roulston et al. (2000) mostraram que o teor protéico de grãos de pólen de 377 espécies de plantas é altamente conservador dentro dos gêneros (DP = 2,9 %), famílias (DP = 4,7 %) e divisões, com exceção das famílias Cactaceae e Fabaceae. Os taxa das plantas com *buzz-pollination* são todos ricos em proteínas ($x = 47,8\%$), embora os grãos de pólen apresentem os menores tamanhos.

Os grãos de pólen anemófilos apresentam menor teor protéico do que os zoófilos, embora grãos de pólen anemófilos, como os de Poaceae (milho) e de Moraceae (embaúba) sejam freqüentemente coletados por *Apis mellifera* e por espécies de Meliponini (CORTOPASSI-LAURINO; RAMALHO, 1988). O teor protéico de grãos de pólen das corbiculas de alguns Meliponini da Região Amazônica apresentou valores entre 15,7 %-23,8 % (SOUZA et al., 2004).

O alimento rico em açúcares produzido pelas abelhas: o mel

O mel continua sendo o principal produto da criação comercial das abelhas *Apis* e Meliponini. Tendo como matéria-prima o néctar das flores, o mel é produzido e armazenado em grandes quantidades nos ninhos. Secreções de partes vivas de plantas, como cana-de-açúcar, ou excreções de insetos sugadores de partes vivas de plantas são fontes alternativas de alimento usadas pelas abelhas (Fig. 8) e que originam o mel



Foto: Marilda Cortopassi-Laurino

Fig. 8. Abelha africanizada (*Apis mellifera*) e iraí (*Nannotrigona testaceicornis*) sugando secreções de coquinhos. Vespas e formigas também recolhem essas secreções.

de melato. Nos Meliponini, é estocado em grandes potes ovais, que variam em tamanho de acordo com as espécies, enquanto em *Apis* é armazenado em células hexagonais semelhantes àquelas usadas para a cria.

Microscopia do mel

Para coletar o néctar, as abelhas visitam principalmente os nectários das flores. Dependendo das flores utilizadas para a coleta, o néctar estará contaminado com o pólen das próprias flores. Quando se observa o mel ao microscópio, podem ser identificados os grãos de pólen das flores (Fig. 9) que foram visitadas para a coleta do néctar. Como regra geral, grãos de pólen mais representados serão os indicadores da origem floral, ou seja, dos néctares que mais contribuíram para a composição final do mel. Alguns grãos de pólen são considerados indicadores geográficos por só serem produzidos em determinadas localidades.

A melissopalinologia, o estudo dos grãos de pólen do mel, depende fundamentalmente do acúmulo de dados e de conhecimentos sobre a morfologia dos grãos. Para isso, elaboram-se laminários de referência dos grãos de pólen da flora apícola local. Os grãos apresentam formas típicas para cada espécie vegetal, com aberturas e ornamentações diferentes, e tamanhos que variam de 5 μ -300 μ . Somente os menores são mais coletados por *Apis* e Meliponini (BARTH, 1989; RAMALHO et al., 1990; PIRANI; CORTOPASSI-LAURINO, 1993; MORETI et al., 2002).

Foto: Marilda Cortopassi-Laurino

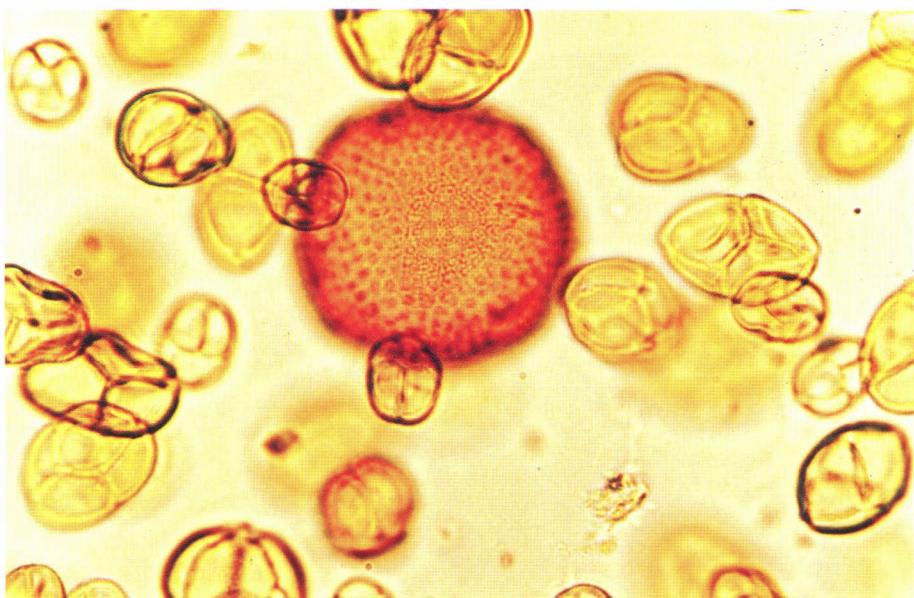


Fig. 9. Grãos de pólen encontrados em lâminas de mel. O grão isolado central é de Euphorbiaceae, identificado pelo padrão cróton de ornamentação, e os outros grãos agrupados são de Mimosaceae (*Mimosa bimucronata* e *M. taimbensis*).

A análise polínica do alimento transportado para os ninhos tem sido usada como um método indireto de avaliação da visita das abelhas às flores, que apresenta vantagens e desvantagens em relação às observações de campo, dependendo dos aspectos considerados, como horário da coleta, altura das árvores, espécies pouco expressivas ou, ainda, de difícil visualização. No que se refere à apicultura, as vantagens desse método são evidentes, pois oferece a oportunidade de expansão da exploração da flora silvestre, ainda pouco conhecida, auxilia no planejamento da produção anual de mel pela apicultura migratória e, finalmente, permite um controle da origem floral e geográfica do mel, informação que se torna cada vez mais importante para a credibilidade do produto e para a adoção de medidas adequadas de processamento.

O mel nos Apini

As abelhas mais produtivas que existem no Brasil são as *A. mellifera*, ou abelhas africanizadas (Fig. 10), como são mais conhecidas, freqüentemente observadas em centros urbanos.

As abelhas africanizadas não são nativas do Brasil; são resultantes do cruzamento das *A. mellifera*, trazidas de Portugal para o Rio de Janeiro, em 1839, pelo padre Antonio Carneiro e outros (NOGUEIRA-NETO, 1997), com as *A. mellifera* africanas, introduzidas em 1956, com o intuito de aumentar a produção de mel por cruzamentos



Foto: Marilda Cortopassi-Laurino

Fig. 10. Abelha africanizada (*Apis mellifera*) sugando néctar da flor de limão-rosa (*Citrus* sp.).

selecionados. Atualmente, estima-se que o consumo interno de mel no Brasil esteja em torno de 60 mil toneladas/ano (C. ZARA, comunicação pessoal).

O mel de *Apis* é o mais comum encontrado no mercado. Ele é composto, em sua maior parte, por água e açúcares (99 %). O restante (1 %) é constituído por substâncias presentes em quantidades diminutas, mas que são importantes na caracterização do mel, como enzimas, aminoácidos, minerais, etc. Apresenta cerca de 20 % de umidade e, aproximadamente, 80 % de açúcares. Os principais açúcares são glicose, frutose e sacarose. A glicose é um açúcar relativamente insolúvel e a sua quantidade determina a tendência de cristalização do mel. A frutose é um açúcar muito doce e higroscópico, que absorve a umidade do ar (CRANE, 1987).

Os padrões de cor, aroma e sabor variam de acordo com a origem floral, regiões geográficas e condições climáticas. Os méis de melato e floral podem ser separados por meio dos elementos figurados e de análises físico-químicas (BARTH, 1989; CAMPOS et al., 2003).

O mel nos Meliponini

A produção de mel pode alcançar apenas alguns litros por colméia, ao ano. Ainda assim, o alto valor de mercado torna a criação dessas abelhas uma atividade rentável, pelo menos em pequena escala.

Na Região Neotropical há 387 espécies de abelhas-sem-ferrão já nomeadas e um número semelhante de espécies a serem descritas (J.M.F. CAMARGO; S. PEDRO, comunicação pessoal). A criação dessas abelhas, ou a meliponicultura, está baseada principalmente nas abelhas do gênero *Melipona*, que são maiores (chegam a 15 mm) e armazenam o mel em potes muito grandes, o que facilita a extração. A criação de *M. beecheii*, desde tempos pré-hispânicos, no México, testemunha essa longa tradição. Espécies de dois outros gêneros também têm sido criadas amplamente: *Tetragonisca* e *Scaptotrigona*. Tradicionalmente, atribui-se valor medicinal ao mel do primeiro gênero, enquanto no segundo encontram-se boas produtoras, pois as colônias são muito populosas.

No Brasil, a produção de mel das abelhas *Melipona* é mais expressiva no Nordeste, onde o produto pode ser encontrado em embalagens rotuladas com dados do produtor, origem e data de coleta (Fig. 11).

A espécie *T. angustula* (Fig. 12) é a mais popular das abelhas-sem-ferrão, com distribuição em toda a América Latina. Embora a produção dos ninhos seja pequena, ao redor de um litro por ano, o mel é considerado medicinal e usado em enfermidades oculares pelas populações rurais. A facilidade de reconhecimento e o manejo têm contribuído para a popularidade da abelha-jataí.

As espécies do gênero *Scaptotrigona* (mandaguaris) também têm ampla distribuição na América Latina. Geralmente, são abelhas com ninhos muito populosos, agressivas e que produzem grande quantidade de mel. No México, nas Américas Central



Foto: Marilda Cortopassi-Laurino

Fig. 11. Diferentes embalagens de mel de meliponíneos encontradas no comércio. Da esquerda para a direita: mel de urucu (*M. cutellaris*); mel de *Melipona* da Região Amazônica; mel de tiúba (*M. fasciculata*) com vidro recoberto com fibras de buriti, agregando valor ao produto; mel de urucu-amarela (*M. rufiventris*); mel de jandáira (*M. subnitida*), o único mel com selo anual de registro na Secretaria de Agricultura do Rio Grande do Norte; mel de *Scaptotrigona* sp. de Belterra, PA; embalagem e vidro de mel de tiúba disponibilizados pela ONG Amavida do Maranhão.



Foto: Marilda Cortopassi-Laurino

Fig. 12. Entrada do ninho da abelha-jataí (*Tetragonisca angustula*) em caixa racional. É uma das espécies mais conhecidas e com grande área de dispersão, ocorrendo desde o México até Missões, na Argentina. Fonte: Nogueira-Neto (1997).

e do Sul, várias espécies diferentes são criadas com esse propósito, como *Scaptotrigona mexicana* (Guérin-Méneville), *Scaptotrigona depilis* (Moure), *Scaptotrigona nigrohirta* Mouré, *Scaptotrigona polysticta* Mouré e *Scaptotrigona postica* (Latreille) (CORTOPASSI-LAURINO et al., 2006).

Como explorar

Comparado com o mel de *A. mellifera*, o mel de meliponíneos tem freqüentemente maior porcentagem de água, maior acidez e menores valores de pH (CORTOPASSI-LAURINO; GELLI, 1991). A alta porcentagem de água torna esses méis mais susceptíveis à fermentação, restringindo bastante o tempo e as condições favoráveis de armazenamento.

A elaboração do Regulamento Técnico de Identidade e Qualidade de Méis de Meliponíneos enfrenta dois grandes problemas básicos: a escassez de resultados de análises físico-químicas e a grande variedade de abelhas produtoras.

Os estudos técnicos do mel têm sido direcionados para algumas dezenas de espécies, principalmente de *Melipona*. Já foi sugerido um protocolo para o controle do mel de *Melipona*, *Scaptotrigona* e de *Trigona*, (VIT et al., 2004). Há embasamento técnico para uma proposta preliminar de Legislação de Mel de Meliponini, considerando que já foram analisadas mais de 700 amostras de 17 espécies. Dessas amostras, há maior número de resultados para os parâmetros de teores de umidade, pH, acidez, (livre e total), cinzas e HMF (hidroximetil-furfural).

Entretanto, como essas características físico-químicas variam muito, há a necessidade de ampliar o número de amostras para a obtenção de um perfil consistente do mel da maioria dos gêneros e espécies até agora estudados (BAZLEN, 2000; SOUZA et al., 2004, 2006; ALMEIDA; MARCHINI, 2006; CARVALHO et al., 2006; CAVALCANTE et al., 2006; OLIVEIRA et al., 2006). Na Tabela 1 estão summarizados os resultados de análises do mel das espécies de Meliponini em que foi possível totalizar pelo menos cinco amostras.

Até o momento, dos testes indicados no Regulamento Técnico para Identidade e Qualidade do Mel de *A. mellifera*, oito têm sido usados nas análises do mel de meliponíneos. Isso é compreensível, já que são parâmetros regulamentados. Entretanto, esse subconjunto de testes físico-químicos é aplicável com reservas na proposta de legislação de méis de meliponíneos. Outras técnicas, como algumas adotadas pela Comissão Européia de Mel (BOGDANOV et al., 1997), podem ser ajustadas, sem dificuldades, para aprimorar o controle técnico, tais como: condutividade elétrica, pH, índice de invertase, prolina e rotação específica. Outras variáveis, como índice de glucosidase e glucooxidase, acidez lactônica, acidez total, etc., também devem contribuir para a melhor categorização do mel de meliponíneos, principalmente em função de suas especificidades e diferenças básicas em relação ao mel de *Apis*. Em uma revisão, Souza et al. (2006) enfatizam a necessidade de obtenção de dados complementares, como tipos de açúcares, condutividade elétrica e, também, análise polínica.

Tabela 1. Mel de meliponíneos: características físico-químicas com número de amostras maior que cinco.

Espécie	nº	pH	Acidez total	Umidade	HMF	Índice de diástase	Índice invertase	Cinza	Local	Autor ⁽²⁾
<i>Melipona asilvai</i>	11	3,3	41,6 ⁽¹⁾	29,5	2,44				BA	V
<i>M. beecheii</i>	5	4,2	59,4	27,0	5,4				México	J
<i>M. compressipes</i>	35	3,3	91,1	25,6					MA	O
<i>M. compressipes</i>	5		48,4	23,4	1,0	1,1		0,3	Venez.	L
<i>M. favosa</i>	511			31,2					Trinidad/Tobago	M
<i>Melipona favosa</i>	14		62,9 ⁽¹⁾	25,5	1,2	0,9		0,3	Venez.	L
<i>Melipona favosa</i>	6		36,8	24,2	17,1	2,9	90,1	0,2	Venez.	L
<i>Melipona mandacaia</i>	20	3,3	43,5	28,8	5,8				BA	T
<i>M. quadrifasciata</i>	8	3,5	132,6 ⁽¹⁾	32,2				0,4	SP	C
<i>M. quadrifasciata</i>	6	4,0	38,5 ⁽¹⁾	25,5	3,8	1,8		0,1	BA	X
<i>M. quadrifasciata</i>	6					1,2–2,2			BA	Z
<i>M. scutellaris</i>	20	4,1	31,1	28,6	2,7	4,7	201,9		BA	Y
<i>M. scutellaris</i>	7	3,6	39,8 ⁽¹⁾	26,9	3,3	4,0		0,04	BA	S
<i>M. scutellaris</i>	7					0,7–19,8			BA	Z
<i>M. subnitida</i>	47		2,4 ⁽¹⁾	24,0	8,7			0,5	PI	U
<i>Melipona trinitalis</i>	62			33,0					Trinidad	M
<i>Scaptotrigona pachysoma</i>	7	3,9	66,6	26,9	1,0				México	J
<i>Tetragonisca angustula</i>	261	4,2		27,7					SP	H
<i>Tetragonisca angustula</i>	20	4,0	54,1	27,9	5,7	22,0	38,9		SP/BA	Y
<i>Tetragonisca angustula</i>	10	4,4	20,6 ⁽¹⁾	23,9	7,5	30,0		0,4	SP	R
<i>Tetragonisca angustula</i>	14			24,9					Costa Rica	D
<i>Tetragonisca angustula</i>	7	4,2	74,7	25,0				0,3	SP	C

⁽¹⁾ Acidez livre. Todos os dados são do território brasileiro e quando não, estão identificados.

⁽²⁾ C: Cortopassi-Laurino (1997); D: Demera e Angert (2004); H: Iwama (1977); J: Santiesteban (1994); L: Vit et al. (1994); M: Bijlsma et al. (2006); O: Oliveira, G.E. et al. (2006); R: Almeida D. e Marchini, L.C. (2006); S: Cavalcante et al. (2006); T: Alves et al. (2005); U: Camargo et al. (2006); V: Souza et al. (2004, 2006); X: Oliveira, G.A. et al. (2006); Y: Bazilem (2000); Z: Fonseca et al. (2006).

Estudos específicos sobre a quantidade de água no mel de meliponíneos (BIJLSMA et al., 2006) indicam grande variação nesse parâmetro para uma mesma espécie, quando amostras são coletadas em ambientes com diferentes níveis de pluviosidade, ou de diferentes ninhos, em um mesmo local. O mel operculado de *Apis* é reconhecido como maduro e com nível adequado de desidratação. O controle sobre a maturidade do mel durante a extração é mais difícil em Meliponini pela arquitetura dos potes e talvez exija maior investimento nas técnicas de manejo. As regras de boas práticas indicam que só os mésis de potes fechados devem ser coletados.

No Nordeste, o mel das abelhas uruçu (*M. scutellaris*), jandaíra (*Melipona subnitida* Ducke) e tiúba (*Melipona fasciculata* Smith) apresenta demanda equilibrada com a produção. Freqüentemente, a venda é feita de maneira informal e sem controle sistemático. Na Amazônia, a produção recente de cerca de três toneladas de mel de *Melipona compressipes* (F.) e *Melipona seminigra* Friese (VILLAS-BÔAS; MALASPINA, 2004), resultantes de parcerias governamentais e privadas, mostra que há um potencial de produção subutilizado. Paradoxalmente, essa produção “excedente” enfrenta problemas de distribuição e com o atestado de qualidade. Enquanto essa situação não for resolvida, o mel de meliponíneos continuará a ser vendido como produto natural, sem registro oficial, ficando mais sujeito à adulteração.

Na Tabela 2 é apresentada uma síntese de parâmetros físico-químicos que podem ser usados para a Regulamentação Técnica da Qualidade dos Méis de Meliponíneos. Foram compilados a partir de análises de 770 amostras de mel de jataí (*T. angustula*) e de 312 amostras de *Melipona* spp.

Atividades antibacterianas

Desde tempos remotos, o mel tem sido utilizado como agente antibacteriano para o tratamento de feridas e queimaduras. Com o crescimento da utilização de antibióticos, aumentou também o aparecimento de bactérias resistentes a esses produtos. As comunidades científica e médica iniciaram, então, uma busca por alternativas potenciais aos antibióticos, incluindo aqui o estudo do mel.

Inicialmente, pensava-se que a propriedade antibacteriana do mel estivesse associada à alta concentração de açúcares ($\pm 80\%$ para *Apis*) e ao pH baixo. No entanto, alguns organismos capazes de sobreviver em pH baixo, como *Staphylococcus aureus*, não sobreviviam no mel, indicando que outras substâncias atuavam contra as bactérias. Essa “inibina” foi mais tarde identificada como sendo o peróxido de hidrogênio ou água oxigenada. Esse composto é produto da ação de uma enzima produzida pela abelha (glicoseoxidase) no açúcar do mel (glicose), resultando no ácido glucônico mais peróxido de hidrogênio. A presença do H_2O_2 é maior no mel diluído.

Tabela 2. Sugestão de parâmetros físico-químicos para mel de Meliponini.

Parâmetro	<i>Melipona</i>	<i>Tetragonisca angustula</i>
pH	3,3–4,2	4,0–4,4
Acidez livre	<132,6	<20,6
Umidade	<33,0	<27,7
Cinzas	<0,5	<0,4
HMF	<17,1	<27,9
Diástase	0,7–19,8	22,0–30,0
Invertase	90,1–201,9	38,9

Mesmo quando a produção de peróxido de hidrogênio é inibida com a adição de catalase, ainda assim o mel dos meliponíneos mantém atividade antibacteriana. Portanto, há ainda outros compostos que precisam ser identificados quimicamente.

O mel não processado de *A. mellifera* tem sido recomendado como agente tópico em feridas infectadas, úlceras crônicas e queimaduras, com excelentes resultados na redução da infecção e na diminuição do tempo de cura (TOSTES; LEITE, 1994). De modo similar, o mel de meliponíneos também tem sido usado como agente tópico em picadas de insetos e de cobras e inflamações oculares em vários países da América Latina. Em laboratórios, o mel de meliponíneos tem demonstrado capacidade bacteriostática e bactericida, igual ou maior que o de *A. mellifera*, contra diversas cepas de bactérias, tanto Gram positivas como negativas, porém com menor ação contra fungos e leveduras (CORTOPASSI-LAURINO; GELLI, 1991; MARTINS et al., 1997; GRAJALES-C. et al., 2001; DEMERA; ANGERT, 2004; GONÇALVES et al., 2005; OLIVEIRA et al., 2005).

As Tabelas 3 e 4 apresentam um resumo do conhecimento atual desses méis em relação ao seu poder inibidor e comparações com o de *Apis mellifera* africanizada. Nesses testes, dois métodos têm sido usados: o da diluição e aplicação em placas de Petri (ANONYME, 1977) e o da difusão em ágar (BAUER et al., 1966). Desses méis, os mais testados foram os das abelhas mais produtivas, como as *Melipona* e a jataí. As bactérias mais testadas foram *Staphylococcus aureus* e *Pseudomonas aeruginosa*, pois são os principais agentes infecciosos de feridas e queimaduras.

Microrganismos no mel

Existe grande interesse na caracterização de microrganismos presentes no mel, pois esse produto das abelhas pode ser usado como alimento ou como componente de drogas e cosméticos. O conteúdo microbiano do mel afeta a sua “vida de prateleira” e o seu prazo de validade para uso humano.

Tabela 3. Valor de antibiose do mel de Meliponini e *Apis* pelo método de diluição e aplicação em placas de Petri. Notas: 0 = inibição nula, 5 = inibição total⁽¹⁾. Msc = *Melipona scutellaris*, Ms = *M. subnitida*, Pl = *Plebeia pugnax*, Mq = *M. quadrifasciata*, Tc = *Tetragona clavipes*.

Microrganismo	Meliponini						Apis
	Msc = 5	Ms = 2	Pl = 1	Ta = 3	Mq = 2	Tc = 1	Am = 20
<i>Bacillus subtilis</i>	3,0	4,13	5,0	3,7	4,0	4,8	2,8
<i>Bacillus subtilis Caron</i>	3,3	3,9	5,0	3,7	4,0	4,0	2,7
<i>Staphylococcus aureus</i>	2,9	3,9	4,8	3,9	4,4	4,0	3,2
<i>Klebsiella pneumoniae</i>	3,1	4,3	5,0	3,3	5,0	5,0	3,0
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	3,0	3,8	5,0	3,8	4,6	5,0	3,1
<i>Escherichia coli</i>	1,7	3,8	5,0	3,3	4,3	4,8	2,0
<i>Bacillus stearothermophilus</i>	4,5	4,5	5,0	5,0	5,0	5,0	4,1

⁽¹⁾ Cortopassi-Laurino e Gelli (1991).

Fonte: Anonyme (1977).

Tabela 4. Valor de antibiose de mel de Meliponini e *Apis* pelo método de difusão em ágar⁽¹⁾

Microrganismo	Meliponini			<i>Apis</i>	
	Msc = 1 ⁽²⁾	Ms = 1 ⁽²⁾	S.bip = 1 ⁽²⁾	Nt = 1# ⁽³⁾	Ta = 5 ⁽⁴⁾
<i>B. subtilis</i>	10,0	14,5	10,0		13,3
<i>S. aureus</i>	13	22	15,0		23,5
<i>E. coli</i>	10	28	10,0		24,0
<i>S. cholerasuis</i>	21	12	13,0		14,8
<i>E. coli</i>				19,0	
<i>Proteus</i> sp.				10,0	
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>				11,0	
<i>Staphylococcus</i> spp. (coag-)				15,0	
<i>Staphylococcus pyogenes</i>				14,0	
					Am = ⁽⁴⁾
<i>Bacillus cereus</i>				7,5	10,0
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>				6,8	8,0
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>				15,5	18
<i>Candida albicans</i>				20,4	18,0

⁽¹⁾ Tamanho do halo de inibição em 24h. Meliponini: Msc = *Melipona scutellaris*; Ms = *M. subnitida*; S.bip = *Scaptotrigona bipunctata*; Nt = *Nannotrigona testaceicornis*; Ta = *Tetragonisca angustula*; Am = *Apis mellifera*.

⁽²⁾ Martins et al. (1997); ⁽³⁾Gonçalves et al. (2005) e ⁽⁴⁾Demera e Angert (2004).

Fonte: Bauer et al., 1966.

Os microrganismos associados com o mel são os fungos e as bactérias formadoras de esporos. Os esporos estão presentes em todos os lugares, mesmo dentro dos ninhos das abelhas. Podem ser provenientes de fontes externas, como grãos de pólen, néctar, ar, trato digestivo das abelhas, etc., e sobreviver no mel durante algum tempo (SNOWDON; CLEVER, 1996). Fontes secundárias são as que podem ser incorporadas ao mel a qualquer momento, após a sua retirada do ninho, mas boas práticas de manuseio e de higiene controlam essas contaminações.

As bactérias não se reproduzem no mel e um grande número de formas vegetativas indica contaminações recentes no mel, a partir de fontes secundárias. E como tem propriedades antibacterianas, espera-se que o mel (de *Apis*) contenha baixo número e limitada diversidade de microrganismos.

As análises da quantidade de microrganismos em mel de meliponíneos estão nas Tabelas 5 e 6. Como não existem parâmetros para esse mel, os resultados só indicam o número de unidades formadoras de colônias (UFC/g ou mL). Os parâmetros para o mel de *Apis* em Brasil (2000) aceitam até 100 UFC/g para fungos e leveduras.

Os bolores e as leveduras têm origem ambiental, são disseminados pelo vento e associados com teor de umidade, chuvas, etc. O maior problema relacionado à presença de bolores e de leveduras no mel é a fermentação, que resulta do consumo de açúcares pelas leveduras, com produção de subprodutos que alteram o paladar e o aroma finais.

A presença de leveduras no mel de meliponíneos é facilmente constatada, pois freqüentemente apresentam odor característico de fermentação, além da constatação física nas lâminas de identificação de grãos de pólen (BARTH, 1989).

Tabela 5. Análise microbiológica de mel de Meliponini coletado assepticamente⁽¹⁾ pelo produtor; ⁽²⁾ mel aquecido. UFC = unidade formadora de colônias, segundo Norma Técnica Cetesb L5204. NPM = número mais provável, segundo Standard Methods-Apha, 2005.

Espécie/local	Bolor UFC/g	Levedura UFC/g	Coliforme total NPM/g	Estreptococo fecal NPM/g
<i>M. fasciculata</i> - MA ⁽¹⁾	1,5	<10,0	<0,18	<0,18 ⁽³⁾
<i>M. fasciculata</i> - PA ⁽¹⁾	2,5	23,5	<0,18	<0,18
<i>M. quadrifasciata</i> - SP	25	615	<0,18	<0,18
<i>M. quinquefasciata</i> - GO	1,5	55	<0,18	<0,18
<i>M. rufiventris</i> - SP	55,0	2,3x10 ³	<0,18	<0,18
<i>M. rufiventris</i> - SP	70	255	<0,18	<0,18
<i>M. rufiventris</i> - SP	200	2,5x10 ³	<0,18	<0,18
<i>M. subnitida</i> - RN	50	90	<0,18	<0,18
<i>M. subnitida</i> - RN	100	150	<0,18	<0,18
<i>Tetragona clavipes</i> - SP	<1	7,0x10 ³	<0,18	<0,18
<i>Tetragona clavipes</i> - SP	50	3,3x10 ³	<0,18	<0,18
<i>Tetragona clavipes</i> - SP	100	1,4x10 ³	<0,54	<0,54
<i>Tetragona clavipes</i> - SP	<1	5,5	<0,18	<0,18
<i>Melipona</i> sp. - AM ⁽¹⁾	2	3,0	<0,18	<0,18
<i>S. depilis</i> ⁽¹⁾ Uruguai	1,0x10 ³	1,29x10 ⁵	<0,18	<0,18
<i>Melipona fuscopilosa</i> - AC	<1,0	1,81x10 ³	<0,1,8	<0,18
<i>M. fuscopilosa</i> - AC ⁽²⁾	3	<1,0	<0,18	<0,18
<i>M. crinita</i> - AC	2x10 ⁴	1,72x10 ⁶	<0,18	<0,18

⁽³⁾ < 0,18 significa ausência de contaminação dentro dos limites dos testes.

Fonte: colaboração técnica do Laboratório de Microbiologia e Parasitologia do Cetesb.

Tabela 6. Análise microbiológica de mel de Meliponini do Sudeste brasileiro coletado assepticamente. UFC = Unidade Formadora de Colônias, segundo Norma Técnica Cetesb L5204.

Espécie	Bactéria UFC/mL	Coliforme total NPM	Coliforme fecal NPM
<i>Tetragonisca angustula</i>	0,32x10 ²	7,3x10 ²	0
<i>Tetragonisca angustula</i>	0,51x10 ²	39x10 ²	0
<i>Melipona bicolor</i>	>3x10 ²	0	0
<i>Melipona bicolor</i>	>3x10 ²	0	0
<i>Plebeia</i> sp.	0,2x10 ²	0	0
<i>Plebeia</i> sp.	>3x10 ²	0	0
<i>Nannotrigona testaceicornis</i>	>3x10 ²	0	0
<i>Nannotrigona testaceicornis</i>	>3x10 ²	0	0
<i>Melipona subnitida</i>	0,64x10 ²	0	0
<i>Melipona subnitida</i>	0,18x10 ²	0	0
<i>Tetragonisca angustula</i>	0,15x10 ²	2,4x10 ²	0
<i>Tetragonisca angustula</i> 1 dia	5,6x10 ²	-	-
<i>Tetragonisca angustula</i> 7 dias freezer	10x10 ²	-	-
<i>Tetragonisca angustula</i> 7 dias ambiente	14x10 ²	-	-

Fonte: colaboração técnica do Laboratório de Microbiologia do Instituto Adolfo Lutz, SP.

Em todos os meses analisados, com uma única exceção, a quantidade de leveduras foi maior do que a de bolores. Os resultados obtidos indicam que aqueles provenientes de regiões mais úmidas do País tendem a apresentar valores maiores do que os de regiões secas, como os da Caatinga e os do Cerrado (*M. subnitida* e *Melipona quinquefasciata* respectivamente), sugerindo influência do ambiente nos valores finais. Meses aquecidos e/ou coletados pelo produtor apresentaram resultados com valores extremos. A única exceção foi um mel de *Melipona crinita* Moure e Kerr, da Região Amazônica.

A contagem-padrão de bactérias (Tabela 6) revelou o mesmo nível de presença em todas as amostras, independentemente da espécie de abelha e da região geográfica. O valor encontrado, de 10^2 , independentemente do tipo de bactéria, indica que o mel de Meliponini não é um produto estéril. Entretanto, pela Agência Nacional de Vigilância Sanitária (Anvisa) (ANVISA, 2001), é aceitável o mesmo nível de presença, 10^2 , em produtos adoçantes, açúcar mascavo, rapadura e melaço. Ao longo do tempo, uma única amostra de mel de *T. angustula*, após conservação em condições e períodos de tempo diferentes, não apresentou alteração significante na contagem do número de bactérias.

Do ponto de vista microbiológico, a presença de bactérias, principalmente as do gênero *Bacillus*, bolores e leveduras no mel das abelhas é considerada ocorrência normal, pois esses microrganismos são naturalmente encontrados na microflora intestinal de abelhas solitárias e sociais, sendo a quantidade variável com a idade (função) da abelha, as estações do ano, as dietas alimentares (insuficientes) e os ninhos expostos a pesticidas (GILLIAM, 1997). As espécies de *Bacillus* produzem substâncias antimicrobianas, além de numerosas enzimas, da mesma forma que alguns bolores, e as leveduras são as mais importantes contribuidoras de substâncias, do ponto de vista nutricional (PAIN; MAUGENET, 1966). Resta saber aqui quais são esses limites e quais os microrganismos patogênicos e não patogênicos que podem ser encontrados no mel de Meliponini. Abelhas que já tiveram o seu pólen, mel ou alimento larval estudado sob o aspecto da microflora são: *Dactylurina staudingeri* (Gribodo), *T. hypogea*, *M. quadrifasciata*, *Melipona fasciata* Latreille, *T. angustula* e *Friesomelitta varia* (Lepeletier) (MACHADO, 1971; DELAGE-DARCHEN; DARCHEN, 1984; GILLIAM et al., 1985, 1990; ROSA et al., 2003).

Das 12 amostras de mel testadas do Sudeste brasileiro (Tabela 6), 3 indicaram presença de coliformes totais (ambientais), mas não de coliformes fecais. Mais rigoroso, o teste de presença/ausência (P/A), que utiliza amostras dez vezes maiores (10 g), mostrou somente um resultado positivo para *E. coli* (coliforme de origem fecal), três para *Enterococcus*, também de origem fecal, e seis para *B. cereus*. A bactéria *E. coli*, cujo habitat específico é o intestino de animais de sangue quente, não se multiplica na natureza, e pode ser naturalmente encontrada no mel se as abelhas coletaram material em plantas rasteiras. As amostras da Tabela 5, analisadas com outro método (NPM), também indicaram ausência de contaminação dentro dos limites dos testes.

Ainda nessas amostras analisadas, não foram encontradas *Salmonella* sp., *S. aureus* e *P. aeruginosa*.

Os resultados encontrados abrem uma perspectiva para o consumo do mel de meliponíneos, pois algumas espécies dessas abelhas já foram observadas visitando excrementos animais e carcaças (NOGUEIRA-NETO, 1997) e, consequentemente, acreditava-se que seu mel podia conter grande quantidade de coliformes fecais. Se esse material visitado é utilizado nos ninhos, deve ser em local muito restrito, não sendo usado nas áreas dos potes de alimento, ou, então, o mel elimina esses microrganismos com as suas propriedades antibacterianas. Mais pesquisas poderão confirmar essas idéias.

Considerações finais

Os estudos sobre o hábito alimentar dos Apidae sociais têm contribuído, especialmente, para a compreensão da energética ou economia de forrageio desses animais. De manejo relativamente fácil, no campo e no laboratório, as campeiras de *Apis*, *Bombus* e Meliponini se ajustam bem aos objetivos de experimentos controlados, onde se analisam comportamentos, benefícios e custos durante o forrageio. As informações assim obtidas remetem, em última instância, à discussão da “teoria da dieta ótima”, talvez uma controvérsia em si mesma (capaz de encampar as exceções e dependente delas para explicar o aperfeiçoamento dos consumidores no fluxo evolutivo em direção à optimização), mas, sem dúvida, um paradigma biológico.

As colônias dos Apidae sociais são o centro da economia de forrageio tanto em termos espaciais (o ponto fixo para o deslocamento) como comportamentais (modificando o comportamento dos forrageadores). Em uma retrospectiva da ecologia de *A. mellifera*, Seeley (1985) observa que os estudos sobre o funcionamento da colônia estão bem avançados, enquanto as investigações sobre as condições históricas que propiciam o surgimento e o estabelecimento de respostas específicas, como, por exemplo, um elaborado sistema de comunicação, começaram a aparecer só no final do século 20. Está havendo uma intersecção entre abordagens de fisiologia comportamental (por que determinado tipo de colônia funciona) e de ecologia comportamental (por que determinado tipo de funcionamento foi selecionado). Nessa nova fase, a intensificação dos estudos nas regiões tropicais será fundamental, pois esses ambientes são os moldes sobre os quais se elaboraram complexos mecanismos ecológicos e, aí, se diferenciaram muitas variantes geográficas de *A. mellifera*, além de centenas de espécies de meliponíneos.

Quando populações são isoladas por quaisquer barreiras, passam a ter histórias evolutivas independentes. Entre essas barreiras, a diferenciação genética tem, freqüentemente, efeitos populacionais e ecológicos irreversíveis. Assim, na tribo Meliponini, há centenas de espécies com histórias evolutivas independentes que partilham as características básicas do ancestral comum, possuem ampla distribuição geográfica e, muitas vezes, ocupam o mesmo habitat. Diante desses fatos, surge uma pergunta básica: que mecanismos regulam a coexistência?

Em termos de ecologia alimentar, cada espécie de Meliponini traz “soluções” já encontradas pelo ancestral, mais ou menos alteradas, as quais se sobrepõem às próprias aquisições, de modo que cada sistema colonial funciona e atua sobre o meio, repetindo, em parte, a necessidade de manutenção da eficiência de forrageio, em diferentes ambientes ou fontes alimentares, e a diferenciação do hábito alimentar para escapar às pressões interespecíficas, representadas pelas características ancestrais. A aparente contradição entre esses dois “objetivos” ecológicos, provavelmente, foi solucionada pela diversificação morfológica, muitas vezes sutil, mas que, ainda assim, viabilizou, em termos econômicos, estratégias específicas de uso das fontes florais de alimentos e a ocupação diferenciada dos habitats. Ainda assim, comparações entre a maioria das comunidades locais de Meliponini revelam variações relativamente moderadas no número de espécies coexistentes, indicando que há limites também mais estreitos para o empacotamento de abelhas sociais generalistas nos ecossistemas.

Nos últimos anos, informações sobre o hábito alimentar dos Meliponini têm se acumulado, mas ainda com muitas lacunas básicas diante do grande número de espécies. Além disso, houve poucas tentativas de se relacionar a expressão de características morfológicas às condições de disponibilidade de alimento. Desse modo, o traçado de paralelismos sobre o modo de alocação de recursos entre colônias de espécies próximas (por exemplo, de um mesmo gênero) e distantes é um campo em aberto para a pesquisa que, sem dúvida, ajudará a compreender os mecanismos comportamentais e ecológicos que viabilizaram a coexistência e, portanto, foram importantes para eventuais divergências no hábito alimentar (por exemplo, preferências florais) e para o encontro de soluções específicas no funcionamento colonial (por exemplo, tipo de sistema de comunicação).

Referências

- ABSY, M. L.; KERR, W. E. Algumas plantas visitadas para obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* em Manaus. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 7, p. 303-315, 1977.
- ALFORD, D. V. **Bumblebees**. London, UK: Davis-Poynter, 1975. 352p.
- ALMEIDA, D.; MARCHINI, L. C. Características físico-químicas de amostras de mel da abelha jataí (*Tetragonisca angustula*) provenientes do Município de Piracicaba-SP. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE APICULTURA, 16., Aracaju, 2006. **Anais...** Aracaju: Imagem, 2006. 1 CD-ROM.
- ALVES, R. M. O.; CARVALHO, C. A. L.; SOUZA, B. A.; SODRÉ, G. S.; MARCHINI, L. C. Características físico-químicas de amostras de mel de *Melipona mandacaia* Smith (Hymenoptera: Apidae). **Ciências e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 25, n. 4, p. 644-650, 2005.
- ANONYME. Méthodes officielles d'analyse du miel. **Journal Officiel de la République Française**, Paris, FR, 22 avril 1977, p. 3485-3514.
- ANTONINI, Y.; COSTA, R. G.; MARTINS, R. P. Floral preferences of a neotropical stingless bee, *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Apidae: Meliponina) in an urban forest fragment. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 66, p. 463-471, 2006.

ANVISA. Resolução nº 12, de 2 de janeiro de 2001. Regulamento técnico sobre os padrões microbiológicos para alimentos. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Brasília, DF, 10 jan. 2001. Seção 1.

ARAÚJO, E. D.; COSTA, M.; CHAUD-NETTO, J.; FOWLER, H. G. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 64, p. 563-568, 2004.

AZEVEDO, G. G. **Atividade de vôo e determinação do número de ínstares larvais em *Partamona helleri* (Friese) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae)**. 1997. 64 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.

BARTH, M. O. **O pólen no mel brasileiro**. Rio de Janeiro: Luxor, 1989. 151 p.

BATISTA, M. A.; RAMALHO, M.; SOARES, A. E. E. Nesting sites and abundance of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) in heterogeneous habitats of the Atlantic Rain Forest, Bahia, Brazil. **Lundiana**, Belo Horizonte, v. 4, p.19-23, 2003.

BAUER, A. W.; KIRBY, W. M. M.; SHERRIS, J. C.; TURK, M. Antibiotic susceptibility testing by a standardized single disk metodo. **American Journal of Clinical Pathology**, Philadelphia, v. 45, p. 493-496, 1966.

BAZLEM, K. **Charakterisierung von Honigen Stachelloser Bienen aus Brasilien**.

2000. 136 p. Thesis (Doktor) – Fakultät für Biologie der Eberhard-Karls, Universität Tübingen, Tübingen.

BEETSMA, J. The process of queen-worker differentiation in the honeybee. **Bee World**, Cardiff, v. 60, p. 24-39, 1979.

BIESMEIJER, J. C.; SLAA, E. J. The structure of eusocial bee assemblages in Brazil. **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, p. 240-258, 2006.

BIJLSMA, L.; BRUIJN, L. L. M.; MARTENS, E. P.; SOMMEIJER, M. J. Water content of stingless bees honeys (Apidae, Meliponini): interspecific variation and comparison with honey of *Apis mellifera*. **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, p. 480-486, 2006.

BOGDANOV, S.; MARTIN, P.; LULLMANN, C. Harmonised methods of the European Honey Commission. **Apidologie**, Paris, FR, extra-issue, p. 1-59, 1997.

BRASIL. Ministério da Agricultura e do Abastecimento. Instrução Normativa nº 11, 20 de outubro de 2000. Aprova o regulamento técnico de identidade e qualidade de mel. **Diário Oficial [da] República Federativa do Brasil**, Brasília, DF, 23 out. 2000. Seção 1, p. 23.

BREED, M. D.; MCGLYNN, T. P.; SANCTUARY, M. D.; STOCKER, E. M.; CRUZ, R. Distribution and abundance of selected meliponine species in a Costa Rican tropical wet forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 15, p. 765-777, 1999.

BRIAN, M. V. Caste determination in social insects. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 2, p. 107-120, 1957.

BROWERS, E. V. M. Glucose/fructose ratio in the food of honeybee larvae during caste differentiation. **Journal of Apicultural Research**, Cardiff, v. 23, p. 94-101, 1984.

BROWERS, E. V. M.; EBERT, R.; BEETSMA, J. Behavioral and physiological aspects of nurse bees in relation to the composition of larval food during caste differentiation in the honeybee. **Journal of Apicultural Research**, Cardiff, v. 26, p. 11-23, 1987.



BRUIJN, DE L. L. M.; SOMMEIJER, M. J. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 44, p. 35-47, 1997.

BUCHMANN, S. L. Vibratile pollination in *Solanum* and *Lycopersicon*: alook at pollen chemistry. In: D'ARCY, W. G. (Ed.). **Solanaceae**: biology and systematics. New York: Columbia University, 1986. p. 237-252.

CAMARGO, J. M. F.; ROUBIK, D. Systematics and bionomics of the apoid obligate necrophages: the *Trigona hypogea* group. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, UK, v. 44, p.13-39, 1991.

CAMARGO, J. M. F.; WITTMANN, D. Nest architecture and distribution of the primitive stingless bee, *Mourella caerulea* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae): evidence for the origin of *Plebeia* (s.lat.) on the Gondwana Continent. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Amsterdam, NL, v. 24, p. 213-229, 1989.

CAMARGO, R. C. R.; BRITO NETA, M. S.; RIBEIRO, J. G.; AZEVEDO, M. C.; BARRETO, A. L. H.; PEREIRA, F. M.; LOPES, M. T. R. Avaliação da qualidade do mel de jandaíra (*Melipona subnitida* Ducke) produzido em área Resex do Delta do Parnaíba, por meio de análises físico-químicas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE APICULTURA, 16., 2006. **Anais**... Aracaju: Imagem, 2006. 1 CD-ROM.

CAMPOS, G.; DELLA-MODESTA, R. C.; SILVA, T. J.P.; BAPTISTA, K. E.; GOMIDES, M. F.; GODOY, R. L. Classificação do mel em floral ou mel de melato. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 23, n. 1, p. 1-5, 2003.

CARVALHO, C. A. L.; SODRÉ, G. S.; SOUZA, B. A.; FONSECA, A. A. O.; CAVALCANTE, S. M. P.; OLIVEIRA, G. A.; MARCHINI, L. C. Composição físico-química de méis de diferentes espécies de abelhas-sem-ferrão provenientes da Ilha de Itaparica, Bahia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE APICULTURA, 16., 2006. **Anais**... Aracaju: Imagem, 2006. 1 CD-ROM.

CASTILHO-HYODO, V. C. **Rainha ou operária?** um ensaio sobre a determinação de castas em *Schwarziana quadripunctata* (Lepeletier, 1836) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). 2002. Tese (Doutorado Ecologia) – Universidade de São Paulo, São Paulo.

CAVALCANTE, S. M. P.; SODRÉ, G. S.; CARVALHO, C. A. L.; FONSECA, A. A. O.; SOUZA, B. A.; OLIVEIRA, G. A.; SANTOS, T. B. A. Características físico-químicas de méis de *Melipona scutellaris* de diferentes municípios do Estado da Bahia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE APICULTURA, 16., 2006. **Anais**... Aracaju: Imagem, 2006.

CAVASIN-OLIVEIRA, G.; CRUZ-LANDIM, C. Aspectos ultra-estruturais da glândula hipofaríngea de operária de *Trigona hypogea* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). In: COLÓQUIO DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE MICROSCOPIA ELETRÔNICA, 13., 1991. Caxambu. **Anais**... Caxambu: [s.n.], 1991, p. 177.

CORTOPASSI-LAURINO, M. Comparing some physico-chemical parameters between stingless bee and africanized *Apis mellifera* honeys from Brazil. In: INTERNATIONAL APICULTURAL CONGRESS OF APIMONDIA, 35., 1997, Antwerp, BE. **Proceedings**... Antwerp, BE: Apimondia, 1997. p. 351.

CORTOPASSI-LAURINO, M.; GELLI, D. S. Analyse pollinique, propriété physico-chimiques et action antibactérienne des miels d'abeille africanisées *Apis mellifera* et de Méliponinés du Brésil. **Apidologie**, Paris, FR, v. 22, p. 61-73, 1991.

CORTOPASSI-LAURINO, M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; ROUBIK, D. W.; DOLLIN, A.; HEARD, T.; AGUILAR, I.; EARDLEY, C.; NOGUEIRA-NETO, P. Global meliponiculture: challenges and opportunities. **Apidologie**, Paris, v. 37, p. 275-292, 2006.

CORTOPASSI-LAURINO, M.; RAMALHO, M. Pollen harvest by Africanized *Apis mellifera* and *Trigona spinipes* in São Paulo: botanical and ecological views. **Apidologie**, Paris, FR, v. 19, p. 1-24, 1988.

CRANE, E. **O livro do mel**. São Paulo: Nobel, 1987. 226 p.

DARCHEN, R.; DELAGE-DARCHEN, B. Facteur determinant les castes chez les trigones (Hym., Apidae). **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences**, Paris, FR, v. D 270, p. 1372-1373, 1970.

DARCHEN, R.; DELAGE-DARCHEN, B. Le déterminisme des castes chez les Trigones (Hyménoptères Apidés). **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v.18, p. 121-134, 1971.

DELAGE-DARCHEN, B.; DARCHEN, R. Les enzymes digestives de diverses abeilles sociales et en particulier de *Dactylurina staudingeri*. **Publications Scientifiques Aceleres**, Paris, FR, v. 5, p. 28, 1984.

DEMERA, J. H.; ANGERT, E. R. Comparison of the antimicrobial activity of honey produced by *Tetragonisca angustula* (Melioponinae) and *Apis mellifera* from different phytogeographic regions of Costa Rica. **Apidologie**, Paris, FR, v. 35, p. 411-417, 2004.

ENGELS, W.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Caste development, reproductive strategies and control of fertility in honeybees and in stingless bees. In: ENGELS, W. (Ed.). **Social insects, an evolutionary approach to caste reproduction**. Berlin, DE: Springer Verlag, 1990. p. 167-230.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. 3rd ed. Oxford: Pergamon, 1979. 244 p.

FAUSTINO, C. D.; MATOS, E. V. S.; MATEUS, S.; ZUCCHI, R. First record of emergency queen rearing in stingless bees. **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 49, p. 11-113, 2002.

FIDALGO, A. O.; KLEINERT, A. M. P. Foraging behavior of *Melipona rufiventris* Lepetit (Apinae, Meliponini) in Ubatuba/SP, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 67, p. 137-144, 2007.

FOWLER, H. G. Responses by stingless bee to a subtropical environment. **Revista de Biología Tropical**, San Jose, CR, v. 27, p. 111-118, 1979.

FREE, J. B. The pollinating efficiency of honey-bee visits to apple flowers. **The Journal of Horticultural Science**, Ashford, v. 41, p. 91-94, 1966.

FREE, J. B.; FERGUSON, A. W.; SIMPKINS, J. R. The effect of different periods of brood isolation on subsequent brood-cell visits by worker honeybees (*Apis mellifera* L.). **Journal of Apicultural Research**, Cardiff, v. 28, p. 22-25, 1989.

FREE, J.B.; BUTLER, C.G. **Bumblebees**. London, UK: HarperCollins, 1959. 208p.

GARY, N. E. Diurnal variation in the intensity of flight activity from honeybee colonies. **Journal of Apicultural Research**, Cardiff, v. 6, p. 65-68, 1967.

GÉNISSEL, A.; AUPINEL, P.; BRESSAC, C.; TASEI, J. N.; CHEVRIER, C. Influence of pollen origin on performance of *Bombus terrestris* micro-colonies. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 104, p. 329-336, 2002.

GILLIAM, M. Identification and roles of non-pathogenic microflora associated with honey bees. **FEMS Microbiology Letters**, Oxford, v. 155, p. 1-10, 1997.

GILLIAM, M.; BUCHMANN, S. L.; LORENZ, B. J. Microbiology of the larval provisions of the stingless bee, *Trigona hypogea*, an obligate necrophage. **Biotropica**, Washington, DC, v. 17, n. 1, p. 28-31, 1985.

- GILLIAM, M.; MORTON, H. L. Bacteria belonging to genus *Bacillus* isolated from honey bees, *Apis mellifera*, fed 2,4-d and antibiotics (1). **Apidologie**, Paris, FR, v. 9, p. 213-221, 1978.
- GILLIAM, M.; ROUBIK, D. W.; LORENZ, B. J. Microorganisms associated with pollen, honey, and brood provisions in the nest of a stingless bee, *Melipona fasciata*. **Apidologie**, Paris, FR, v. 21, p. 89-97, 1990.
- GONÇALVES, A. L.; ALVES FILHO, A.; MENEZES, H. Atividade antimicrobiana do mel da abelha nativa sem ferrão *Nannotrigona testaceicornis* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini). **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 72, p. 455-459, 2005.
- GRAJALES-C, J.; RINCON, M.; VANDAME, R.; SANTIESTEBAN, A.; GUZMAN, M. Características físicas, químicas y efecto microbiológico de mieles de meliponinos y *Apis mellifera* de la Región Soconusco, Chiapas. In: SEMINÁRIO MEXICANO SOBRE ABEJAS SIN AGUIJÓN, 2., 2001, Mérida. **Memmórias...**[S.I.: s.n], 2001. p. 61-66.
- GUIBU, L. S.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Atividade externa de *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* Lepetier (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 36, p. 623, 1984.
- HARTFELDER, K.; ENGELS, W. The composition of larval food in stingless bees: evaluating nutritional balance by chemosystematic methods. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 36, n. 1, p. 1-14, 1989.
- HARTFELDER, K.; MAKERT, G. R.; JUDICE, C. C.; PEREIRA, G. A. G.; SANTANA W. C.; DALLACQUA, R.; BITONDI, M. M. G. Physiological and genetic mechanisms underlying caste development, reproduction and division of labor in stingless bees. **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, p. 144-163, 2006.
- HEINRICH, B. **Bumblebee economics**. Cambridge: Harvard University, 1979.
- HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT, A. M. P. Flight Activity and colony strength in the stingless bee *Melipona bicolor bicolor* (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 60, n. 2, p. 299-306, 2000.
- HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT, A. M. P. Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (in litt.) (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 61, n. 2, p. 191-196, 2001.
- HOFSTEDE, F. E.; SOMMEIJER, M. J. Effect of food availability on individual foraging specialization in the stingless bee *Plebeia tobagoensis* (Hymenoptera, Meliponini). **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, p. 387-397, 2006.
- HUANG, Z. Y.; OTIS, G. W. Nonrandom visitation of brood cells by worker honeybees (Hymenoptera: Apidae). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 4, p. 177-184, 1991.
- HUBBELL, S. P.; JOHNSON, L. K. Comparative foraging behavior of six stingless bees species exploiting a standardized resource. **Ecology**, Washington, DC, v. 59, p. 1123-1136, 1978.
- HUBBELL, S. P.; JOHNSON, L. K. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. **Ecology**, Washington, DC, v. 58, p. 949-965, 1977.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; DARAKJIAN, P. Flight activity of *Schwarziana quadripunctata quadripunctata* (Apidae, Meliponinae): influence of environmental factors. In: INTERNATIONAL BEHAVIOURAL ECOLOGY CONGRESS, 1994, Nottingham. **Abstracts...** Nottingham: [s.n.], 1994. p. 86.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; CORTOPASSI-LAURINO, M.; RAMALHO, M. Hábitos de coleta de *Tetragonisca angustula* Latreille (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 8, p. 115-131, 1984.

IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; PIRES, J. T. Climate variations influence on the flight activity of *Plebeia remota* Holmberg (Hym., Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 29, p. 427-434, 1985.

IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; OLIVEIRA, M. A. C.; IWAMA, S. Notas sobre o comportamento de rainhas virgens de *Plebeia (Plebeia) remota* Holmberg (Apidae, Meliponinae). **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 27, n. 6, p. 665-669, 1975.

IWAMA, S. **Coleta de alimentos e qualidade do mel de *Tetragonisca angustula angustula Latreille* (Apidae, Meliponinae)**. 1977. 134 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade de São Paulo, São Paulo.

JOHNSON, L. K. Foraging strategies and the structure of stingless bee communities in Costa Rica. In: JAISSON, P. (Ed.). **Social Insects in the tropics 2**. Paris, FR: Université Paris-Nord, 1983. p. 31-58.

JOHNSON, L. K. Patterns of communication and recruitment in stingless bees. In: BREED, M. D.; MICHENER, C. D.; EVANS, H. E. (Ed.). **The biology of social insects**. Boulder: Westview, 1982. p. 323-34.

JOHNSON, L. K.; HUBBELL, S. P. Aggression and competition among stingless bees: field studies. **Ecology**, Washington, v. 55, p. 120-127, 1974.

JOHNSON, L. K.; HUBBELL, S. P. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. **Ecology**, Washington, DC, v. 56, p. 1398-1406, 1975.

JOHNSON, L. K.; HUBBELL, S. P.; FEENER, D. H. Defense of food supply by eusocial colonies. **American Zoologist**, New York, v. 27, p. 347-358, 1987.

JUDICE, C.; HARTFELDER, K.; PEREIRA, G. A. G. Caste specific gene expression profile in the stingless bee *Melipona quadrifasciata* - are there common patterns in highly eusocial bees. **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 51, p. 352-358, 2004.

JUNG-HOFFMAN, J. Die Determination von Königin und Arbeiterin der Honigbiene. **Zeitschrift für Bienenforschung**, München, v. 8, p. 296-322, 1966.

KATAYMA, E. Egg-laying habits and brood development in *Bombus hypocrita* (Hymenoptera, Apidae). II. Brood development and feeding habits. **Kontyû**, Tókio, JP, v. 43, p. 478-496, 1975.

KATAYMA, E. Observations on the brood development in *Bombus ignitus* (Hymenoptera, Apidae). II. Brood development and feeding habits. **Kontyû**, Tókio, JP, v. 41, p. 203-216, 1973.

KATAYMA, E. Studies on the development of the broods of *Bombus diversus* Smith (Hymenoptera, Apidae). II. Brood development and feeding habits. **Kontyû**, Tókio, JP, v. 34, p. 8-17, 1966.

KERR, W. E. Estudos sobre o gênero *Melipona*. **Anais da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**, São Paulo, v. 5, p. 181-291, 1948.

KERR, W. E. Evolution of the mechanism of caste determination in the genus *Melipona*. **Evolution**, Lancaster, v. 4, p. 7-13, 1950a.

KERR, W. E. Formação de castas no gênero *Melipona* (Illiger, 1806) - nota prévia. **Anais da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**, São Paulo, v. 3, p. 299-312, 1946.

KERR, W. E. Genetic determination of castes in the genus *Melipona*. **Genetics**, Baltimore, v. 35, p. 143-152, 1950b.

KERR, W. E. Some aspects of the evolution of social bees (Apidae). In: DOBZHANSKY, T.; HECHT, M. K.; STEERE, W. C. (Ed.). **Evolutionary biology**. New York: Appleton-Century Crofts, 1969. v. 3, p. 119-175.

KERR, W. E.; NIELSEN, R. A. Evidences that genetically determined *Melipona* queens can become workers. **Genetics**, Baltimore, v. 54, p. 359-866, 1966.

KERR, W. E.; STORT, A. C.; MONTENEGRO, M. J. Importância de alguns fatores ambientais na determinação de castas do gênero *Melipona*. **Anais da Academia Brasileira de Ciência**, Rio de Janeiro, v. 38, p. 149-168, 1966.

KLEINERT-GIOVANNINI, A. The influence of climatic factors on flight activity of *Plebeia emerina* (Hym., Apidae, Meliponinae) in winter. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 26, p. 1-13, 1982.

KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Aspects of the trophic niche of *Melipona marginata marginata* (Apidae, Meliponinae). **Apidologie**, Paris, v. 18, p. 69-100, 1987.

KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Flight activity and climatic conditions: responses by two subspecies of *Melipona marginata* Lepeletier (Apidae, Meliponinae). **Journal of Apicultural Research**, Cardiff, v. 25, p. 3-8, 1986.

LE COMTE, Y.; SRENG, L.; POITOUT, S. H. Brood pheromone can modulate the feeding behavior of *Apis mellifera* workers (Hymenoptera: Apidae). **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 88, p. 798-804, 1995.

LEVIN, D. A. Pollinator behavior and the feeding structure of plant-population. In: RICHARDS, A. J. (Ed.). **The pollination of flowers by insects**. New York: Academic, 1978. p. 133-150.

LINDAUER, M. Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. **Zeitschrift für Vergleichende Physiologie**, Berlin, v. 34, p. 299-345, 1952.

LINDAUER, M.; KERR, W. E. Communications between workers of stingless bees. **Bee World**, Cardiff, v. 41, p. 29-41, 1960.

MACHADO, J. O. Simbiose entre as abelhas sociais brasileiras (Meliponinae, Apidae) e uma espécie de bactéria. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 23, p. 625-633, 1971.

MAKERT, G. R.; PAXTON, R. J.; HARTFELDER, K. An optimized method for the generation of AFLP markers in a stingless bee (*Melipona quadrifasciata*) reveals a high degree of genetic polymorphism. **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, p. 687-698, 2006.

MARTINS, C. F.; MOURA, A. C. A.; BARBOSA, M. R. V. Bee plants and relative abundance of corbiculate Apidae species in a Brazilian Caatinga area. **Revista Nordestina de Biologia**, João Pessoa, v. 17, p. 63-74, 2003.

MARTINS, S. C. S.; ALBUQUERQUE, L. M. B.; MATOS, J. H. G.; SILVA, G. C.; PEREIRA, A. I. B. Atividade antibacteriana em mésis de abelhas africanizadas (*Apis mellifera*) e nativas (*Melipona scutellaris*, *Melipona subnitida* e *Scaptotrigona bipunctata*) do Estado do Ceará. **Higiene Alimentar**, São Paulo, v. 52, p. 50-53, 1997.

MATEUS, S.; NOLL, F. B. Predatory behavior in a necrophagous bee, *Trigona hypogea* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Naturwissenschaften**, Berlin, DE, v. 91, p. 94-96, 2004.

MICHENER, C. D. **The social behaviour of the bees, a comparative study**. Cambridge: Harvard University, 1974. 404 p.

MONTEIRO, D.; RAMALHO, M. Abelhas generalistas (Meliponina) e sucesso reprodutivo de árvores com florada em massa de *Stryphnodendron pulcherrimum* (Willd.) Hochr. (Fabales-Mimosaceae) na Mata Atlântica (Bahia). **Neotropical Entomology**, Londrina, 2009. Aceito para publicação.

MOO-VALLE, H.; QUEZADA-EUÁN, J. J. G.; WENSELEERS, T. The effect of food reserves on the production of sexual offspring in the stingless bee *Melipona beecheii* (Apidae, Meliponini). **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 48, p. 398-403, 2001.

MORETI, A.C.C.C.; MARCHINI, L. C.; SOUZA, V. C.; RODRIGUES, R. R. **Atlas de pólen de plantas apícolas**. Rio de Janeiro: Papel Virtual, 2002. 93 p.

MORITZ, R. F. A. Nourishment and sociality in honeybees. In: HUNT J. H.; NALEPA, C. A. (Ed.). **Nourishment and evolution in insectes societes**. Boulder: Westview, 1994. p. 345-390.

NATES-PARRA, G. Biodiversidad y meliponicultura en el Piedemonte Llanero, Meta, Colombia. In: ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 7., 2006. Ribeirão Preto. **Anais...** Ribeirão Preto: FFCLRP-USP. 1 CD-ROM.

NOGUEIRA-NETO, P. **Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão**. São Paulo: Nogueirapis, 1997. 446 p.

NOLL, F. B.; ZUCCHI, R.; JORGE, J. A.; MATEUS, S. Food collection and maturation in the necrophagous stingless bee, *Trigona hypogea* (Hymenoptera, Meliponinae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, Lawrence, v. 69, n. 4, p. 287-293, 1997.

NUÑEZ, J. A. Foraging efficiency and survival of African Honeybees in the tropics. In: ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 4., 2000. Ribeirão Preto, **Anais...** Ribeirão Preto: [s.n.], 2000. p. 9-16.

OLIVEIRA, G. A.; SODRÉ, G. S.; CARVALHO, C. A. L.; SOUZA, B. A.; CAVALCANTE, S. M. P.; FONSECA, A. A. O. Análises físico-químicas de méis de *Melipona quadrifasciata* do semi-árido da Bahia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE APICULTURA, 16., 2006, Aracaju. **Anais...** Aracaju: Imagem. 1 CD-ROM.

OLIVEIRA, G. E.; COSTA, M. C. P.; NASCIMENTO, A. R.; NETO, V. M. Qualidade microbiológica do mel de tiúba (*Melipona compressipes fasciculata* Smith) produzido no Estado do Maranhão.

Higiene Alimentar, São Paulo, v. 19, p. 92-133, 2005.

OLIVEIRA, G. E.; SILVEIRA, L. M. S.; NASCIMENTO, A. R.; NETO, V. M. Avaliação de parâmetros físico-químicos do mel de tiúba (*Melipona compressipes fasciculata* Smith) produzido no Estado do Maranhão. **Higiene Alimentar**, São Paulo, v. 20, p. 74-81, 2006.

OLIVEIRA, M. A. C. **Algumas observações sobre a atividade externa de *Plebeia saiqui* e *Plebeia droryana***. 1973. 79 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade de São Paulo, São Paulo.

PAIN, J.; MAUGENET, J. Recherches biochimiques et physiologiques sur le pollen emmagasiné par les abeilles. **Annales de l'Abeilles**, Paris, FR, v. 9, p. 209-236, 1966.

PEREBOOM, J. J. M. **“... While they banquet splendidly the future mother...” The significance of trophogenic and social factors on caste determination and differentiation in the bumble bee *Bombus terrestris***. 1997. 101 p. Thesis. (PhD) - University of Utrecht, Utrecht.

PEREBOOM, J. J. M. Food, feeding and caste differentiation in bumble bees. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF ENTOMOLOGY, 20., 1996, Firenze. **Proceedings...** Firenze: [s.n.], 1996, p. 390.

PEREBOOM, J. J. M. The composition of larval food and the significance of exocrine secretions in the bumblebee *Bombus terrestris*. **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 47, p. 11-20, 2000.

PEREBOOM, J. J. M.; SHIVASHANKAR, T. Larval food processing by adult bumble workers. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF IUSSI, 12., 1994, Paris, FR. **Proceedings...** Paris, FR: Université Paris, 1994. p. 495.

PIRANI, J. R.; CORTOPASSI-LAURINO, M. **Flores e abelhas em São Paulo**. São Paulo: Edusp, 1993. 192 p.

PLOWRIGHT, R. C.; JAY, S. C. Caste differentiation in bumble bees (*Bombus* Latr.: Hym.). I. The determination of female size. **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 15, p. 171-192, 1968.

PLOWRIGHT, R. C.; JAY, S. C. On the size determination of bumble bee castes (Hymenoptera: Apidae). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, CA, v. 55, p. 1133-1138, 1977.

PLOWRIGHT, R. C.; PENDREL, B. A. Larval growth in bumble bees (Hymenoptera: Apidae). **The Canadian Entomologist**, Ottawa, CA, v. 109, p. 967-973, 1977.

PYKE, G. H. Optimal foraging theory: a critical review. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 15, p. 523-575, 1984.

RAMALHO, M. **Diversidade de abelhas (Apoidea, Hymenoptera) em um remanescente de Floresta Atlântica, em São Paulo**. 1995. 144 p. Tese (Doutorado em Ecologia) – Universidade de São Paulo, São Paulo.

RAMALHO, M. Foraging by stingless bees of the genus *Scaptotrigona* (Apidae, Meliponinae). **Journal of Apicultural Research**, Cardiff, v. 29, p. 61-67, 1990.

RAMALHO, M. Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. **Acta Botânica Brasilica**, São Paulo, v. 18, p. 37-47, 2004.

RAMALHO, M.; BATISTA, M. A. Polinização na Mata Atlântica: perspectiva ecológica da fragmentação. In: FRANKE C. R.; ROCHA, P. L. B.; KLEIN, W.; GOMES, S. L. (Org.). **Mata Atlântica e Biodiversidade**. Salvador: Ed. Universidade Federal da Bahia, 2005. p. 93-142.

RAMALHO, M.; GIANNINI, T. C.; MLAGODI-BRAGA, K. S.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Pollen harvest by stingless bee foragers (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Grana**, Norway, v. 33, p. 239-244, 1994.

RAMALHO, M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; GIANNINI, T. C. Within colony-size variation of foragers and pollen load capacity in the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier (Apidae, Hymenoptera). **Apidologie**, Paris, FR, v. 29, p. 221-228, 1998.

RAMALHO, M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; CORTOPASSI-LAURINO, M. Exploitation of floral resources by *Plebeia remota* Holmberg (Apidae, Meliponinae). **Apidologie**, Paris, FR, v. 16, p. 305-330, 1985.

RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigonini*) and africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. **Apidologie**, Paris, FR, v. 21, p. 469-488, 1990.

RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Utilization of floral resources by species of *Melipona* (Apidae, Meliponinae): floral preferences. **Apidologie**, Paris, FR, v. 20, p. 185-95, 1989.

RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Ecologia alimentar de abelhas sociais. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole: Brasília, DF: CNPq, 1991. 359 p.

RAMALHO, M.; SILVA, M. D.; CARVALHO, C. A. L. 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**, Londrina, v. 36, p. 38-45, 2007.

RATNIEKS, F.L.W. Heirs and spares: caste conflict and excess queen production in *Melipona* bees. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Heidelberg, v. 50, p. 467-473, 2001.

REMBOLD, H.; LACKNER, B. Vergleichenden Analyse von Weiselfuttersäften. **Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie**, Berlin, DE, v. 1, p. 299-301, 1978.

RIBEIRO, M. F. Growth in bumble bee larvae: relation between development time, mass and amount of pollen ingested. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, CA, v. 72, p. 1978-1985, 1994.

RIBEIRO, M. F. Long duration feedings and caste differentiation in *Bombus terrestris* larvae. **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 46, p. 315-322, 1999.

RIBEIRO, M. F.; ALVES, D. A. Size variation in *Schwarziana quadripunctata* queens (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Revista de Etología**, São Paulo, v. 3, p. 59-65, 2001.

RIBEIRO, M. F.; DUCHATEAU, M. J.; VELTHUIS, H. H. W. Comparison of the effects of two kinds of commercially available pollen on colony development and queen production in the bumble bee *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera, Apidae). **Apidologie**, Paris, FR, v. 27, p. 133-144, 1996.

RIBEIRO, M. F.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; SANTOS-FILHO, P. S. Exceptional high queen production in the Brazilian stingless bee *Plebeia remota*. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Amsterdam, NL, v. 38, p. 111-114, 2003.

RIBEIRO, M. F.; SANTOS-FILHO, P. S.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Size variation and egg laying performance in *Plebeia remota* queens (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, p. 1-12, 2006a.

RIBEIRO, M. F.; VELTHUIS, H. H. W.; DUCHATEAU, M. J.; VAN DER TWEEL, I. Feeding frequency and caste differentiation in *Bombus terrestris* larvae. **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 46, p. 306-314, 1999.

RIBEIRO, M. F.; WENSELEERS, T.; SANTOS-FILHO, P. S.; ALVES, D. A. Miniature queens in stingless bees: basic facts and evolutionary hypotheses. **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, p. 191-206, 2006b.

ROSA, C. A.; LACHANCE, M. A.; SILVA, J. O. C.; TEIXEIRA, A. C. P.; MARINI, M. M.; ANTONINI, Y.; MARTINS, R. P. Yeast communities associated with stingless bees. **FEMS Yeast Research**, Amsterdam, NL, v. 4, n. 3, p. 271-275, 2003.

RÖSELER, P. F. Die Kasten der sozialen Bienen. In: LINDAUER, M. (Ed.). **Informationsaufnahme und Informationsverarbeitung im lebenden Organismus**. Wiesbaden: Franz Steiner Verlag, 1975. v.3, p. 145-237.

RÖSELER, P. F. Endocrine control of polymorphism in bumble bees. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF IUSSI, 8, Wageningen, September 5-10, 1977. **Proceedings...** Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1977, p. 22-23.

RÖSELER, P. F. Größenpolymorphismus, Geschlechtsregulation und Stabilisierung der Kasten im Hummelvolk. In: SCHMIDT, G. H. (Ed.). **Sozialpolymorphismus bei Insekten**. Stuttgart: Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft MBH, 1974. p. 298-335.

RÖSELER, P. F. Juvenile hormone and queen rearing in bumble bees. In: LÜSCHER, M. (Ed.). **Phase and caste determination in insects**. Oxford: Pergamon 1976. p. 55-61.

RÖSELER, P. F. Roles of morphogenetic hormones in caste polymorphism. In: GUPTA, A. P. (Ed.). **Morphogenetic hormones of arthropods: roles in histogenesis, organogenesis, and morphogenesis**. New Brunswick: Rutgers University, 1991. pt.3, p 384-399.

RÖSELER, P. F. Unterschied in der Kastendetermination zwischen den Hummelarten *Bombus hypnorum* und *Bombus terrestris*. **Zeitschrift für Naturforschung**, Berlin, DE, v. 25b, p. 543-548, 1970.

RÖSELER, P. F.; RÖSELER, I. Morphologische und physiologische Differenzierung der Kästen bei den Hummellarten *Bombus hypnorum* un *Bombus terrestris* (L.). **Zoologischer Jarbücher (Physiologie)**, Jena, v. 78, p. 175-198, 1974.

ROUBIK, D. W. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge: Cambridge University, 1989. 514 p.

ROUBIK, D. W. Obligate necrophagy in social bee. **Science**, New York, v. 217, p. 1059-1060, 1982.

ROULSTON, T. H.; CANE, J. H.; BUCHMANN, S. L. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? **Ecological Monographs**, Durham, v. 70, n. 4, p. 617-643, 2000.

SAKAGAMI, S. F. Stingless bees. In: HERMANN, H. R. (Ed.). **Social insects**. New York: Academic, v. 3, 1982. p. 361-423.

SAKAGAMI, S. F.; ZUCCHI, R. Oviposition process in a stingless bee, *Trigona (Scaptotrigona) postica* Latreille. **Studia Entomologica**, Petrópolis, v. 6, p. 497-510, 1963.

SANTIESTEBAN-H, A. **Características físicas y químicas de las mieles de cinco especies de abejas *Apis mellifera*, *Melipona beecheii*, *Scaptotrigona pachysoma*, *Tetragona jaty* y *Plebeia* SP. (Hymenoptera, Apidae) colectadas en el Municipio de Union Juarez, Chiapas, Mexico**. Chiapas: Escuela de Ciencias Químicas-Universidade Autonoma de Chiapas, 1994. 67 p.

SANTOS-FILHO, P. S.; ALVES, D. A.; ETEROVIC, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT, A. M. P. Numerical investment in sex and caste by stingless bees (Apidae: Meliponini): a comparative analysis. **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, n. 2, p. 207-221, 2006.

SCHOENER, T. W. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 2, p. 369-404, 1971.

SEELEY, T. D. **Honeybee ecology**. New Jersey: Princeton University, 1985.

SEELEY, T. D. **The wisdom of the hive**. Cambridge: Harvard University, 1995.

SHUEL, R. W.; DIXON, S. E. The early establishment of dimorphism in the female honeybee, *Apis mellifera* L. **Insectes Sociaux**, Paris, FR, v. 7, p. 265-282, 1959.

SILVA, C. E. P.; SCHLINDWEIN, C. Fidelidade floral e características polínicas das plantas relacionadas à *Melipona scutellaris* (Hym., Apidae, Meliponini). In: CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL, 6., Fortaleza, 9-14 novembro, 2003. **Anais...** Londrina: Sociedade Entomológica do Brasil, 2003. p.193-194.

SILVA, D. L. N. Estudos bionômicos em colônias mistas de Meliponinae. **Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo**, São Paulo, v. 2, p. 7-106, 1977.

SILVA-MATOS, E. V.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. Sistemas de regulação social encontrados em abelhas altamente eussociais (Hymenoptera; Apidae, Meliponinae). In: ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 4, Ribeirão Preto, 6-9 setembro, 2000. **Anais...** Ribeirão Preto: [s.n.], 2001. v. 4, p. 95-101.

SLAA, E. J. Population dynamics of a stingless bee community in the seasonal dry lowlands of Costa Rica. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 53, p. 70-79, 2006.

SLAA, E. J.; CEVAAL, A.; SOMMEIJER, M. J. Flower constancy of three species of stingless bees

(Apidae: Meliponinae) in Costa Rica. **Proceedings of the Section of Experimental and Applied Entomology**, Amsterdam, NL, v. 8, p. 79-80, 1997.

SLAA, E. J.; RUIZ, B.; SALAS, R.; ZEISS, M.; SOMMEIJER, M. J. Foraging strategies in stingless bees: flower constancy versus optimal foraging? **Proceedings of the Section of Experimental and Applied Entomology**, Amsterdam, NL, v. 9, p. 185-190, 1998.

SLAA, E. J.; WASSENBERG, J.; BIESMEIJER, J. C. The use of field-based social information in eusocial foragers: local enhancement among nestmates and heterospecifics in stingless bees. **Ecological Entomology**, Oxford, v. 28, p. 369-379, 2003.

SLADEN, F. W. L. **The humble-bee, its life-history and how to domesticate it**. London, UK: Macmillan, 1912. 283 p.

SNOWDON, J. A.; CLIVER, D. O. Microorganisms in honey. **International Journal of Food Microbiology**, Amsterdam, NL, v. 31, p. 1-26, 1996.

SOUZA, B. A.; CARVALHO, C. A. L.; SODRÉ, G. S.; MARCHINI, L. C. Características físico-químicas de amostras de mel de *Melipona asilvai*. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, n. 5, p. 1623-1624, 2004.

SOUZA, B. A.; ROUBIK, D. W.; BARTH, M.; HEARD, T.; ENRIQUEZ, E.; CARVALHO, C.; VILLAS-BOAS, J.; MARCHINI, L. C.; LOCATELLI, J.; PERSANO-ODDO, L.; ALMEIDA-MURADIAN, L.; BOGDANOV, S.; VIT, P. Composition of stingless bee honey: setting quality standards. **Interciencia**, Caracas, v. 31, n. 12, p. 867-875, 2006.

STANLEY, R. G.; LINSKENS, H. F. **Pollen**: biology, biochemistry, management. Heidelberg: Springer-Verlag, 1974.

TAKENAKA, T.; TAKAHASHI, E. General chemical composition of the royal jelly. **Bulletin of the Faculty of Agriculture**, Tokio, JP, v. 20, p. 71-78, 1980.

TEIXEIRA, L. V.; CAMPOS, L. A. O. Produção de rainha de emergência em *Plebeia lucii* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE INSETOS SOCIAIS, 1., 2005, Belo Horizonte. **Anais...** Belo Horizonte: [s.n.], 2005. 1 CD-ROM.

TERADA, Y. **Contribuição ao estudo da regulação social em *Leurotrigona muelleri* e *Frieseomelitta varia* (Hymenoptera, Apidae)**. 1974. 96 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo, São Paulo.

TOSTES, R. O. G.; LEITE, F. E. P. Novas considerações sobre o uso tópico de açúcar e mel em feridas. **Revista Médica de Minas Gerais**, Belo Horizonte, v. 4, p. 35-39, 1994.

VAN NIEUWSTADT, M. G. L.; IRAHETA, C. E. R. Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). **Apidologie**, Paris, FR, v. 27, p. 219-228, 1996.

VELTHUIS, H. H. W.; SOMMEIJER, M. J. Roles of morphogenetic hormones in caste polymorphism in stingless bees. In: GUPTA, A. P. (Ed.). **Morphogenetic hormones of arthropods**: roles in histogenesis, organogenesis, and morphogenesis: part 3. New Brunswick: Rutgers University, 1991. p. 346-383.

VELTHUIS, H. H. W.; VAN DOORN, A. A century of advances in bumblebee domestication and the economic and environmental aspects of its commercialization for pollination. **Apidologie**, Paris, FR, v. 37, p. 421-451, 2006.

VILLAS-BÔAS, J. K.; MALASPINA, O. Physical-chemical analysis of *Melipona compressipes* and *Melipona seminigra*: honeys of Boa Vista do Ramos, Amazonas, Brazil. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON TROPICAL BEES, 8, 2004 and ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 6., 2004, Ribeirão Preto. **Proceedings...** Ribeirão Preto: Funpec, 2004. p. 729

VIT, P.; BOGDANOV, S.; KILCHENMANN, V. Composition of Venezuelan honeys from stingless bees (Apidae: Meliponinae) and *Apis mellifera*. **Apidologie**, Paris, FR, v. 25, n. 3, p. 278-288, 1994.

VIT, P.; MEDINA, M.; ENRIQUEZ, M. E. Quality standards for medicinal uses of Meliponinae honey in Guatemala, Mexico and Venezuela. **Bee World**, Cardiff, v. 85, n. 1, p. 2-5, 2004.

WASER, N. M. Foraging behavior of pollinators. In: REAL, L. (Ed.). **Pollination Biology**. New York: Academic, 1983.

WENSELEERS, T.; HART, A. G.; RATNIEKS, F. W. When resistance is useless: policing and the evolution of reproductive acquiescence in insects societies. **The American Naturalist**, Chicago, v. 164, p. 154-167, 2004.

WENSELEERS, T.; RATNIEKS, F. L.; BILLEN, J. Caste fate conflict in swarm-founding social Hymenoptera: an inclusive fitness analysis. **Journal of Evolutionary Biology**, Basel, v. 16, n. 4, p. 647-658, 2003.

WENSELEERS, T.; RATNIEKS, F. W.; RIBEIRO, M. F.; ALVES, D. A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Working-class royalty: bees beat the caste system. **Biology Letters**, Oxford, v. 1, n. 2, p. 125-128, 2005.

WHITE, D.; CRIBB, B. W.; HEARD, T. A. Flower constancy of the stingless bee *Trigona carbonaria* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Australian Journal of Entomology**, Canberra, v. 40, p. 61-64, 2001.

WILMS, W.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; ENGELS, W. Resources partitioning between highly eusocial bees and possible impact of the introduced Africanized honey bee on native stingless bees in the Brazilian Atlantic rainforest. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Amsterdam, NL, v. 31, p. 137-151, 1996.

WILMS, W.; RAMALHO, M.; WENDEL, L. Stingless bees and Africanized honey bees in the Mata Atlântica rainforest of Brazil. In: INTERNATIONAL APICULTURAL CONGRESS OF APIMONDIA, 30., 1997. **Anais...** Antwerp: Apimondia, 1997. p.167-170.

WINSTON, M. L. **A biologia da abelha**. Porto Alegre: Magister, 2003. 276 p.

WIRTZ, P. Differentiation in the honey bee larva. **Meded Landbhoogeschool**, Wageningen, n. 73/75, p. 1-155, 1973.

ZUCCHI, R. Ritualised dominance, evolution of queen-worker interactions and related aspects in stingless bees (Hymenoptera, Apidae). In: INOUE, T.; YAMANE S. (Ed.). **Evolution of insects societies**. Tokyo, JP: Hakuhin-Sha, 1993. p. 207-249.