

A POLINIZAÇÃO POR VIBRAÇÃO

Patrícia Nunes-Silva^{1,*}, Michael Hrnčir¹ & Vera Lucia Imperatriz-Fonseca²

¹ Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Av. Bandeirantes, nº 3900, Bloco 2. Ribeirão Preto, SP, Brasil. CEP: 14049-901.

² Laboratório de Abelhas, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. Rua do Matão, Travessa 14, nº 321. São Paulo, SP, Brasil. CEP: 05508-900.

E-mails: pnsilva@usp.br, michael.hrnčir@gmx.at, vlifonseca@ib.usp.br

RESUMO

A polinização é essencial para a reprodução da maioria das espécies de plantas com flores. Além disso, constitui um serviço essencial na produção de muitos alimentos. Há um tipo de polinização relativamente pouco estudado, a polinização por vibração. Neste tipo de polinização, as abelhas agarram as anteras (predominantemente com deiscência poricida) e vibram seus tórax, agitando as anteras e liberando o pólen. O estudo da polinização por vibração, principalmente de seu mecanismo, é importante para a identificação de polinizadores nativos comercialmente viáveis para culturas agrícolas que apresentam esse tipo de polinização, como por exemplo, o tomate, a beringela e o jiló.

Palavras-chave: Polinização; *Bombus*; Meliponini.

ABSTRACT

POLLINATION BY VIBRATION. Pollination is essential for the reproduction of most species of flowering plants. In addition, it is an essential service in the production of many foods. There is a kind of relatively little studied pollination, pollination by vibration. In this type of pollination, bees hold the anthers (predominantly poricidally dehiscent pollen) and vibrate their thorax, shaking the anthers and releasing pollen. The study of pollination by vibration, especially of its mechanism, it is important to identify commercially viable native pollinators for crops that exhibit this type of pollination, such as tomato, eggplant and scarlet eggplant.

Key-words: Pollination; *Bombus*; Meliponini.

RESUMEN

LA POLINIZACIÓN POR VIBRACIÓN. La polinización es esencial para la reproducción de la mayoría de las especies de plantas con flores. Además de esto, constituye un servicio esencial en la producción de muchos alimentos. La polinización por vibración, es un tipo de polinización relativamente poco estudiada. En este tipo de polinización, las abejas agarran las anteras (predominantemente con dehiscencia poricida) y hacen vibrar sus tórax, agitando las anteras y liberando el polen. El estudio de la polinización por vibración, principalmente de su mecanismo, es importante para la identificación de polinizadores nativos comercialmente viables para cultivos agrícolas que presentan ese tipo de polinización, como por ejemplo, el tomate, la berenjena y el jiló.

Palabras clave: Polinización; *Bombus*; Meliponini.

A IMPORTÂNCIA DO ESTUDO DA POLINIZAÇÃO

A polinização é um dos processos chave na manutenção da diversidade, da abundância e das

atividades dos organismos (Kevan & Viana 2003, Klein *et al.* 2007), visto que os polinizadores são essenciais para a reprodução da maioria das espécies de plantas com flores, e assim para o próprio ecossistema, pois sustentam as populações de plantas que muitos outros

animais utilizam como alimento e abrigo (Shepherd *et al.* 2003, Klein *et al.* 2007). Processos chave são chamados de serviços do ecossistema e incluem, além da polinização, outras funções ecológicas, como por exemplo, a reciclagem de nutrientes, a dispersão de sementes e o controle de pragas (Kevan & Viana 2003, Kremen *et al.* 2004, Kremen 2005, Kremen & Ostfeld 2005, Losey & Vaughan 2006, Kremen *et al.* 2007).

Apesar do estudo da biologia da polinização existir há pelo menos dois séculos (Kearns & Inouye, 1993), ainda se sabe muito pouco sobre as interações entre os polinizadores invertebrados e as plantas que eles visitam em busca de alimento (Allen-Wardell *et al.* 1998, Kevan & Viana 2003) e sobre os mecanismos de polinização realizados por eles (Klein *et al.* 2003). Estudos comparativos sobre a produção de sementes e de frutos com o controle do acesso dos polinizadores às flores fornecem dados importantes para a identificação de espécies polinizadoras chave, mas poucos estudos estão disponíveis (Klein *et al.* 2007). Assim, um dos primeiros passos para promover a conservação dos polinizadores, é incentivar estudos sobre as relações entre polinizadores e plantas economicamente importantes, o que inclui a análise do papel ecológico e econômico dos polinizadores e informações chave como o efeito da polinização na produção de frutos e sementes (Primack 1993, Torchio 1994, Allen-Wardell *et al.* 1998). As abelhas são consideradas o grupo de polinizadores mais relevante (Shepherd *et al.* 2003), sendo as mais predominantes e economicamente importantes na maioria das regiões geográficas (Kremen *et al.* 2007).

A POLINIZAÇÃO POR VIBRAÇÃO

A grande maioria das angiospermas possui anteras com deiscência longitudinal, em contrapartida a apenas 6 a 8% de espécies com deiscência poricida. Nesse tipo de deiscência o pólen sai da antera através de poros apicais (Buchmann 1983). Na floresta de *Araucaria*, no Brasil, 10% das plantas melitófilas apresentam flores com anteras poricidas (Harter *et al.* 2002). Em 1962, Michener descreveu a polinização por vibração como “um interessante método de coleta de pólen pelas abelhas em flores com anteras tubulares”. O que chamou a atenção desse pesquisador foi a produção de um som audível (“loud buzzing

sounds”) pelas abelhas durante a coleta de pólen em certas flores, principalmente de plantas do gênero *Cassia* (Leguminosae) e *Solanum* (Solanaceae).

Durante esse tipo de coleta de pólen, as abelhas usam sua musculatura torácica para vibrar as anteras e liberar o pólen, processo chamado de polinização por vibração (*buzz pollination*) (Buchmann & Hurley 1978). Apesar desse modo de polinização estar relacionado às anteras poricidas, há plantas que possuem anteras com deiscência longitudinal que são polinizadas por vibração, como algumas espécies brasileiras de Myrtaceae (Michener 1962, Buchmann & Hurley 1978, Buchmann 1983, 1985, Proença 1992, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006) e em algumas espécies de Leguminosae, como *Swartia pickelii* (Lopes & Machado 1996).

Abelhas das famílias Andrenidae, Apidae (exceto *Apis*), Colletidae, Halictidae e Megachilidae realizam a polinização por vibração (Michener 1962, Wille 1963, Buchmann & Hurley 1978, Harter *et al.* 2002 – exemplos de espécies de abelhas e as plantas que estas visitam se encontram na Tabela 1). Não se sabe se esse comportamento é instintivo (Buchmann 1985, King 1993) ou aprendido durante as primeiras visitas às flores (Michener 1962). Em flores de anteras poricidas, primeiramente, as abelhas pousam sobre as anteras da flor, curvam-se em volta ou no ápice do cone de anteras e agarram fortemente os estames. Ao contrair seus músculos torácicos, vibrações são transmitidas para as anteras através do tórax e das pernas, causando ressonância dentro dela e liberando o pólen (Buchmann & Hurley 1978) (Figuras 1 e 2). Após a visita, normalmente as anteras apresentam marcas necróticas em sua superfície (Figura 3). Estas são marcas são causadas pelas garras das pernas das abelhas quando elas se agarram nas anteras para vibrar. Além disso, algumas abelhas permanecem agarradas às flores, pelas pernas e/ou mandíbulas, enquanto limpam o pólen do corpo para armazenar em estruturas especializadas (escopas ou corbículas dependendo da espécie de abelha), o que também causa essas marcas.

Nas espécies que não apresentam as anteras poricidas em cones, mas estames separados (Figura 4), as abelhas agarram um conjunto de estames, penduram-se neles e vibram, como em *Cochlospermum regium* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006), *S. pickelii* (Lopes & Machado



Figura 1. Halictídeo (Halictidae) coletando pólen por vibração e polinizando uma flor de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill., Solanaceae).

Figure 1. Halictídeo (Halictidae) collecting pollen by vibration and pollinating a tomato flower (*Lycopersicon esculentum* Mill., Solanaceae).



Figura 3. Marcas necróticas causadas pelas visitas das abelhas no cone de anteras de *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae).

Figure 3. Necrotic brands caused by the visits of bees in the cone of anthers of the flower *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae).

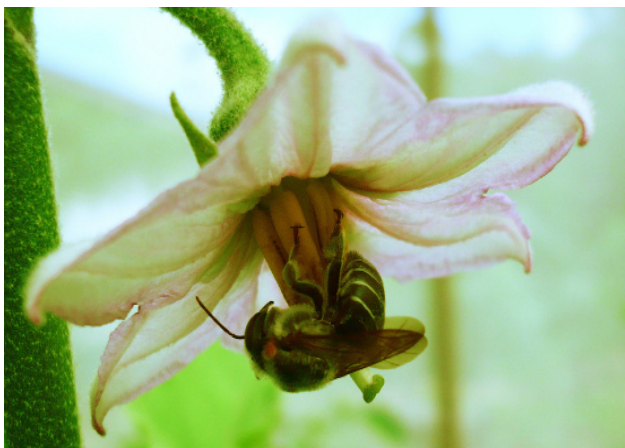


Figura 2. Abelha sem ferrão, *Melipona fasciculata* (Apidae), coletando pólen por vibração em beringela (*Solanum melongena* L., Solanaceae).

Figure 2. Stingless bee, *Melipona fasciculata* (Apidae), collecting pollen by vibration in eggplant (*Solanum melongena* L., Solanaceae).



Figura 4. Flor de *Bixa orellana* (Bixaceae), com numerosos estames com anteras de deiscência poricida.

Figure 4. Flower of *Bixa orellana* (Bixaceae), with numerous stamens with poricida dehiscence anther.

1996) e em *Bixa orellana* (urucuzeiro) (Venturieri, comunicação pessoal). Abelhas menores podem vibrar anteras individuais, tanto no caso de flores com estames separados (Figura 4) como no caso de flores com anteras em cones. Um exemplo de abelhas pequenas que vibram anteras individuais são as espécies de *Augochloropsis* que visitam as flores de

Cambessedesia hilariana (Fracasso & Sazima 2004). Em flores de *Senna*, *Cassia* e *Chamaecrista*, pequenas abelhas da família Halictidae também podem vibrar as anteras individualmente (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988), como *Senna sylvestris*, (Carvalho & Oliveira 2003). Além disso, algumas espécies de abelhas coletam pólen de anteras poricidas através

Tabela 1. Algumas espécies de abelhas e as plantas onde realizam polinização por vibração.

Table 1. Some bee species and plants in which they do pollination by vibration.

| Família | Espécie de abelha | Espécie de planta | Referência |
|------------|-------------------------|---|--|
| Andrenidae | <i>Oxaea flavescens</i> | <i>Cambessedesia hilariana</i> , <i>Chamaecrista cathartica</i> , <i>Chamaecrista glauca</i> , <i>Senna affinis</i> , <i>Senna campestris</i> , <i>Senna pendula</i> , <i>Senna rugosa</i> , <i>Senna sylvestris</i> | Carvalho & Oliveira 2003, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Fracasso & Sazima 2004 |
| | <i>Psaenythia bergi</i> | <i>Leandra sublanata</i> , <i>Tibouchina gracilis</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |

Continuação da Tabela 1. Continuation of Table I.

| | | | |
|-------------------------------|---|---|---|
| | <i>Bombus atratus</i> | <i>L. sublanata, Leandra</i> sp, <i>Miconia cinerascens, Rhynchanthera brachyrhyncha, T. gracilis, T. sellowiana, Tibouchina</i> sp, <i>S. affinis, Solanum flaccidum, S. gemellum, S. nigrescens, S. vaillantii, S. variabile, S. viarum</i> | Harter <i>et al.</i> 2002, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Bombus beaticola moshkarareppus</i> | <i>Pedicularis chamissonis</i> | Kawai & Kudo 2009 |
| | <i>Bombus bifarius</i> | <i>Dodecatheon conjugens</i> | Harder & Barclay 1994 |
| | <i>Bombus brevivillus</i> | <i>Ouratea spectabilis, S. stramonifolium, Chamaecrista desvauxii</i> | Bezerra & Machado 2003, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006, Costa <i>et al</i> 2007 |
| | <i>Bombus hypocrita sapporoensis</i> | <i>P. chamissonis</i> | Kawai & Kudo 2009 |
| | <i>Bombus melanopygus</i> | <i>D. conjugens</i> | Harder & Barclay 1994 |
| | <i>Bombus mexicanus</i> | <i>Cassia biflora, S. wendlandii</i> | Michener 1962, Wille 1963 |
| | <i>Bombus morio</i> | <i>C. hilariana, C. cathartica, C. glauca, C. desvauxii, Chamaecrista flexuosa, M. cinerascens, R. brachyrhyncha, T. gracilis, T. sellowiana, S. flaccidum, S. gemellum, S. affinis, S. pendula, S. rugosa, S. lycocarpum, S. nigrescens, S. variabile, S. sylvestris</i> | Harter <i>et al.</i> 2002, Carvalho & Oliveira 2003, Fracasso & Sazima 2004, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, 2006 |
| | <i>Bombus occidentalis</i> | <i>D. conjugens</i> | Harder & Barclay 1994 |
| | <i>Bombus sonorus</i> | <i>Solanum</i> spp. | Buchmann & Cane 1989 |
| Apidae | <i>Centris bicolor</i> | <i>M. cinerascens, S. affinis, S. variabile</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Centris dorsata</i> | <i>S. pendula, S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Centris longimana</i> | <i>S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Centris fuscata</i> | <i>M. cinerascens, C. biflora, C. desvauxii</i> | Wille 1963, Harter <i>et al.</i> 2002, Costa <i>et al</i> 2007 |
| | <i>Centris obscuriventris</i> | <i>M. cinerascens</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Centris pectoralis</i> | <i>S. affinis, S. campestris, S. pendula, S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Centris nitens</i> | <i>C. hilariana</i> | Fracasso & Sazima 2004 |
| | <i>Centris scopipes</i> | <i>S. affinis, S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Centris trigonoides</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Centris varia</i> | <i>S. campestris</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Epicharis dejeanii</i> | <i>S. flaccidum, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Epicharis elegans</i> | <i>Cassia</i> sp | Michener 1962 |
| | <i>Epicharis rustica flava</i> | <i>C. glauca, S. affinis, S. multijuga, S. pendula, S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| <i>Eufriesea violacea</i> | <i>L. sublanata, S. flaccidum, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 | |
| <i>Euglossa cordata</i> | <i>C. hilariana</i> | Fracasso & Sazima 2004 | |
| <i>Euglossa melanotricha</i> | <i>C. cathartica</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 | |
| <i>Eufriesea surinamensis</i> | <i>S. stramonifolium</i> | Bezerra & Machado 2003 | |

Continuação da Tabela 1. Continuation of Table I.

| | | | |
|--------|--|---|---|
| | <i>Eulaema tropica</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Eulaema bombiformis niveofasciata</i> | <i>Swartzia pickelii</i> | Lopes & Machado 1996 |
| | <i>Eulaema cingulata</i> | <i>S. pickelii</i> , <i>S. stramonifolium</i> | Lopes & Machado 1996, Bezerra & Machado 2003 |
| | <i>Eulaema meriana flavescens</i> | <i>S. pickelii</i> | Lopes & Machado 1996 |
| | <i>Eulaema nigrita</i> | <i>S. stramonifolium</i> | Bezerra & Machado 2003 |
| | <i>Exomalopsis fulvofasciata</i> | <i>C. desvauxii</i> , <i>C. cathartica</i> , <i>Chamaecrista laboutiaeeae</i> , <i>C. glauca</i> , <i>C. flexuosa</i> , <i>S. pendula</i> , <i>S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Florilegus atropos</i> | <i>S. campestris</i> , <i>C. cathartica</i> , <i>C.</i> <i>desvauxii</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Melipona beecheii beecheii</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Melipona bicolor schenki</i> | <i>L. sublanata</i> , <i>L. xanthocoma</i> , <i>M.</i> <i>cinerascens</i> , <i>R. brachyrhyncha</i> , <i>T.</i> <i>gracilis</i> , <i>T. sellowiana</i> , <i>Cyphomandra</i> <i>corymbiflora</i> , <i>S. gemellum</i> , <i>S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Melipona marginata obscurio</i> | <i>L. sublanata</i> , <i>M. cinerascens</i> , <i>M.</i> <i>hyemalis</i> , <i>T. gracilis</i> , <i>T. sellowiana</i> , <i>C. corymbiflora</i> , <i>S. gemellum</i> , <i>S.</i> <i>nigrescens</i> , <i>S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Melipona quadrifasciata</i> | <i>M. cinerascens</i> , <i>S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Melipona quinquefasciata</i> | <i>S. sylvestris</i> | Carvalho & Oliveira 2004 |
| | <i>Melipona scutellaris</i> | <i>S. stramonifolium</i> , <i>S. pickelii</i> | Lopes & Machado 1996, Bezerra & Machado 2003 |
| | <i>Paratetrapedia maculata</i> | <i>S. flaccidum</i> , <i>S. vailantii</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Thygater analis</i> | <i>S. gemellum</i> , <i>S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| Apidae | <i>Thygater luederwaldti</i> | <i>Tibouchina</i> sp | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Thygater sordidipennis</i> | <i>S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Xylocopa (Megaxylocopa) fimbriata</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Xylocopa (Neoxylocopa) gualanensis</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Xylocopa (Schonherria) barbatula</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Xylocopa (Schonherria) muscaria</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Xylocopa macrops</i> | <i>S. pendula</i> , <i>S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Xylocopa (Schonherria) subvirescens</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Xylocopa artifex</i> | <i>R. brachyrhyncha</i> , <i>S. vailantii</i> , <i>S.</i> <i>variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Xylocopa bimaculata</i> | <i>R. brachyrhyncha</i> , <i>T. gracilis</i> , <i>S.</i> <i>variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Xylocopa brasilianorum</i> | <i>C. corymbiflora</i> , <i>R. brachyrhyncha</i> , <i>S. affinis</i> , <i>S. pendula</i> , <i>S. flaccidum</i> , <i>S.</i> <i>variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002, Carvalho & Oliveira 2003, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Xylocopa ciliata</i> | <i>S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Xylocopa frontalis</i> | <i>Cassia</i> sp, <i>S. affinis</i> , <i>S. rugosa</i> , <i>S.</i> <i>campestris</i> | Michener 1962, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Xylocopa funesta</i> | <i>M. cinerascens</i> , <i>S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Xylocopa haematospila</i> | <i>M. cinerascens</i> , <i>C. corymbiflora</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Xylocopa macrops</i> | <i>S. pendula</i> , <i>S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Xylocopa ordinaria</i> | <i>S. affinis</i> , <i>S. multijuga</i> , <i>S. pendula</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Xylocopa suspecta</i> | <i>S. pickelii</i> , <i>S. stramonifolium</i> | Lopes & Machado 1996, Bezerra & Machado 2003 |

Continuação da Tabela 1. Continuation of Table I.

| | | | |
|------------|-------------------------------------|--|--|
| Apidae | <i>Xylocopa virescens autorum</i> | <i>S. affinis, S. pendula, S. rugosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Bicolletes iheringia</i> | <i>L. sublanata, M. cinerascens, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| Colletidae | <i>Colletes rugicollis</i> | <i>S. nigrescens</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Ptiloglossa arizonensis</i> | <i>Solanum</i> spp | Buchmann & Cane 1989 |
| Halictidae | <i>Ptiloglossa hemileuca</i> | <i>C. glauca</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Augochlora (A.) chyphogastra</i> | <i>L. sublanata, S. gemellum, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochlora (A.) tantilla</i> | <i>L. sublanata, R. brachyrhyncha, S. gemellum, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochlora (O.) semiramis</i> | <i>R. brachyrhyncha, T. gracilis</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis aurifluens</i> | <i>C. flexuosa</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Augochloropsis caeruleans</i> | <i>T. sellowiana, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis chloera</i> | <i>L. sublanata, M. cinerascens, T. gracilis</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis cleopatra</i> | <i>L. sublanata, M. cinerascens, R. brachyrhyncha, T. gracilis, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis cognata</i> | <i>M. cinerascens, T. gracilis, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis cupreola</i> | <i>R. brachyrhyncha, T. gracilis, T. sellowiana</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis discors</i> | <i>S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis euterpe</i> | <i>R. brachyrhyncha, T. gracilis</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis ignita</i> | <i>C. biflora</i> | Wille 1963 |
| | <i>Augochloropsis paranensis</i> | <i>L. sublanata, R. brachyrhyncha, C. corymbiflora, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis sparsilis</i> | <i>L. sublanata, L. xanthocoma, M. cinerascens, R. brachyrhyncha, T. gracilis</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis sympleres</i> | <i>M. cinerascens, T. gracilis, S. iraniense, S. variabile</i> | Harter <i>et al.</i> 2002 |
| | <i>Augochloropsis smithiana</i> | <i>S. pendula, C. desvauxii</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988 |
| | <i>Pseudaugochloropsis graminea</i> | <i>C. glauca, C. desvauxii, O. spectabilis, S. affinis, S. pendula, S. campestris, S. lycocarpum</i> | Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006 |
| | <i>Pseudaugochlora gramineae</i> | <i>S. sylvestris</i> | Carvalho & Oliveira 2003 |

de “ordenha” (*milking* ou *biting* - Wille 1963, Thorp 2000), ou seja, introduzem a probóscide através dos poros para retirar o pólen ou ainda fazem buracos nas anteras e então retiram o pólen com a probóscide (Figura 5), como *Trigona spinipes* (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1988, Carvalho & Oliveira 2003). Algumas, normalmente do gênero *Plebeia* ou *Tetragonisca*, ainda coletam o pólen remanescente na superfície das flores (*cleaning*) (Wille 1963, Thorp 2000, Harter *et al.* 2002, Bezerra & Machado 2003, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

A física da retirada do pólen por vibração foi estudada em mais detalhe em plantas comestíveis

como o tomate (DeTar *et al.* 1968), *Symphytum officinale* (confrei) e *Actinidia deliciosa* (kiwi), as duas últimas polinizadas por *Bombus hortorum* e *B. terrestris* (King 1993), e também em espécies não cultivadas, como flores de *Solanum* polinizadas por vibração por *Ptiloglossa arizonensis* e *B. sonorus* (Buchmann & Cane 1989). Outro exemplo é *S. laciniatum*, que é polinizada por *B. terrestris* (King & Buchmann 1996). Assume-se que para as abelhas causarem a liberação do pólen seja necessário que as vibrações produzidas tenham a frequência natural das anteras (frequência com a qual as anteras vibrariam na ausência de uma força oposta) (Corbet *et al.* 1988).

Como as anteras das flores de diferentes espécies possuem variados tamanhos, taxas de umidade e quantidades de pólen, espera-se que suas frequências naturais variem também (King 1993).

Harder & Barclay (1994) sugerem que as anteras poricidas apresentam mecanismos de liberação de pólen que restringem a retirada de todos os grãos em uma única visita e faz com que seja liberada somente uma pequena porcentagem, liberando-o continuamente durante um período de tempo. Dessa maneira, esse mecanismo garante a visita de vários polinizadores, promovendo maior sucesso na dispersão do pólen. Esses pesquisadores constataram que nas flores de *Dodecatheon conjugens* as abelhas *Bombus* produzem vibrações com frequências de $\leq 400\text{Hz}$ e retiram significativamente menos pólen do que vibrações com frequências de 450-1000Hz, produzidas artificialmente. Deste modo, em última análise, o mecanismo de liberação de pólen estaria baseado na frequência de vibração do visitante. Entretanto, King & Buchmann (1996) ao estudar o mecanismo de liberação de pólen em *Solanum laciniatum* concluíram que ele funciona a partir da desidratação gradual do fluido do tapete das partes inferiores (internas) da antera e não está relacionado a uma mudança na frequência natural dos estames, já que suas frequências naturais não mudaram conforme a antera abria, liberava o pólen ou envelhecia. King & Lengoc (1993) relacionam a liberação do pólen principalmente à desidratação da camada de trífina que envolve os grãos de pólen. Para se concluir se esse

mecanismo é baseado na frequência da vibração ou na desidratação das anteras, é necessário avaliar esses dois parâmetros simultaneamente em outras espécies de plantas. É possível que tanto as frequências de vibrações quanto a desidratação das anteras suportem esse mecanismo.

Apesar de não haver estudos que comprovem que abelhas maiores são melhores na polinização por vibração do que abelhas menores, esse fato aparece como uma premissa nos estudos sobre esse tipo de polinização, pois a força das vibrações geralmente é relacionada ao tamanho da abelha, visto que a força é igual à massa multiplicada pela aceleração. No entanto, Nunes-Silva *et al* 2008 em um estudo sobre a capacidade vibratória das abelhas sem ferrão – utilizando a metodologia de Hrncir *et al.* (2008), Figura 6 – mostrou que as vibrações produzidas por sete espécies de tamanhos diferentes são parecidas em relação à frequência principal e velocidade da vibração, indicando que as mesmas podem possuir eficiências de polinização similar. Dessa maneira, apesar de serem necessários estudos comparativos, é possível que abelhas menores sejam tão eficientes em vibrar flores quanto as abelhas maiores. Desta maneira, a eficiência como polinizador dependerá de outras características comportamentais relacionadas ao forrageamento – como a frequência de visitas as flores, que está relacionada à quantidade de grãos de pólen transferidos para o estigma e que deve ser compatível com a necessidade da planta (ex. Morandin *et al.* 2001a, 2001b, Palma *et al.* 2008), o horário da



Figura 5. Modos de coleta de pólen diferentes da vibração em flores com anteras poricidas. a) espécie de abelha não identificada coletando pólen através do poro do cone de anteras de *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae). b) abelha sem ferrão (Meliponini) coletando pólen através de um orifício, feito com suas mandíbulas, na parede externa da antera de *L. esculentum*.

Figure 5. Other ways of pollen collecting than vibration from flowers with poricida anthers. a) unidentified bee species collecting pollen through the anthers cone pore of *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae). b) stingless bees (Meliponini) collecting pollen through a hole made with its jaws on the anther outside wall of *L. esculentum*.

visita (ex. Del Sarto *et al.* 2005), que deve coincidir com o período de receptividade do estigma das flores (Kearns & Inouye 1993), e tamanho e comportamento do visitante durante a coleta, que devem ser adequados para contatar o estigma das flores visitadas.

A POLINIZAÇÃO POR VIBRAÇÃO E AS CULTURAS AGRÍCOLAS

A polinização por vibração é particularmente relevante para o cultivo de espécies da família Solanaceae, como, por exemplo, o tomate (*Lycopersicon esculentum* Miller), a beringela (*Solanum melongena* L.), o jiló (*S. gilo* Raddi) e pimentas e pimentões (*Capsicum* spp.) (Raw 2000). O tomate é auto-fecundado, entretanto, para as flores liberarem o pólen, é necessária a vibração das anteras (Buchmann 1983). Em alguns casos, o vento pode vibrar as anteras e promover a deposição de pólen no estigma da própria flor, no entanto, se não houver vento, não haverá polinização e dessa maneira, a visita de insetos polinizadores é fundamental (McGregor 1976).

Muitos estudos foram realizados sobre a utilização das abelhas *Bombus* na polinização de tomates (ex. Banda & Paxton 1991, Dogterom *et al.* 1998, Morandin *et al.* 2001a, 2001b, Kevan *et al.* 1991). Em geral, se considera as abelhas *Bombus* os melhores polinizadores de tomate, entretanto, outras espécies de abelhas têm se mostrado eficientes, como *Melipona quadrifasciata* (Del Sarto *et al.* 2005, Bispo dos Santos *et al.* 2009), *Nannotrigona perilampoides* (Cauich *et al.* 2004, Palma *et al.* 2008), *Xylocopa (Lestis)* spp (Hogendoorn *et al.* 2000) e *Amegila chlorocyanea* (Hogendoorn *et al.* 2006). Os estudos comparativos entre *B. impatiens* e *N. perilampoides* mostram que, apesar de *N. perilampoides* ser eficiente na polinização de tomate, *B. impatiens* é mais eficiente em relação à quantidade, tamanho e número de semente dos frutos produzidos (Palma *et al.* 2008). Segundo Morandin *et al.* (2001b), o tamanho do tomate, depende de quanto pólen é transferido para o estigma.

Outras solanáceas agrícolas também já foram estudadas (ex. pimentão – McGregor 1976, Free 1993, Shipp *et al.* 1994, Jarlan *et al.* 1997, Raw 2000, Dag & Kammer 2001, Cruz *et al.* 2005, Serrano & Guerra-Sanz 2006; e beringela – Free 1975, Abak *et al.* 2000, Gemmill-Herren & Ochieng 2008).

No Brasil, a utilização de abelhas sem ferrão para polinização de culturas agrícolas é praticamente inexistente. Um dos motivos é a indisponibilidade de colônias em larga escala (Cortopassi-Laurino *et al.* 2006). Estudos têm sido feitos para avaliar a eficiência e a potencialidade de diferentes espécies de abelhas sem ferrão na polinização de diferentes culturas agrícolas, em campo aberto e em casas de vegetação, porém o conhecimento sobre esse tópico no país ainda é pequeno (Imperatriz-Fonseca *et al.* 2006, Slaa *et al.* 2006).

CONCLUSÕES

Segundo Klein *et al.* (2007), o estudo comparativo de diferentes espécies na polinização de culturas agrícolas é muito importante para revelar espécies polinizadoras chave. No caso específico da polinização por vibração, os estudos que abordaram seus aspectos físicos concentraram-se no mecanismo de saída do pólen da antera e nas características qualitativas (exemplos: velocidade, aceleração, frequência) e quantitativas (magnitude dos aspectos qualitativos) das vibrações transmitidas para a planta que tornam possível a saída do pólen. Harder & Barclay (1994) apontam que para esclarecer esse mecanismo é necessário identificar as frequências das vibrações as quais diversas espécies de plantas estão sujeitas e que as abelhas são capazes de produzir. A utilização da técnica desenvolvida por Hrcir *et al.* (2008) (Figura 6), que consiste em gravar a vibração das abelhas



Figura 6. Metodologia de Hrcir *et al.* (2008) para medir a vibração de irritação (vibração realizada pelas abelhas quando presas em uma “força”) em abelhas (annoyance buzzing). O ponto vermelho brilhante é o reflexo do raio emitido pelo vibrômetro a laser. Abelha: *Melipona rufiventris*.

Figure 6. Method described by Hrcir *et al.* (2008) for measuring thoracic vibrations of bees during “annoyance buzzing” (vibrations generated by the bees when tethered by a sling around the neck). The bright red dot is the reflection of the laser-beam from the laser vibrometer.
Bee: *Melipona rufiventris*

com um vibrômetro a laser enquanto estão presas por uma “força”, pode ajudar na avaliação das vibrações que as abelhas são capazes de produzir (Nunes-Silva *et al.* 2008). Em estudos anteriores, foram utilizados acelerômetros que são pendurados nos estiletes ou anteras (ex. King 1993, King & Lengoc 1993, King & Buchmann 1995, 1996). O uso do vibrômetro a laser permite a mensuração das vibrações transmitidas para as anteras, sem adicionar peso ao conjunto e assim mudar as características físicas deste. Não é possível utilizar o acelerômetro em abelhas, sendo então utilizadas gravações do som emitido pela abelha durante a visita com microfones (ex. King & Lengoc 1993, Harder & Bayclay 1994). No entanto, essas gravações só fornecem a frequência da vibração, enquanto as gravações realizadas com o vibrômetro a laser também informam a velocidade das vibrações.

Nenhum dos estudos sobre o mecanismo da polinização por vibração abordou a importância das características físicas da vibração, como frequência e velocidade, na produção de frutos, ou seja, se as diferentes espécies de abelhas produzem vibrações diferentes e se estas resultam em uma diferença na qualidade ou quantidade de frutos produzidos. Assim, a avaliação do papel das características físicas das vibrações das abelhas nas características dos frutos produzidos pode indicar quais espécies são mais indicadas para determinadas culturas agrícolas, juntamente com outros aspectos comportamentais já citados, bem como com a biologia floral e sistema reprodutivo da espécie de planta. No Brasil, é necessário expandir o conhecimento sobre as interações entre as abelhas nativas e plantas silvestres e agrícolas, pois esse conhecimento proporciona bases científicas para a tomada de decisões em relação à conservação dos polinizadores e também fornece novas alternativas para a agricultura. A polinização por vibração também está incluída nesse contexto.

AGRADECIMENTOS: Apoio da FAPESP (07/03864-5, 06/50809-7 e 04/15801-0) e ao revisor anônimo desse manuscrito pelas ótimas sugestões.

REFERÊNCIAS

- ABAK, K.; OZDOGAN, A.O.; DASGAN, H.Y.; DERIN, K. & KAFTANOGLU, O. 2000. Effectiveness of bumble bees as pollinators for eggplants grown in unheated greenhouses. *Acta Horticulturae* 514: 197-203.
- ALLEN-WARDELL, G.; BERNHARDT, P.; BURQUEZ, A.; BUCHMANN, S.; CANE, J.; COX, P.A.; DALTON, V.; FEINSINGER, P.; INGRAM, M.; INOUE, D.; JONES, C.E.; KENNEDY, K.; KEVAN, P.; KOPOWITZ, H.; MEDELLIN, R.; MEDELLIN-MORALES, S.; NABHAN, G.P.; PAVLIK, B.; TEPEDINO, V.; TORCHIO, P. & WALKER, S. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12(1): 8-17.
- BANDA, H.J. & PAXTON, R.J. 1991. Pollination of greenhouse tomatoes by bees. *Acta Horticulturae*, 288: 194-198.
- BEZERRA, E.L.S. & MACHADO, I.C. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica, Pernambuco. *Acta Botânica Brasileira*, 17(2): 247-257.
- BISPO DOS SANTOS, S.A.; ROSELINO, A.C.; HRNCIR, M. & BEGO, L.R. 2009. Pollination of tomatoes by the stingless bee *Melipona quadrfasciata* and the honey bee *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Genetics and Molecular Research*, 8(2): 751-757.
- BUCHMANN, S.L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. Pp.73-113. In: C.E. Jones & R.J. Little (eds). Handbook of Experimental Pollination Biology. Scientific and Academic Editions, Van Nostrand Reinhold, New York. 558p.
- BUCHMANN, S.L. 1985. Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 58(3): 517-525.
- BUCHMANN, S.L. & CANE, J.H. 1989. Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. *Oecologia*, 81: 289-294.
- BUCHMANN, S.L. & HURLEY, J.P. 1978. A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. *Journal of Theoretical Biology*, 72: 639-657.
- BUCHMANN, S.L.; JONES, C.E. & COLIN, L.J. 1977. Vibratile pollination of *Solanum douglasii* and *Solanum xantii* (Solanaceae) in Southern California. *The Wasmann Journal of Biology*, 35: 1-25.
- CARVALHO, D.A. & OLIVEIRA, P.E. 2003. Biologia reprodutiva e polinização de *Senna sylvestris* (Vell.) H.S. Irwin &

- Barneby (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Revista Brasileira de Botânica*, 26(3): 319-328.
- CAUICH, O.; QUEZADA-EUÁN, J.J.G.; MACIAS-MACIAS, J.O.; REYES-OREGEL, V.; MEDINA-PERALTA, S. & PARRA-TABLA, V. 2004. Behavior and pollination efficiency of *Nannotrigona perilampoides* (Hymenoptera: Meliponini) on greenhouse tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) in subtropical México. *Journal of Economic Entomology*, 97(2): 172-179.
- CORBET, S.A.; CHAPMAN, H. & SAVILLE, N. 1988. Vibratory pollen collection and flower form: bumble-bees on *Actinidia*, *Symphytum*, *Borago* and *Polygonatum*. *Functional Ecology*, 2(2): 147-155.
- CORTOPASSI-LAURINO, M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; ROUBIK, D.W.; DOLLIN, A.; HEARD, T.; AGUILAR, I.; VENTURIERI, G.C.; EARDLEY, C. & NOGUEIRA-NETO, P. 2006. Global meliponiculture: challenges and opportunities. *Apidologie*, 37: 275-292.
- COSTA, C.B.N.; LAMBERT, S.M.; BORBA, L.E. & QUEIROZ, L.P. 2007. Post-zygotic Reproductive Isolation Between Sympatric Taxa in the *Chamaecrista desvauxii* Complex (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Annals of Botany*, 99: 625-635.
- CRUZ, D.O.; FREITAS, B.M.; SILVA, L.A. DA; SILVA, E.M.S. DA & BOMFIM, I.G.A. 2005. Pollination efficiency of the stingless bee *Melipona subnitida* on greenhouse sweet pepper. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 40(12): 1197-1201.
- DAG, A. & KAMMER, Y. 2001. Comparison between the effectiveness of honey bee (*Apis mellifera*) and bumble bee (*Bombus terrestris*) as pollinators of greenhouse sweet pepper (*Capsicum annuum*). *American Bee Journal*, 141: 447-448.
- DEL SARTO, M.C.L.; PERUQUETTI, R.C. & CAMPOS, L.A.O. 2005. Evaluation of the neotropical bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera: Apidae) as pollinator of greenhouse tomatoes. *Journal of Economic Entomology*, 98(2): 260-266.
- DETAR, W.R.; HAUGH, C.G. & HAMILTON, J.F. 1968. Acoustically forced vibration of greenhouse tomato blossoms to induce pollination. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, 11(5): 731-735, 738.
- DOGTEROM, M.H.; MATTEONI, J.A. & PLOWRIGHT, R.C. 1998. Pollination of greenhouse tomatoes by the north American *Bombus vosnesenski* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology*, 91(1): 71-75.
- FRACASSO, C.A. & SAZIMA, M. 2004. Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) D.C. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade, comportamento e frequência de visitas de abelhas. *Revista Brasileira de Botânica*, 27(4): 797-804.
- FREE, J.B. 1975. Pollination of *Capsicum frutescens* L., *Capsicum annuum* L. and *Solanum melongena* L. (Solanaceae) in Jamaica. *Tropical Agriculture*, 52(4):353-357.
- FREE, J.B. 1993. *Insect pollination of crops* (Second Edition). Academic Press, London. 684p.
- GEMMILL-HERREN, B. & OCHIENG, A.O. 2008. Role of native bees and natural habitats in eggplant (*Solanum melongena*) pollination in Kenya. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 127(1-2): 31-36.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988. Evolution of flower structure and pollination in Neotropical Cassinae (Caesalpinioideae) species. *Phyton* (Austria) 28(2): 293-320.
- GOTTSBERGER, G. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 2006. *Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation. Vol. II. Pollination and seed dispersal* (First Edition). Reta Verlag, Ulm. 384 p.
- HARDER, L.D. & BARCLAY, R.M.R. 1994. The functional significance of poricidal anthers and buzz pollination: controlled pollen removal from *Dodecatheon*. *Functional Ecology*, 8(4): 509-517.
- HARTER, B.; LEISTIKOW, C.; WILMS, W.; TRUYLIO, B. & ENGELS, W. 2002. Bees collecting pollen from flowers with poricidal anthers in a south Brazilian *Araucaria* forest: a community study. *Journal of Apicultural Research*, 40 (1-2): 9:16.
- HOGENDOORN, K; STEEN, Z. & SCHWARZ, M.P. 2000. Native Australian carpenter bees as a potential alternative to introducing bumble bees for tomato pollination in greenhouses. *Journal of Apicultural Research*, 39(1-2): 67-74.
- HOGENDOORN, K.; GROSS, C.L.; SEDGLEY, M. & KELLER, M.A. 2006. Increased tomato yield through pollination by native Australian *Amegilla chlorocyanea* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of Economic Entomology*, 99(3): 829-833.
- HRNCIR, M.; GRAVEL, A.I.; SCHORKOPF, D.L.P.; SCHMIDT, V.M.; ZUCCHI, R. & BARTH, F.G. 2008. Thoracic vibrations

- in stingless bees (*Melipona seminigra*): resonances of the thorax influence vibrations associated with flight but not those associated with sound production. *Journal of Experimental Biology*, 211: 678-685.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.; SARAIVA, A.M. & DE JONG, D. 2006. *Bees as pollinators in Brazil: assessing the status and suggesting best practices*. Holos Editora, Ribeirão Preto, SP. 112p.
- JARLAN, A.; OLIVEIRA, D. DE & GINGRAS, J. 1997. Pollination of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) in greenhouse by the syrphid fly *Eristalis tenax* L. *Acta Horticulturae (ISHS)*, 437: 335-340.
- KAWAI, Y. & KUDO, G. 2009. Effectiveness of buzz pollination in *Pedicularis chamissonis*: significance of multiple visits by bumblebees. *Ecological Research*, 24: 215-223.
- KEARNS, C.A. & INOUE, D. 1993. *Techniques for pollinations biologists*. University Press of Colorado, Niwot. 579p.
- KEVAN, P.G. & VIANA, B.F. 2003. The global decline of pollination services. *Biodiversity*, 4(4): 3-8.
- KEVAN, P.G.; STRAVER, W.A.; OFFER, M. & LAVERTY, T.M. 1991. Pollination of greenhouse tomatoes by bumble bees in Ontario. *Proceedings of The Entomological Society Of Ontario*, 122: 15-19.
- KING, M.J. 1993. Buzz foraging mechanism of bumble bees. *Journal of Apicultural Research*, 32(1): 41-49.
- KING, M.J. & BUCHMANN, S.L. 1995. Bumble bee-initiated vibration release mechanism of *Rhododendron* pollen. *American Journal of Botany*, 82(11): 1407-1411.
- KING, M.J. & BUCHMANN, S.L. 1996. Sonication dispensing of pollen from *Solanum laciniatum* flowers. *Functional Ecology*, 10: 449-456.
- KING, M.J. & LENGOC, L. 1993. Vibratory pollen collection dynamics. *Transactions of the ASAE*, 36(1): 135-140.
- KLEIN, A.M.; VAISSIÈRE, B.E.; CANE, J.H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNINGHAM, S.A.; KREMER, C. & TSCHARNTKE, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274(1608): 303-313.
- KLEIN, A.M.; STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 270(1518): 955-961.
- KREMEN, C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters*, 8: 468-479.
- KREMEN, C. & OSTFELD, R.S. 2005. A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(10): 540-548.
- KREMEN, C.; WILLIAMS, N.M.; BUGG, R.L.; FAY, J.P. & THORP, R.W. 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters*, 7: 1109-1119.
- KREMEN, C.; WILLIAMS, N.M.; AIZEN, M.A.; GEMMILL-HERREN, B.; LEBUHN, G.; MINCKLEY, R.; PACKER, L.; POTTS, S.G.; ROULSON, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; VÁZQUEZ, D.P.; WINFREE, R.; ADAMS, L.; CRONE, E.E.; GREENLEAF, S.S.; KEITT, T.H.; KLEIN, A.M.; REGETZ, J. & RICKETTS, T.H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10: 299-314.
- LOPES, A.V.F. & MACHADO, I.C.S. 1996. Biologia floral de *Swartia pickelli* Killip ex Ducke (Leguminosae-Papilionoideae) e sua polinização por *Eulaema* spp. (Apidae-Euglossini). *Revista Brasileira de Botânica* 19(1): 17-24.
- LOSEY, J.E. & VAUGHAN, M. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*, 56(4): 311-323.
- MCGREGOR, S.E. 1976. *Insect pollination of cultivated crop plants*. USDA, Washington, DC. 411p.
- MICHENER, C.D. 1962. An interesting method of pollen collecting by bees from flowers with tubular anthers. *Revista de Biologia Tropical*, 10(2): 167-175.
- MORANDIN, L.A.; LAVERTY, T.M. & KEVAN, P.G. 2001a. Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) activity and pollination levels in commercial tomato greenhouses. *Journal of Economic Entomology* 94(2): 462-467.
- MORANDIN, L.A.; LAVERTY, T.M. & KEVAN, P.G. 2001b. Effect of bumble bee (Hymenoptera: Apidae) pollination intensity on the quality of greenhouse tomatoes. *Journal of Economic Entomology* 94(1): 172-179.

NUNES-SILVA, P.; HRNCIR, M. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2008. Thoracic vibrations in stingless bees: is body size important for an efficient buzz pollination? Pp. 2033. *In*: XXIII International Congress of Entomology. Durban, South Africa. 2440p.

PALMA, G.; QUEZADA-EUÁN, J.J.G.; REYES-OREGEL, V.; MELÉNDEZ, V. & MOO-VALLE, H. 2008. Production of greenhouse tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) using *Nannotrigona perilampoides*, *Bombus impatiens* and mechanical vibration (Hym.: Apoidea). *Journal of Applied Entomology* 132: 79-85.

PRIMACK, R.B. 1993. *Essentials of conservation biology* (First Edition). Sinauer Associates Inc., Massachusetts, 564p.

PROENÇA, C.E. 1992. Buzz pollination – older and more widespread than we think? *Journal of Tropical Ecology*, 8: 115-120.

RAW, A. 2000. Foraging behaviour of wild bees at hot pepper flowers (*Capsicum annum*) and its possible influence on cross pollination. *Annals of Botany*, 84: 487-492.

SERRANO, A.R. & GUERRA-SANZ, J.M. 2006. Quality fruit improvement in sweet pepper culture by bumblebee pollination. *Scientia Horticulturae*, 110: 160-166.

SHEPERD, M.; BUCHMANN, S.L.; VAUGHAN, M. & BLACK, SH. 2003. *Pollinator Conservation Handbook*. The Xerces Society, Portland, Oregon. 145p.

SLAA, E.J.; SANCHEZ, L.A.; MALAGODI-BRAGA, K.S. & HOFSTEDÉ, F.E. 2006. Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie*, 37: 293-315.

SHIPP, J.L.; WHITFIELD, G.H. & PAPADOPOULOS, A.P. 1994. Effectiveness of bumble bee, *Bombus impatiens* Cr. (Hymenoptera: Apidae), as a pollinator of greenhouse sweet pepper. *Scientia Horticulturae*, 57: 29-39.

THORP, R.W. 2000. The collection of pollen by bees. *Plant Systematics and Evolution*, 222: 211-223.

TORCHIO, P.F. 1994. The present status and future prospects of non social bees as crop pollinators. *Bee World*, 75: 49-53.

WILLE, A. 1963. Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Revista de Biologia Tropical*, 11(2): 205-210.

Submetido em 31/08/2009

Aceito em 18/12/2009