



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

RUBEM CLÁUDIO SIMÕES VIEIRA

**USO DE RECURSOS POLÍNICOS POR *Melipona scutellaris* E *Tetragonisca angustula*
(MELIPONINI, APIDAE) EM UMA MESMA ÁREA DE FORRAGEIO.**

RECIFE, 2023

RUBEM CLÁUDIO SIMÕES VIEIRA

**USO DE RECURSOS POLÍNICOS POR *Melipona scutellaris* E *Tetragonisca angustula*
(MELIPONINI, APIDAE) EM UMA MESMA ÁREA DE FORRAGEIO.**

Dissertação apresentada ao curso de pós-graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.
Área de Concentração: Biologia Animal.

Orientador: Prof^o. Dr. Artur Campos Dália Maia
Co-orientador: Prof^o. Dr. Airton Torres Carvalho

RECIFE, 2023

Catálogo na Fonte:
Bibliotecária Natália Nascimento, CRB4/1743

Vieira, Rubem Cláudio Simões.

Uso de recursos polínicos por *Melipona scutellaris* e *Tetragonisca angustula* (Meliponini, apidae) em uma mesma área de forrageio. / Rubem Cláudio Simões Vieira. – 2023.

45 f. : il., fig.

Orientador: Artur Campos Dália Maia.

Coorientador: Airton Torres Carvalho.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia animal, 2023.

Inclui referências.

1. Forrageio - conservação. 2. Coexistência de espécies. 3. Partilha de recursos. I. Maia, Artur Campos Dália.(Orient.). II. Carvalho, Airton Torres. (Coorient.). III. Título.

Rubem Cláudio Simões Vieira

**USO DE RECURSOS POLÍNICOS POR *Melipona scutellaris* E *Tetragonisca angustula*
(MELIPONINI, APIDAE) EM UMA MESMA ÁREA DE FORRAGEIO.**

Dissertação apresentada ao curso de pós-graduação em Biologia Animal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.
Área de Concentração: Biologia Animal.

Aprovado em: 16/08/2023.

BANCA EXAMINADORA

Simão Dias Vasconcelos (Interno – UFPE);

Camila Maia Silva (Externa – FEA/USP);

Maria Teresa Aureliano Buril Vital (Externa – UFRPE).

**Dedico este trabalho aos meus pais,
que sempre me apoiaram,
acreditaram em mim e me deram força.**

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela Bolsa concedida para a realização deste trabalho, e ao PPGBA – UFPE pela oportunidade de trabalhar com o que amo;

Agradeço ao meu professor, co-orientador e amigo, Airton Carvalho por me apresentar às abelhas sem ferrão e aos seus pais por terem me recebido de portas abertas. Esse trabalho não seria possível sem seus ensinamentos e as abelhas;

Agradeço ao professor Artur Maia, por aceitar orientar este trabalho e a minha colega Catarina Correia pela companhia durante essa jornada;

Agradeço ao Laboratório de Ecologia Química (DQF – UFPE) e Júlio, pelo acolhimento e aparelho laboratorial que permitiram desenvolver este trabalho;

Agradeço aos meus pais que sempre me deram todo o apoio moral, emocional e financeiro que precisei, acreditando em mim em momentos que eu mesmo não acreditei.

Agradeço a minha avó, por toda a ajuda que me deu nos últimos anos;

Por fim, agradeço a todos os meus amigos e familiares próximos que de alguma forma fizeram parte dessa jornada.

RESUMO

As abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini) constituem o mais diverso grupo de abelhas sociais, com distribuição em regiões tropicais e subtropicais. No Brasil, a perda de habitats naturais e a introdução de *Apis mellifera*, generalista no uso de recursos polínicos e que forma grandes colônias, são os principais obstáculos à conservação desses insetos. Neste sentido, a meliponicultura é um importante aliado aos esforços conservacionistas. Entendendo que a disponibilidade de recursos pode moldar a coexistência espaciotemporal dos organismos, o presente trabalho objetivou analisar se duas espécies de abelhas sem ferrão morfologicamente distintas, quando criadas na mesma área de forrageio, utilizam-se das mesmas plantas polínicas, indicando competição por um recurso limitante. Foram identificados 29 morfotipos polínicos, sendo 20 em *Mellipona scutellaris* e 21 em *Tetragonisca angustula*. Nossos resultados mostram que as duas espécies observadas utilizam diferentes fontes de recursos ($p < 0,001$; ANOSIM), o que provavelmente se deve a diferenças morfológicas (i.e., tamanho corporal). Operárias de *M. scutellaris*, por serem maiores e voarem mais alto, podem acessar fontes de pólen inacessíveis às operárias de *T. angustula*. Além disso, é provável que os recursos polínicos coletados por *M. scutellaris* não estejam disponíveis para *T. angustula* devido à atividade forrageadora em horários distintos, com a primeira espécie sendo mais ativa pela manhã e a segunda pela tarde. Esses resultados reforçam a viabilidade da coexistência dessas espécies em uma mesma área de criação, sem impactos negativos na produção do meliponicultor ou na subsistência dos ninhos.

Palavras-chave: Forrageio; Conservação; Coexistência de espécies; Partilha de recursos.

ABSTRACT

The stingless bees (Apidae, Meliponini) constitute the most diverse group of social bees, distributed in tropical and subtropical regions. In Brazil, the loss of natural habitats and the introduction of *Apis mellifera*, a generalist in the use of pollen resources and which forms large colonies, are the main obstacles to the conservation of these insects. In this sense, meliponiculture is an important ally to conservation efforts. Understanding that the availability of resources can shape the spatiotemporal coexistence of organisms, this study aimed to analyse whether two morphologically distinct stingless bee species, when reared in the same foraging area, use the same polliniferous plants, indicating competition for a limiting resource. Twenty-nine pollen morphotypes were identified, 20 in *Melipona scutellaris* and 21 in *Tetragonisca angustula*. Our results show that the two observed species use different pollen sources ($p < 0.001$; ANOSIM), which is probably due to the morphological difference (i.e., body size). *M. scutellaris* workers, being larger can fly farther and higher, accessing pollen sources inaccessible to *T. angustula* workers. Furthermore, it is likely that pollen resources collected by *M. scutellaris* are not available for *T. angustula* due to foraging activity at different times, with the first species being more active in the morning and the second in the afternoon. These results reinforce the viability of the coexistence of these species in the same breeding area, without negative impacts on the meliponiculturist's production or on the subsistence of the nests.

Keywords: Foraging; Conservation; Species coexistence; resource sharing.

LISTA DE FIGURAS:

Figura 1 – Número médio de operárias de <i>M. scutellaris</i> e <i>T. angustula</i> saindo do ninho a cada hora (9am-5pm).....	33
Figura 2 – Correlação entre o número de operárias de <i>M. scutellaris</i> e <i>T. angustula</i> saindo do ninho e a temperatura (°C) respectivamente.....	33
Figura 3 – Correlação entre o número de operárias de <i>M. scutellaris</i> and <i>T. angustula</i> saindo do ninho e a umidade do ar (%) respectivamente.....	34
Figura 4 – <i>Cluster</i> dos ninhos de <i>M. scutellaris</i> (sp1) e <i>T. angustula</i> (sp2).....	34
Figura 5 – <i>Non-Metric Multidimensional Scaling</i> dos ninhos de <i>M. scutellaris</i> (sp1 - laranja) e <i>T. angustula</i> (sp2 - verde).....	35
Figura 6 – Fotomicrografias dos tipos polínicos encontrados em ninhos de <i>M. scutellaris</i> and <i>T. angustula</i>	36

LISTA DE TABELAS:

Tabela 1 – Frequência e categoria dos tipos polínicos ocorrentes nos ninhos de <i>M. scutellaris</i> e <i>T. angustula</i> em um meliponário; Camaragibe, PE, Brasil.....	37
---	----

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1	VÔO E FORRAGEIO EM ABELHAS SEM FERRÃO	14
2.2	ESTUDOS POLÍNICOS EM <i>Melipona</i> E <i>Tetragonisca angustula</i>	17
2.3	MELIPONICULTURA E A CONSERVAÇÃO DE ABELHAS SEM FERRÃO	19
3	HIPÓTESE E PERGUNTA DA PESQUISA	22
4	OBJETIVO GERAL	23
4.1	OBJETIVOS ESPECÍFICOS:	23
5	ANALYSES ON STORED POLLEN IN <i>Melipona scutellaris</i> AND <i>Tetragonisca angustula</i> NESTS SHOWS DIFFERENT POLLEN SPECTRA	24
5.1	ABSTRACT	24
5.2	INTRODUCTION	24
5.3	MATERIAL AND METHODS	26
5.3.1	Study site and target species	26
5.3.2	Pollen collection and analyses	26
5.3.3	Temperature and humidity analyses	27
5.4	RESULTS	27
5.5	DISCUSSION	28
5.6	CONCLUSION	31
5.7	ACKNOWLEDGEMENTS	32
5.8	AUTHORS CONTRIBUTION	32
5.9	CONFLICT OF INTEREST	32
6	FIGURAS	33
7	TABELAS	37
	REFERÊNCIAS	39

1. INTRODUÇÃO

Os meliponíneos ou abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini) constituem o mais diverso grupo de abelhas sociais conhecido, apresentando distribuição geográfica ao longo de todas as regiões tropicais e subtropicais do globo (MICHENER, 2007). Somente no Brasil são descritas 244 espécies e 29 gêneros (PEDRO, 2014). Esses insetos apresentam papel fundamental em ecossistemas terrestres, pois contribuem para a reprodução das espécies vegetais que visitam.

Estudos sobre abelhas se concentram fortemente em torno de uma única espécie, *Apis mellifera* Linnaeus (1758), cuja biologia e história de vida diferem fortemente das demais espécies de abelhas sociais (WILLE, 1983, MICHENER, 2007). É importante ressaltar que, somente nos últimos anos, as pesquisas sobre meliponíneos têm aumentado, apesar de sua alta complexidade e diversidade comportamental e importância ecológica (IMPERATRIZ-FONSECA, *et al.*, 2012).

A introdução de *A. mellifera* em território brasileiro projeta um cenário de estresse para as abelhas sem ferrão, devido às características de forrageio desta abelha exótica, que é bastante generalista, possui colônias mais numerosas e tem maior versatilidade na nidificação, tornando-as fortes competidoras por recursos (WILMS *et al.*, 1996; RAMALHO *et al.*, 2007). Não somente isto, a perda de território natural de ocorrência de espécies nativas também contribui bastante para seu declínio populacional, como acontece em *Melipona scutellaris* (Uruçu Nordestina), nativa da Floresta Atlântica (RAMALHO *et al.*, 2007).

A Floresta Atlântica constitui a segunda maior floresta pluvial das Américas, e é um dos maiores *hotspots* de biodiversidade do mundo, com cerca de 8000 espécies endêmicas; é também um dos biomas mais ameaçados do Brasil estimando-se que haja menos de 10% de sua cobertura original (TABARELLI *et al.* 2005). A diminuição desse bioma a níveis tão baixos é explicada através de um contexto histórico de interesses econômicos sobre a região litorânea do país, por onde a floresta se estende (YOUNG, 2012.).

Com a intensa supressão das florestas úmidas no litoral nordestino, a ocorrência natural de *M. scutellaris*, tornou-se cada vez mais escassa, uma vez que esta abelha possui características de nidificação bastante específicas e necessita de espaços ocultos em árvores para construir seus ninhos. Isso reforça a importância do aprimoramento das técnicas de manejo (meliponicultura), que têm sido uma alternativa viável para a manutenção de suas populações (IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 2012; JAFFÉ *et al.*, 2015).

Meliponários, então, podem ser considerados verdadeiros pontos de conservação para esta e outras espécies de abelhas sem ferrão. (KERR *et al.*, 1996). Além disto, os meliponários

servem como fonte de renda para os meliponicultores, que comercializam desde o própolis até o mel produzido pelas abelhas, que possui grande valor comercial, lhes conferindo também um papel socioeconômico. Entretanto é imperativo que populações naturais sejam mantidas e conservadas (IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 2012). Na região Nordeste do Brasil, a prática da meliponicultura é bastante comum, contudo, grande parte do conhecimento de meliponicultores é empírico, e falta um embasamento científico para contribuir na melhoria do manejo (JAFFÉ *et al.*, 2015).

A criação de ninhos de diversas espécies no mesmo meliponário é uma prática comum e disseminada no Brasil (JAFFÉ *et al.*, 2015; JAFFÉ *et al.*, 2016; CARVALHO & ZANELLA, 2017). Isso implica em uma mesma área de forrageio, densamente povoada o que é muito raro sob condições naturais. Já foi observada a competição por fontes protéicas entre colônias da mesma espécie quando criadas no mesmo meliponário (JHONSON & HUBBELL, 1974) e que, em ambientes naturais, há intensa sobreposição de nicho para diferentes espécies de abelha sem ferrão (NOGUEIRA-NETO & AUGUSTO, 2007). Sabe-se também que a sobreposição de nicho é comumente associada à competição, e cresce de maneira inversamente proporcional a disponibilidade do recurso compartilhado (ABRAMS, 1980).

No litoral de Pernambuco é bastante comum encontrarmos em meliponário as duas espécies sendo criadas juntas (SILVA *et al.*, 2023 no prelo). Os grandes ninhos de uruçú nordestina contrastam com as pequenas caixas de jataí. Entretanto essas pequenas abelhas possuem comportamento defensivo contra abelhas de maior porte (*Melipona* spp, *Apis mellifera*). Uma estratégia de ataque bastante conhecida da jataí consiste na fixação de duas operárias às inserções das asas de abelhas maiores, impedindo seu voo (IMPERATRIZ-FONSECA, 1984; MORGADO *et al.*, 2011).

Para entender o uso de recursos pelas abelhas, são necessários estudos sobre espectros polínicos estocado nas colônias e suas características de voo, que estão diretamente associadas ao forrageio. Alguns dos principais fatores que influenciam nas suas atividades de coleta são temperatura, umidade relativa do ar, intensidade luminosa, pluviosidade e fatores internos da colônia. Para *T. angustula* o período de maior atividade é nas horas mais quentes do dia (IWAMA, 1977), entre as onze e as quatorze horas (IWAMA, MELHEM; 1979); enquanto, para abelhas do gênero *Melipona*, os picos de atividade são durante a manhã (MAIA-SILVA, 2013, PIERROT e SCHLINDWEIN 2003).

O pólen que entra nas colônias é uma fonte valiosa de informações sobre a vida das abelhas sem ferrão. O espectro polínico trata do quantitativo e qualitativo dos grãos de pólen que adentram a colônia e são utilizados como provisão das larvas (ROUBIK, 1992). O estudo

desses grãos fornece informações de grande relevância sobre a história de vida das colônias, tais como ambiente/área de forrageio, sabendo onde estão as plantas fontes de pólen, distância de vôo para coleta de alimento (desde que se conheça onde estão as plantas fontes de pólen para as abelhas) e espécies de planta que servem como fonte de recursos, além de possível competição por fontes proteicas (LOUVEAUX *et al.*, 1978; IWAMA & MELHEM, 1979; ANKLAM, 1998; DE FRANÇA ALVES *et al.*, 2014).

O presente trabalho objetiva identificar as fontes de pólen utilizadas por uruçú nordestina (*Melipona scutellaris*) e jataí (*Tetragonisca angustula*), abelhas morfológicamente distintas, quando criadas em uma mesma área de forrageio, a fim de verificar se há sobreposição de seus nichos ecológicos. Os resultados dessa pesquisa contribuirão para a conservação destas espécies, especialmente *M. scutellaris*, listada pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) como espécie em risco de extinção (MACHADO *et al.*, 2008). Contribui também com a meliponicultura, prática indissociável das ações de conservação das abelhas nativas, uma vez que indica plantas fornecedoras desse importante recurso para as abelhas.

Com o conhecimento de espécies vegetais importantes para o subsídio das abelhas, é possível ainda a construção de jardins melitófitos diversificados nas proximidades das instalações de criação, facilitando a sobrevivência dos ninhos de diferentes espécies e potencializando a produção de mel (KWAPONG *et al.*, 2010).

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 VÔO E FORRAGEIO EM ABELHAS SEM FERRÃO

O forrageio é a busca por alimento para sobrevivência do organismo. Em abelhas, essa prática diz respeito a coleta de néctar e pólen, culminando na polinização de diversas espécies vegetais (DI PASQUALE, 2013). Isso ocorre porque as abelhas, ao visitarem as estruturas florais, aderem grãos de pólen à pelos e estruturas corporais, permitindo que, ao visitar outras flores, estes grãos aderidos ao seu corpo entrem em contato com o estigma das flores enquanto coleta mais recursos, efetivando a fecundação cruzada. Este processo faz das abelhas os principais agentes polinizadores do mundo (MICHENER, 2007).

Enquanto o néctar serve como uma fonte de açúcares (carboidratos), o pólen serve como uma fonte proteica e é destinado ao desenvolvimento dos indivíduos em estágio larval (ROUBIK, 1992). Os grãos chegam à colônia em pelotas aderidas às corbículas, estruturas modificadas na tíbia do terceiro par de pernas das abelhas para a carga de material. A partir daí, ao ser depositado nos potes de alimento, são adicionadas secreções glandulares e microorganismos para que o pólen passe por um processo de fermentação acética (ROUBIK, 1992; NOGUEIRA-NETO, 1997). Para que isso ocorra, as abelhas sem ferrão cultivam microorganismos fúngicos (leveduras principalmente) em suas colônias (MENEZES *et al.*, 2013).

As abelhas não se alimentam diretamente do néctar, todavia, o utilizam como material bruto para a produção do mel através de um processo que envolve diversas operárias. Neste momento, as coletoras regurgitam o néctar para outras operárias que, por sua vez, repetem o processo à subsequentes abelhas para que o néctar seja desidratado e enzimas em seu trato digestivo produzam, a partir dele, o mel, este sim estocado em potes e consumido pelas abelhas (ROUBIK, 1992).

Dentro dos ninhos há um sistema de castas, onde a rainha é responsável pela reprodução e operárias são a força de trabalho. Operárias são diploides e responsáveis pela manutenção das estruturas internas do ninho, bem como sua limpeza, cuidado dos discos de cria e forrageio (KERR, 1946). Os machos, conhecidos como zangões, embora não constituam uma casta, são normalmente encontrados em ninhos fortes e saudáveis. Diferente das operárias, zangões são haploides, (apresentam apenas metade do material genético da fêmea e são gerados a partir de partenogênese, processo assexuado sem que haja fecundação dos ovos) (KERR, 1946). Em

Melipona, machos são oriundos do desenvolvimento de ovos postos por operárias, chamadas operárias poadeiras (KOEDAM, 2017).

O trabalho das operárias é definido pela idade dos indivíduos. As mais novas tem a glândula cerígena ativa e função de nutrízes, bem como manutenção geral da colônia. Já as mais velhas são responsáveis pelo forrageio (HEBLING *et al.*, 1964). É importante apontar que o voo em abelhas sociais é associada a dois fatores: a defesa do ninho contra invasores ou potenciais ameaças nas proximidades e, principalmente, a coleta de recursos, como água, barro, resina vegetal, néctar e pólen. Dentro dos ninhos, as abelhas não voam, mas utilizam as asas para se comunicar através de padrões de vibração específicos (HRNCIR, 2000).

Enquanto jovens, entre o sexto e trigésimo dias de vida, os indivíduos apresentam em seu abdome, células colunares especializadas na produção de cera, que, em abelhas sem ferrão, é comumente misturada à resina vegetal ou própolis para formar o cerume, material de construção das estruturas internas do ninho (discos de cria, potes de pólen e mel, etc.) (KOEDAM *et al.*, 2002). Contudo, em operárias mais velhas designadas ao forrageio, essas células colunares achatam-se e tornam-se epitélio simples, o que significa dizer que estas abelhas perdem a capacidade de produção de cera (CAVALCANTE *et al.*, 2000; ADADE e CRUZ-LANDIM, 2004).

Do ponto de vista energético, tanto o voo quanto a produção de cera pelas glândulas abdominais cerígenas é bastante caro. É possível que, devido a isto, ao perderem a capacidade de produzir cera, as operárias agora podem designar-se ao forrageio, pois possuem saldo energético suficiente para busca e coleta de recursos. Uma característica marcante da rainha é o abdome avantajado que facilita a separação desta das operárias. Isso ocorre porque seu aparelho reprodutor é bastante desenvolvido, permitindo que, em algumas espécies ocorra a postura de centenas de ovos em um único dia. Por este motivo, as rainhas são denominadas de fisogástricas (SAKAGAMI, 1963), e igualmente por esta razão, bem como a demanda energética para a oviposição, rainhas não podem voar.

A capacidade de voo das operárias, ou seja, a distância máxima que podem alcançar do ninho, varia de espécie a espécie; levando em consideração características morfológicas diferentes, como distância intertegular das asas, ou, de maneira geral, o tamanho da abelha; sendo as abelhas maiores capazes de percorrer maiores distâncias (ARAUJO *et al.*, 2004). Segundo Kaehler (2017), em um compilado de dados publicados, para *M. scutellaris*, essa distância é de 2000m; já *T. angustula* tem capacidade de voo de 680m. A segunda, apesar de ter uma capacidade de voo menor, possui também uma menor necessidade energética (IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1984).

Outros fatores que podem influenciar a distância de vôo das abelhas, além de suas características biológicas intrínsecas, são fatores abióticos, tais como temperatura, umidade, intensidade luminosa, pluviosidade e a força e direção dos ventos, levando em conta riscos como superaquecimento por insolação ou incapacidade de vôo em alta resistência do ar (SILVA *et al.*, 2011; OLIVEIRA *et al.*, 2012).

Neste sentido, é sabido que as abelhas são capazes de perceber mudanças na temperatura e umidade através de estruturas sensoriais localizadas nas antenas (CARVALHO *et al.*, 2017). Além disto, a disponibilidade de recursos também afeta a distância de vôo das abelhas, de maneira que a escassez de flores próximas à colônia força as abelhas a gastarem mais tempo percorrendo maiores distâncias em busca de suprimentos, resultando num *trade-off* entre a quantidade de energia gasta para busca de alimento e o valor energético dos recursos coletados (PEREREIA, 2017).

Como as abelhas possuem capacidade de voo limitada, é necessário que nidifiquem em locais capazes de proporcionar recursos florais nas proximidades do ninho para manutenção da colônia, de maneira que *in natura* não é comum a ocorrência de vários ninhos próximos uns dos outros, sendo observado comportamento agressivo entre operárias de ninhos rivais como forma de estabelecer acesso à recursos limitantes, incluindo o próprio local de nidificação (JOHNSON & HUBBEL, 1974; HUBBEL & JOHNSON, 1997).

Se organismos partilham de um nicho ecológico que seja restrito, aquele que for mais eficiente no desempenho de nicho tenderá a se perpetuar no ambiente, enquanto os menos eficientes desaparecerão, caso não consigam ocupar outro nicho (ABRAMS, 1980; SIMBERLOFF, 1982). Vale ressaltar que o pólen não é o único recurso que pode ser limitante para as abelhas, pode-se citar também o local de nidificação, néctar ou ainda resina vegetal.

Caso não haja restrição de nicho, no entanto, por exemplo, se um recurso é bastante abundante e pode ser utilizado por ambas as espécies, haverá sobreposição de nicho, mas não competição, já que esta depende de um recurso limitante (ROUGHGARDEN, 1976). Aqui, é importante citar que a competição pode se dar de diferentes formas, seja por exploração ou por interferência. Neste caso, tratamos da competição por exploração de recursos, isto é, o recurso utilizado por uma espécie não estará disponível para outros competidores.

Caso estas espécies sejam pouco dependentes de um certo recurso (se não forem oligoléticas) e utilizarem de várias fontes de alimento, como é o caso dos meliponíneos, a depender da densidade populacional das espécies, estes recursos podem não ser limitantes, e é possível que a variedade de fontes utilizadas pelas espécies sirva como subsídio para ambas as populações.

2.2 ESTUDOS POLÍNICOS EM *Melipona* E *Tetragonisca angustula*.

Como é um componente essencial da dieta das abelhas, o estudo dos grãos de pólen servem como ferramenta importante para a compreensão da biologia destes polinizadores, pois elucidam questões sobre a história de vida das colônias, tais como ambiente/área de forrageio, a distância de vôo para coleta de alimento, as espécies de planta que servem como fonte de recursos e, conseqüentemente a origem botânica e geográfica do mel que as abelhas produzem (LOUVEAUX *et al.*, 1978; ANKLAM, 1998; DE FRANÇA ALVES *et al.*, 2014).

Esse tipo de análise só é possível devido às diferenças morfológicas presentes no pólen de diferentes espécies vegetais (BARTH, 2004). Algumas das variáveis morfológicas mais comumente abordadas para descrição desses palinórmorfos são sua polaridade, simetria, aberturas e ornamentação da parede (HESSE *et al.*, 2009). Fazendo uso destas e outras características é possível identificar a família ou, em alguns casos, até mesmo o gênero e espécie de planta de onde o pólen foi coletado, pois existe uma forte especificidade dos caracteres polínicos (IWAMA *et al.*, 1979).

Sabendo disto, é possível realizar análises do pólen utilizado pelas abelhas de três maneiras. A primeira trata do pólen estocado no ninho em potes de cerume que servem como reservatório de alimento (RECH & ABSY; 2011); a segunda se dá através de estudos melissopalínológicos que buscam grãos de pólen residuais no mel (melissopalínologia) (BARTH, 1989; BARTH 2004); e, a terceira, é feita a partir de coletas das cargas de pólen trazidas nos pelos ou corbículas de campeiras. Desta maneira, é possível ainda saber quando o tipo adentrou na colônia, bem como indicar quantas espécies de plantas foram visitadas por uma única abelha ao sair do ninho.

Absy e Kerr (1977) ao realizarem o referido terceiro tipo de coleta em *Melipona seminigra* (Cockerell, 1919), observaram que 60% das abelhas retornando ao ninho com pólen, possuíam cargas de apenas uma espécie vegetal. Isso indica também maior eficiência destas abelhas no processo de polinização, isto é, se estas abelhas visitassem várias espécies diferentes numa única viagem, a taxa de polinização seria mais baixa. Esse é um fenômeno conhecido para as abelhas e outros grupos de polinizadores, e é denominado de constância floral (CHITTKA *et al.*, 1999).

Além da constância floral que aumenta a taxa de polinização, mesmo dentre os meliponíneos, uma característica que diferencia o gênero *Melipona* dos demais grupos sociais, é sua capacidade de vibrar a musculatura de vôo para estimular a liberação de pólen pelas anteras, num processo conhecido como *buzz pollination* (BUCHMANN, 1983). Essa

característica, também presente em algumas abelhas solitárias, permite acesso à recursos de flores com anteras poricidas, que não são diretamente acessíveis a outros polinizadores, como ocorre em *Tetragonisca*, pois necessitam desse estímulo para a liberação dos grãos (BUCHMANN, 1983; SILVA *et al.*, 2010).

A comunicação entre indivíduos da mesma colônia permite que as campeiras indiquem a direção e distância de fontes atrativas para outras operárias do ninho (JARAU *et al.*, 2000). Hrncir e colaboradores, 2000; apontam, para *M. scutellaris* e *Melipona quadrifasciata* (Lepeletier, 1836), o uso de padrões de vibração da musculatura das asas para, através do som, indicar a posição de fontes florais em relação ao ninho, recrutando campeiras para coletarem em locais favoráveis. Já outras espécies podem utilizar-se de outra estratégia. É o caso de *Scaptotrigona* spp que usa trilhas de odores (HRNCIR *et al.*, 2000).

Quanto a *T. angustula*, seu tamanho pode ser considerado uma vantagem ou desvantagem, a depender do ponto de vista. Apesar de serem menores e possuírem menor capacidade de vôo, seu tamanho lhes permite a coleta de pólen em flores pequenas que não seriam acessíveis ao corpo robusto de *M. scutellaris*. Além disso, mesmo não sendo capaz de vibrar anteras poricidas, a jataí também se aproveita de restos deixados pelas abelhas grandes após visitarem as flores; algo possível devido a baixa necessidade energética dessas abelhas (IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1984).

É possível ainda que *T. angustula* selecione grãos de pólen pela cor. Morgado e colaboradores, em 2011, indicaram uma preferência por tipos polínicos de coloração amarelada por esta espécie em detrimento à grãos de coloração marrom em um ambiente de Mata Atlântica. Neste estudo, dentre os tipos polínicos mais frequentes, estava presente Melastomataceae, conhecido pelas flores com anteras poricidas, sinal de que a jataí provavelmente coletou esse recurso depois da visita de outras abelhas capazes de vibrar. Neste sentido, é conhecido ainda entre abelhas sem ferrão o efeito destrutivo, em que forrageiras mordem as anteras para obter o pólen, caso observado em *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793) (RIBEIRO, 2010).

Mesmo sendo uma espécie generalista, *T. angustula* pode reduzir o número de tipos polínicos coletados a depender da disponibilidade do recurso no local. Ponciano e May, 2021, observaram este fenômeno ao compararem o espectro polínico estocado em colônias de jataí em duas localidades diferentes, constatando que em uma das áreas, com menor disponibilidade de recursos florais, a jataí apresenta um espectro polínico mais homogêneo com um tipo polínico dominante em relação aos outros; enquanto na área com maior oferta de vegetação melitófito, observou-se uma maior variação de tipos polínicos coletados.

Essa observação mostra a plasticidade e eficiência das abelhas na coleta de recursos polínicos. Levando em consideração que a disponibilidade de recursos é inversamente proporcional a densidade populacional das espécies que o utilizam, é importante para os meliponicultores, ao estabelecerem o meliponário, levar em conta a disponibilidade de fontes florais na área de vôo das espécies criadas, de maneira que haja subsídio para o desenvolvimento das colônias.

2.3 MELIPONICULTURA E A CONSERVAÇÃO DE ABELHAS SEM FERRÃO

A meliponicultura é a criação e manejo de abelhas sem ferrão com o objetivo de produzir mel, pólen, própolis e outros produtos meliponícolas que podem ser comercializados e garantir renda ao meliponicultor (NOGUEIRA-NETO, 1997). O mel dos Meliponini pode alcançar valores superiores a 1000 reais por litro a depender da espécie. Esse é um mel muito diferente do produto de *Apis*, pois tem mais água e concentrações de açúcar mais baixas e, por isso, a consistência do mel de abelhas sem ferrão é menos densa (ALVES *et al.*, 2005; BIJLSMA *et al.*, 2006; OLIVEIRA *et al.*, 2006).

É importante ressaltar que as abelhas sem ferrão e abelhas melíferas são grupos distintos que divergem evolutivamente em dezenas de milhões de anos, e possuem características biológicas bastante diferentes entre si (CARDINAL & DANFORTH, 2013). De maneira geral, os ninhos de meliponíneos e abelhas melíferas são construídos com material base e de maneira diferente, sendo as estruturas internas das colônias de abelhas sem ferrão formadas a partir de cerume, uma mistura de cera e resina vegetal; enquanto abelhas melíferas utilizam cera pura para construção de favos tanto para o estoque de alimento quanto para os berçários (WILLE & MICHENER, 1973; HEPBURN *et al.*, 2014).

O cerume é mais maleável que a cera pura, e permite às abelhas nativas constantemente remodelar as estruturas internas do ninho que, diferente dos favos de abelhas melíferas, tem forma de potes tubulares capazes de estocar grandes quantidades de mel e pólen (WILLE & MICHENER, 1973). Por outro lado, esse material é menos resistente às intemperes e ao peso da própria colônia (NOGUEIRA-NETO 1997), sendo assim, estas abelhas não conseguem construir ninhos expostos ou suspensos, e dependem de espaços ocultos em troncos de árvores ou no solo para nidificar (WIESE, 1985).

Por esta razão, nos meliponários, as abelhas são criadas em caixas de madeira vazias, simulando as condições naturais do ninho. As caixas de cria garantem maior facilidade de acesso ao interior da colônia tanto para visualização quanto para coleta de recursos, quando comparado aos criadouros de abelhas melíferas; além da baixa necessidade de equipamentos de

proteção para manuseio, vide a menor ferocidade destas abelhas, que, apesar de morderem, não possuem capacidade de ferroar ou inocular veneno (VILAS-BOAS, 2012).

Uma característica importante sobre a construção de colônias em *Melipona* é o uso de uma mistura de barro e própolis, conhecida como geoprópolis, para fortificar as paredes, bem como auxiliar na formação de um microclima ideal para o desenvolvimento das larvas e manutenção interna do ninho (SFORCIN *et al.*, 2017)

Levando em conta que abelhas melíferas possuem maior facilidade para construir ninhos, além de possuírem colônias maiores quanto ao número de indivíduos em dezenas de vezes, são muito mais abrangentes quanto aos tipos florais visitados e possuem alta capacidade de dispersão (que as permitiu se espalhar por todo o território brasileiro) as abelhas exóticas se tornam uma ameaça competidora às abelhas nativas (WILMS *et al.*, 1996; RAMALHO *et al.*, 2007).

A diminuição das áreas de ocorrência natural dos Meliponini, fortemente impactada pelas ações antrópicas, especialmente o desmatamento e consequente fragmentação de biomas, sujeitando as áreas remanescentes aos efeitos de borda, também é um fator contribuinte para o declínio populacional das abelhas sem ferrão. Isso torna o quadro ainda mais grave, porquanto a área realmente disponível para ocorrência natural de ninhos é ainda menor do que os fragmentos florestais (RODRIGUES *et al.*, 2006; DANTAS *et al.*, 2008).

De acordo com a falta de habitats naturais para nidificação, a meliponicultura serve como um obstáculo ao desaparecimento das espécies de abelhas sem ferrão, contribuindo também para a conservação da biodiversidade de plantas visitadas por estes insetos, bem como a produção de produtos meliponícolas, que gera renda para comunidades locais, pois a produção e comercialização de mel pode ser uma fonte de subsistência para pequenos produtores rurais, promovendo o desenvolvimento sustentável e a valorização dos recursos naturais presentes nas regiões onde essas abelhas são encontradas (WITTER, 2007).

A meliponicultura proporciona às pessoas conhecimento acerca das abelhas sem ferrão e seu papel para o equilíbrio ecossistêmico e, dessa forma, age também como prática de educação ambiental e contribui para aumentar a conscientização sobre a necessidade de conservação e proteção destes animais e seus habitats (BATISTA *et al.*, 2020; SANTOS *et al.*, 2020). Todavia, existem alguns pontos a respeito da criação de meliponínios que necessitam de atenção para benefício das abelhas e do meliponicultor, pois grande parte do conhecimento dos criadores é empírico, baseado na experiência que tiveram com os insetos, e há bastante espaço para o aprimoramento das técnicas de manejo através de estudos científicos (JAFFÉ *et al.*, 2015).

Um fator pouco considerado na instalação dos meliponários costuma ser o número de colônias estabelecidas, de maneira que vários ninhos são criados próximos uns dos outros, partilhando a mesma área de forrageio. Essa questão se estende ao levar em consideração que muitas vezes, diferente do que ocorre em apiários, um único meliponicultor lida com mais de uma espécie de abelha sem ferrão. Isso abre espaço para um debate acerca da partilha de nicho por estas espécies e, possivelmente, competição por exploração de recursos, como água, barro, resina, néctar e, principalmente, pólen. (CARNEIRO, 2021).

Acerca dos recursos alimentícios, algumas das técnicas de manejo para manutenção das colônias em períodos de estiagem, ou baixa oferta de flores em geral, consistem na suplementação calórica e proteica da dieta das abelhas com mel caseiro e bombons de pólen, além de ser possível ainda ofertar matéria bruta como cera ou própolis (CONTRERA *et al.*, 2011). É importante saber que a meliponicultura trata da criação racional das abelhas e, portanto, é esperado que os meliponicultores ofereçam condições de subsídio para as colônias, de maneira que não venham a ter prejuízo com a perda dos animais, mesmo em situações de competição entre os ninhos.

3. HIPÓTESE E PERGUNTA DA PESQUISA

As perguntas do presente trabalho são: *Melipona scutellaris* e *Tetragonisca angustula* utilizam as mesmas fontes de pólen quando compartilham a mesma área de forrageio? Estas duas espécies de abelhas forrageiam no mesmo horário, ou utilizam horários diferentes para a coleta de recursos? Qual é a relação dos fatores abióticos (temperatura e umidade) com a atividade das abelhas fora do ninho? A hipótese apresentada é de que não há sobreposição de recursos polínicos, ou seja, estas abelhas divergem quanto ao uso de fontes de pólen, além de utilizarem horários diferentes para o forrageio, indicando diferentes interações com os fatores abióticos testados.

4. OBJETIVO GERAL

Analisar o uso de recursos polínicos por duas espécies de abelha sem ferrão, *Melipona scutellaris* e *Tetragonisca angustula*, criadas numa mesma área de forrageio.

4.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Identificar o espectro polínico encontrado em potes de alimento de *M. scutellaris* e *T. angustula* manejadas em uma área seminatural de Floresta Atlântica em Pernambuco;
- Comparar os espectros polínicos e observar se há partilha de recursos pelas espécies;
- Observar e comparar a janela térmica de atividade externa dos ninhos.

5. ANALYSES ON STORED POLLEN IN *Melipona scutellaris* AND *Tetragonisca angustula* NESTS SHOWS DIFFERENT POLLEN SPECTRA.

Rubem Cláudio SIMÕES-VIEIRA¹; Artur Campos Dalia MAIA²; Airton Torres CARVALHO³

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-901, Recife, Brazil;

²Department of Zoology, Centro de Biociências, Universidade Federal de Pernambuco, Recife - PE, 50670-901, Brazil / Laboratory of Sciences for the Environment, University of Corsica, UMR 6134 SPE, Ajaccio, France;

³Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biociências. Universidade Federal do Semi-Árido, Rio Grande do Norte, 59625-900, Mossoró, Brazil.

Corresponding author: rubem.rcsv@gmail.com

5.1 ABSTRACT

Stingless bees (Apidae: Meliponini) are widely distributed in tropical regions. Beekeeping of Meliponini, meliponiculture, hold significant ecological and economic importance. In meliponaries, multiple species often share foraging areas, a phenomenon less common in natural environments. The Meliponini face a decreasing availability of natural nesting sites due to deforestation. Thus, meliponaries provide essential nesting structures for these bees. In this study, we investigated whether two distinct stingless bee species - Melipona scutellaris and Tetragonisca angustula - compete for pollen resources when placed in close proximity. Our findings indicate that these bee species utilize different pollen sources. Their daily activity periods outside the nest differ, resulting in varying responses to fluctuations in temperature and air humidity. Results suggest that competition for pollen resources may not be a significant factor between the two bee species in such situations.

Keywords: stingless bees / pollen sources / meliponaries.

5.2 INTRODUCTION

The stingless bees (Apidae, Meliponini) comprise a group of tropical eusocial bees known for their atrophied stingers (PEDRO, 2014). Unfortunately, the natural habitats of these bees have significantly diminished due to habitat loss and fragmentation, greatly impacting the availability of nesting sites (BROSI, 2009). To compound the issue, the presence of an aggressive hybrid of *Apis mellifera* Linnaeus, 1758, commonly known as africanized honeybees, an exotic species introduced and widely spread in Brazil, poses additional challenges for native bees. Honeybees are formidable competitors, highly efficient in collecting floral resources,

generalist in their feeding habits, and capable of building exposed nests, resulting in colonies that are dozens of times larger than those of stingless bees (SEELEY and MORSE, 1976; MELO, 2004).

In response to the decline of natural Meliponini habitats, the practice of meliponiculture (the rational breeding of stingless bees and honey production) has seen an increase in recent years. Meliponiculture provides artificial nesting points in meliponaries, which helps slow down the decline of stingless bee populations. Consequently, meliponiculture serves as an economically viable practice with a strong ecological conservation focus, benefiting both the bees and the plants they visit (WITTER, 2007; AFONSO, 2012).

However, it is important to note that meliponaries are often not focused on scientific research, and many beekeepers rely on empirical observations. There is a need for improved handling techniques through scientific studies (JAFFÉ *et al.*, 2015). It is common for several colonies of different species to share the same foraging area, potentially leading to harmful competition among the bees (HUBBEL, 1977; WILMS *et al.*, 1996).

It is important to mention that pollen is not the only resource utilized by the bees, as they also collect nectar, as energetic source of sugar; water; clay, for geopropolis used in building nests, which helps to protect and maintain temperature and humidity inside the nest; and plant resins which are then mixed to wax to form the cerume, used to build nest structures such as pollen and honey pots and brood cells. Also, the nesting space itself (specially hollow spaces in trunks) (ROUBIK, 1992; HUBBELL and JOHNSON, 1997; KOEDAM *et al.*, 2002; SFORCIN *et al.*, 2017).

One approach to address this reality is to create gardens with essential plant species for the bees near the nests (KWAPONG *et al.*, 2010). This ensures an ample availability of resources for the colonies to survive, as competition is often linked to the presence of limited resources. For bees, this could mean limited food (pollen and nectar) or even nesting space. Additionally, selecting plant species that utilize different pollen sources can promote coexistence among different bee species.

Given this context, the present study aimed to identify the pollen spectrum of two species of stingless bees, *Melipona (Michmelia) scutellaris* Latreille, 1811, and *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811), raised in the same meliponary. The study also sought to observe whether these bees use the same floral sources for pollen collection and larva provisioning and analyze their period of activity outside the nest and how it relates to temperature and ambient humidity.

5.3 MATERIAL AND METHODS

5.3.1 Study site and target species

The study was conducted at the RCCO meliponary (Rodrigo Costa Carvalho Origens), situated in a residential area in the municipality of Aldeia, Camaragibe, Pernambuco (08°01'18"S and 34°58'52"W; 55 m), between April and October 2022. The vegetation in this area is characteristic of the Atlantic Forest, comprising evergreen and sub-deciduous forests, along with cultivated exotic plant species and tropical fruit trees such as soursop (*Annona muricata* L.; Annonaceae), acerola cherry (*Malpighia emarginata* DC.; Malpighiaceae), and brazilian cherry (*Eugenia uniflora* L.; Myrtaceae).

The focus of this work is on two bee species, *Melipona scutellaris* ('uruçu nordestina') and *Tetragonisca angustula* ('jataí'), for which the analysis of stored pollen in their nests was conducted. *Melipona scutellaris* is the most abundant species in the meliponary but is facing the threat of extinction (MACHADO *et al.*, 2008). It has a natural distribution along the east coast of Brazil, restricted to the states between Rio Grande do Norte and Bahia (CAMARGO & PEDRO 2013). Historically, this bee species was bred by indigenous peoples in the brazilian northeast, such as the 'Kariri' and the 'Xucuru' (KERR *et al.*, 1996), and it is now widely bred throughout Brazil (JAFFÉ *et al.*, 2015).

In contrast, *T. angustula* exhibits distinct morphological characteristics compared to *M. scutellaris*, characterized by its smaller size, which influences its nesting behavior. It often takes advantage of urban environments, utilizing hollow spaces in walls, electrical boxes, etc., for nesting. Due to its limited flight capacity, it can travel shorter distances. *Tetragonisca angustula* is the most commonly bred stingless bee species in Brazil (JAFFÉ *et al.*, 2015) and has a wide geographical distribution, ranging from Mexico to southern Brazil (CAMARGO and PEDRO 2013; IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1984).

5.3.2 Pollen collection and analyses

For pollen analysis, the nest was opened, and material from the pollen pots was directly collected for study. We sampled opened pots without fermented pollen to ensure analyses on pollen collected by the bees around the same period. Two monthly collections were performed for each species. We mapped and selected 10 nests of *M. scutellaris* and five nests of *T. angustula* due to their availability for the study. This material provided us with the spectrum of stored pollen in the colonies.

To prepare the slides for microscopic observation, the pollen underwent the acetolysis process, following the method described by Erdtman (1960). Next, slides were assembled (with

glycerinated gelatin and fixed with histological paraffin) for identification under an optical microscope with 400x and 1000x lenses.

The pollen grain count was limited to half the area of the cover slip, and pollen types were classified based on their occurrence frequency: DP (dominant pollen, above 45%), AP (accessory pollen, between 15 and 45%), IIP (isolated important pollen, between 3 and 15%), and IOP (occasional isolated pollen, below 3%), following the classification by Louveaux *et al.* (1970). The grains were typified and identified using the RCPol and PalDat platforms' identification keys and comparison with types identified in published articles, down to the lowest possible taxonomic level.

To assess sample similarity, we conducted clustering of the nests based on their spectra and performed a one-way ANOSIM test using Past 4.11 software (Hammer *et al.* 2001). The Bray-Curtis dissimilarity approximation index, suitable for tests with species abundance, was used in the tests. The SIMPER test was performed to identify the most significant pollen types for group formation. We visually represented the distance between the variability of the nests' spectra through nMDS (non-Metric Multidimensional Scaling).

5.3.3 Temperature and humidity analyses

To determine the thermal window, we conducted observations in 5 nests of each species, with 5-min intervals every hour from 9am to 5pm. We counted the bees leaving the nest during these intervals and used a digital thermohygrometer (Elitech BT-3) to measure the air temperature and relative humidity during the observations. This allowed us to collect data on the thermal window.

The collected data were then subjected to Pearson's linear correlation test on Microsoft Excel, which explores the correlation between two numerical variables—one dependent and the other independent. In this case, the number of bees leaving the nest served as the dependent variable, while temperature and humidity were the independent variables. To observe the correlation, we tested the average number of bees leaving the nest at each time against the average temperature and humidity conditions for each hour.

5.4 RESULTS

The activity patterns of *M. scutellaris* and *T. angustula* differed significantly (Figure 1). *Melipona scutellaris* showed higher activity levels during the morning (peak at 9am), while *T. angustula* was more active in the early afternoon, around 1pm – 2pm. These differences in

activity times also correlated with the abiotic factors tested, such as temperature and humidity, which exhibited distinct patterns between the two investigate species (Figures 2 and 3).

Pearson's tests revealed a significant correlation between the number of *M. scutellaris* bees leaving the nest and the relative humidity of the air ($r = 0.9972$; $p\text{-value} < 0.0001$). In contrast, temperature showed an inverse relationship, with an increase in temperature leading to a decrease in bee activity ($r = -0.8635$; $p\text{-value} = 0.0027$). For *T. angustula*, the tests indicated a negative correlation between the number of bees leaving the nest and relative air humidity, and a positive correlation between bee activity and temperature ($r = -0.7015$ and $p\text{-value} = 0.0351$; $r = 0.9310$ and $p\text{-value} = 0.0003$, respectively).

In total, we identified 29 pollen types stored in the nests of the two investigated species belonging to 15 families. Two types were not taxonomically assigned. The frequency of occurrence of each pollen type for both species can be seen in Table 1. *Melipona scutellaris* exhibited 11 IOP, 7 IIP, and 2 AP types, while *T. angustula* had 18 IOP, 3 IIP, 1 AP, and 1 DP types.

The clustering analysis of nests based on sample similarity (Figure 4) revealed two distinct species-specific groups, indicating that the two investigated species utilize different resources. The one-way ANOSIM test further supported this finding, demonstrating a significant difference between groups ($p\text{-value} = 0.0007$; < 0.05 discriminant). Additionally, the nMDS graph provided a visual representation of the data matrix dissimilarity, whereas also pointing to a greater intraspecific similarity between *T. angustula* colonies than *M. scutellaris* colonies (Figure 5).

The SIMPER test highlighted the contribution of each pollen type to the dissimilarity of the samples (formation of distinct groups between nests). Araceae sp.1, Mimosaceae sp.1., Asteraceae sp.1, and Myrtaceae sp.1 were the types that most significantly contributed to the formation of groups (26.7%, 19.7%, 9.6%, 6.6%, respectively). Notably, Mimosaceae sp.1 was the most frequent pollen type found in *M. scutellaris* samples (38.47%), while Araceae sp.1 was the most frequent in *T. angustula* samples (46.08%). Photomicrographs of pollen types can be found in figure 6.

5.5 DISCUSSION

It is well-known among Meliponini that smaller species tend to be more active during the hottest and driest periods of the day, while larger and robust bees forage in the early hours with higher relative humidity (SILVA *et al.*, 2011; NANZER, 2017; KAEHLER 2017). Our study supports these observations, as *T. angustula* exhibited more concentrated foraging

activity around noon when the sun is at its peak, whereas *M. scutellaris* showed greater activity in the morning, decreasing throughout the day until it practically stopped after 1pm.

These differences in foraging time can be linked to morphological variations, with *T. angustula* being able to forage during the hottest times due to its smaller size and lighter color, absorbing less heat while *Melipona* bees have a darker color and absorb more heat, which helps to maintain body temperature during colder periods of the day (BRUIJN & SOMMEIJER, 1997). Additionally, *M. scutellaris* may forage earlier to ensure access to less explored pollen sources (ROUBIK, 1992).

The partition of pollen resources between the two species was very low, indicating minimal competition for protein resources among bees cohabiting in the same meliponary. This was expected, given their distinct behaviors and morphologies (NANZER, 2017). Previous studies comparing the pollen spectra of different *Melipona* species have shown overlapping collection niches, and morphologically similar bees are likely to share floral sources (CARNEIRO, 2021; MELO *et al.*, 2002; SCHETTINO *et al.*, 2013; GOSTINSKI *et al.*, 2018).

It is expected that *T. angustula* can cover shorter distances in search of flowers, but it can access resources beyond the reach of more robust *M. scutellaris*. This difference in resource accessibility aligns with the theory of competition, which suggests that morphological differences are crucial for two species to coexist by occupying different ecological niches (JULIANO and LAWTON, 1990).

Some previous works have observed a generalist behavior in *M. scutellaris* and *T. angustula* regarding their foraged pollen spectra (ABSY and KERR, 1977; IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1984). However, *T. angustula* has been observed to reduce the number of pollen types in its spectrum and present dominant types when comparing nests in environments with varying resource availability (PONCIANO and MAY, 2021).

Similarly, Novais *et al.* (2014) noted a more homogeneous pollen spectrum for *T. angustula* in samples from seasonally dry tropical forests areas (Caatinga) compared to the lower Amazon Rainforest, indicating adaptability to adverse conditions. This adaptability could explain why we observed a dominant pollen type (Araceae sp., 46%) and high similarity of pollen types found in *T. angustula* nests in an area with a high density of interspecific nests.

Other factors that may contribute to the lower similarity among *M. scutellaris* nests include the ability of these bees to fly higher and farther than smaller species (KAEHLER, 2017), and their capacity to vibrate the wing muscles to access pollen grains from poricidal anthers (SILVA *et al.*, 2010). Additionally, the energy requirements of *T. angustula* are lower

compared to larger bees, leading to smaller pollen needs, which may favor them in the presence of other potentially competitive generalist species (IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1984).

We should also consider the use of different thermal windows for resource collection, as some plant species only open their flowers at specific times of the day (VAN DOORN and VAN MEETEREN, 2003). Although we did not test this factor in the field, the difference in activity times between the two bee species may suggest that types of pollen collected by *M. scutellaris* during the morning are no longer available or present in limited quantities for *T. angustula* when it leaves the nests in the afternoon (ROUBIK, 1992).

To illustrate the points mentioned above, we highlight certain pollen types found in the nests of *M. scutellaris* and *T. angustula*. Specifically, *Chamaecrista* sp.1, Myrtaceae sp.1, Myrtaceae sp.2, and Melastomataceae sp were present in *M. scutellaris* (with *Chamaecrista* sp.1 as PA and the rest as IIP), and at lower frequencies in *T. angustula* (with *Chamaecrista* sp.1 as IIP and the others as IOP). Moreover, species in the Melastomataceae family are known for flowers with poricidal anthers that require ‘buzz pollination’ to release their grains, and it is possible that *T. angustula* benefits from the remnants left by larger bees like *M. scutellaris* (IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1984).

In comparison with other published studies, we found similar results regarding the pollen types present in the nests of *M. scutellaris*. For instance, in previous research, Carvalho *et al.* (2001) identified 28 pollen types in honey samples of this species in an area of atlantic forest (Catu, Bahia), with dominant genera being *Eucalyptus* and *Psidium* (Myrtaceae). Myrtaceae and Fabaceae were the most represented among the pollen types found in honey samples. The Fabaceae and Myrtaceae families were also commonly observed in other researchs with honey samples from nests of *M. scutellaris* in atlantic forest in Bahia (SOUZA *et al.*, 2015; MATOS and RIBEIRO, 2017).

Similar to previous studies, we observed a greater number of pollen types from the Fabaceae and Myrtaceae families in *M. scutellaris* samples, as well as occurrences of Melastomataceae and Solanaceae types. The diversity of pollen types collected by the colonies depends on the plant composition in the vicinity of the nest, which directly influences the quantity and frequency of observed types, since the bees have a limit to how far they can fly in search of food (KAEHLER, 2017).

Regarding *T. angustula*, prior studies have also identified floral visits to plants from the Fabaceae and Myrtaceae families for pollen collection by workers, with other families such as Euphorbiaceae and Moraceae being more frequently visited (IMPERATRIZ-FONSECA, 1984). Samples collected from pollen pots in nests showed 16 pollen types distributed among

11 families, including Asteraceae, Amaranthaceae, Fabaceae, Myrtaceae, Solanaceae, and Malvaceae, which were also observed in our results (PONCIANO & MAY, 2021).

In comparison to published data on pollen spectra from *T. angustula* nests in areas of the Amazon and Caatinga, Novais *et al.* (2015) found 18 and 11 different pollen types, respectively. Families such as Fabaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Asteraceae, Malpighiaceae, Amaranthaceae, and Bignoniaceae were observed in samples from the Amazon region, which aligns with our findings. For the Caatinga region, the most frequent type was *Prosopis juliflora* (Sw) DC (Fabaceae), and there were more types belonging to this family compared to the pollen spectrum in the Amazon region, indicating the adaptability and plasticity of *T. angustula* foraging behavior and options. In our samples, we also observed the occurrence of Malvaceae, Malpighiaceae, and Solanaceae, further confirming the species' adaptability. The plasticity in the *T. angustula* pollen spectrum reflects its ability to thrive in various environments, as it is found throughout Brazil, adapting to different biomes with specific vegetation types.

5.6 CONCLUSION

Melipona scutellaris and *Tetragonisca angustula* can be successfully reared together in a meliponary without detrimental effects to the beekeeper or the presence of one species adversely affecting the other. This coexistence is facilitated by the fact that these two species utilize different sources of pollen, a distinction that can be attributed to their morphological differences, particularly their distinct sizes, and their divergent activity schedules outside the nest. However, we advise against rearing different *Melipona* species together, as the presence of morphologically similar bees often leads to resource sharing and potential competition.

To promote the well-being and optimal foraging conditions for these stingless bee species, we recommend creating gardens with plant species that serve as food sources for the workers in close proximity to the meliponary. This approach ensures ample availability of resources for the colonies, and it is especially important considering the decline in natural habitats for these bees due to deforestation and anthropic activities.

Furthermore, it is crucial to emphasize the value of meliponiculture as a profitable socioeconomic practice, especially for small-scale producers. Meliponiculture not only provides economic benefits but also plays a significant role in the conservation of stingless bees and the plant species they pollinate, contributing to the overall ecological balance in the region. Supporting and promoting meliponiculture can have positive implications for biodiversity conservation and sustainable agricultural practices.

5.7 ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks to Brazil's National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for the scholarship that allowed the development of this work.

5.8 AUTHORS CONTRIBUTION

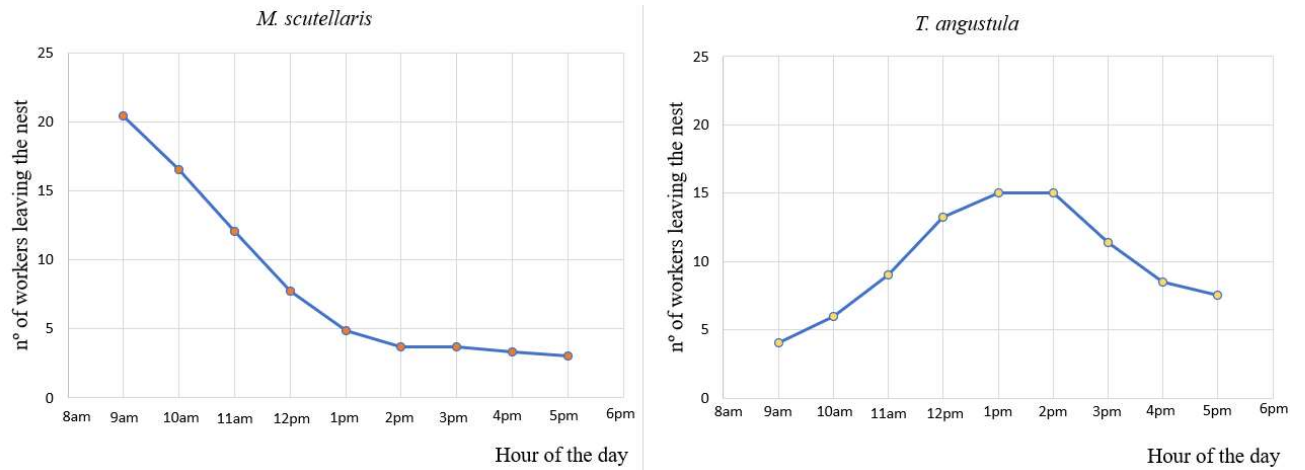
RC was responsible for collecting pollen, processing samples (acetolyses) analyses of data, writing and translating the paper to english. AC participated in supervising, reviewing, writing and translating the paper. AT participated in collecting pollen, supervising, reviewing and writing the paper. All authors read and approved the manuscript

5.9 CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that they have no potential conflict of interest in relation to the study in this paper

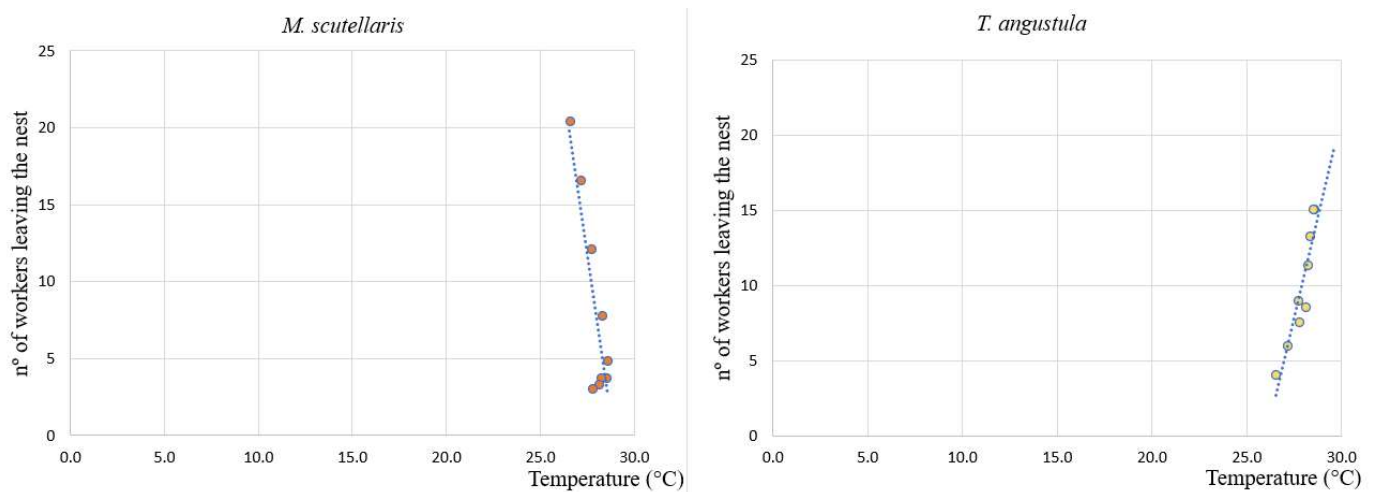
6. FIGURAS

Figura 1 – Número médio de operárias de *M. scutellaris* e *T. angustula* saindo do ninho a cada hora (9am-5pm).



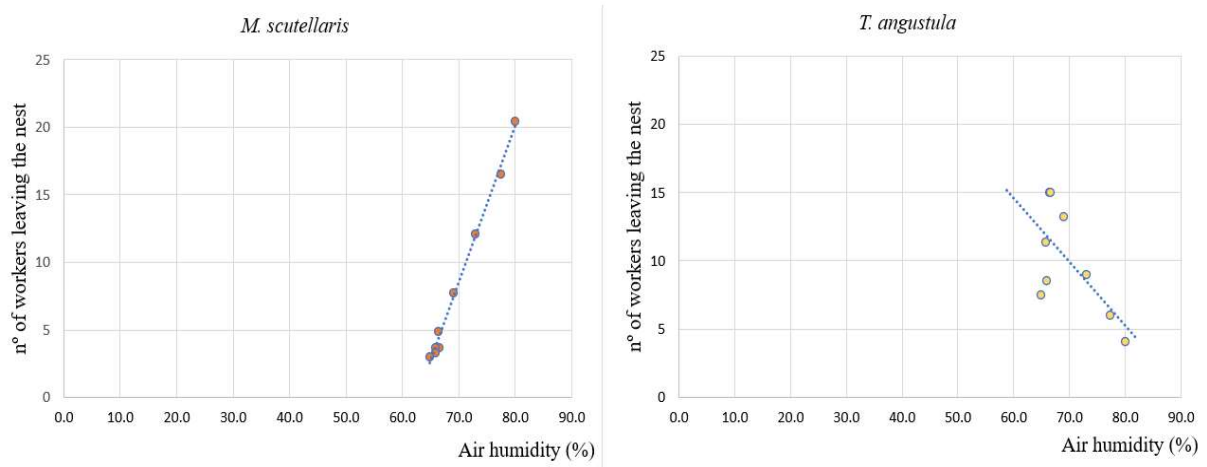
Fonte: O autor (2023). Operárias de *M. scutellaris* saem do ninho com maior intensidade durante o período da manhã, enquanto operárias de *T. angustula* tem maior intensidade de saída nas primeiras horas da tarde.

Figura 2 – Correlação entre o número de operárias de *M. scutellaris* e *T. angustula* saindo do ninho e a temperatura (°C) respectivamente.



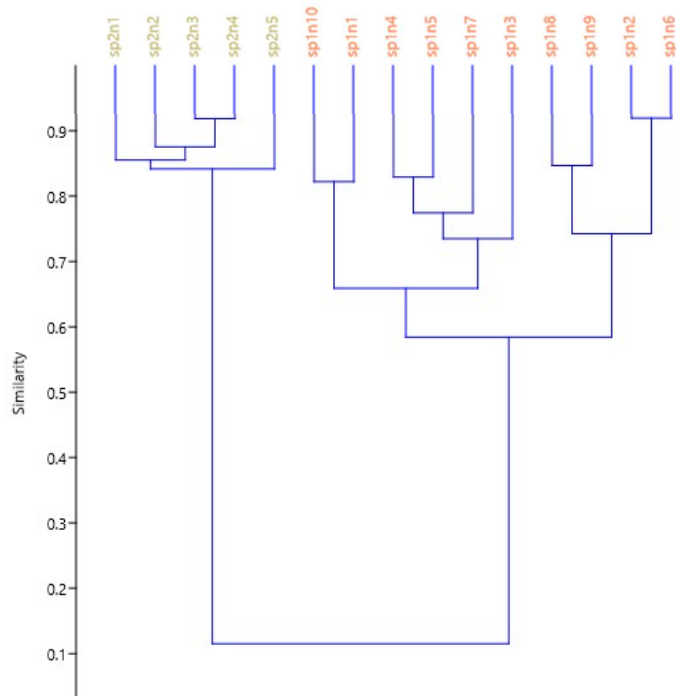
Fonte: O autor (2023). Os testes de correlação linear de Pearson indicam uma correlação negativa ($r = -0.8635$) e positiva ($r = 0.9310$) entre o número de operárias de *M. scutellaris* e *T. angustula* saindo do ninho e a temperatura, respectivamente.

Figura 3 – Correlação entre o número de operárias de *M. scutellaris* and *T. angustula* saindo do ninho e a umidade do ar (%) respectivamente.



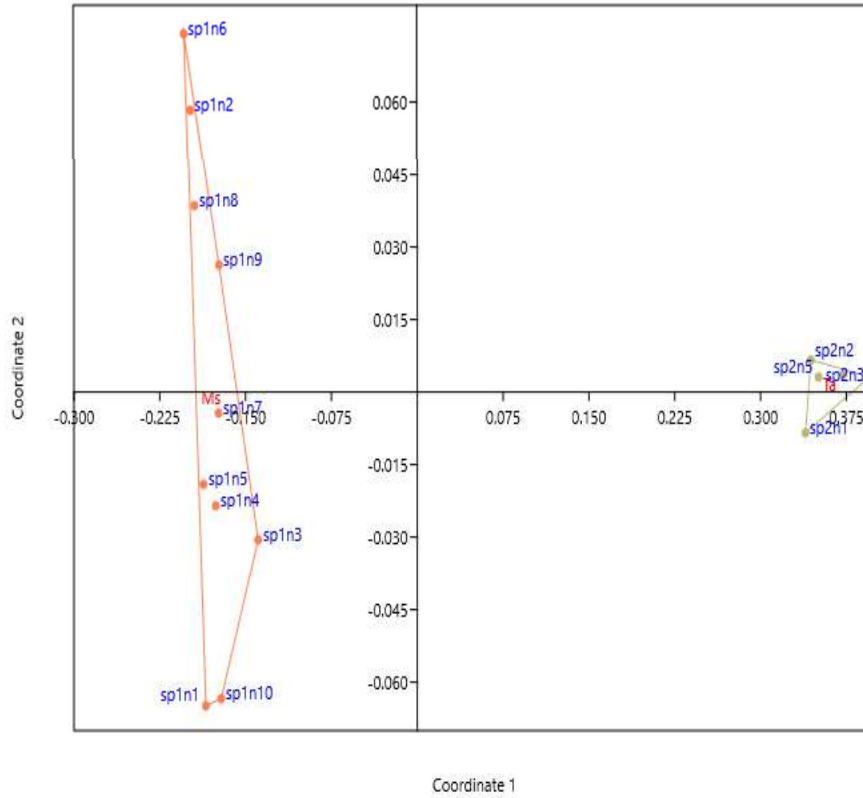
Fonte: O autor (2023). Os testes de correlação linear de Pearson indicam uma correlação positiva ($r = 0.9972$) e negativa ($r = -0.7015$) entre o número de operárias de *M. scutellaris* e *T. angustula* saindo do ninho e a temperatura, respectivamente

Figura 4 – Cluster dos ninhos de *M. scutellaris* (sp1) e *T. angustula* (sp2).



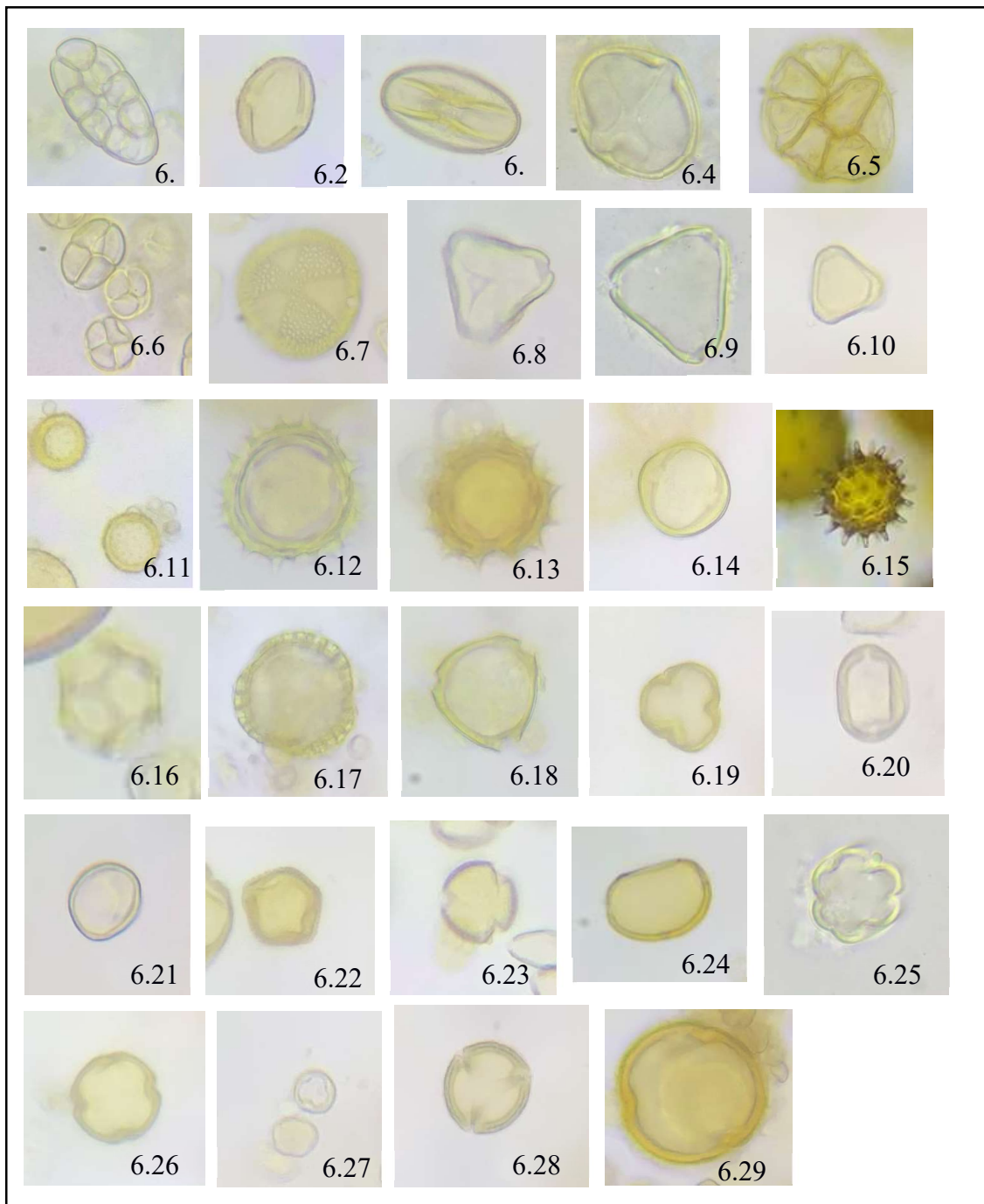
Fonte: O autor (2023). O *clustering* é feito baseado na similaridade dos tipos polínicos observados em cada ninho. Há claramente a formação de dois grupos espécie-específicos, destacando maior similaridade entre os espectros polínicos dos ninhos de *T. angustula* (acima de 80%).

Figura 5 – *Non-Metric Multidimensional Scaling* dos ninhos de *M. scutellaris* (sp1 - laranja) e *T. angustula* (sp2 - verde).



Fonte: O autor (2023). Esse gráfico observa a distância entre a similaridade dos ninhos. Ninhos mais próximos são mais similares entre si. Observa-se maior proximidade entre os ninhos de *T. angustula*, além da formação de dois agrupamentos de ninhos espécie-específicos.

Figura 6 – Fotomicrografias dos tipos polínicos encontrados em ninhos de *M. scutellaris* and *T. angustula*.



Fonte: O autor (2023). *Anadenanthera* sp. – 6.1; *Chamaecrista* sp1 – 6.2; *Chamaecrista* sp2 – 6.3; *Chamaecrista* sp3 – 6.4; *Inga* sp – 6.5; *Mimosa* sp. – 6.6; *Poincianella* sp – 6.7; *Sizygium* sp – 6.8; Myrtaceae sp1 – 6.9; Myrtaceae sp2 – 6.10; *Helianthus* sp – 6.11; *Aster* sp – 6.12; *Dahlia* sp – 6.13; *Solanum* sp – 6.14; *Hibiscus* sp – 6.15; *Alternanthera* sp – 6.16; *Bougainvillea* sp – 6.17; *Lonicera* sp – 6.18; Apiaceae sp1 – 6.19; Apiaceae sp2 – 6.20; Araceae sp – 6.21; Araliaceae sp – 6.22; Bignoniaceae sp – 6.23; Liliaceae sp – 6.24; Melastomataceae sp – 6.25; Meliaceae sp – 6.26; Malpighiaceae sp – 6.27; n/identificado – 6.28; n/identificado – 6.29.

7. TABELAS:

Tabela 1 – Frequência e categoria dos tipos polínicos ocorrentes nos ninhos de *M. scutellaris* e *T. angustula* em um meliponário; Camaragibe, PE, Brasil.

TYPE	(%) <i>M. scutellaris</i>	(%) <i>T. angustula</i>
Fabaceae		
<i>Anadenanthera</i> sp	0.55 (IOP)	0.1 (IOP)
<i>Chamaecrista</i> sp1	16.56 (AP)	6.41 (IIP)
<i>Chamaecrista</i> sp2	0.93 (IOP)	1.26 (IOP)
<i>Chamaecrista</i> sp3	6.1 (IIP)	0.06 (IOP)
<i>Inga</i> sp	0.16 (IOP)	0
<i>Mimosa</i> sp	38.47 (AP)	1.37 (IOP)
<i>Poincianella</i> sp	3.1 (IIP)	0.77 (IOP)
Myrtaceae		
<i>Sizygium</i> sp	2.61 (IOP)	0
Myrtaceae sp1	11.9 (IIP)	0.26 (IOP)
Myrtaceae sp2	3.62 (IIP)	0.13 (IOP)
Asteraceae		
<i>Helianthus</i> sp	0	2.19 (IOP)
<i>Aster</i> sp	0.06 (IOP)	16.59 (AP)
<i>Dahlia</i> sp	0	8.89 (IIP)
Solanaceae		
<i>Solanum</i> sp	6.11 (IIP)	1.87 (IOP)
Malvaceae		
<i>Hibiscus</i> sp	0.47 (IOP)	0.09 (IOP)
Amarantaceae		
<i>Alternanthera</i> sp	0.05 (IOP)	0.54 (IOP)
Nyctaginaceae		
<i>Bougainvillea</i> sp	0	1.42 (IOP)
Caprifoliaceae		
<i>Lonicera</i> sp	0.36 (IOP)	0
Apiaceae		
Apiaceae sp1	3.78 (IIP)	0
Apiaceae sp2	0.16 (IOP)	1.07 (IOP)
Araceae sp	0	46.08 (DP)
Araliaceae sp	0	4.21 (IIP)
Bignoniaceae sp	0	0.92 (IOP)
Liliaceae sp	0.26 (IOP)	0
Melastomataceae sp	3.81 (IIP)	0.88 (IOP)

Meliaceae sp	0	1.7 (IOP)
Malpighiaceae sp	0	1.85 (IOP)
n/identificado sp1	0	1.33 (IOP)
n/identificado sp2	0.89 (IOP)	0

Fonte: O autor (2023). (dominant pollen, $DP > 45\%$; accessory pollen $15\% < AP < 45\%$; important isolated pollen, $3\% < IIP < 15\%$; occasional isolated pollen, $IOP < 3\%$)

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P. Some comments on measuring niche overlap. **Ecology**, v. 61, n. 1, p. 44–49, 1980.
- ABSY, M. L.; KERR, W. E. Algumas plantas visitadas para obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* em Manaus. **Acta amazonica**, v. 7, n. 3, p. 309–315, 1977.
- ADADE, C. M.; CRUZ-LANDIM, C. Diferenciação e envelhecimento do músculo do voo em operárias de *Scaptotrigona postica* Latreille (Hymenoptera, Apidae). **Revista brasileira de zoologia**, v. 21, n. 2, p. 379–384, 2004.
- ALVES, R. DE F.; SANTOS, F. DE A. R. DOS. Plant sources for bee pollen load production in Sergipe, northeast Brazil. **American Association of Stratigraphic Palynologists. Palynology**, v. 38, n. 1, p. 90–100, 2014.
- ALVES, R. M. DE O. *et al.* Características físico-químicas de amostras de mel de *Melipona mandacaia* Smith (Hymenoptera: Apidae). **Food Science and Technology**, v. 25, n. 4, p. 644–650, 2005.
- ANKLAM, E. A review of the analytical methods to determine the geographical and botanical origin of honey. **Food chemistry**, v. 63, n. 4, p. 549–562, 1998.
- ARAÚJO, E. D. *et al.* Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 3B, p. 563–568, 2004.
- BARTH, O. M. Melissopalynology in Brazil: a review of pollen analysis of honeys, propolis and pollen loads of bees. **Scientia agricola**, v. 61, n. 3, p. 342–350, 2004.
- BARTH, O. M. **O pólen no mel brasileiro**. Rio de Janeiro: Instituto Oswaldo Cruz, 1989.
- BATISTA, M. L. P. *et al.* Etnoconhecimento sobre abelhas sem ferrão (Anthophila, Apidae: Meliponini) por moradores de comunidade em Cabeceiras do Piauí, Piauí. **ACTA Apicola Brasilica**, v. 8, p. e7671, 2020.
- BIJLSMA, L. *et al.* Water content of stingless bee honeys (Apidae, Meliponini): interspecific variation and comparison with honey of *Apis mellifera*. **Apidologie**, v. 37, n. 4, p. 480–486, 2006.
- BRAGA, J. A. *et al.* Floral sources to *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Apidae) and their pollen morphology in a Southeastern Brazilian Atlantic Forest. **Revista de biologia tropical**, v. 60, n. 4, p. 1491–1501, 2012.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. Gabinete do Ministro. Portaria nº 148, de 07 de junho de 2022. Brasília, 2022.

BROSI, B. J. The complex responses of social stingless bees (Apidae: Meliponini) to tropical deforestation. **Forest ecology and management**, v. 258, n. 9, p. 1830–1837, 2009.

BUCHMANN, S. L. *et al.* Buzz pollination in angiosperms. **Buzz pollination in angiosperms.**, p. 73-113, 1983.

CARDINAL, S.; DANFORTH, B. N. Bees diversified in the age of eudicots. **Proceedings. Biological sciences**, v. 280, n. 1755, p. 20122686, 2013.

CARNEIRO, A. M. **Padrão no uso de recursos e compartilhamento de nicho de *Melipona quadrifasciata* e *M. scutellaris* (Apidae, Meliponini) em remanescente de Floresta Atlântica no nordeste brasileiro.** Monografia. Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, p.31. 2021.

CARVALHO, A. F. Ilegalidades no comércio online de abelhas sem ferrão no Brasil. **Acta Biológica Paranaense**, v. 51, n. 1, p. 1, 2022.

CARVALHO, W. J. DE *et al.* Characterization of antennal sensilla, larvae morphology and olfactory genes of *Melipona scutellaris* stingless bee. **PloS one**, v. 12, n. 4, p. e0174857, 2017.

CAVALCANTE, V. M.; OLIVEIRA, V. T. P. DE; CRUZ-LANDIM, C. DA. Comparative study of wax glands in four Meliponini bees (Hymenoptera, Apidae) producing different quantities of wax. **Iheringia. Serie zoologia**, n. 89, p. 193–198, 2000.

CONTRERA, F. A. L.; MENEZES, C.; VENTURIERI, G. C. New horizons on stingless beekeeping (Apidae, Meliponini). **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, p. 48-51, 2011.

COSTA, C.C.A. *et al.* Origem Botânica do Mel de Jandaíra em Áreas de Caatinga Nativa no Rio Grande do Norte. p. 161-166. In: IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; KOEDAM, D.; HRNCIR, M. **A abelha Jandaíra no passado, no presente e no futuro.** Edufersa, Mossoró, 255p. 2017.

DANTAS E SILVA, M. *et al.* Heterogeneidade espacial e diversidade de abelhas Meliponini na Mata Atlântica (RPPN da Michelin, Bahia). **Sitientibus. Serie Ciencias Biologicas**, v. 8, n. 3/4, p. 298–301, 2008.

DE BRUIJN, 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**, v. 44, n. 1, p. 35–47, 1997.

DE NOVAIS, J. S. *et al.* Comparative pollen spectra of *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponini) from the Lower Amazon (N Brazil) and caatinga (NE Brazil). **Apidologie**, v. 46, n. 4, p. 417–431, 2015.

DI PASQUALE, G. *et al.* Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? **PloS one**, v. 8, n. 8, p. e72016, 2013.

ERDTMAN, G. Pollen walls and angiosperm phylogeny. **Botaniska Notiser**, v. 113, p. 41-45, 1960.

FRANCISCO, F. O. *et al.* Genetic structure of the stingless bee *Tetragonisca angustula*. **bioRxiv**, p. 026740, 2015.

FRANCISCO, F. O. *et al.* Hybridization and asymmetric introgression between *Tetragonisca angustula* and *Tetragonisca fiebrigi*. **Apidologie**, v. 45, n. 1, p. 1–9, 2014.

FRANCISCO, F. O. *et al.* Population structuring of the ubiquitous stingless bee *Tetragonisca angustula* in southern Brazil as revealed by microsatellite and mitochondrial markers: Genetic structure of *T. angustula*. **Insect science**, v. 24, n. 5, p. 877–890, 2017.

GOSTINSKI, L. F. **Recursos alimentares e forrageamento de duas espécies de abelhas sem ferrão *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854 e *Melipona flavolineata* Friese, 1900 (Apidae, Meliponini) na região da Baixada Maranhense, Brasil.** Tese. Universidade Federal do Maranhão, São Luís, p.130. 2018.

HEBLING, N. J.; KERR, W. E.; KERR, F. S. Divisão de trabalho entre operárias de *Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha* Moure. **Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo**, v. 16, p. 115-127, 1964.

HEPBURN, H. R.; PIRK, C. W. W.; DUANGPHAKDEE, O. Honeybee nests. Composition, structure, function. **Springer**, v. 978, n. 3, p. 642-648, 2014.

HESSE, M. *et al.* **Pollen terminology: An illustrated handbook.** Viena, Austria: Springer, 2009.

HRNCIR, M. *et al.* Recruitment behavior in stingless bees, *Melipona scutellaris* and *M. quadrifasciata*. II. Possible mechanisms of communication. **Apidologie**, v. 31, n. 1, p. 93–113, 2000.

HUBBELL, S. P.; JOHNSON, L. K. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. **Ecology**, v. 58, n. 5, p. 949–963, 1977.

IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Hábitos de coleta de *Tetragonisca angustula angustula* Latreille. (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Boletim de Zoologia**, v. 8, n. 8, p. 115-131, 1984.

IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KOEDAM, D.; HRNCIR, M. **A abelha jandaíra: No passado, no presente e no futuro**. Edufersa, Mossoró 2017.

IWAMA, S. A influência de fatores climáticos na atividade externa de *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae). **Boletim de Zoologia**, v. 2, n. 2, p. 189-201, 1977.

IWAMA, S. MELHEM, T.S.; The Pollen Spectrum of the Honey of *Tetragonisca angustula angustula* Latreille (Apidae, Meliponinae). **Apidologie**, v. 10 n. 3, p. 275-295. 1979.

JAFFÉ, R. *et al.* Bees for development: Brazilian survey reveals how to optimize stingless beekeeping. **PloS one**, v. 10, n. 3, p. e0121157, 2015.

JAFFÉ, R. *et al.* Diagnóstico da meliponicultura no Brasil. **Mensagem Doce**, v. 120, p. 7-9, 2013.

JARAU, S. *et al.* Recruitment behavior in stingless bees, *Melipona scutellaris* and *M. quadrifasciata*. I. Foraging at food sources differing in direction and distance. **Apidologie**, v. 31, n. 1, p. 81–91, 2000.

JOHNSON, L. K.; HUBBELL, S. P. Aggression and competition among stingless bees: Field studies. **Ecology**, v. 55, n. 1, p. 120–127, 1974.

KAEHLER, T. G. **Forrageio de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* (Apidae; Meliponini): potencial de obtenção de recursos e polinização**. Tese. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, p.66. 2017.

KERR, W. E. Formação das castas no gênero *Melipona* (Illiger, 1806). **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, v. 3, n. 0, p. 288–312, 1946.

KERR, W. E.; CARVALHO, G. A.; NASCIMENTO, V. A. **Abelha Uruçu: Biologia, Manejo e Conservação**. Fundação Acangaú, Belo Horizonte, 1996.

KOEDAM, D. *et al.* Production of wax by virgin queens of the stingless bee *Melipona bicolor* (Apidae, Meliponinae). **Insectes sociaux**, v. 49, n. 3, p. 229–233, 2002.

LOUVEAUX, J.; MAURIZIO, A.; VORWOHL, G. Methods of Melissopalynology. **Bee world**, v. 59, n. 4, p. 139–157, 1978.

MAIA-SILVA, C. **Adaptações comportamentais de *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini) às condições ambientais do semi-árido brasileiro**. Tese. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP. Ribeirão Preto. P.130. 2013.

MELO, A. M. C.; VIANA, B. F.; NEVES, E. L. Pattern of floral resource use by two species of *Melipona* Illiger, 1806 (Hymenoptera: Apidae) in continental sand dunes from médium São Francisco River, Bahia, Brazil. **Sitientibus série Ciências Biológicas**, v. 2, n. 1/2, p. 17-22, 2002.

MELO, M, de A. **Efeito de *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera, Apidae) sobre a utilização de fontes de pólen por *Melipona quadrifasciata* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera, Apidae) na região de Viçosa, MG.** Tese. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa. p.59. 2004.

MENEZES, C. *et al.* The role of useful microorganisms to stingless bees and stingless beekeeping. **Pot-Honey: A legacy of stingless bees**, p. 153-171, 2013.

MICHENER, C. D. **The bees of the world**. 2. ed. Baltimore, MD, USA: Johns Hopkins University Press, 2007.

MORGADO, L. N. *et al.* Padrão polínico utilizado por *Tetragonisca angustula* Latreille (Apidae: Meliponina). **Acta botânica Brasilica**, v. 25, n. 4, p. 932–934, 2011.

NAGAMITSU, T. *et al.* Preference in flower visits and partitioning in pollen diets of stingless bees in an Asian tropical rain forest. **Population ecology**, v. 41, n. 2, p. 195–202, 1999.

NANZER, S. L. L. **Atividade de forrageamento das abelhas sem ferrão *Tetragonisca angustula* e *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae).** Monografia. Universidade de São Paulo – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Piracicaba. p.29. 2017.

NOGUEIRA-FERREIRA, F.; HELENA; AUGUSTO, S. Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eussociais em uma área de cerrado. **Bioscience Journal**, n. 23, 2007.

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

OLIVEIRA, D. DE J. *et al.* Partitioning of pollen resources by two stingless bee species in the north Bahia, Brazil. **Grana**, v. 56, n. 4, p. 285–293, 2017.

OLIVEIRA, E. G.; MONTEIRO NETO, V.; SILVEIRA, L. M. da S. Avaliação de parâmetros físico-químicos do mel de tiúba (*Melipona compressipes fasciculata* Smith), produzido no Estado do Maranhão. **Hig. aliment**, v. 20, n. 146 p. 74-81, 2006.

OLIVEIRA, F. L. DE *et al.* Influência das variações climáticas na atividade de vôo das abelhas jandairas *Melipona subnitida* Ducke (Meliponinae). **Ciencia agronomica**, v. 43, n. 3, p. 598–603, 2012.

PEREIRA, J. da S. **A redução na disponibilidade de recursos florais aumenta o tempo de forrageamento de abelhas sem ferrão (*Melipona subnitida*, Apidae, Meliponini).** Disserertação. Universidade Federal Rural do Semi-Árido. Mossoró. p.50. 2017.

PIERROT, L.; MONTEIRO; SCHLINDWEIN, C. Variation in daily flight activity and foraging patterns in colonies of urucu-Melipona scutellaris Latreille (Apidae, Meliponini). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, p. 565–571, 2003.

PONCIANO, G. F.; MAY, D. Pólen coletado por Tetragonisca angustula em meliponários de zonas urbanas de Curitiba, Paraná. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, v. 16, n. 3, p. 326–331, 2021.

RAMALHO, M.; SILVA, M. D. E.; 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**, v. 36, n. 1, p. 38–45, 2007.

RECH, A. R.; ABSY, M. L. Pollen storages in nests of bees of the genera Partamona, Scaura and Trigona (Hymenoptera, Apidae). **Revista brasileira de entomologia**, v. 55, n. 3, p. 361–372, 2011.

RIBEIRO, M. de F. Abelha Irapuá (*Trigona spinipes*): comportamento polinizador e destrutivo e em plantas nativas e cultivadas. In: SEMANA DOS POLINIZADORES, 2., 2010, Petrolina. **Anais** p. 72-82. 2010.

RODRIGUES, P. J. F. P.; NASCIMENTO, M. T. Fragmentação florestal: breves considerações teóricas sobre efeitos de borda. **Rodriguésia**, v. 57, n. 1, p. 67–74, 2006.

ROUBIK, D.W. **Ecology and Natural History of Tropical Bees**. Cambridge University Press. 514p. 1992.

ROUGHGARDEN, J. Resource partitioning among competing species--a coevolutionary approach. **Theoretical population biology**, v. 9, n. 3, p. 388–424, 1976.

SAKAGAMI, S. F. Oviposition process in a stingless bee, *Trigona (Scaptotrigona) postica* Latreille. **Stud. Ent., Petropolis**, v. 6, p. 497-510, 1963.

SANTOS, G. G. *et al.* A Meliponicultura atua na conscientização ambiental e incrementa a renda de comunidades carentes no Maranhão. **Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 8, p. 63578-63585, 2020.

SCHETTINO, Sofia Cerqueira *et al.* **Uso de recursos tróficos por *Melipona quadrifasciata* Lepeletier. 1986 e *Melipona asilvai* Moure, 1971 (Himenoptera: Apidae: Meliponini) no Alto Sertão Sergipano**. Dissertação. Universidade Federal de Sergipe. Sergipe. p.61. 2013.

SEELEY, T. D.; MORSE, R. A. The nest of the honey bee (*Apis mellifera* L.). **Insectes Sociaux**, v. 23, n. 4, p. 495-512, 1976.

SFORCIN, José Maurício *et al.* **Própolis e geoprópolis: uma herança das abelhas**. São Paulo. Unesp. 2017.

SILVA, M. D. E.; RAMALHO, M.; ROSA, J. F. Por que *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae) forrageia sob alta umidade relativa do ar? **Iheringia. Serie zoologia**, v. 101, n. 1–2, p. 131–137, 2011.

SILVA, P. N.; HRNCIR, M.; FONSECA, V. L. I. A POLINIZAÇÃO POR VIBRAÇÃO. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 01, p. 140–151, 2010.

SILVIA, R. M. The stingless bee fauna in Brazil (Hymenoptera: Apidae). **Sociobiology**, p. 348–354, 2014.

SIMBERLOFF, D. The status of competition theory in ecology. In: *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo, p. 241–253. 1982.

TABARELLI, M. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade**, p. 132–138, 2005.

TABARELLI, M. *et al.* Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 132–138, 2005.

VILLAS-BÔAS, J. **Manual tecnológico: mel de abelhas sem ferrão**. Brasília. ISPN. 2012.

WILLE, A. Biology of the stingless bees. **Annual review of entomology**, v. 28, n. 1, p. 41–64, 1983.

WILLE, A.; CHARLES, D. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae). **Revista de biologia tropical**, 1973.

WILMS, W.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; ENGELS, W. Resource 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**, v. 31, n. 3–4, p. 137–151, 1996.

WITTER, S. Meliponicultura no Rio Grande do Sul: contribuição sobre a biologia e conservação de *Plebeia nigriceps*. Em: **Apidae, Meliponini**. **Biosci. j.(Online)**. [s.l: s.n.]. p. 134–140.

YOUNG, C.; EDUARDO, F. Desmatamento e desemprego rural na Mata Atlântica. **Floresta e Ambiente**, p. 75–88, 2012.