

BRUNO GUSMÃO VIEIRA

**RECRUTAMENTO E COMPORTAMENTO AGONÍSTICO NO FORRAGEAMENTO
DE CARBOIDRATO PELA ABELHA SEM FERRÃO *Melipona quadrifasciata***

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL

2015

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

V657r
2015

Vieira, Bruno Gusmão, 1990-

Recrutamento e comportamento agonístico no
forrageamento de carboidrato pela abelha sem ferrão *Melipona
quadrifasciata* / Bruno Gusmão Vieira. – Viçosa, MG, 2015.
x, 31f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: José Henrique Schoereder.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f.27-31.

1. Abelhas - Comportamento. 2. *Melipona quadrifasciata*.
3. Inseto - Alimentação. 4. Competição (Biologia). 5. Sacarose.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de
Entomologia. Programa de Pós-graduação em Entomologia.
II. Título.

CDD 22. ed. 595.79

BRUNO GUSMÃO VIEIRA

**RECRUTAMENTO E COMPORTAMENTO AGONÍSTICO NO FORRAGEAMENTO
DE CARBOIDRATO PELA ABELHA SEM FERRÃO *Melipona quadrifasciata***

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 16 de Setembro de 2015

Weyder Cristiano Santana (Coorientador)

Maria Augusta Lima Siqueira

José Henrique Schoereder (Orientador)

Às abelhas, que lutaram bravamente,
algumas vezes até a morte, pela defesa dos
seus recursos durante a realização desse
trabalho,
Dedico.

"Building the future and keeping the past alive are one and the same thing..."

*There is no such thing in the world as absolute reality.
Most of what they call real is actually fiction.
What you think you see is only as real as your brain tells you it is.
We can tell other people about - having faith.
What we had faith in.
What we found important enough to fight for.
It is not whether you were right or wrong,
But how much faith you were willing to have, that decides the future."*

(Solid Snake)

*"A vida das abelhas é como um poço
mágico. Quanto mais se extrai dali,
mais há para extrair"*

Karl von Frisch. (1886 - 1982)

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, por me apoiarem e apostarem sempre na minha formação;

Ao Professor José Henrique Schoereder, por ter aceitado me orientar e por ter sido persistente durante o processo;

Ao Professor Weyder Cristiano Santana, pelo apoio, amizade, conselhos, correções, ideias e conversas produtivas (às vezes nem tanto);

À professora Maria Augusta Lima Siqueira por aceitar fazer parte da banca;

Ao professor José Ivo, pela ajuda com a estatística.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia do departamento de Entomologia pela oportunidade de estudo e formação;

À minha melhor amiga, namorada, conselheira, ajudante e companheira Isabella, por todo amor, carinho, compreensão e por ter pegado tanto no meu pé durante todo esse tempo para que essa dissertação fosse terminada;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida;

Aos técnicos do Apiário, pelas conversas sempre interessantes;

Ao Vlad, por ajudar novamente a trabalhar com o R;

Aos meus amigos, por terem me ajudado (ou atrapalhado) durante todo o processo do mestrado, em especial Yago, Rodrigo, Anas, Joel, Carol, Marcela, Claryssa, Sara, Márcio e Ian, seja com companhia, conversa, passando o tempo ou qualquer outra atividade não produtiva;

E por último, mas não menos importante, às abelhas, por serem a razão de viver de todo abelhudo e que sem elas, o presente trabalho não existiria.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
RESUMO	ix
ABSTRACT	x
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. A Tribo Meliponini	1
1.2. Forrageamento em Meliponini	1
1.3. Competição em Meliponini	2
2. OBJETIVOS	5
2.1. Objetivos Gerais.....	5
2.2. Objetivos Específicos.....	5
3. METODOLOGIA	6
3.1. Capacidade de recrutamento durante a visitação.....	9
3.2. Quantidade de abelhas presentes em cada alimentador.....	10
3.3. Comportamentos agonísticos durante o forrageio.....	10
4. RESULTADOS	12
4.1. Capacidade de recrutamento durante a visitação	12
4.2. Quantidade de abelhas presentes em cada alimentador	15
4.3. Comportamentos agonísticos durante o forrageio	16

5. DISCUSSÃO.....	19
5.1. Capacidade de recrutamento durante a visitação	19
5.2. Quantidade de abelhas presentes em cada alimentador	21
5.3. Comportamentos agonísticos durante o forrageio	24
6. CONCLUSÃO	27
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Diferentes tipos de alimentadores artificiais.....	7
--	---

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Modelo de alimentador de disponibilidade abundante	8
Figura 2: Modelo de alimentador de disponibilidade restritiva.....	8
Figura 3: Interação entre as variáveis teor de sacarose e a disponibilidade do alimento e sua relação com o número de abelhas presentes no alimentador em <i>M. quadrifasciata</i>	13
Figura 4: Regressões lineares relacionando a quantidade de abelhas presentes nos quatro tipos de alimentador e o tempo decorrido em minutos em <i>M. quadrifasciata</i>	14
Figura 5: Número médio de abelhas presentes nos diferentes tipos de alimentador em <i>M. quadrifasciata</i>	15
Figura 6: Relação entre a quantidade dos comportamentos agonísticos e seus diferentes níveis em cada alimentador distinto em <i>M. quadrifasciata</i>	17
Figura 7: Interação entre as variáveis teor de sacarose e o nível de agressão dos comportamentos agonísticos demonstrados pelas abelhas em <i>M. Quadrifasciata</i>	18

RESUMO

VIEIRA, Bruno Gusmão. M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, setembro de 2015. **Recrutamento e comportamento agonístico no forrageamento de carboidrato pela abelha sem ferrão *Melipona quadrifasciata***. Orientador: José Henrique Schoereder. Coorientador: Weyder Cristiano Santana.

As abelhas possuem variados mecanismos de comunicação para indicar a localização do alimento. Como fontes alimentares são recursos limitados, é necessário utilizar estratégias de forrageamento e de competição para se obter estes recursos. Este trabalho foi conduzido com o objetivo de analisar as estratégias de forrageamento da abelha sem ferrão *Melipona quadrifasciata*, tendo como foco a competição intraespecífica. Para tal, verificamos se houve diferença entre o comportamento demonstrado pelas forrageiras em dois tipos diferentes de fontes alimentares energéticas artificiais com disponibilidades alimentares distintas e para duas concentrações distintas de açúcar. As colônias foram testadas individualizadas para se observar o recrutamento efetuado para a coleta do recurso. Posteriormente, as colônias foram testadas agrupadas, para avaliar a influência da qualidade e/ou quantidade de alimento na ocorrência de comportamentos agonísticos entre as operárias. Estes comportamentos e o número de forrageiras coletando alimento na fonte também foram contados. Foram encontradas diferenças significativas no modo de forrageio, na quantidade de abelhas forrageando e na defesa da fonte alimentar. Verificamos que as abelhas empregam maior força de coleta no forrageio de recursos que apresentam maior qualidade e quantidade disponível.

ABSTRACT

VIEIRA, Bruno Gusmão. M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, September, 2015. **Recruitment and agonistic behavior in the carbohydrate foraging by the stingless bee *Melipona quadrifasciata***. Adviser: José Henrique Schoereder. Co-adviser: Weyder Cristiano Santana.

Bees have many communication mechanisms to indicate food location. Since food sources are a limited resource, it is necessary to use foraging and competition strategies these resources. This study was conducted in order to analyze the foraging strategies of the stingless bee *Melipona quadrifasciata*, focusing on the intraspecific competition. To do so, we verified if there was difference in the behavior showed by the foragers on two different kinds of artificial energetic feeders with distinct food availability and two distinct sugar concentrations. The colonies were tested individualized, so we could observe the recruitment accomplished to the resource collecting. After this, the colonies were tested while grouped, to evaluate the influence of the quality and/or quantity of food in the showing of agonistic behavior between the workers. These behaviors and the number of foragers collecting food at the same source were also counted. We found differences in the way that the bees gather resources and in the quantity of foragers collecting food and defending the food source. We also verified that the workers devote more force on the gathering of resources that display more quality and quantity available.

1. INTRODUÇÃO

1.1. A TRIBO MELIPONINI

A tribo Meliponini está contida na família Apidae e possui sua distribuição restrita aos trópicos e subtropicais. As abelhas sem ferrão são insetos altamente eussociais que vivem em colônias permanentes, podendo possuir até 100.000 indivíduos. Há centenas de espécies de meliponíneos no Brasil, sendo impossível chegar ao número real devido à grande abundância de espécies crípticas, que são diferenciadas umas das outras apenas por pequenas características ou análises moleculares (Roubik, 1989; Silveira et al., 2002; Michener, 2007).

Em muitas regiões tropicais das Américas, os meliponíneos se sobressaem e são as abelhas mais abundantes encontradas, tendo um importante papel na polinização da vegetação nativa (Giannini et al., 2015).

1.2. FORRAGEAMENTO EM MELIPONINI

Um dos fatores que contribui para o sucesso organizacional das colônias de abelhas sociais é a comunicação. Esta pode ser definida como a transferência de informação por sinais de um indivíduo para outro, sendo de natureza química, por meio de odores e feromônios, ou de natureza física, emissão de sons (vibrações), danças, corridas e contato direto com outras abelhas (Biesmeijer e Slaa, 2004).

A comunicação entre as abelhas também desempenha um papel fundamental no forrageamento efetivo do alimento por uma colônia, pois assim as forrageiras conseguem recrutar mais operárias na colônia para coletar alimento (Biesmeijer e Slaa, 2004). Na comunicação, as abelhas geralmente conseguem repassar para suas companheiras de ninho a qualidade do alimento que acabaram de coletar, sua posição e distância (Nieh et al., 2004a). O mecanismo mais conhecido e eficiente entre as abelhas é a dança do requebrado, que ocorre em *Apis mellifera*, descrito por von Frisch em 1967.

Na tribo Meliponini, a variação de mecanismos de comunicação é grande, apresentando desde o cheiro das fontes que visitam para alertar as outras abelhas

da colônia, produção de sons que indicam a qualidade (Hrncir et al., 2008) e distância do alimento, passagem de alimento de uma abelha para a outra via trofaláxis (Aguilar et al., 2005; Reichle et al., 2010) até mesmo apresentar trilhas de odor (Schorkopf, et al, 2009). Além desses mecanismos descritos, muitas espécies de abelha também se utilizam da presença de outras forrageiras nas flores para se orientar, comportamento conhecido como reforço local (positivo ou negativo) em que abelhas inexperientes no forrageio possuem maior tendência de pousar em uma mesma flor que já esteja sendo visitada por outra forrageira. Caso essa abelha seja experiente, há maior tendência em evitar essa flor (Biesmeijer e Slaa, 2004).

Fatores climáticos também afetam de forma significativa o forrageamento das abelhas sem ferrão. Ferreira e Absy (2015) chegaram à conclusão de que nos períodos mais secos do ano, as operárias preferem se dedicar a coletar néctar, enquanto que nos períodos mais úmidos, passam a coletar pólen. Outro fator que influencia no forrageamento destas abelhas é a incidência de luz solar. A coloração corporal do inseto tem fundamental importância para a vida do mesmo quando em exposição direta à luz solar. Abelhas de coloração mais escura tendem a forragear durante horas mais frias do dia, geralmente em caminhos sombreados, para evitar sobreaquecimento (Pereboom e Biesmeijer, 2003; Maia-Silva et al., 2014)

1.3. COMPETIÇÃO EM MELIPONINI

A competição pode ser definida como interação entre indivíduos provocada pela necessidade comum de um recurso e que leva à redução da sobrevivência, crescimento e/ou reprodução de pelo menos alguns dos indivíduos competidores envolvidos. A competição por recursos pode ser tanto por exploração quanto por meio de interferência (Duijns e Piersma, 2014).

De acordo com a teoria do forrageamento ótimo, concebida por MacArthur e Pianka (1966), os animais que forrageiam buscam coletar o máximo de recursos mais valiosos no menor espaço de tempo, especializando-se em alimentos mais energéticos ou alternando para os de menor valor quando aquele é escasso, devido a competição ou sua diminuição no ambiente (Parent et al., 2014). Essa escassez do alimento mais rico ocasiona um aumento nos custos energéticos do indivíduo, alterando a relação custo-benefício da busca desse recurso (Parent et al., 2014).

A competição tende a ocorrer de forma mais intensa intraespecificamente, já que indivíduos da mesma espécie dividem recursos florais semelhantes. Apesar disso, a competição interespecífica também pode ser intensa, pois pode ocorrer sobreposição de nichos entre espécies diferentes (Ferreira e Absy, 2015). Muitas espécies da tribo Meliponini são bastante territorialistas e agressivas, além de algumas também serem generalistas, pois pode ocorrer sobreposição de nichos com outras espécies (Hubbell e Johnson, 1978).

Alguns meliponíneos agressivos conseguem interceptar trilhas de cheiro deixadas por forrageiras de outros ninhos e até espécies diferentes, voando direto para a fonte desses odores (Nieh et al., 2004b; Schorkopf et al., 2009). Outras abelhas utilizam esse mecanismo para evitar fontes marcadas por espécies mais agressivas e possíveis encontros. Isso demonstra uma estrutura de dominância entre as espécies, em que a espécie mais agressiva impede o forrageio de outras. Outros estudos indicam que mesmo espécies dominantes e capazes de extirpar outras abelhas da fonte, também evitam confrontá-las, pois isso pode causar grande mortalidade e gasto de energia a sua colônia (Lichtenberg et al., 2011).

Em 1974, Johnson e Hubbell observaram diferentes níveis de agressão utilizados por abelhas durante o contato com outras operárias de colônias diferentes na fonte. Esses comportamentos foram classificados em quatro níveis:

- Nível 1- as abelhas apenas ameaçam as rivais, não há contato corporal;
- Nível 2 – ocorre contato corporal rápido;
- Nível 3 – ocorrem mordidas e empurrões;
- Nível 4 – as abelhas começam a lutar, resultando normalmente na morte dos dois indivíduos envolvidos.

Segundo Johnson e Hubbell (1975), as abelhas que possuem maior dificuldade em encontrar fontes de alimento apresentam maior agressividade em relação às outras, o que pode ser explicado devido a pouca dispersão dos indivíduos durante o forrageamento. Nessas abelhas, as operárias se movem em grupos grandes, o que dificulta a descoberta de fontes alimentares por conta própria, tornando-se necessária a extirpação de abelhas menores ou menos agressivas da coleta de recursos. A coexistência de espécies agressivas e não agressivas ocorre

possivelmente devido à especialização de cada grupo a um tipo de fonte diferente. (Heinrich e Raven, 1972; Johnson e Hubbell, 1974, 1975).

Este tema é importante para entendermos melhor o hábito e o que pode influenciar no modo de forrageio das abelhas sem ferrão. A abelha *Melipona quadrifasciata* será utilizada nesse estudo, pois se trata de uma abelha nativa e encontrada na mata atlântica, além de não termos muitos registros do seu comportamento na competição por recursos alimentares de abelhas dessa espécie frente a outros animais coespecíficos.

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVOS GERAIS

O presente trabalho foi conduzido com o objetivo estudar a competição por alimento entre operárias de abelhas sem ferrão (Meliponini), especificamente da espécie *Melipona quadrifasciata* Lepeletier, 1836.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Verificar o comportamento de recrutamento em abelhas operárias da mesma espécie em fontes abundantes e restritas de alimento com duas concentrações de açúcar;
- Analisar o comportamento de forrageio dessa espécie em fontes abundantes e restritas de alimento, com duas concentrações de açúcar distintas na presença de outras abelhas operárias da mesma espécie, tanto da mesma colônia, quanto de colônias diferentes;
- Quantificar e analisar os encontros agonísticos entre operárias dessa espécie, caso ocorram.

3. METODOLOGIA

Neste trabalho foram utilizadas operárias de *M. quadrifasciata* obtidas de dez colônias naturais, com número semelhante de operárias, mantidas em caixas de criação no Apiário Central do Departamento de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa.

As colônias foram fechadas durante o período noturno, para que não se perdesse nenhuma forrageira em campo. Elas foram então transportadas para o Setor de Sericicultura do Departamento de Entomologia para não haver interferência de outras abelhas, já que não há conhecimento de ninhos por perto. Caso ocorresse a presença de abelhas que não faziam parte do experimento, elas eram recolhidas e mortas, para que não comunicassem a localização do recurso à sua colônia de origem.

As forrageiras foram treinadas a coletar alimento em um alimentador artificial posicionado a uma distância semelhante de todas as colônias (5m). Este alimentador foi composto por dois pratos sobrepostos, com o alimento colocado no prato de baixo e aberturas localizadas no prato de cima, de modo a permitir a passagem de alimento. Os pratos de cima eram da cor amarela, com os pratos de baixo sendo da cor branca. Essas cores foram determinadas por resultados obtidos em um teste piloto. Todos os pratos possuíam mesmo tamanho.

O alimentador apresentou duas variações na disponibilidade de recurso para a coleta pelas abelhas e na concentração de sacarose no alimento. Para a variação na disponibilidade do alimento, alterou-se o tamanho dos furos por onde a forrageira obteve o alimento. O alimentador abundante, que permitia que maior número de operárias coletasse o recurso ao mesmo tempo, contava com 25 aberturas de diâmetro 5 mm (Figura 1). O alimentador restritivo contava com 4 aberturas de diâmetro 3 mm, de modo a limitar a quantidade de abelhas forrageando ao mesmo tempo (Figura 2).

Para avaliarmos a variação do teor de sacarose no alimento, utilizamos dois graus diferentes da escala Brix (porcentagem de açúcar em uma solução), um alto (>63°) e um baixo (<40°). Essas concentrações foram definidas de acordo com o

experimento de Roubik e Buchmann em 1984, no qual tais concentrações apresentaram boa aceitabilidade pelas abelhas (Tabela 1).

Como substituto do néctar, foi ofertado, *ad libitum*, mel de *Apis mellifera* diluído em água como recurso para as abelhas. A quantidade de xarope utilizada foi determinada por testes piloto e em nenhum momento os alimentadores ficaram sem recurso.

Tabela 1: Diferentes tipos de alimentadores artificiais

Tipo de alimentador	Concentração (a)	Disponibilidade (b)
1	Alta (>63°)	Abundante
2	Alta (>63°)	Restrita
3	Baixa (<40°)	Abundante
4	Baixa (<40°)	Restrita

(a) Teor de sacarose no alimento (escala Brix). (b) Disponibilidade de alimento em relação ao número de abelhas suportadas pelo alimentador.

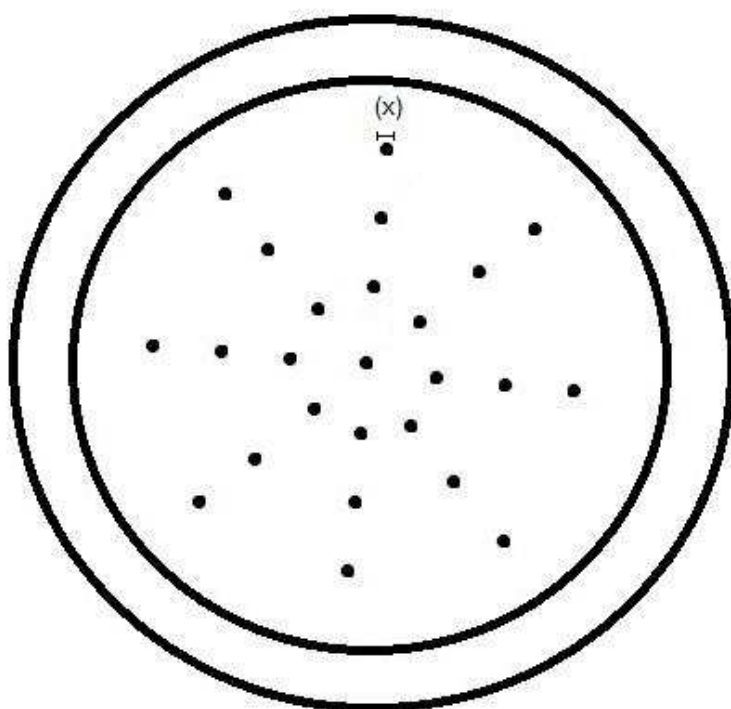


Figura 1: Modelo de alimentador de disponibilidade abundante. (x) Diâmetro do furo = 5 mm

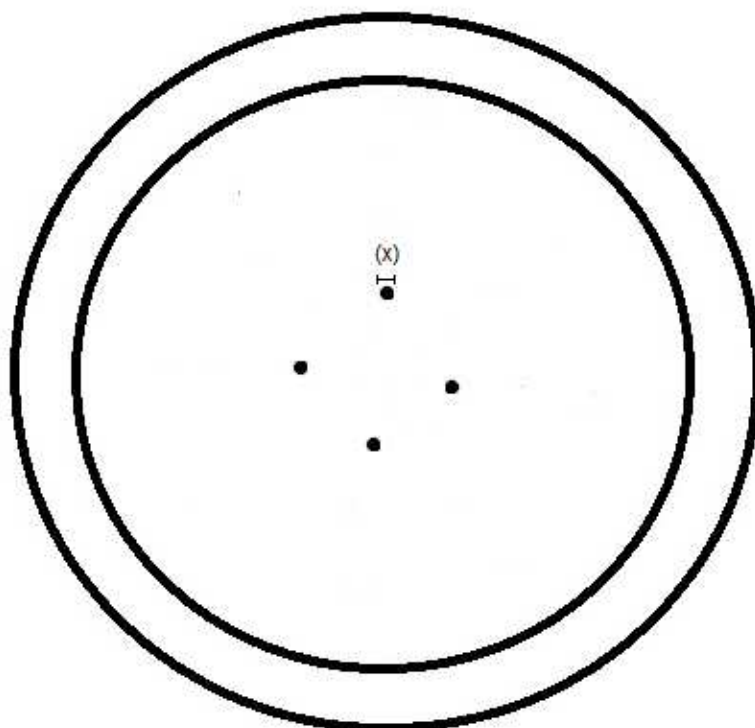


Figura 2: Modelo de Alimentador de disponibilidade restritiva. (x) Diâmetro do furo = 3 mm

As colônias foram avaliadas ora de modo individual, ora de modo coletivo, de acordo com o experimento realizado. Quando eram avaliadas de modo individual, apenas uma colônia foi testada, enquanto todas as outras tiveram suas entradas fechadas com tela. Quando foram testadas de modo coletivo, todas as colônias estiveram com a entrada livre, o que possibilitou a presença de operárias dos 10 ninhos no alimentador.

Os experimentos foram realizados no período da manhã, entre 6 e 10 horas, e no horário da tarde, entre 16 e 18 horas, durante o período de Abril e Outubro de 2014. Esse horário foi escolhido para os experimentos devido à *M. quadrifasciata* ser uma abelha que tem maior atividade de forrageio em horários que apresentem menores temperaturas e menor incidência de raios solares, de modo a evitar que seu corpo superaqueça (Hrncir e Maia-Silva, 2013).

3.1. CAPACIDADE DE RECRUTAMENTO DURANTE A VISITAÇÃO

Utilizamos colônias individualizadas para este experimento. Começamos a cronometrar o tempo a partir do momento em que a primeira forrageira iniciou a coleta de alimento. A partir disso, contamos o número de abelhas presentes no alimentador a cada 2 minutos, até totalizar 10 minutos. Utilizamos ANOVA para determinar se houve diferença significativa entre as variações da concentração e disponibilidade de alimento e o tempo decorrido, que foram utilizados como variáveis explicativas, e o número de abelhas recrutadas em cada tipo de alimentador, utilizado como variável resposta. Também realizamos uma regressão linear para cada tipo de alimentador, em que o tempo foi a variável explicativa e a quantidade de abelhas presentes no alimentador foi a variável resposta. Com a regressão esperou-se obter a curva de recrutamento em cada alimentador. Com esses resultados, pudemos comparar os diferentes tipos de alimentadores. Nos dois testes estatísticos utilizamos a distribuição Poisson, corrigido para sobredispersão quando necessário, nos modelos propostos.

3.2. QUANTIDADE DE ABELHAS PRESENTES EM CADA ALIMENTADOR

Para avaliarmos se houve diferença no número de operárias presentes nos quatro tipos de alimentadores, foi feita a contagem das abelhas presentes em cada alimentador individualizado. A contagem foi realizada após 15 minutos de coleta de alimento, pois após esse tempo decorrido a quantidade de abelhas presentes se estabilizava. Esse experimento contou com as colônias individualizadas. Foi utilizada ANOVA, com a concentração do recurso e a disponibilidade de alimento como variáveis explicativas e o número de abelhas como variável resposta. Os modelos foram propostos na distribuição Poisson, corrigido para sobredispersão quando necessário.

3.3. COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS ENTRE AS OPERÁRIAS DURANTE O FORRAGEIO

Observamos se ocorreram interações agonísticas entre as abelhas nos diferentes tipos de fonte. Neste experimento, as 10 colônias foram utilizadas tanto de modo coletivo, quanto de modo individual, de modo a maximizar a quantidade de operárias interagindo no alimentador. Para o teste, as abelhas foram observadas durante 10 minutos enquanto visitavam o alimentador, com intervalo de 20 minutos entre as observações. Durante a realização do experimento, registramos se houve interações agonísticas entre as forrageiras e, caso ocorressem, a intensidade da agressão. Os níveis de agressão ocorridos entre as abelhas foram classificados de acordo com o descrito por Johnson e Hubbell (1974) e Johnson em 1983 (*apud* Biesmeijer e Slaa, 2004):

Nível 1 - as abelhas apenas ameaçam as rivais, podendo desempenhar os comportamentos a seguir: Abrir as mandíbulas, levantar a cabeça e apontar a mandíbula para as rivais, abrir suas asas para a lateral e também elevar o abdômen, geralmente não havendo contato corporal. **Nível 2** - ocorre contato corporal rápido, podendo pousar nas costas de outras abelhas para, supostamente, derrubá-las da fonte e podem haver mordidas rápidas em diferentes partes do corpo das rivais.

Nível 3 - ocorrem mordidas mais prolongadas e empurrões com a mandíbula nas rivais, elas podem também travar as mandíbulas uma na outra enquanto outras abelhas mordem partes desprotegidas. **Nível 4** - as abelhas começam a lutar, muitas vezes se enroscando uma na outra e mordendo seu pescoço ou cabeça, na maioria das vezes elas não se soltam, resultando na morte dos dois indivíduos envolvidos.

Utilizamos ANOVA para detectar se o número de comportamentos ocorridos (variável resposta) variou em função do nível de agressão, teor de açúcar no alimento e disponibilidade do recurso (variáveis explicativas). Para tal, também foi utilizada a distribuição Poisson, corrigido para sobredispersão quando necessário.

Os resultados foram analisados com o auxílio do software R (R Development Core Team, 2011).

4. RESULTADOS

4.1. CAPACIDADE DE RECRUTAMENTO DURANTE A VISITAÇÃO

A ANOVA realizada apontou resultados significativos para diferenças no número de abelhas em relação ao tempo decorrido ($p < 0,01$), havendo uma relação direta entre os dois, com o recrutamento aumentando em função do tempo. Também obtivemos resultados significativos para a relação entre as diferentes disponibilidades de alimento e quantidade de abelhas presentes no alimentador ($p < 0,01$), em que o recrutamento de novas abelhas aumenta conforme a disponibilidade do recurso aumenta. Para as duas diferentes concentrações de sacarose do alimento, também obtivemos resultados indicando que o número de abelhas coletando o recurso varia significativamente ($p < 0,01$), ocorrendo o aumento do número de abelhas em concentrações mais altas do açúcar.

Além disso, houve interação significativa entre as variáveis disponibilidade do recurso e teor de sacarose no mesmo, com $p = 0,01$ (Figura 3), mostrando que o número de abelhas no alimentador tende a diminuir em maior escala quando o recurso possui baixa concentração de sacarose e disponibilidade restritiva em relação à mesma disponibilidade, mas com teor de açúcar mais alto no alimento.

A regressão realizada indicou que a quantidade de abelhas presentes em todos os tipos de alimentador tende a aumentar com o tempo (Figura 4).

Interação entre o teor de sacarose e a disponibilidade do alimento

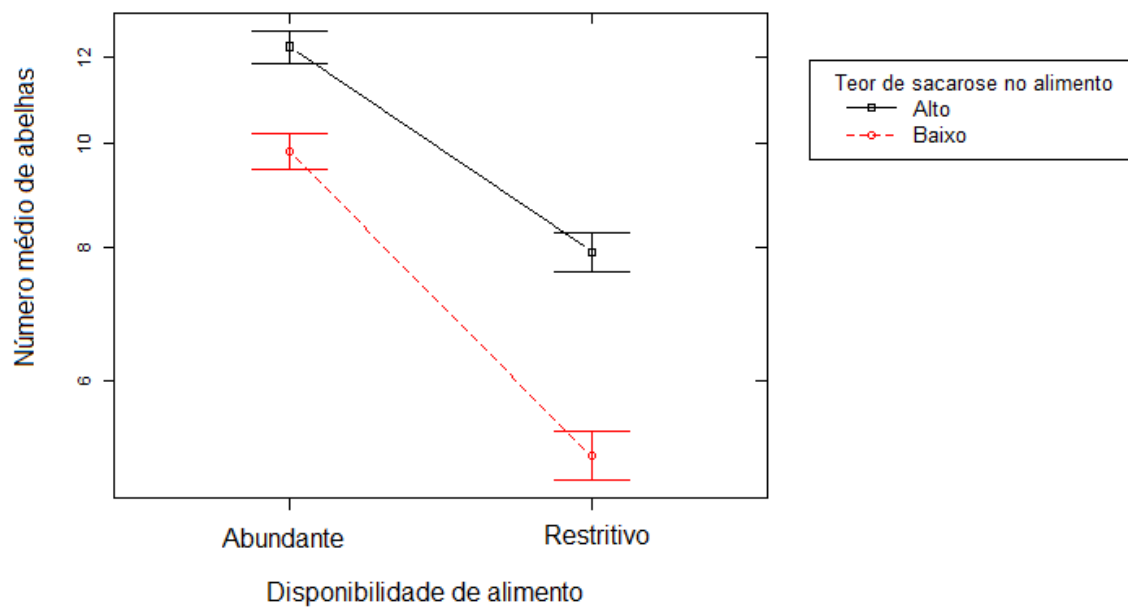


Figura 3: Interação entre as variáveis teor de sacarose e a disponibilidade do alimento e sua relação com o número de abelhas presentes no alimentador em *M. quadrifasciata*. $p=0,01$.

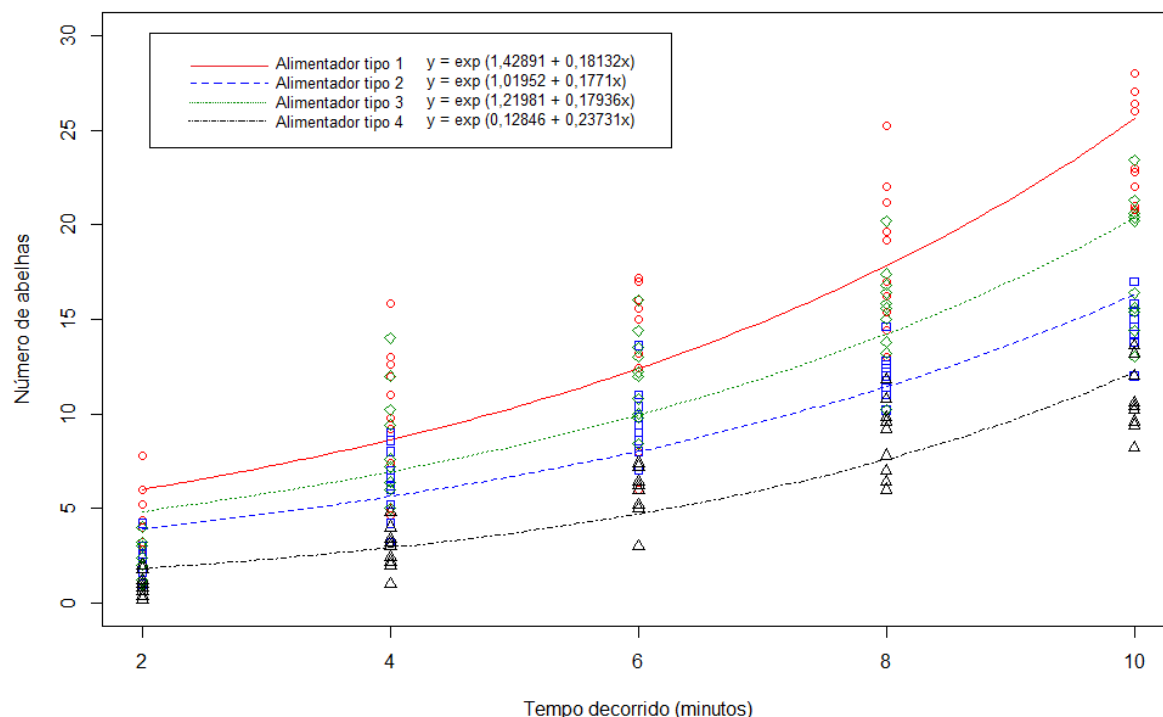


Figura 4: Regressões lineares relacionando a quantidade de abelhas presentes nos quatro tipos de alimentador e o tempo decorrido em minutos em *M. quadrifasciata*. Alimentador tipo 1: alta concentração de açúcar, disponibilidade abundante. Alimentador tipo 2: alta concentração de açúcar, disponibilidade restritiva. Alimentador tipo 3: baixa concentração de açúcar, disponibilidade abundante. Alimentador tipo 4: baixa concentração de açúcar, disponibilidade restritiva. $p < 0,05$

4.2. QUANTIDADE DE ABELHAS PRESENTES EM CADA ALIMENTADOR

O resultado obtido nos mostra que a disponibilidade de alimento possui influência na quantidade de abelhas presentes nos alimentadores ($p < 0,01$), com uma maior quantidade das mesmas forrageando quando a disponibilidade era abundante. Também obtivemos $p < 0,01$ para o teor de açúcar no recurso, indicando que o número de operárias coletando alimento é influenciado positivamente pelo teor de sacarose no mesmo, com mais abelhas presentes quando a concentração de açúcar era maior (Figura 5). A quantidade de abelhas presentes durante o forrageio nos alimentadores variou entre nove e 35 indivíduos.

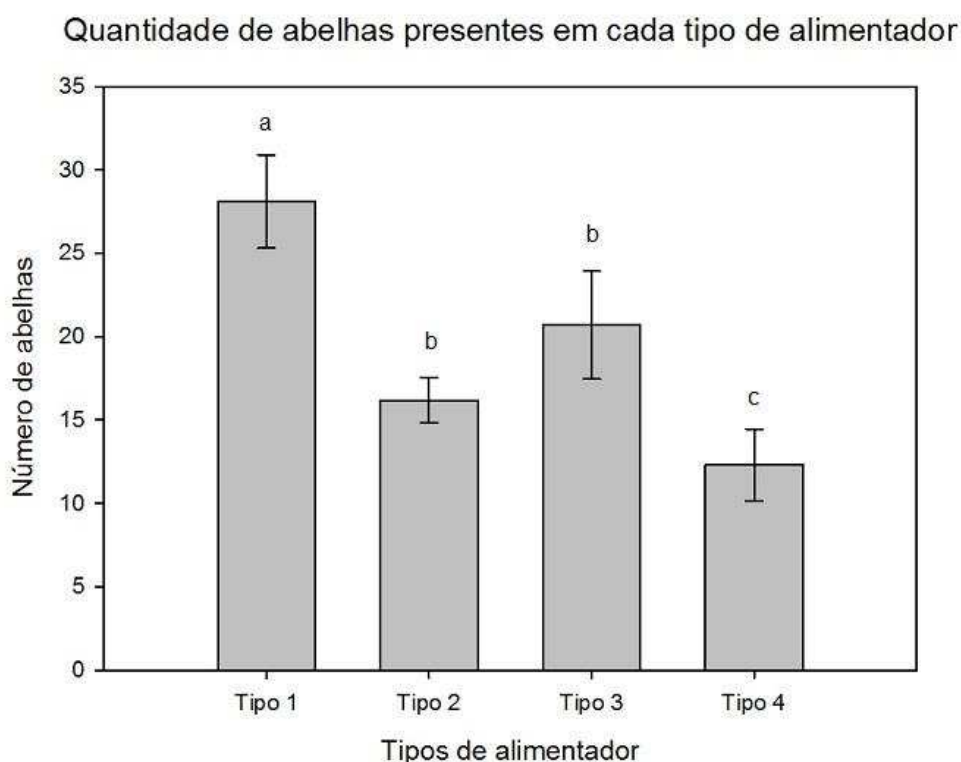


Figura 5: Número médio de abelhas presentes nos diferentes tipos de alimentador em *M. quadrifasciata*. Tipo 1: alta concentração de açúcar, disponibilidade abundante. Tipo 2: alta concentração de açúcar, disponibilidade restritiva. Tipo 3: baixa concentração de açúcar, disponibilidade abundante. Tipo 4: baixa concentração de açúcar, disponibilidade restritiva. Letras representam diferenças significativas entre os alimentadores. Barras representando o erro padrão da média. $p < 0,05$

4.3. COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS ENTRE AS OPERÁRIAS DURANTE O FORRAGEIO

Os seguintes comportamentos foram observados durante o experimento:

- **Nível 1:** Ameaça à abelha rival abrindo as mandíbulas e apontando para a mesma, bem como a abertura das asas.
- **Nível 2:** Pouso sobre outra rival com o suposto intuito de desestabilizá-la na fonte, o que algumas vezes surtia efeito.
- **Nível 3:** Travamento de mandíbula com mandíbula entre as abelhas.
- **Nível 4:** Enroscamento entre as abelhas que estavam brigando e sucessivas mordidas na região próxima à cabeça. A maioria das abelhas envolvidas neste nível morreram durante o confronto, tanto a que iniciou o ataque, quanto a que sofreu a investida.

A ANOVA realizada indicou que a concentração de açúcar no alimento influencia de forma positiva a quantidade de comportamentos agonísticos apresentados pelas abelhas ($p < 0,01$). Também obtivemos resultados significativos que mostram que a disponibilidade do recurso possui influência negativa no número de comportamentos agonísticos, com maiores quantidades destes comportamentos ocorrendo na disponibilidade restritiva ($p < 0,01$).

Além disso, os resultados também indicam que há diferença significativa entre a quantidade de comportamentos apresentados conforme seu nível, com o comportamento de nível 2 sendo o mais observado (Figura 6). Também houve interação estatística entre a concentração de açúcar e os níveis de comportamentos agonísticos apresentados pelas abelhas ($p = 0,03$), com os níveis maiores de agressão acontecendo em menor quantidade quando o teor de açúcar no recurso era menor. Nas disponibilidade restritiva de alimento, essa queda não foi tão abrupta (Figura 7).

Relação entre a quantidade dos níveis de agressão e o tipo de alimentador

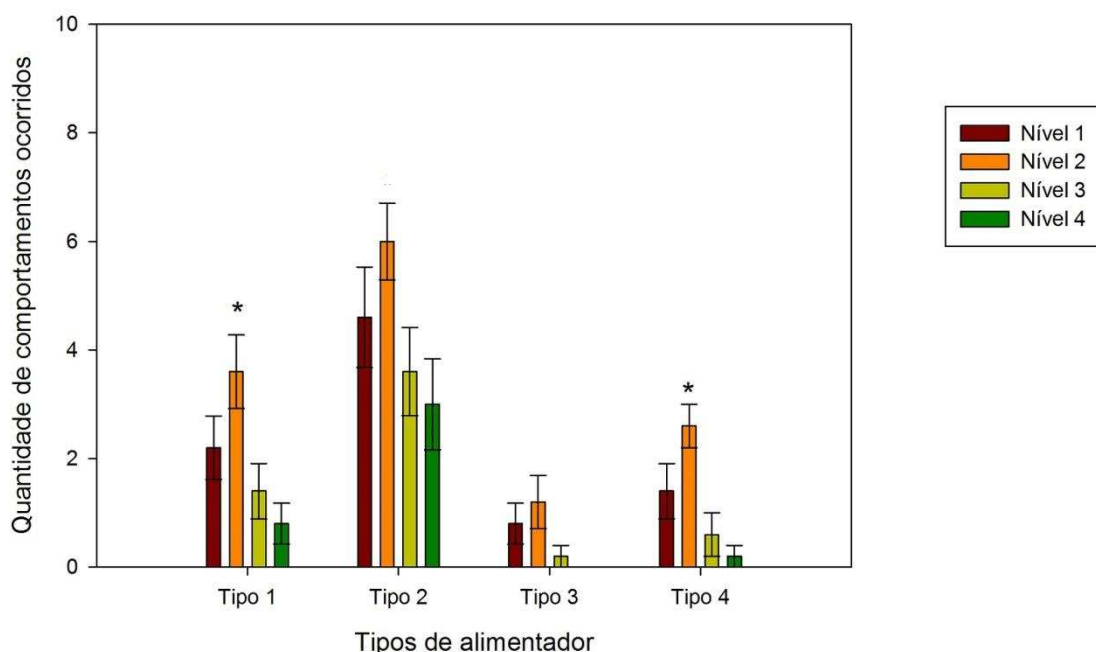


Figura 6: Relação entre a quantidade dos comportamentos agonísticos e seus diferentes níveis em cada alimentador distinto em *M. quadrifasciata*. Tipo 1: alta concentração de açúcar, disponibilidade abundante. Tipo 2: alta concentração de açúcar, disponibilidade restritiva. Tipo 3: baixa concentração de açúcar, disponibilidade abundante. Tipo 4: baixa concentração de açúcar, disponibilidade restritiva. Nível 1: ameaça à abelha rival abrindo as mandíbulas e apontando para a mesma, bem como a abertura das asas. Nível 2: pouso sobre outra rival com o suposto intuito de desestabilizá-la na fonte. Nível 3: travamento de mandíbula com mandíbula entre as abelhas. Nível 4: enroscamento entre as abelhas que estavam brigando e sucessivas mordidas na região próxima à cabeça. Asteriscos representando diferenças significativas. Barras representam o erro padrão da média. $p < 0,05$

Interação entre os níveis de agressão e o teor de sacarose no alimento

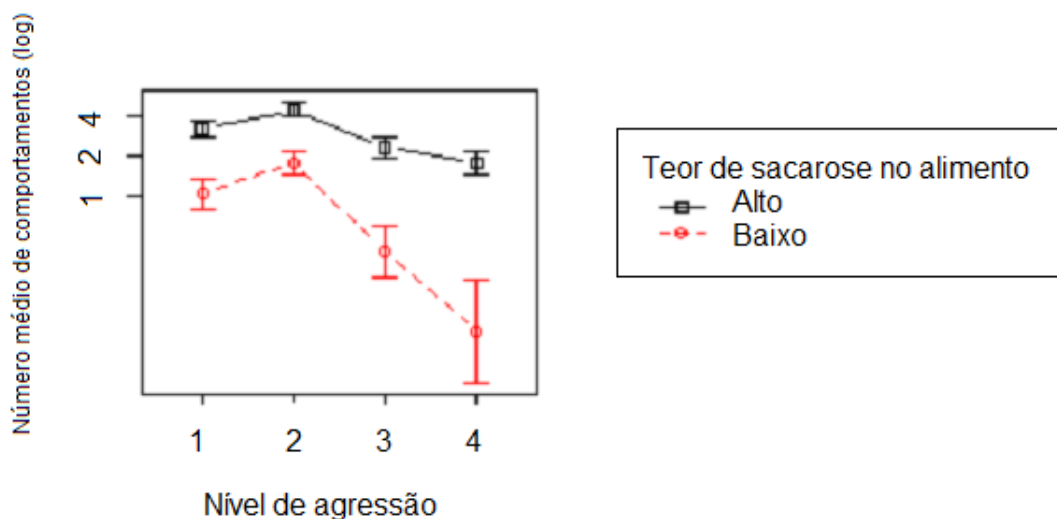


Figura 7: Interação entre as variáveis teor de sacarose e o nível de agressão dos comportamentos agonísticos demonstrados pelas abelhas em *M. quadrifasciata*. Nível 1: ameaça à abelha rival abrindo as mandíbulas e apontando para a mesma, bem como a abertura das asas. Nível 2: pouso sobre outra rival com o suposto intuito de desestabilizá-la na fonte. Nível 3: travamento de mandíbula com mandíbula entre as abelhas. Nível 4: enroscamento entre as abelhas que estavam brigando e sucessivas mordidas na região próxima à cabeça. $p=0,03$.

5. DISCUSSÃO

5.1. CAPACIDADE DE RECRUTAMENTO DURANTE A VISITAÇÃO

A interação mostrada na figura 3 nos mostra que os alimentadores em que a concentração de açúcar é mais alta apresentam recrutamento maior de operárias. Conforme a concentração diminui, o número de forrageiras sendo recrutadas no alimentador restritivo se torna menor rapidamente, enquanto que essa queda é menos pronunciada no alimentador de disponibilidade abundante. Estes resultados indicam que o conjunto formado pelo alimento pobre e disponibilidade reduzida do mesmo é suficiente para que as abelhas não sejam atraídas facilmente pelo alimentador, pois não é benéfico para a colônia investir energia na coleta de um recurso que possivelmente traria prejuízo para a mesma.

Os gráficos e as equações nos mostram que o número das operárias aumenta conforme o tempo passa em todos os tipos de alimentadores, embora esse aumento seja mais proeminente no alimentador que possuía alta disponibilidade e riqueza do alimento. Isso pode ser explicado por seu eficiente método de comunicação, uma vez que, quanto mais operárias estiverem coletando recursos, maior será o número de abelhas que comunicará às outras que estão desocupadas nos ninhos. Este fato pode induzi-las à coleta do mesmo recurso, caso este seja recompensador o bastante para a colônia, já que não é desejável que haja prejuízo energético para o ninho (Nieh, 2004). Isto ocorreria caso desempenhassem um maior esforço para a coleta de um recurso não tão vantajoso.

O resultado encontrado, neste trabalho, de que as forrageiras de *M. quadrifasciata* realizam maior recrutamento para a coleta de alimento quando este é mais rentável para a colônia, neste caso em relação à concentração de açúcar, pode estar relacionado com o modo de forrageio de todo o gênero *Melipona*. Nesse gênero, as forrageiras experientes apresentam uma importante função na coleta de alimento para a colônia, tendo vantagem sobre as abelhas inexperientes, já que sabem tanto a posição quanto a hora do dia em que o recurso estará ativo (Biesmeijer e Slaa, 2004). Quando as operárias experientes estão inativas, elas podem ser reativadas ao entrar em contato com o cheiro do alimento coletado, e

retornam mais rapidamente às fontes de alimento já conhecidas em relação às forrageiras inexperientes (Hnrcir, Maia-Silva, 2013), aumentando o número de coletoras na fonte do recurso.

Como demonstrado por Nieh (1998), o mecanismo de recrutamento de *Melipona panamica* apresenta variações de acordo com a qualidade do recurso, indicando que quanto maior for essa qualidade, também é maior a intensidade do som produzido pelas abelhas na colônia, o qual é usado para informar as outras forrageiras sobre o alimento. Jarau et al. (2000) observaram que também em *M. quadrifasciata*, a duração do som produzido está relacionada positivamente com a qualidade do recurso alimentar.

Em outras espécies do gênero *Melipona*, como a *M. costaricensis*, também há a produção de sons seguindo o mesmo padrão, sendo que as forrageiras apresentam maior demora na coleta do recurso e diminuição na frequência de visitas ao alimentador quando a concentração do alimento não é satisfatória para as abelhas (Aguilar e Briceño, 2002). Comportamento parecido também foi noticiado em *A. mellifera*, em que as operárias deixavam de visitar fontes em concentrações menores, além de comunicar a localização da fonte de alimento com menor disposição para as recrutas que estavam desocupadas na colônia (Nuñez, 1970).

As abelhas podem também escolher fontes de alimento baseado no reforço positivo exercido pela presença de outras abelhas da mesma espécie coletando o recurso (Slaa et al., 2003). Isto influencia na quantidade de abelhas presentes no alimentador e no recrutamento de novas operárias para o forrageio, o que pode explicar o aumento no número de indivíduos ocorrido em todos os alimentadores testados.

A diferença no recrutamento para os dois tipos de fonte pode ser explicada pelo motivo de que, mesmo possuindo reforço positivo, o recurso com menor concentração de açúcar e menor disponibilidade alimentar não é tão vantajoso para as abelhas. Além de ser um recurso pobre, elas estariam correndo risco de serem predadas ou de entrar em conflito com outros indivíduos que poderiam desejar se alimentar na mesma fonte, não possibilitando um retorno energético satisfatório para a colônia (Yokoi e Fujisaki, 2011).

O aumento constante de forrageiras nos dois tipos de fonte também pode ser explicado devido à fidelidade apresentada pelos indivíduos de abelhas sem ferrão à fonte de alimento em que estão forrageando (Bismeijer e Slaa, 2004). Já estudos realizados por Sanchez et al. (2009), com a abelha sem ferrão *Scaptotrigona mexicana*, mostraram que essa mesma fidelidade não foi verificado para esta espécie.

O resultado também indica que existem diferenças significativas entre o recrutamento ocorrido nos dois tipos de disponibilidade de alimento. Isto indica que as abelhas apresentam comportamento diferenciado em relação ao tipo de alimentador, em que uma fonte com recurso alimentar mais abundante faz com que as colônias recrutem maior número de indivíduos para coletá-lo, quando comparado com o alimentador restritivo.

Como só é possível que um número fixo de abelhas colete os recursos ao mesmo tempo nos alimentadores, em decorrência da quantidade limitada de furos, é possível que após os 10 minutos em que o experimento foi feito, ocorreria uma estabilização no número de abelhas coletoras, não havendo mais recrutamento. Esse número crescente de forrageiras visitando a fonte pode ser explicado pelo sistema de comunicação destas abelhas, em que quanto mais indivíduos colem alimento na fonte, mais indivíduos serão recrutados dentro da colônia.

Entretanto, há um limite na quantidade de abelhas que são recrutadas, que pode ser influenciado pelas condições apresentadas pela fonte. No caso da fonte com maior restrição na disponibilidade alimentar, o recrutamento ocorre de modo mais inconspícuo, já que com alimento disponível em outras fontes naturais, haveria prejuízo energético para a colônia caso mais abelhas fossem recrutadas, já que provavelmente há alimento em maior abundância em fontes naturais (Nieh, 2004).

5.2. QUANTIDADE DE ABELHAS PRESENTES EM CADA ALIMENTADOR

A concentração altera alguns fatores do alimento, como por exemplo viscosidade e massa, afetando o forrageamento do recurso (Nardone et al., 2013).

Foi observado em *Bombus impatiens* que conforme a concentração e viscosidade do alimento aumentavam, ocorria a diminuição da taxa de ingestão do mesmo (Nardone et al., 2013).

Além de alimento, o néctar também é utilizado pela forrageira para recrutar outras operárias da colônia para a coleta de alimento (Nogueira-Neto, 1997; Oliveira-Abreu et al., 2014). Os resultados obtidos neste trabalho indicam que o teor de sacarose no alimento que é oferecido às abelhas, que estão inativas na colônia, está diretamente relacionado com a quantidade de forrageiras mobilizadas para a coleta.

Apesar de serem mais vantajosos, néctares mais concentrados possuem consequentemente maior massa. O que faz com que a abelha gaste mais energia carregando-o de volta para a colônia em comparação com um néctar mais diluído, além de gastar mais tempo coletando-o, já que também é mais viscoso (Nardone et al., 2013).

Wolf e Schmid-Hempel (1989) e Schmid-Hempel e Wolf (1988) observaram que uma forrageira de *A. mellifera* que se torna mais pesada com o alimento durante suas viagens de coleta e, consequentemente gasta mais energia para retornar à colônia com alimento, possui um tempo de vida menor que outras abelhas que não o fazem. Isso faz com que a operária tenha que escolher o que trará maior relação custo-benefício para a colônia, o que remete à teoria do forrageamento ótimo de MacArthur e Pianka (1966). Schmid-Hempel (1986) também determinou que é a massa do alimento que influencia na escolha da abelha de continuar a encher seu papo ou não nesta espécie.

Operárias também precisam decidir se a fonte de alimento é rentável o bastante para que elas permaneçam coletando na mesma ou procurem outra fonte e se devem comunicar a existência do recurso para suas irmãs (Grüter e Farina, 2007), o que influencia o número de abelhas presentes no alimentador. Outro ponto que pode ser levado em conta é que ao ter mais abelhas da mesma colônia na fonte com maior teor de açúcar, elas possuem uma melhor defesa contra outros competidores e predadores, possibilitando a coleta do recurso por mais tempo (Yokoi e Fujisaki, 2011; Jones e Dornhaus, 2011). Na fonte mais pobre, não é energeticamente viável que isso ocorra.

Além disso, alimentos com maior concentração de açúcar são necessários para que seja possível produzir mel de maior qualidade e estocar uma maior quantidade do mesmo em menor tempo. o que proporciona que a colônia continue forte e capaz de alimentar um número maior de indivíduos, possibilitando maior chance de sobreviver (Roubik, 1989).

Também há diferença significativa entre o número de abelhas presentes nas fontes restritiva e abundante, onde o número médio de abelhas nesta é maior do que naquela. Tal fato se deve a fonte abundante comportar um maior número de abelhas coletando alimento ao mesmo tempo que a fonte restritiva, a qual só permite a coleta de recurso por pouco mais que 6 abelhas ao mesmo tempo, apesar de permitir que mais abelhas fiquem pousadas sobre o alimentador.

A disponibilidade de recurso desempenha papel importante no tempo gasto pelas operárias na coleta de alimento. Os animais, em geral, buscam fontes mais abundantes de recurso para coletá-las, pois assim economizam energia já que conseguem obter uma maior quantidade do mesmo em um espaço menor de tempo (Wolf e Schmid-Hempel, 1989), o que poupa viagens para as forrageiras ao encherem seu papo antes de voltar para a colônia. Também é mais vantajoso para a colônia que as forrageiras gastem mais tempo coletando recursos de uma fonte, que os possui em abundância, do que gastar este tempo em uma fonte que possui recursos escassos.

Esse resultado é importante para inferirmos sobre o comportamento destas abelhas em fontes naturais de recurso alimentar. Apesar do comportamento das forrageiras poder variar em relação às fontes naturais e artificiais (Johnson e Hubbel, 1975), o mecanismo deve ser o mesmo, já que operárias preferem flores com produção massal de pólen e néctar (Hrncir, Maia-Silva, 2013). Isto faz com que o maior esforço de coleta (operárias) seja empenhado em fontes que são mais abundantes no recurso.

5.3. COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS ENTRE AS OPERÁRIAS DURANTE O FORRAGEIO

O resultado obtido nos mostra que houve diferença significativa na quantidade de comportamentos agonísticos entre as duas concentrações apresentadas, com o recurso de maior concentração de açúcar sendo mais disputado pelas forrageiras do que o com menor concentração de açúcar. Este fato foi evidenciado pela interação presente entre o nível de agressão e a riqueza do alimento (Figura 7), em que maiores níveis e também maior quantidade de comportamentos descritos foram observados na concentração mais alta. Conforme o teor de açúcar diminui, o alimento torna-se menos vantajoso, fazendo com que a quantidade de comportamentos de elevados níveis de agressão caia abruptamente.

Quando as colônias estavam individualizadas, nenhum comportamento agonístico aconteceu, pois não há necessidade do mesmo, já que todo alimento coletado servirá para a mesma colônia, não havendo competição; fato que não ocorreu quando todas as colônias estavam presentes, pois é fundamental para elas a obtenção deste recurso e por isso elas precisam defendê-lo das rivais. Este comportamento verificado é explicado através do reconhecimento de hidrocarbonetos cuticulares por esses insetos (Smith et al., 2012).

No alimentador com baixa concentração de açúcar ocorreu apenas um comportamento agonístico de nível 4, pois isso acarretaria prejuízo para a colônia, já que a fonte não é atrativa o suficiente para justificar o gasto energético que teriam caso a defendessem. Quando a abelha atinge o nível 4 de agressão, a probabilidade é de que ambas as abelhas, tanto a agressora quanto a que foi agredida, morram é bastante elevada, não sendo vantajoso para nenhuma das duas que isso ocorra na disputa por recursos que não tragam grandes benefícios para suas colônias (Johnson e Hubbel, 1974; Nieh et al., 2005).

A grande agressividade (ou defensividade nesse caso) das abelhas no alimentador mais rico pode ser explicada pelo retorno vantajoso (energético) deste recurso alimentar para a sobrevivência da colônia, como também mostrado por Johnson e Hubell em 1974, entre três colônias de *T. corvina*, as quais apresentaram 63% de mortalidade para as abelhas em conflito.

M. quadrifasciata normalmente não se mostra uma abelha agressiva, utilizando de outras estratégias para forragear com sucesso (Lichtenberg et al., 2010). Assim como outras abelhas do mesmo gênero, elas apresentam tenacidade quando estão coletando recursos, pois continuam na fonte quando estão sob ataque e também voltam rapidamente após serem expulsas, como mostrado no estudo de Lichtenberg et al. (2010) com essa mesma espécie.

Em fontes naturais, comportamentos agonísticos são observados comumente por abelhas mais dominantes, como por exemplo as espécies do gênero *Trigona* que costumam expulsar outras abelhas de flores que possuem maior concentração de açúcar e maior disponibilidade de néctar (Johnson e Hubbel, 1974, Lichtenberg et al. 2010). Outras abelhas sem ferrão possuem outras estratégias para evitar confrontos com essas espécies mais agressivas. Abelhas menores, ou com menor número de indivíduos na colônia, podem passar a coletar néctar e pólen em fontes menores e mais pobres, que são menos defendidas e menos atrativas para outras espécies. Além disso, também são capazes de mudar seu horário de forrageamento, coletando alimento em horários diferentes do que as espécies dominantes ou se contentar em coletar o resto do recurso que as outras abelhas rejeitaram (Biesmeijer e Slaa, 2004; Hrncir e Maia-Silva, 2013).

Outro comportamento verificado é que também podem ignorar as agressões sofridas e continuarem forrageando ou serem insistentes e voltar para a fonte toda vez que são expulsas por uma abelhas mais agressivas, como relatado anteriormente. Provavelmente o que determina se vale a pena ou não lutar pelo recurso ou adotar outra estratégia é a relação entre o custo e benefício, que está relacionado com a qualidade e disponibilidade do alimento e a sua necessidade para a colônia, bem como o risco de ser morta por outra abelha ou algum predador durante o forrageio.

O resultado obtido também indicou que há diferença significativa entre os dois tipos de disponibilidade alimentar apresentados, com as abelhas mostrando maior quantidade de comportamentos agonísticos e de maior nível quando estavam forrageando na fonte restritiva. Como os recursos da fonte restritiva são escassos, há a necessidade de que as abelhas apresentem um comportamento mais agressivo na defesa desta fonte, já que é a fonte de alimento disponível no momento. A maior

quantidade de comportamentos apresentados, e também a maior presença de comportamentos de Nível 4, principalmente quando a concentração do recurso era alta, ilustram esta situação. Mesmo no alimentador com baixo teor de sacarose houve a ocorrência de um comportamento deste nível, confirmando a importância da disponibilidade de alimento no comportamento de forrageio de abelhas desta espécie.

Na fonte abundante, não houve a necessidade de uma maior defensividade, pois ela possibilitou que várias abelhas, mesmo que de colônias diferentes, forrageassem ao mesmo tempo, sendo mais vantajoso não gastarem energia se envolvendo em conflitos com as operárias rivais e apenas focassem na coleta do alimento. O fato de terem ocorrido apenas quatro comportamentos de nível 4 na fonte abundante, enquanto ocorreram quinze na restritiva, nos mostra esta relação entre disponibilidade e defensividade, também encontrada de forma significativa nos testes estatísticos. Isso ocorre porque geralmente as duas abelhas envolvidas na briga acabaram morrendo, não sendo vantajoso para nenhuma delas (Johnson e Hubbel, 1974).

Esses comportamentos apresentados pelas abelhas são importantes, já que ao defender a fonte de recurso de outras abelhas de colônias diferentes, possibilitam a coleta do recurso por sua própria colônia e a sobrevivência e crescimento da mesma, o que faz com que os genes comuns a essas operárias tenham mais chances de ser passados para outras gerações por meio das rainhas e zangões.

6. CONCLUSÃO

Existem diferenças entre os comportamentos de forrageio demonstrados pelas operárias de *M. quadrifasciata* em fontes artificiais que possuem teores de sacarose e disponibilidades diferentes de alimento. Fontes de disponibilidade abundante e com maior concentração de açúcar são mais atrativas para as forrageiras. Há maior recrutamento de novas forrageiras para coleta de alimento quando este é mais abundante e mais rico energeticamente. O mesmo é observado com a quantidade de abelhas presentes nos alimentadores, com maior número de operárias coletando recurso nas fontes mais vantajosas para a colônia. A apresentação de comportamentos agonísticos é maior em fontes restritivas e com recurso de maior qualidade alimentar, quando na presença de outras operárias de mesma espécie e colônia diferentes, ocorrendo também maior presença destes comportamentos em maiores níveis. Essas evidências nos mostram que a qualidade e disponibilidade do recurso influenciam na decisão da abelha e da colônia onde deve haver maior empenho de força no forrageio, com o custo-benefício desta relação tendo papel importante na decisão.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUILAR, I.; BRICEÑO, D. Sounds in *Melipona costaricensis* (Apidae: Meliponini): effect of sugar concentration and nectar source distance. **Apidologie**. 2002. 33: 375- 388.
- AGUILAR, I.; FONSECA, A.; BIESMEIJER, J. C. Recruitment and communication of food source location in three species of stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Apidologie**. 2005. 36:313–324.
- BIESMEIJER, J. C; SLAA, E. J. Information flow and organization of stingless bee foraging. **Apidologie**. 2004. 35:143–157.
- DUIJNS, S.; PIERSMA, T. Interference competition in a sexually dimorphic shorebird: prey behaviour explains intraspecific competition. **Animal Behaviour**. 2014. 92: 195 – 201.
- FERREIRA, M. G.; ABSY, M. L. Pollen niche and trophic interactions between colonies of *Melipona (Michmelia) seminigra merrillae* and *Melipona (Melikerria) interrupta* (Apidae: Meliponini) reared in floodplains in the Central Amazon. **Arthropod-Plant Interactions**. 2015. 9: 263 – 279.
- GIANNINI, T. C.; BOFF, S.; CORDEIRO, G. D.; CARTOLANO Jr., E. A.; VEIGA, A. K.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; SARAIVA, A. M. Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. **Apidologie**. 2015. 46: 209 – 223.
- GRÜTER, C.; FARINA, W. M. Nectar distribution and its relation to food quality in honeybee (*Apis mellifera*) colonies. **Insectes Sociaux**. 2007. 54(1): 87 – 94.
- HEINRICH, B.; RAVEN, P. H. Energetics and pollination ecology. **Science**. 1972. 176: 597–602.
- HRNCIR, M.; SCHORKOPF, D. L. P.; SCHMIDT, V. M.; ZUCCHI, R.; BARTH, F. G. The sound field generated by tethered stingless bees (*Melipona scutellaris*): inferences on its potential as a recruitment mechanism inside the hive. **The Journal of Experimental Biology**. 2008. 211, 686-698.
- HRNCIR, M.; MAIA-SILVA, C. The fast versus the furious – On competition, morphological foraging traits, and foraging strategies in stingless bees. In VIT, P.;

- ROUBIK, D. W. **Stingless bees process honey and pollen in cerumen pots.** Facultad de Farmacia y Bioanálisis, Universidad de Los Andes; Mérida. 2013. Pp. 1-13.
- HUBBELL, S. P.; JOHNSON, L. K. Comparative foraging behavior of six stingless bee species exploiting a standardized resource. **Ecology**. 1978. 59: 1123–1136.
- JARAU, S.; HRNCIR, M.; ZUCCHI, R.; BARTH, F. G. Recruitment behavior in stingless bees, *Melipona scutellaris* and *M. quadrifasciata*. I. Foraging at food sources differing in direction and distance. **Apidologie**. 2000. 31: 81–91.
- JOHNSON, L. K. Foraging strategies and the structure of stingless bee communities in Costa Rica. in: JAISSE, P. (Ed.), **Social Insects in the Tropics 2**. Paris: Presses de l'Université Paris XIII. 1983. pp. 31–58.
- JOHNSON, L. K.; HUBBELL, S. P. Aggression and competition among stingless bees: Field studies. **Ecology**. 1974. 55: 120–127.
- JOHNSON, L. K.; HUBBELL, S. P. Contrasting foraging strategies and coexistence of two bee species on a single resource. **Ecology**. 1975. 56: 1398–1406.
- JONES, E. I.; DORNHAUS, A. Predation risk makes bees reject rewarding flowers and reduce foraging activity. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 2011. 65:1505-1511.
- LICHTENBERG, E. M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; NIEH, J. C. Behavioral suites mediate group-level foraging dynamics in communities of tropical stingless bees. **Insectes Sociaux**. 2010. 57: 105 – 113.
- LICHTENBERG, E. M.; HRNCIR, M.; TURATTI, I. C.; NIEH, J. C. Olfactory eavesdropping between two competing stingless bee species. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 2011. 65: 763–774.
- MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**. 1966. 100: 603-609.
- MAIA-SILVA, C.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; SILVA, C. I.; HRNCIR, M. Environmental windows for foraging activity in stingless bees, *Melipona subnitida*

- Ducke and *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Sociobiology**. 2014. 61(4): 378 – 385.
- MICHENER, C. D. **The Bees of the World**. 2 ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 2007. 953 p.
- NARDONE, E.; DEY, T.; KEVAN, P. G. The effect of sugar solution type, sugar concentration and viscosity on the imbibition and energy intake rate of bumblebees. **Journal of Insect Physiology**. 2013. 59: 919 – 933.
- NIEH, J. C. The recruitment dance of the stingless bee, *Melipona panamica*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 1998. 43: 133 -145.
- NIEH, J.C. Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Apidologie**. 2004. 35: 159–182.
- NIEH, J.C; CONTRERA, F. A. L.; YOON, R. R.; BARRETO, L. S.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Polarized short odor-trail recruitment communication by a stingless bee, *Trigona spinipes*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 2004a. 56: 435–448.
- NIEH, J. C.; BARRETO, L. S.; CONTRERA, F. A. L.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Olfactory eavesdropping by a competitively foraging stingless bee, *Trigona spinipes*. **Proceedings of the Royal Society B**. 2004b. 271: 1633–1640.
- NIEH, J. C.; KRUIZINGA, K.; BARRETO, L. S.; CONTRERA, F. A. L.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Effect of group size on the aggression strategy of an extirpating stingless bee, *Trigona spinipes*. **Insectes Sociaux**. 2005. 52: 1 – 8.
- NOGUEIRA-NETO, P. **Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão**. 1ed. São Paulo: Editora Nogueirapis. 1997. 445 p.
- NÚÑEZ, J. A. The relationship between sugar flow and foraging and recruiting behaviour of honey bees (*Apis mellifera* L.). **Animal Behaviour**. 1970. 18: 527 – 538.
- OLIVEIRA-ABREU, C.; HILÁRIO, S. D.; LUZ, C. F. P.; ALVES-DOS-SANTOS, I. Pollen and nectar foraging by *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in natural habitat. **Sociobiology**. 2014. 61(4): 441 – 448.

- PARENT, C. E.; AGASHE, D.; BOLNICK, D. I. Intraspecific competition reduces niche width in experimental populations. **Ecology and Evolution**. 2014. 20(4): 3978-3990.
- PEREBOOM, J. J. M.; BIESMEIJER, J. C. Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. **Oecologia**. 2003. 137: 42 – 50.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. 2008. <http://www.R-project.org>.
- REICHLE, C.; JARAU, S.; AGUILAR, I.; AYASSE, M. Recruits of the stingless bee *Scaptotrigona pectoralis* learn food odors from the nest atmosphere. **Naturwissenschaften**. 2010. 97: 519–524.
- ROUBIK, D. W. **Ecology and Natural History of Tropical Bees**. 1 ed. Cambridge: Cambridge University Press. 1989. 514 p.
- SÁNCHEZ, D.; NIEH, J. C.; LEÓN, A.; VANDAME, R. Food Recruitment Information can Spatially Redirect Employed Stingless Bee Foragers. **Ethology**. 2009. 115: 1175 – 1181.
- SCHMID-HEMPEL, P. Do honeybees get tired? The effect of load weight on patch departure. **Animal Behaviour**. 1986. 34: 1243 – 1250.
- SCHMID-HEMPEL, P.; WOLF, T. J. Foraging effort and lifespan on a social insect. **Journal of Animal Ecology**. 1988. 57: 509 – 522.
- SCHORKOPF, D. L. P., HRNCIR, M., MATEUS, S., ZUCCHI, R., SCHMIDT, V. M. AND BARTH, F. G. Mandibular gland secretions of meliponine worker bees: further evidence for their role in inter- and intraspecific defence and aggression and against their role in food source signalling. **The Journal of Experimental Biology**. 2009. 212, 1153-1162.
- SILVEIRA, F. A.; MELO, G. A.; ALMEIDA, E. A. B. **Abelhas Brasileiras, Sistemática e Identificação**. Belo Horizonte. 2002. 254 p.

- SLAA, E. J.; WASSENBERG, J.; BIESMEIJER, J. C. The use of field-based social information in eusocial foragers: local enhancement among nestmates and heterospecifics in stingless bees. **Ecological Entomology**. 2003. 28: 369 – 379.
- SMITH, A. A.; MILLAR, J. G.; HANKS, L. M.; SUAREZ, A. V. Experimental evidence that workers recognize reproductives through cuticular hydrocarbons in the ant *Odontomachus brunneus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 2012. 66: 1267 – 1276.
- VON FRISCH, K. **The dance language and orientation of bees**. Harvard University Press, Cambridge. 1967. 592p.
- WOLF, T. J.; SCHMID-HEMPEL, P. Extra loads and foraging lifespan in honeybee workers. **Animal Ecology**. 1989. 58: 943 – 954.
- YOKOI, T.; FUJISAKI, K. To Forage or Not: Responses of Bees to the Presence of Other Bees on Flowers. **Annals of the Entomological Society of America**. 2011. 104(2): 353 – 357.