



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
MUSEU PARAENSE EMILIO GOELDI
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

THIAGO NAZARENO CONCEIÇÃO SILVA DE JESUS

**APRENDIZADO ESPAÇO-TEMPO NO FORRAGEAMENTO DE ABELHAS
SEM FERRÃO AMAZÔNICAS (APIDAE, MELIPONINI)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, curso de Mestrado, Museu Paraense Emilio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera.

Co-orientador: Prof. Dr. Giorgio Cristino Venturieri.

Belém-Pará
2012

THIAGO NAZARENO CONCEIÇÃO SILVA DE JESUS

**APRENDIZADO ESPAÇO-TEMPO NO FORRAGEAMENTO DE ABELHAS
SEM FERRÃO AMAZÔNICAS (APIDAE, MELIPONINI)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, curso de Mestrado, Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador:

Prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera
Instituto de Ciências Biológicas/ICB – UFPA

Co-orientador:

Prof. Dr. Giorgio Cristino Venturieri
Laboratório de Botânica/CPATU – EMBRAPA

Belém-Pará
2012

BANCA EXAMINADORA

Profª. Drª. Mirian David Marques

Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia (MZOO-USP)

Profª. Drª. Vera Lucia Imperatriz-Fonseca

Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA)/ Universidade de São Paulo (USP).

Profª. Drª. Isabel Alves dos Santos

Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências (USP)

Profª. Drª. Ana Carolina Roselino

Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho (UNESP-Rio Claro)

Prof. Dr. Orlando Tobias Silveira

Museu Paraense Emílio Goeldi, Departamento de Zoologia (MPEG)

“Compositor de destinos
Tambor de todos os ritmos
Tempo, tempo, tempo, tempo...”
(Oração ao Tempo - Caetano Veloso)

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Dr. Felipe Andrés León Contrera por me apresentar o “mundo das abelhas” e pela singular orientação dedicada durante o tempo que trabalhamos juntos.

A minha família, esteio da minha vida.

A Leiliane Souza, especialmente, e família pelo incondicional apoio ao longo de toda minha vida acadêmica.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto e pela bolsa de mestrado concedida.

Ao Dr. Cristiano Menezes pelas pertinentes e relevantes críticas e considerações ao trabalho.

Ao meu co-orientador Dr. Giorgio Venturieri pela logística e dúvidas sobre meliponíneos.

A EMBRAPA pelo fornecimento das colônias e EPIs.

Aos amigos do Laboratório de invertebrados da UFPA que acompanharam esse processo e de alguma forma contribuíram.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	7
REFERÊNCIAS.....	10
APRENDIZADO ESPAÇO-TEMPO NO FORRAGEAMENTO DE ABELHAS SEM FERRÃO AMAZÔNICAS (APIDAE, MELIPONINI).....	14
RESUMO	15
1. INTRODUÇÃO.....	15
2. MATERIAL E MÉTODO.....	18
3. RESULTADOS.....	24
4. DISCUSSÃO.....	32
REFERÊNCIAS.....	37
ANEXO	40

INTRODUÇÃO GERAL

A família Apidae (Insecta: Hymenoptera) constitui uma das Famílias com maior diversidade de abelhas e possui mais tribos do que qualquer outra Família, tornando difícil encontrar características comuns a todas elas. Este grupo, que tradicionalmente incluía apenas as abelhas corbiculadas, atualmente engloba outras tribos com morfologia e hábitos comportamentais amplamente distintos (NATES-PARRA, 2006; ROUBIK, 2006).

A tribo Meliponini (Apidae: Apinae) *sensu* Michener (2000) agrupa todas aquelas abelhas conhecidas como “abelhas sem ferrão” encontradas nas áreas tropicais e subtropicais do mundo (ROUBIK, 1989). Assim, junto com as tribos Apini e Bombini são as únicas que possuem comportamento eussocial (MICHENER, 2000; NATES-PARRA, 2006). Há centenas de espécies de meliponíneos, porém seu número real é difícil de ser estabelecido devido à abundância de espécies crípticas (MICHENER, 1990) e diferenças geográficas, as quais muitas vezes diferem entre si por caracteres muito superficiais. Nesse contexto, o Brasil contém a maior diversidade de meliponíneos do planeta, sendo a Amazônia a região onde ocorre o ápice dessa diversidade (SILVEIRA, 2002).

O tamanho das colônias é bastante variável, desde espécies de *Melipona* com populações que não ultrapassam de 100 a 500 indivíduos, até outras como *Trigona spinipes* Fabricius, 1793 que podem conter cerca de 100 mil abelhas (VELTHUIS, 1997). Apesar de seu ferrão ser reduzido ou ausente, elas exibem diversos mecanismos de defesa, desde uma simples fuga até um ataque de várias operárias que mordem, impregnam resinas (MICHENER, 1974; NATES-PARRA; CEPEDA, 1983; PARRA, 1990).

As operárias de abelhas sem ferrão coletam pólen e néctar além de outros materiais para construção dos ninhos durante suas atividades externas. Isto é conhecido como atividade de voo, ou atividade externa (HILÁRIO; RIBEIRO; IMPERATRIZ-FONSECA, 2007a). Diversos fatores podem influenciar este tipo de atividade, como a oferta de recursos florais, condições internas da colônia (reserva alimentar, produtividade da rainha) e por fatores abióticos, como temperatura, umidade relativa, intensidade luminosa, precipitação e velocidade do vento (HILÁRIO; IMPERATRIZ-FONSECA; KLEINERT, 2000; HILÁRIO; IMPERATRIZ-FONSECA; KLEINERT, 2001; BORGES; BLOCHTEIN, 2005; HILÁRIO; RIBEIRO; IMPERATRIZ-

FONSECA, 2007a; 2007b; HILÁRIO; IMPERATRIZ-FONSECA, 2009). Elas podem coletar pólen de plantas localizadas até aproximadamente 2 km da colônia (OLIVEIRA; ABSY; MIRANDA, 2009) e apresentam uma alta fidelidade às floradas durante os voos de coleta de pólen (RAMALHO; IMPERATRIZ-FONSECA; GIANNINI, 1998). Essa fidelidade torna a espécie um potencial polinizador de muitas espécies vegetais nativas (WHITE; CRIBB; HEARD, 2001). Do ponto de vista ecológico, as atividades de voo das abelhas fornecem dados fundamentais ao conhecimento da biologia dos meliponíneos e seu uso na conservação de espécies e planejamento efetivo da polinização de plantas agrícolas (HILÁRIO; IMPERATRIZ-FONSECA; KLEINERT, 2000; HILÁRIO; IMPERATRIZ-FONSECA; KLEINERT, 2001; BORGES; BLOCHTEIN, 2005; HILÁRIO; RIBEIRO; IMPERATRIZ-FONSECA, 2007a; 2007b; HILÁRIO; IMPERATRIZ-FONSECA, 2009).

Apesar da literatura sobre atividade de voo ser vasta, novas abordagens de assuntos já amplamente estudados são possíveis. Por exemplo, estudos de atividade de voo certamente se enquadram bem na cronobiologia, pois são meras descrições de ritmos biológicos arrastados pelo *Zeitgeber* solar, como a coleta de pólen e néctar. Investigar características cronobiológicas em meliponíneos permite compreender como espécies com alta sobreposição de nicho conseguem coexistir. Possivelmente, as diferenças rítmicas na atividade de voo das espécies seja resultado da partição temporal do nicho. Nesse caso, diferenças nos ritmos de coleta em espécies competidoras são úteis para evitar uma competição temporal (SOMMEIJER et al., 1983; WILLMER; CORBET, 1981). Uma forma de avaliar isso é representando os ritmos em séries temporais permitindo a comparação do nicho temporal das espécies. Através disto, o nicho temporal é melhor explicado e, junto ao nicho espacial e comportamental, fornece possibilidades adicionais para exploração do habitat.

Observações de como o tempo interfere nos organismo não é recente. Desde a Antiguidade tem sido descritos eventos rítmicos da natureza e sua influência em plantas, animais e no homem (ROTENBERG; MARQUES; MENNA-BARRETO, 2003). Porém somente no último século as pesquisas referentes a esse fenômenos ganharam maior projeção no meio científico com o surgimento da Cronobiologia. Esta é responsável pelo estudo sistemático das características temporais da matéria viva, nos seus diversos níveis de organização (ROTENBERG; MARQUES; MENNA-BARRETO, 2003).

A presença de ritmos circadianos em eucariotos é considerada universal, e também está presente em alguns procariotos, cianobactérias que, assim como as plantas, apresenta uma importante função no ajuste do metabolismo para fotossíntese (RAVEN; EVERT; EICHHORN, 2007). Relógios biológicos permitem aos organismos anteciparem variações ambientais cíclicas (PAHL et al., 2007), por exemplo os ciclos claro-escuro (ESCOBAR et al., 2009). A habilidade para realizar tais associações é crucial à sobrevivência e ao sucesso reprodutivo dos animais (BENEDITO-SILVA, 2003). Atualmente sabe-se que o relógio biológico tem origem endógena, pois mantém-se constante em ambientes também constantes (e.g., luminosidade constante). As oscilações externas são responsáveis por alterações no ritmo biológico (ciclos endógenos) e são chamadas de sincronizadoras externas ou “*Zeitgeber*”. E o processo responsável pela sincronização do relógio biológico (endógeno) com o *Zeitgeber* é chamado de arrastamento (ROTENBERG; MARQUES; MENNA-BARRETO, 2003).

Do ponto de vista adaptativo, é frequentemente alegado que os insetos aprendem apenas o que eles são geneticamente programados para aprender, devido à alegação da falta de plasticidade dos seus comportamentos. Muitos testes de aprendizado aplicados a insetos são limitados a simples paradigmas que investigam associação Estímulo-Resposta, como a resposta da extensão da probóscide (PELZ; GERBER; MENZEL, 1997). Este mecanismo consiste no reflexo de uma abelha com fome associar um recurso alimentar oferecido com um odor estendendo a probóscide para obtê-lo. Se a abordagem behaviorista pode explicar a maioria das respostas comportamentais das espécies de insetos que enfrentam situações muito simples, o comportamento requer outras estratégias de aprendizagem e memorização de informações ambientais em espécies confrontando condições ecológicas complexas e variáveis, como é o caso de muitas espécies de Hymenoptera (BEUGNON et al., 1996).

Estudos com himenópteros têm revelado a capacidade de distinguir, selecionar, compilar e transmitir informações espaciais, a fim de programar o seu comportamento alimentar (BEUGNON et al., 1996; MOORE et al., 1998; MURPHY; BREED, 2008). Assim, o formato de representação de memórias espaciais e temporais em algumas espécies de insetos parece ser mais sutil do que se pensava (BEUGNON et al., 1996).

Este estudo explorou um aspecto particular da ecologia de forrageamento de abelhas sem ferrão, verificar o aprendizado espaço-tempo através da atividade alimentar antecipatória (AAA), como escopo central. Para isto foram utilizadas duas espécies com

características comportamentais distintas para verificar se estas diferenças traduzem-se também em resposta de aprendizado distintas.

REFERÊNCIAS

BENEDITO-SILVA, A. A. Aspectos metodológicos da cronobiologia. In: MARQUES, N.; MENNA-BARRETO, L. (Orgs). **Cronobiologia: princípios e aplicações**. São Paulo: Edusp. p. 297-320. 2003.

BEUGNON, G.; PASTURAGE-RUIZ, I.; SCHATZ, B.; LACHAUD, J. Cognitive approach of spatial and temporal information processing in insects. **Behavioural Processes**, v. 35, n. 1, p. 55-62. 1996.

BORGES, F. B.; BLOCHTEIN, B. Atividade externa de *Melipona marginata obscurior* em distintas épocas do ano, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 3, p. 680-686. 2005.

ESCOBAR, C., CAILOTTO, C., ANGELES-CASTELLANOS, M., DELGADO, R. S.; BUIJS, R. M. Peripheral oscillators: the driving force for food-anticipatory activity. **European Journal of Neuroscience**, v. 30, n. 9, p. 1665-1675. 2009.

HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Pollen foraging in colonies of *Melipona bicolor* (Apidae, Meliponini): effects of season, colony size and queen number. **Genetics and Molecular Research**, v. 8, n. 2, p. 664-671. 2009.

HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT, A. M. P. Flight activity and colony strength in the stingless bee *Melipona bicolor bicolor* (Apidae: Meliponinae). **Revista Brasileira Biologia**, v. 60, n. 2, p. 299-306. 2000.

HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT, A. M. P. Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (*in litt.*) (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira Biologia**, v. 61, n. 2, p. 191-196. 2001.

HILÁRIO, S. D.; RIBEIRO, M. F.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Impacto da precipitação pluviométrica sobre a atividade de voo de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). **Biota Neotropica**, v. 7, n. 3, p. 135-143. 2007a.

HILÁRIO, S. D.; RIBEIRO, M. F.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Efeito do vento sobre a atividade de voo de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). **Biota Neotropica**, v. 7, n. 3, p. 225-232. 2007b.

MICHENER, C. D. **The social behavior bees: a comparative study**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1974. 404p.

MICHENER, C. D. Classification of the Apidae (Hymenoptera). **The University of Kansas Science Bulletin**, v. 54, n. 4, p. 75-164. 1990.

MICHENER, C. D. **The Bees of the World**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2000. 913p.

MOORE, D.; ANGEL, J. E.; CHEESEMAN, I. M.; FAHRBACH, S. E.; ROBINSON, G. E. Timekeeping in the honey bee colony: integration of circadian rhythms and division of labor. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 43, n. 3, p. 147-160. 1998.

MURPHY, C. M.; BREED, M. D. Time-Place Learning in a Neotropical Stingless Bee, *Trigona fulviventris* Guérin (Hymenoptera: Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 81, n. 1, p. 73-76. 2008.

NATES-PARRA, G. Família Apidae. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M. J. **Introducción a los Hymenoptera de la región neotropical**. 1 Ed. Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia. p. 487-503. 2006.

NATES-PARRA, G.; CEPEDA, O. I. Comportamiento defensivo en algunas especies de Meliponinos colombianos (Hymenoptera: Meliponini). **Boletín del Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colômbia**, v. 1, n. 5, p. 65-82. 1983.

OLIVEIRA, F. P. M.; ABSY, M. L.; MIRANDA, I. S. Recurso polínico coletado por abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponinae) em um fragmento de floresta na região de Manaus - Amazonas. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 3, p. 505-518. 2009.

PAHL, M.; ZHU, H.; PIX, W.; TAUTZ, J.; ZHANG, S. Circadian timed episodic-like memory - a bee knows what to do when and also where. **The Journal of Experimental Biology** v. 210, n. 20, p. 3559-3567. 2007.

PARRA, G. Bionomía de las abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) del Occidente Colombiano. **Cespedesia**, v. 57/58, p. 77-116. 1990.

PELZ, C.; GERBER, B.; MENZEL, R. Odorant intensity as a determinant for olfactory conditioning in honeybees: roles in discrimination, overshadowing and memory consolidation. **The Journal of Experimental Biology**, v. 200, n. 4, p. 837-847. 1997.

RAMALHO, M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; GIANNINI, T.C. Within-colony size variation of foragers and pollen load capacity in the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepelletier (Apidae, Hymenoptera). **Apidologie**, v. 29, n. 3, p. 221-228. 1998.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan. 2007. 830p.

ROTENBERG, L.; MARQUES, N.; MENNA-BARRETO, L. História e Perspectivas da Cronobiologia. In: MARQUES, N.; MENNA-BARRETO, L. (Orgs). **Cronobiologia: princípios e aplicações**. São Paulo: Edusp. p. 31-56. 2003.

ROUBIK, D. W. **Ecology and Natural History of Tropical Bees**. New York: Cambridge University Press. 1989. 514p.

ROUBIK, D. W. Stingless bee nesting biology. **Apidologie**, v. 37, n. 2, p. 124-143. 2006.

SILVEIRA, F. A.; MELO, G. A. R.; ALMEIDA, E. A. B. **Abelhas do Brasil: Sistemática e Identificação**. 1. Ed. Belo Horizonte: Edição do autor. 2002. 253p.

SOMMEIJER, M. J.; ROOY, G. A. DE; PUNT, W.; BRUIJN, L. L. M. de. A comparative study of foraging behavior and pollen resources of various stingless bees (Hym., Meliponinae) and honeybees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies. **Apidologie**, v. 14, n. 3, p. 205-224, 1983.

VELTHUIS, H. H. W. **Biologia das abelhas sem ferrão**. São Paulo: Universidade de São Paulo (Brasil) e Utrecht (Holanda). 1997. 33p.

WHITE, D.; CRIBB, B. W.; HEARD, T. A. Flower constancy of the stingless bee *Trigona carbonaria* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Australian Journal of Entomology**, v. 40, n. 1, p. 61-64, 2001.

WILLMER, P. G.; CORBET, S. A. Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers. **Oecologia**, v. 51, n. 1, p. 67-78, 1981.

**APRENDIZADO ESPAÇO-TEMPO NO FORRAGEAMENTO DE DUAS
ESPÈCIES DE ABELHAS SEM FERRÃO (APIDAE, MELIPONINI)**

Thiago Nazareno Conceição Silva de JESUS*¹, Giorgio Cristino VENTURIERI²,
Felipe Andrés León CONTRERA¹

¹ Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Campus Universitário do Guamá, Rua Augusto Corrêa, nº1, Belém, Pará, Brasil, CEP: 66075-110.

² Laboratório de Botânica, Embrapa Amazônia Oriental, Trav. Dr. Enéas Pinheiro s/nº Caixa Postal, 48 Belém, Pará, Brasil, CEP 66095-100.

*Correspondência: T.N.C.S de Jesus

thiago_ncsj@yahoo.com.br

+55**(91) 32018180

Título Resumido: Aprendizado espaço-temporal em abelhas sem ferrão

Este capítulo foi elaborado seguindo as normas da revista Apidologie, com exceção do idioma, margens, localização das figuras e tabelas, e numeração de linhas, para fins de padronização do layout de apresentação desta dissertação. As normas de publicação constam no Anexo 1.

RESUMO

Os meliponíneos são um táxon chave para manutenção da biodiversidade por realizarem a polinização de diversas espécies. O padrão de coleta de recursos florais é amplamente estudado e está relacionado a polinização, pois influencia tanto à coleta de recursos pelas abelhas quanto na fecundação cruzada das plantas. Néctar e pólen são recursos altamente disputados, tanto por outras espécies de meliponíneos quanto por outros animais. Dessa maneira, aprender a localização de um recurso, e a hora do dia em que tal recurso é oferecido, é uma vantagem adaptativa importante. Neste trabalho foi estudado se duas espécies de abelhas sem ferrão, *Melipona fasciculata* e *Scaptotrigona postica*, apresentam atividade alimentar antecipatória (AAA) como mecanismo importante para maximização da exploração de um recurso renovável. Em ambas ocorreu o fenômeno de antecipação, que deve ter evoluído para minimizar a competição com outras colônias, embora a precisão dessa antecipação varie entre as duas espécies.

PALAVRAS-CHAVE: Meliponíneos / coleta de recursos / cronobiologia / atividade alimentar antecipatória / hora do dia

1. INTRODUÇÃO

A abelha *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 é o animal mais bem conhecido em relação aos ritmos circadianos de insetos por sua “memória temporal”, ou *Zeitgedächtnis*. Isto permite as forrageiras fazerem associações precisas entre a presença do alimento e a hora do dia. Uma série de estudos estabeleceu que a espécie poderia ser treinada para recolher alimentos em praticamente qualquer momento do ciclo circadiano e que esta capacidade de cronometragem é controlada por um relógio circadiano endógeno. Ritmos comportamentais em abelhas foram analisados utilizando diversas abordagens, tanto em estudos de laboratório e como de campo, e em novas áreas de

pesquisas estão sendo estudadas atualmente (Moore et al., 1998; Pahl et al., 2007), como a ontogenia da ritmicidade comportamental e o seu papel na divisão de tarefas da colônia (Moore, 2001).

Num ambiente de constantes mudanças, imprevisíveis ou não, saber localizar um recurso como, por exemplo, alimento é uma habilidade importante. Entretanto os recursos variam através do tempo e do espaço. Saber a disponibilidade espaço-temporal de um recurso confere uma significativa vantagem evolutiva aos animais e permite maximizar a exploração (Thorpe and Wilkie, 2006). A capacidade de relacionar o horário (tempo) com o local (espaço) no qual o recurso está disponível é chamado de aprendizado espaço-temporal (TPL) (Schatz et al., 1999; Thorpe and Wilkie, 2006). Sua natureza circadiana foi mostrada apenas em abelhas (*A. mellifera*, Moore et al., 1998) e em algumas aves (Biebach et al., 1989).

A literatura sobre aprendizado espaço-tempo em meliponíneos, como são conhecidas as abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini), é muito escassa; resumindo-se a dois estudos com as abelhas sem ferrão *Trigona amalthea* (Breed et al., 2002) e *Trigona fulviventris* (Murphy and Breed, 2008). Ambos os estudos provaram que as operárias forrageiras possuem aprendizado espaço-temporal ao antecipar à visitação em um alimentador artificial nos dias subsequentes a descoberta do mesmo. A falta de estudos correlatos dificulta a compreensão do comportamento de aprendizado em abelhas, pois não há descrições sobre os aspectos cronobiológicos, tão pouco os que relacionem com a ecologia de forrageio, nem com os fatores evolutivos precedentes. Este tipo de abordagem é importante, pois permite unir diferentes áreas da biologia para fornecer novas informações sobre a evolução e coexistência dos meliponíneos, um grupo muito diverso e com grande sobreposição de nicho.

A cronobiologia permite novas abordagens de assuntos consagrados. Estudos de atividade externa certamente se enquadrariam, pois nada mais são do que descrições de ritmos biológicos arrastados pelo *Zeitgeber* solar, e.g., a coleta de recursos florais. Não só atividade externa, mas outros ritmos, como a divisão de tarefas e oviposição também são passíveis desta abordagem. Uma vantagem seria a comparação desses estudos utilizando métodos já conhecidos na cronobiologia nas espécies de meliponíneos. Assim seria possível comparar seus ritmos (nichos temporais) e estabelecer relações filogenéticas. Valendo-se desta ideia, utilizou-se a parte efetiva do ritmo biológico de coleta de néctar para avaliar o aprendizado espaço-tempo em duas espécies de abelhas sem ferrão.

O aprendizado espaço-temporal e sua acurácia foram estudados em duas espécies de abelhas sem ferrão com características distintas. *Melipona fasciculata* Smith, 1854 são meliponíneos maiores, as colônias apresentam um número menor de operárias e são menos agressivas. Em relação à espécie anterior, *Scaptotrigona postica* Latreille, 1807 faz parte de um gênero de meliponíneos agressivos, pequenos, com colônias bastante populosas (Schmidt et al., 2003). A escolha das espécies teve por objetivo verificar se estratégias diferentes de forrageamento das duas espécies refletem em diferenças respostas de aprendizado espaço-temporal. Operárias do gênero *Melipona* normalmente forrageiam em pequenos grupos, muitas vezes individualmente, e suas taxas de recrutamento são normalmente baixas. Já operárias de *Scaptotrigona* spp. apresentam forrageio em massa, utilizando trilhas de cheiro aéreas, que levam as recrutas ao recurso desejado, podendo expulsar operárias competidoras de um recurso (Lichtenberg et al., 2010; Nieh. 2004; Schmidt et al., 2003).

Para comparar a antecipação das duas espécies, as operárias foram submetidas a um treinamento padronizado a um alimentador artificial durante um período fixo de

tempo, simulando o *Zeitgeber*, tal qual ocorreria numa flor que apresentasse o mesmo período de abertura. Assim, foi estudado se as espécies apresentam atividade alimentar antecipatória (AAA) ajustando o ritmo de coleta ao horário estabelecido e ao horário da descoberta para garantir a obtenção do recurso o quanto elas são capazes de antecipar.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Os experimentos foram realizados no meliponário do laboratório de botânica, no campo de pesquisa da Embrapa Amazônia Oriental, em Belém, PA ($1^{\circ}26'08.44''\text{S}$ $48^{\circ}26'33.04''\text{O}$, Fig. 1). A área está localizada em uma Área de Preservação Ambiental de Belém e parcialmente no Parque Estadual do Utinga, possuindo 3.000 ha sendo 69% constituído de áreas florestadas, na sua maioria, floresta nativa. Apresenta clima Af, segundo a classificação climática atualizada de Köppen-Geiger (Peel et al., 2007).



Figura 1. Foto de satélite do laboratório de botânica da Embrapa Amazônia Oriental, escala de 1:100.000 (Fonte: Google Maps).

2.2. Protocolo experimental

As operárias de *M. fasciculata* e *S. postica* foram treinadas a visitar um alimentador artificial com xarope de água com açúcar na concentração 3:2, para cada três partes de açúcar, duas de água. Houve adição de duas gotas de essência de rosas por litro de xarope para aumentar a atração das forrageiras de acordo com Nogueira-Neto (1997). O alimentador artificial consistiu em um conjunto de eppendorfs, preenchido com xarope, dispostos radialmente num recipiente cilíndrico, simulando uma inflorescência (Fig. 2).

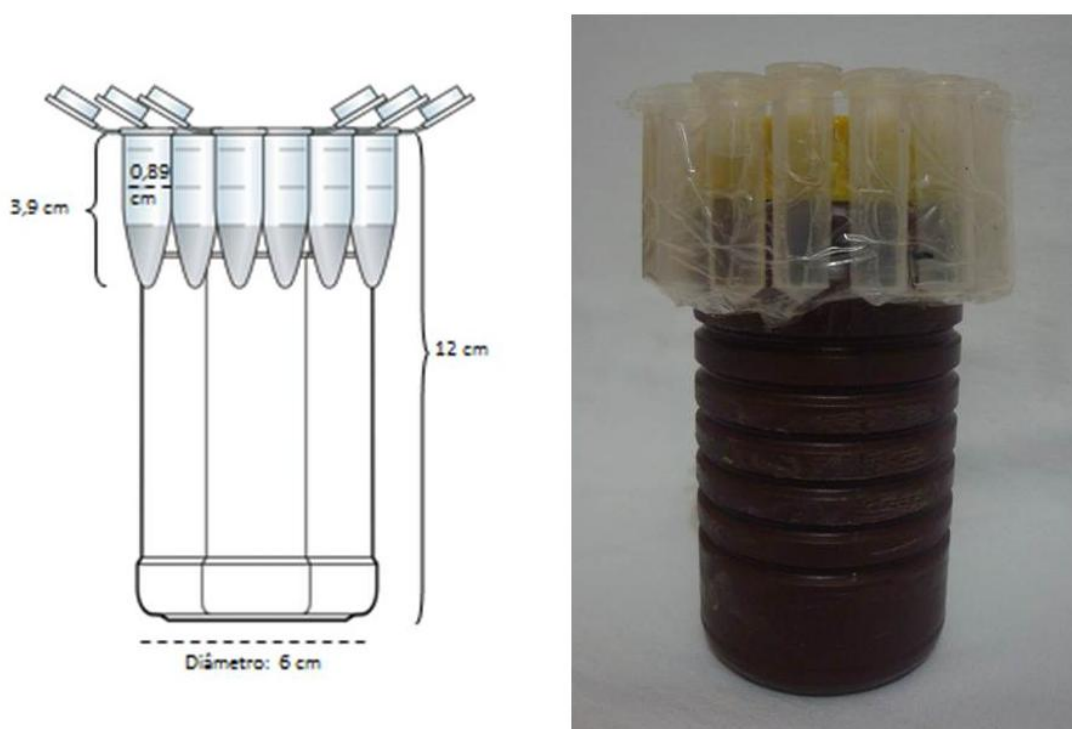


Figura 2. Alimentador artificial com os eppendorfs dispostos radialmente para simular uma inflorescência. Os eppendorfs foram preenchidos com xarope na proporção 3:2 de açúcar e água, respectivamente, com adição de duas gotas de essência de rosas por litro de xarope.

Para o treinamento, no primeiro dia um eppendorf foi aberto às 8h, próximo à entrada da colônia para que as forrageiras patrulhas pudessem ser atraídas pelo xarope, em seguida foram marcadas com uma cor de tinta acrílica brilhante Acrilex®. No momento em que pousavam, o eppendorf foi afastado da colônia, gradativamente, até a posição final do experimento a 200 m das colônias. Dez operárias, que aprenderam a localização apenas na posição final, foram utilizadas para verificar o aprendizado espaço-temporal. Para identificação individual destas foram utilizadas combinações de duas cores no mesonoto (Fig. 3). Assim foi verificado o horário da primeira ocorrência de cada operária no alimentador. As abelhas treinadas no caminho foram removidas e mantidas isoladas durante o experimento, uma vez que não conheceram o recurso na posição final.



Figura 3. Operária de *Melipona quadrifasciata* sendo marcada no momento da alimentação.

O alimentador permaneceu aberto por um período de 4 horas, das 8h às 12h, em cada dia do experimento. Do segundo ao quinto dia observou-se a revisitação das forrageiras empregadas bem como das recrutas do ninho no mesmo local onde foi fechado no dia anterior (posição final). Em cada dia foi registrado o número de recrutas e o horário de visitação de cada abelha que visitava o alimentador. Desta forma, verificou-se se ocorria a antecipação em relação ao horário da descoberta do recurso e ao horário de abertura do alimentador. Os critérios para a classificação comportamental das operárias forrageiras seguiram as definições propostas por Biesmeijer and Vries (2001; Tab. I).

Tabela I. Definições das operárias de acordo com o seu comportamento de forrageamento. Adaptado de Biesmeijer and Vries (2001).

Categoria Comportamental	Definição
Forrageira novata	Indivíduo no interior da colônia, sem qualquer experiência de forrageamento.
Batedora	Indivíduo usando somente informações internas para buscar uma fonte de alimento na qual não conhece previamente.
Recruta	Indivíduo usando informações externas para buscar uma fonte de alimento na qual não conhecia previamente
Forrageira empregada	Indivíduo que conhece e explora uma fonte rentável sem seguir a informação externa
Forrageira experiente desempregada	Indivíduo no interior da colônia, com experiência anterior, mas que não esteja envolvida na procura de recursos alimentares.
Inspetora	Indivíduo, (temporariamente) não envolvido na procura de alimentos, que espontaneamente revisita uma fonte de alimento na qual já conhecia.
Forrageira reativada	Indivíduo (temporariamente) não envolvido na procura de alimento, que revisita um local anterior, após ter obtido informações externas sobre esse local.

Do segundo e ao quinto dia foi observada a visitação das forrageiras empregadas, bem como das recrutas do ninho, a partir das 5h na posição final. O alimentador artificial com xarope de açúcar permaneceu aberto por um período único de

4 horas, das 8h às 12h, simulando uma flor com abertura nesse mesmo horário. Este desenho objetivou verificar o comportamento de inspeção das abelhas marcadas. Deste modo foi possível determinar se houve antecipação ou não, quanto antecipou e se houve busca pelo recurso à tarde, quando o alimentador estava fechado.

Foram feitas quatro repetições deste experimento para *M. fasciculata*, e três repetições para *S. postica*, sendo que para cada alimentador foram treinadas no máximo 10 operárias. As excedentes foram contabilizadas como recrutas, mas foram capturadas e descartadas para manter o número máximo de 10 forrageiras empregadas constantes. Para cada repetição foram utilizadas colônias diferentes. Foi usado o critério de antecipação da visitação, em relação ao horário de treinamento e ao horário de abertura do alimentador, para avaliar o aprendizado espaço-temporal.

Para *M. fasciculata*, os experimentos foram realizados de 21/03 à 15/04/2011 devido à espécie responder melhor ao treinamento no período chuvoso. Durante o verão a oferta de recursos florais interfere no treinamento, pois o interesse das forrageiras pelo alimentador é menor. Para *S. postica*, os experimentos foram realizados de 05/12/2011 à 06/01/2012, na transição do período seco ao chuvoso, devido a espécie ser mais facilmente treinável a visitar o alimentador, mesmo nos períodos de maior floração.

2.3. Análise dos dados

Os horários de visitação, do 2º ao 5º dia, foram comparados com os horários de abertura do alimentador e com o horário da descoberta do recurso para verificar se o fenômeno de antecipação ocorre nas espécies estudadas. Foi utilizado o teste F de Watson-Williams para verificar a diferença entre os horários da primeira ocorrência das operárias, comparando-se o primeiro dia, o horário de descoberta do recurso, com os

dias subsequentes (Jammalamadaka and SenGupta, 2001). O mesmo foi feito com os horários da última ocorrência de cada dia.

O teste Q de Cochran foi utilizado para avaliar se as abelhas visitaram ou não (presença ou ausência), antes (antecipação) e depois (inspeção) do período de oferta do recurso no alimentador. Também foi feita uma correlação circular-linear para verificar se há uma relação entre horário e taxa de recrutamento (Zar, 1999).

3. RESULTADOS

3.1. *Melipona fasciculata*

Em relação ao horário de abertura alimentador, houve diferença significativa entre as primeiras visitas que ocorreram antes das 8h (87,5%; n= 112), e as que ocorreram depois desse horário (12,5%; n= 16) (Cochran, $Q_{(N = 128, df = 3)} = 36,00$; $p < 0,01$). As visitas ao alimentador ocorreram quase na totalidade durante o horário de abertura do recurso, entre 8h e 12h, correspondendo a 97% (n= 12.198) de todas as visitas.

Em relação ao horário de descoberta do recurso, todas as abelhas que frequentaram o alimentador durante todos os dias anteciparam a visita, apresentando diferença significativa entre os dias de visita (Watson-Williams, $F_{(N = 167, df = 4)} = 133,2$ $p < 0,01$). A variância diminuiu ao longo dos dias. Houve aumento da média do horário de visita até o 4º dia com posterior redução no 5º dia, aproximando o horário de chegada ao horário de abertura do alimentador (Fig. 4). Não houve diferença significativa entre o 3º e 5º dia (Watson-Williams, $F_{(N = 68, df = 1)} = 2,397$ $p < 0,126$) e entre 3º e 4º dia (Watson-Williams, $F_{(N = 69, df = 1)} = 0,094$ $p < 0,761$), mas houve entre o 4º e o 5º dia (Watson-Williams, $F_{(N = 65, df = 1)} = 549,8$ $p < 0,022$).

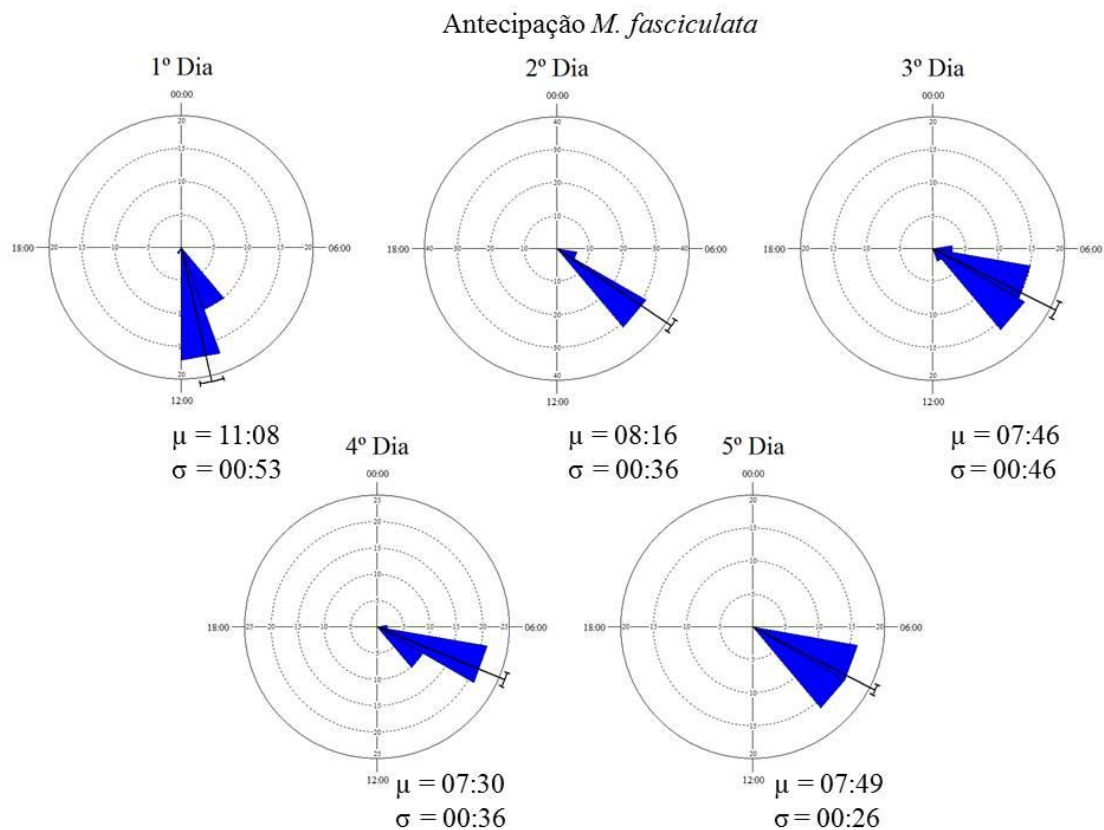


Figura 4. Médias dos horários de chegada das forrageiras empregadas de *Melipona fasciculata* ao alimentador em cada dia de experimento. A redução da variância representa a convergência das operárias para o horário de abertura do alimentador. μ representa a média de horário da primeira ocorrência, enquanto σ representa o desvio-padrão circular dos horários.

Em relação ao horário da última inspeção, houve diferença significativa entre os dias (Watson-Williams, $F_{(N = 167, df = 4)} = 6,393$ $p < 0,01$). O 1º dia diferiu de todos, mas não houve diferença no intervalo do 2º ao 5º dia (Tab. II).

Tabela II – Teste F de Watson-Williams comparando os dias em relação ao horário da última inspeção de *Melipona fasciculata*.

Dias	F	p
1º dia e 2º dia	8,288	0,006
1º dia e 3º dia	7,389	0,009
1º dia e 4º dia	15,445	0,001
1º dia e 5º dia	14,88	0,001
2º dia e 3º dia	0,047	0,828
2º dia e 4º dia	2,571	0,113
2º dia e 5º dia	3,884	0,053
3º dia e 4º dia	1,19	0,279
3º dia e 5º dia	1,781	0,187
4º dia e 5º dia	0,329	0,569

Em relação ao horário de fechamento do alimentador, houve diferença significativa entre as últimas visitas que ocorreram antes e depois (Cochran, $Q_{(N=124, df=3)} = 20,45$, $p < 0,01$). As operárias tendem a convergir suas visitas ao horário de fechamento e, mesmo com o alimentador fechado, continuavam a inspecionar o alimentador regularmente, verificando se ele voltou a oferecer recurso (Fig. 5).

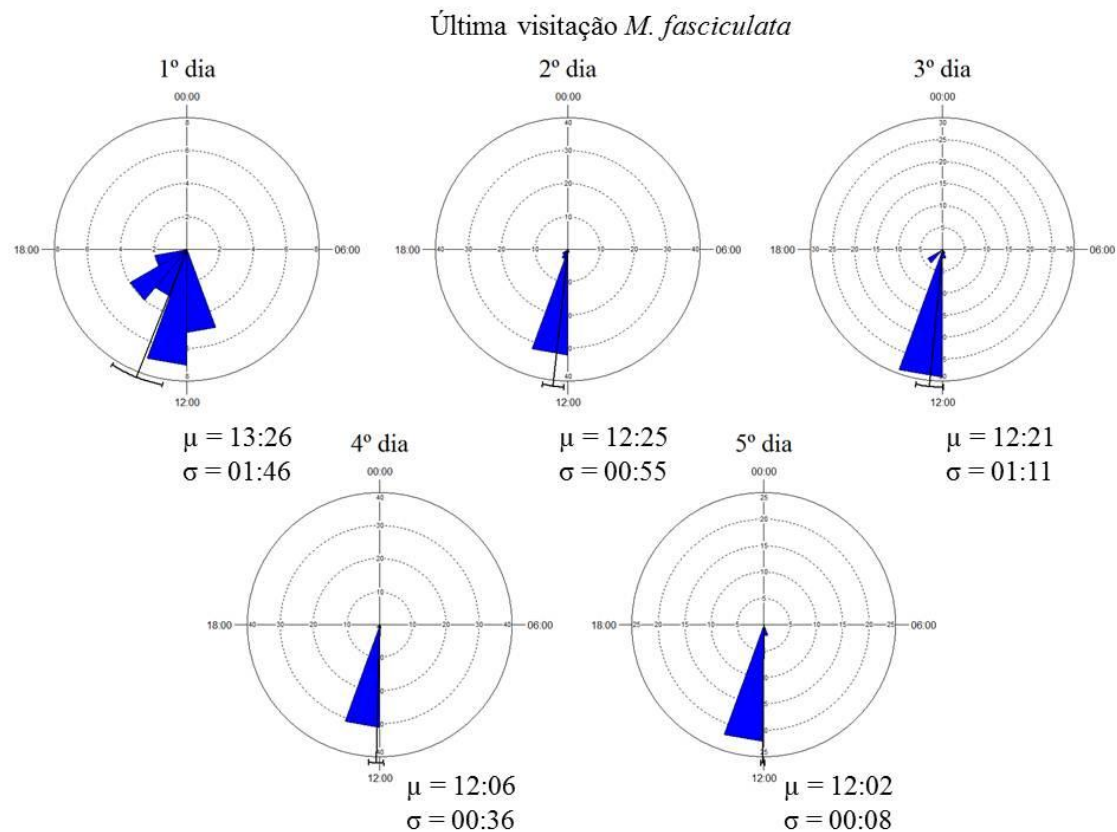


Figura 5. Médias dos horários de última visitação das forrageiras empregadas de *Melipona fasciculata* ao alimentador em cada dia de experimento. A redução da variância representa a convergência das operárias para o horário de fechamento do alimentador.

3.2. *Scaptotrigona postica*

Em relação ao horário de abertura alimentador não foi identificada antecipação. Sendo registrada a antecipação de apenas uma operária de um total de 30. Em relação ao horário de descoberta do recurso, apenas as operárias de uma colônia, no segundo dia não anteciparam. Nos demais dias e nas demais colônias todas anteciparam apresentando diferença significativa entre os dias de visitação (Watson-Williams, $F_{(N = 100, df = 4)} = 36,527$ $p < 0,01$). Assim como em *M. fasciculata*, a variância diminuiu ao longo dos dias, mas ao contrário dela, *S. postica* apresentou diminuição da média do

horário de visitação até o 5º dia (Fig. 6), aproximando o horário de chegada ao horário de abertura do alimentador. Não houve diferença significativa do 3º ao 5º dia.

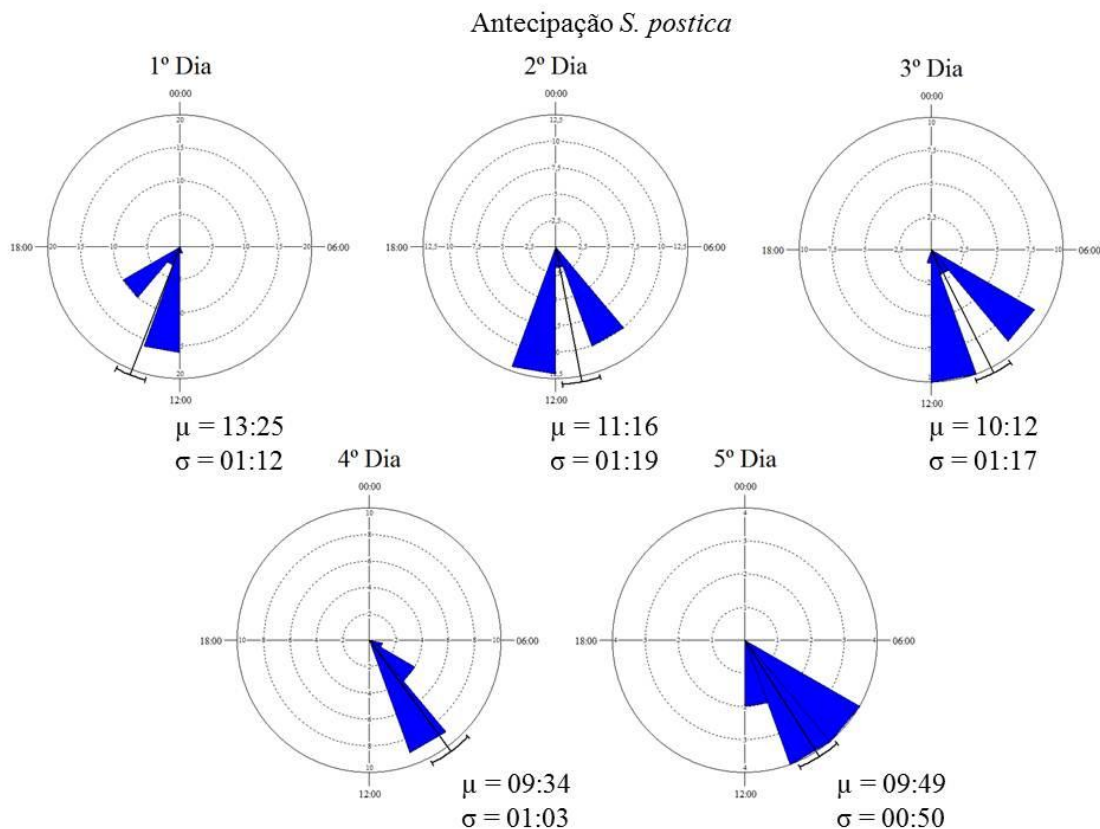


Figura 6. Médias dos horários de chegada das forrageiras empregadas de *Scaptotrigona postica* ao alimentador em cada dia de experimento.

Em relação ao horário de fechamento do alimentador, não houve diferença significativa entre as últimas visitas que ocorreram antes e depois ($Q_{(N = 124, df = 3)} = 2,111, p = 0,55$).

Em relação ao horário da última inspeção, houve diferença significativa entre os dias (Fig. 7), além de não existirem diferenças significativas comparando o 2º com o 5º dia, bem como do 3º até 5º dia (Tab. III).

Tabela III – Teste F de Watson-Williams comparando os dias em relação ao horário da última inspeção de *Scaptotrigona postica*.

Dias	F	p
1º dia e 2º dia	19,028	0,00
1º dia e 3º dia	29,487	0,00
1º dia e 4º dia	31,752	0,00
1º dia e 5º dia	10,694	0,002
2º dia e 3º dia	4,295	0,044
2º dia e 4º dia	10,057	0,003
2º dia e 5º dia	0,159	0,693
3º dia e 4º dia	0,252	0,619
3º dia e 5º dia	1,28	0,267
4º dia e 5º dia	4,168	0,055

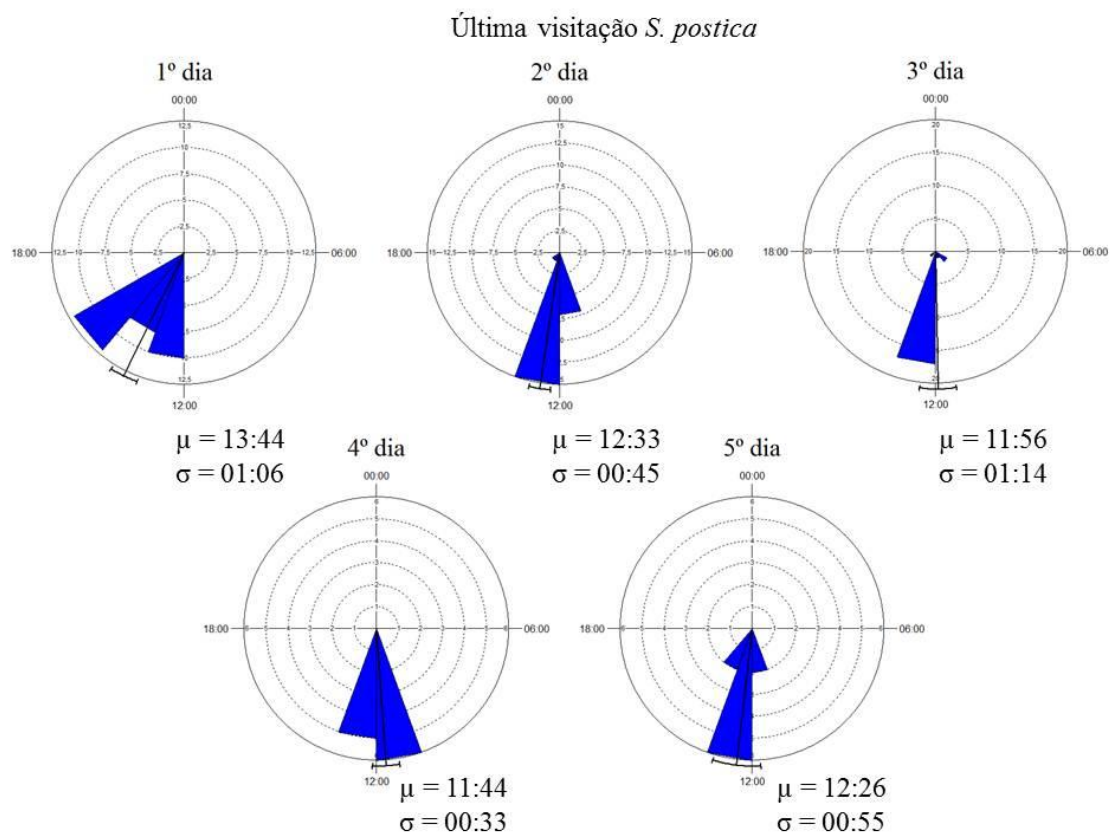


Figura 7. Médias dos horários de última visitação das forrageiras empregadas de *Scaptotrigona postica* ao alimentador em cada dia de experimento. A flutuação da variância representa a falta de convergência das operárias para o horário de fechamento do alimentador.

3.3. Recrutamento

Para *M. fasciculata*, o recrutamento foi baixo com maior concentração acontecendo nas três primeiras horas de abertura do alimentador. Apesar disso, a correlação circular-linear não mostrou relação direta entre o número de recrutas e o horário de visitação (Tab. II). Para *S. postica*, o recrutamento foi maior, com maior concentração acontecendo nas três horas últimas de abertura do alimentador. Apesar disso, correlação circular-linear também não mostrou relação direta entre o número de recrutas e o horário de visitação (Tab. IV). Apesar de estatisticamente não indicar

correlação em nenhuma das espécies, o recrutamento parece estar associado ao horário de oferta do recurso (Fig. 8).

Tabela IV. Valores comparativos do recrutamento das duas espécies.

	<i>M. fasciculata</i>	<i>S. postica</i>
Número de recrutas	120	481
Intervalo de maior concentração	8h-11h	9h-12h
Média (hora)	9:29h	10:38h
Média (graus)	142,5°	159,5°
R	0,071	0,033
P	0,599	0,821

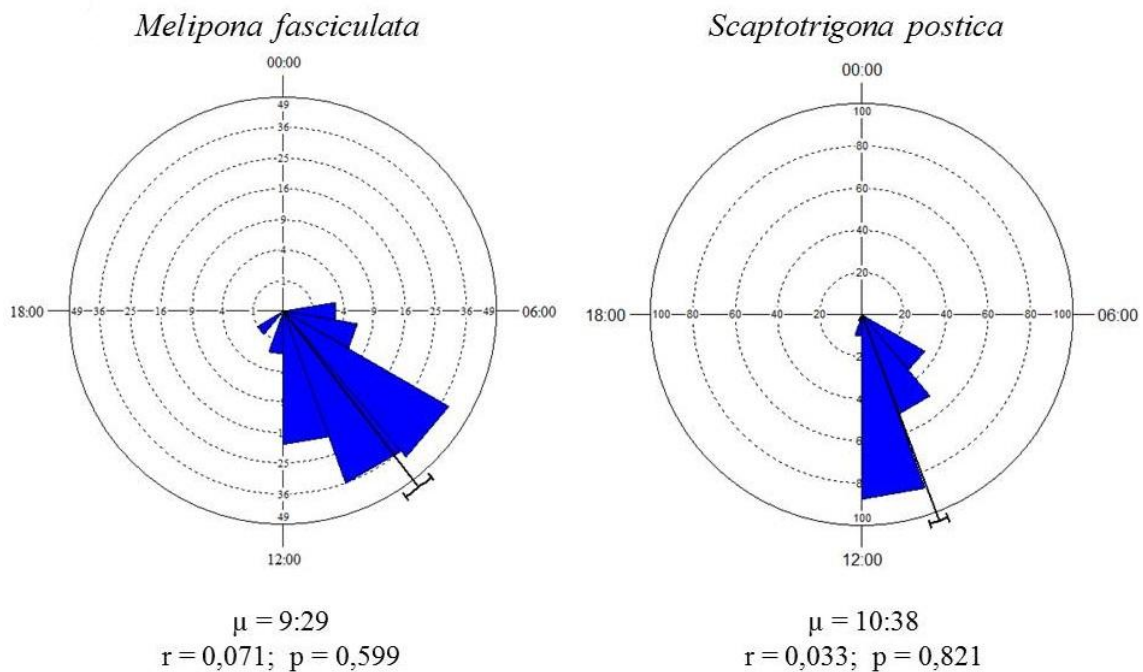


Figura 8. Médias dos horários de chegada das recrutas de *Melipona fasciculata* e *Scaptotrigona postica* ao alimentador para todas as colônias. Notar o recrutamento concentrando-se basicamente durante a oferta de recurso.

4. DISCUSSÃO

O comportamento antecipatório das duas espécies mostrou algumas semelhanças em relação aos *T. amalthea* (Breed et al., 2002) e *T. fulviventris* (Murphy and Breed, 2008). *Melipona fasciculata* apresentou antecipação tanto ao horário de abertura do alimentador quanto ao horário de aprendizado, enquanto que *S. postica* apresentou antecipação somente ao horário de aprendizado e não ao alimentador.

O aprendizado espaço-tempo em *T. amalthea* (Breed et al., 2002) foi avaliado apenas com relação à presença de forrageiras antes do horário de abertura do alimentador com alguns intervalos regulares antes e depois da oferta do recurso, sem aferir o horário de chegada individual das operárias. Com *T. fulviventris* (Murphy and Breed, 2008) foram utilizadas apenas seis operárias marcadas. Ambos forneceram o recurso por três dias e o abstiveram por dois. Além disso, os estudos não diferenciaram entre os horários de aprendizado e abertura do recurso. Deste modo, torna-se impreciso estabelecer um paralelo entre as espécies estudadas neste trabalho e as espécies de *Trigona* da literatura. Apesar disso, *M. fasciculata* e *S. postica* apresentaram aumento na visitação próximo ao horário e próximo ao horário que aprenderam o recurso, respectivamente, tal qual as espécies de *Trigona*.

Não foi possível afirmar se as visitas antes e depois da abertura do alimentador estabilizam no quinto dia ou algum outro dia posteriormente. Possivelmente é o efeito de ajuste do horário que a forrageira empregada aprendeu (mais tardio) ao horário de abertura do alimentador (mais cedo). Este é um forte indício de ajuste do *Zeitgeber* nas abelhas minimizam o esforço na busca pelo recurso em horários onde não há alimento disponível, i.e., estariam maximizando o forrageamento durante a oferta do recurso.

Como já era esperada, a maioria das visitas ocorreram durante a abertura do alimentador, pois se trata da resposta direta (visitação) ao estímulo (alimento). A diferença significativa entre o 1º dia os demais, tanto em relação ao horário de abertura do alimentador, quanto ao horário de descoberta do recurso, pode ser atribuído ao arrastamento do relógio biológico da espécie com *Zeitgeber* imposto pelo alimentador (Fig. 4 e 6). Isso implica em uma estratégia de forrageamento que maximiza a coleta de recurso e tenta evitar a competição com espécies que chegam mais tarde ou encontram o recurso eventualmente (Hubbell and Johnson, 1978).

A redução do desvio-padrão, ao longo dos dias, pode ser atribuída ao recrutamento, pois não é necessário que todas as abelhas que conhecem o recurso visitem-no. As forrageiras que conhecem o recurso podem inspecioná-lo e comunicar as demais operárias o estado do alimentador, embora em *Melipona* seja, na maioria das vezes, uma decisão individual de visitar um alimentador (Biesmeijer et al., 1998; Biesmeijer and Vries, 2001). O mecanismo de inspeção serviria para garantir a reutilização do recurso rapidamente, caso ele volte a ser proveitoso. Isso reforça a evidência de aprendizado espaço-tempo, pois demonstra que meliponíneos revisitam principalmente pelas informações intrínsecas do que pelas informações extrínsecas de outras operárias. Outro exemplo que reforça esta ideia é a antecipação no tubo de entrada no final do período escuro no gênero *Scaptotrigona* (Bellusci and Marques, 2003). Mostrando que os meliponíneos se preparam para coleta de recurso antes do seu horário de atividade externa.

O aprendizado espaço-tempo de um recurso alimentar é favorecido evolutivamente quando a sua disponibilidade se mostra regular num dado local em intervalos constantes de tempo (Schatz et al., 1999). Recursos florais, como o néctar e pólen, permanecem disponíveis no ambiente em períodos regulares. Logo, é presumível

que animais dependentes destes recursos apresentem AET, como foi demonstrado em *Apis mellifera* (Moore, 2001) e nos meliponíneos *Trigona amalthea* (Breed et al., 2002) e *T. fulviventris* (Murphy and Breed, 2008). O mesmo pode ser visto no alimentador artificial durante o período de abertura dos *ependorfs*. Neste trabalho também ficou evidente a antecipação, tanto em relação ao horário de descoberta do recurso, quanto o horário de abertura do alimentador, com exceção de *S. postica*.

Uma questão muito importante a ser avaliada sobre o aprendizado espaço-tempo é: qual o cenário evolutivo conduziu ao aparecimento desse caráter nas abelhas? No Cretáceo, cerca de 130 milhões de anos atrás, surgiram as primeiras angiospermas e com elas também, um novo recurso proteico, as gotas de polinização aderentes, exsudadas pelo estróbilo. Contudo a polinização era passiva, liberada em grandes quantidades, feita pelo vento e os insetos fitófagos alimentavam-se de forma oportunista. As gotas tinham por finalidade capturar os grãos de pólen e atraí-los para micrópila e os insetos buscavam alimentar-se desse recurso e das peças florais. Como se deslocavam de uma planta para outra em busca de recurso, essa nova interação conferiu maior eficiência no transporte do pólen do que a feita pelo vento (Raven et al., 2007). Provavelmente nesse momento começa uma mudança na produção de pólen e coleta pelo polinizador de um evento assincrônico para um sincrônico. Segundo Krebs (1979) é mais correto pensar que as abelhas desenvolveram diversas formas de explorar os recursos florais, em contrapartida as plantas desenvolveram mecanismos para minimizar os custos dessa exploração para transferência do pólen.

Constância e fidelidade floral são dois termos muito aplicados em estudos de biologia reprodutiva e polinização. A fidelidade floral implica na capacidade do visitante carregar pólen da mesma planta no corpo, enquanto a constância floral na visitação de flores da mesma espécie na sua rota. Após conhecerem a fonte de recurso,

as abelhas são capazes de responder a estes dois quesitos utilizando o seu aprendizado espaço-tempo. Logo a definição de fidelidade floral nas abelhas pode ser chamada de aprendizado espaço-temporal, ou no mínimo de aprendizado espacial. Pois se as operárias revisitam uma flor em um dado local e, provavelmente, nos mesmos horários, logo é presumível que seja uma resposta comportamental do aprendizado espaço-tempo.

A vantagem da fidelidade floral é a mesma do aprendizado espaço-tempo, pois ele serve para economizar o gasto de energia na busca por recurso (Ramalho, 2004). Isso pode ser evidenciado em *M. scutellaris* houve pouca variação nas espécies florais coletadas ao longo dos meses (Ramalho et al., 2007). A lógica por trás deste comportamento é que mesmo que diminua a quantidade do recurso em, pelo aprendizado espaço-tempo, as abelhas continuam visitando-o, pois é mais econômico visitar um recurso que já se conhece, do que despender energia constantemente buscando novas fontes mais abundantes. Ecologicamente, além do benefício para as abelhas, as plantas são beneficiadas pela polinização coespecífica. Quando somente um ou poucos tipos de visitantes polinizam uma dada planta, as características destes visitantes são favorecidas pela seleção natural, promovendo a constância destas espécies de polinizadores àquela planta (Raven et al., 2007).

Diferenças no aprendizado espaço-temporal são úteis na coexistência de diferentes espécies. Mesmo quando espécies apresentam condições ótimas semelhantes, ou superposição, como temperatura e umidade relativa, os períodos de maior atividade de vôo não são idênticos, possibilitando a partição temporal de recursos florais (Kleinert et al., 2009). No nosso estudo, provavelmente a maior precisão do *Zeitgedächtnis* de *M. fasciculata* permite a ela evitar competição direta com espécies com recrutamento em massa, como *S. postica*, e forrageiras do gênero *Trigona*, que podem expulsar espécies com menor número de recrutas de um recurso valioso (Johnson and Hubbell, 1974). Em

diferentes regiões neotropicais, a partição temporal na coleta de recursos foi registrada para o gênero *Melipona* (Bruijn and Sommeijer, 1997) e aumentando a possibilidade de diferentes espécies de meliponíneos coexistirem em uma mesma localidade (Kleinert et al., 2009).

REFERÊNCIAS

- Bellusci S., Marques M.D. (2003) Circadian activity rhythm of the foragers of a eusocial bee (*Scaptotrigona aff depilis*, Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) outside the Nest, Biol. Rhythm. Res. 32, 117–124.
- Biebach H., Gordijn M., Krebs J.R. (1989) Time-and-place learning by garden warblers, *Sylvia borin*, Anim. Behav. 37, 353–360.
- Biesmeijer J.C., van Nieuwstadt M.G.L., Lukács S., Sommeijer M.J. (1998) The role of internal and external information in foraging decisions of *Melipona* workers (Hymenoptera: Meliponinae), Behav. Ecol. Sociobiol. 42, 107–116.
- Biesmeijer J.C., van Vries, H. (2001) Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept, Behav. Ecol. Sociobiol. 49, 89–99.
- Breed M.D., Stocker E.M., Baumgartner L.K., Vargas S.A. (2002) Time-place learning and the ecology of recruitment in a stingless bee, *Trigona amalthea* (Hymenoptera, Apidae), Apidologie. 33, 251–258.
- Bruijn, L.L.M.; Sommeijer, M.J. (1997) Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. Insectes Sociaux, 44: 35–47.
- Johnson L.K., Hubbell S.P. (1974) Aggression and competition among stingless bees: field studies, Ecology. 55, 120–127.
- Hubbell S.P., Johnson L.K. (1978) Comparative Foraging Behavior of Six Stingless Bee Species Exploiting a Standardized Resource, Ecology. 59, 1123–1136.
- Jammalamadaka S.R., SenGupta A. (2001) Topics in circular statistics, World Scientific Publishing Company, Singapore.

- Kleinert A.M.P., Ramalho M., Cortopassi-Laurino M., Ribeiro M.F., Imperatriz-Fonseca V.L. (2009) Abelhas sociais (Bombini, Apini, Meliponini), in, Panizzi A.R., Parra J.R.P. (Org.), Bioecologia e Nutrição de Insetos. Base para o Manejo Integrado de Pragas, Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, v. 1, pp. 371–424.
- Krebs J.R. (1979) Coevolution of bees and flowers, *Nature*. 278, 689–689.
- Lichtenberg E.M., Imperatriz-Fonseca V.L., Nieh J. C. (2010) Behavioral suites mediate group-level foraging dynamics in communities of tropical stingless bees, *Insect. Soc.* 57: 105–113.
- Moore D. (2001) Honey bee circadian clocks: behavioral control from individual workers to whole-colony rhythms, *J. Insect. Physiol.* 47, 843–857.
- Moore D., Angel J.E., Cheeseman I.M., Fahrbach S.E., Robinson G.E. (1998) Timekeeping in the honey bee colony: integration of circadian rhythms and division of labor, *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43, 147–160.
- Murphy C.M., Breed M.D. (2008) Time-Place Learning in a Neotropical Stingless Bee, *Trigona fulviventris* Guérin (Hymenoptera: Apidae), *J. Kansas. Entomol. Soc.* 81, 73–76.
- Nieh J.C. (2004) Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini), *Apidologie*. 35, 159–182.
- Nogueira-Neto P. (1997) Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão, Nogueirapis, São Paulo.
- Pahl M., Zhu H., Pix W., Tautz J., Zhang S. (2007) Circadian timed episodic-like memory - a bee knows what to do when and also where, *J. Exp. Biol.* 210, 3559–3567.
- Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification, *Hydrol. Earth Syst. Sci.*:11, 1633–1644.

- Ramalho, M. (2004) Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. *Acta Bot. Bras.* 18, 37–47.
- Ramalho M., Silva M.D., Carvalho C.A.L. (2007) Dinâmica de uso de fontes de pólen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise comparativa com *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), no Domínio Tropical Atlântico, *Neotrop. Entomol.* 36, 38–45.
- Raven P.H., Evert R.F., Eichhorn S.E. (2007) *Biologia Vegetal*, Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Schatz B., Lachaud J.P., Beugnon G. (1999) Spatio-temporal learning by the ant *Ectatomma ruidum*, *J. Exp. Biol.* 202, 1897–1907.
- Schmidt V.M., Zucchi R., Barth F.G. (2003) A stingless bee marks the feeding site in addition to the scent path (*Scaptotrigona aff. depilis*), *Apidologie* 34, 237–248.
- Thorpe C.M., Wilkie D.M. (2006). Properties of Time-Place Learning, in: Wasserman E.A., Zentall T.R. (Org.), *Comparative cognition: experimental explorations of animal intelligence*, Oxford University Press, U.S.A., pp. 229–245.
- Zar, J.H. (1999) *Bioestatistical Analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

ANEXO

Anexo 1 – Normas para a publicação de manuscritos no periódico Apidologie.

http://www.apidologie.org/doc_journal/instructions/apido_instructions.pdf