



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

RAFAEL LEANDRO CORREA GOMES

**Estudos sobre longevidade e atividade de forrageio em abelhas nativas sem
ferrão amazônicas**

Orientador: Dr. Felipe Andrés León Contrera

Belém
2021

RAFAEL LEANDRO CORREA GOMES

**Estudos sobre longevidade e atividade de forrageio em abelhas nativas sem
ferrão amazônicas**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia
Linha de Pesquisa: Ecologia Teórica e Aplicada
Orientador: Dr. Felipe Adrés León Contrera

Belém
2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- G633e Gomes, Rafael Leandro Corrêa.
Estudos sobre longevidade e atividade de forrageio de abelhas nativas sem ferrão amazônicas / Rafael Leandro Corrêa Gomes. — 2021.
97 f. : il. color.
- Orientador(a): Prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Belém, 2021.
1. Sociedades de insetos - Amazônia. 2. Polinização por inseto - Amazônia. 3. Entomologia - pesquisa. 4. Insetos - comportamentos. I. Título.

CDD 595.705

RAFAEL LEANDRO CORREA GOMES

Estudos sobre longevidade e atividade de forrageio em abelhas nativas sem ferrão amazônicas

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia.

COMISSÃO JULGADORA

Dra. Jamille Costa Veiga
(Instituto Tecnológico Vale - ITV)

Dra. Patrícia Nunes Silva

Dra. Tereza Cristina Giannini
(Instituto Tecnológico Vale - ITV)

Dra. Betina Blochtein
(Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul -PUCRS)

Dr. Leandro Schlemmer Brasil
(Universidade Federal do Pará - UFPA)

Dra. Juliana Stephanie Galaschi Teixeira
(Instituto Tecnológico Vale - ITV)

Dra. Maria Aparecida Lopes
(Universidade Federal do Pará - UFPA)

Dedico este trabalho à toda minha família,
em especial aos meus pais (*Marilena e*
Raimundo), os maiores incentivadores da
minha incrível jornada.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	8
ORGANIZAÇÃO DA TESE	12
REFERÊNCIAS	13
Capítulo I.....	18
RESUMO	19
INTRODUÇÃO	20
MATERIAL E MÉTODOS	23
RESULTADOS.....	27
DISCUSSÃO.....	33
AGRADECIMENTOS.....	36
REFERÊNCIAS	36
Capítulo II	42
ABSTRACT.....	43
INTRODUCTION.....	44
MATERIALS AND METHODS.....	47
RESULTS	53
DISCUSSION	58
ACKNOWLEDGEMENTS	62
REFERENCES.....	63
Capítulo III.....	69
RESUMO	70
INTRODUÇÃO	71
MATERIAL E MÉTODOS	73
RESULTADOS.....	78
DISCUSSÃO.....	84
AGRADECIMENTOS.....	88

REFERÊNCIAS	88
CONCLUSÃO GERAL	95
ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O DOUTORADO	98

INTRODUÇÃO GERAL

As abelhas sociais são insetos que vivem em colônias, caracterizadas por apresentarem dentro do ninho a sobreposição de gerações, o cuidado com a prole e a divisão de trabalho como fator chave dentro da evolução da vida social (Carey, 2001; Michener, 2007). Estas atividades permitem que a colônia sobreviva no meio ambiente em que se estabelece, tornando alguns indivíduos mais especializados em trabalhos relacionados à proteção da colônia (Whiffler, 1988), outros em atividades de construção do ninho e procura por alimento (Giannini, 1997).

Estes insetos são importantes polinizadores tanto de plantas silvestres como de plantas cultivadas visando a produção de alimentos, mostrando que apresentam importante papel ecológico e econômico (Klatt et al., 2014; Giannini, 2015). A polinização é o principal serviço ecológico das abelhas e nos últimos anos vem sendo crescente o uso destes insetos no comércio de polinizadores, com a criação e manejo de espécies voltadas para áreas de cultivo (Hein, 2009). Apesar do importante papel que as abelhas desempenham, estas vem sofrendo com fragmentação de habitat, uso extensivo de pesticidas e cultivo abusivo de monoculturas (Porrini et al., 2003; Couvillon et al., 2014; Potts et al., 2016), além do avanço do ambiente urbano sobre as áreas naturais, o que vem ocasionando nos últimos anos a morte de populações inteiras destes polinizadores ao redor do mundo.

As abelhas sociais são conhecidas como forrageiras centrais, ou seja, após atividade de coleta de alimento no ambiente externo sempre retornam ao ninho de origem (Michener, 2007). Este processo de coleta de recurso utilizando os mecanismos de voo e retorno a colônia é denominado de atividade de forrageio (Giannini, 1997; Grüter, 2020). Em virtude das colônias serem fixas no ambiente, estas abelhas estão sujeitas as mudanças ambientais oriundas principalmente da atividade humana, como queimadas, construção de cidades e o desmatamento para criação de pastos ou monoculturas (Vanbergen & the Insect Pollinators Initiative, 2013). Como forrageiras centrais, a sobrevivência dos ninhos pode depender da distância entre as colônias e novas áreas florestais com mais oferta de recursos, locais para nidificar e sítios de reprodução.

Apesar do crescente avanço do ambiente urbano sobre as áreas de mata, ainda é possível que as cidades sejam capazes de suportar biodiversidade de abelhas, uma vez que

podem ser considerados ecossistemas altamente modificados como é o caso dos parques, bosques e jardins urbanos principalmente nos moldes europeus (Garbuzov et al., 2015). A área de forrageio de abelhas sociais é bastante estudada em ambientes temperados, utilizando como principal modelo de estudo a abelha melífera (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758). A partir desses estudos revelou-se que as mudanças na área de forrageio ocorrem de acordo com a estação climática, como exemplo no verão, quando as abelhas expandem sua área de forrageio, pois necessitam procurar recursos em áreas mais distantes do ninho, e no inverno, quando praticamente cessam suas atividades externas (Dewenten & Kuhn, 2003; Couvillon et al., 2014; Balfour et al., 2015; Garbuzov et al., 2015).

A distância de forrageio em abelhas sociais vem sendo estudada como uma medida associada ao tamanho corporal, em particular a distância intertegular, um conhecido preditor de massa corporal (Cane 1987; Greenleaf et al., 2007). Além disso, a distância de forrageio também pode ser estimada indiretamente, através de experimentos com alimentadores artificiais, que consistem em uma fonte de recurso que é oferecida a colônia e então gradativamente esta fonte de recurso é movida distanciando-se do ninho até que nenhuma abelha da colônia estudada seja vista no alimentador (Kuhn-Neto et al., 2009). Outra metodologia utilizada para estimar a distância de forrageio é baseada em experimentos de translocação, que consistem na captura de forrageiras experientes na entrada das colônias e posterior soltura a diferentes distâncias, seguida de recaptura das abelhas que retornaram com sucesso ao ninho (Smith et al., 2017).

Apesar dos ninhos de abelhas sociais serem perenes com tempo de vida indeterminado em alguns casos (Michener, 2007), estas colônias abrigam indivíduos com tempo de vida limitado (Rueppell et al., 2007; Rueppell et al., 2009). Dentro das colônias o padrão de longevidade pode ser diferente entre as operárias, uma vez que pode ser influenciada pela alimentação (Queiroz et al., 2019), por doenças ou parasitismo (Woyciechowski & Moron 2009; Dainat et al., 2012), ou até mesmo manipulação humana (Winston & Fergusson, 1985). Como consequência da influência desses fatores, podem haver ajustes comportamentais capazes de modificar a estrutura social da própria colônia, por exemplo, determinados indivíduos realizando tarefas onde há escassez de força de trabalho (Winston & Fergusson, 1985; Huang & Robinson, 1992). Em muitos casos, a longevidade pode ser regulada fortemente por fatores externos, como predação ou mudanças climáticas, do que apenas desgaste físico e mecânico associado ao envelhecimento (Visscher & Dukas, 1997). Uma importante característica da história de vida das abelhas sociais, que também pode ser utilizada para justificar padrões de longevidade de operárias em uma colônia, é a idade de início de

fORAGEIO (Rueppell et al., 2017). Este período marca a transição entre a fase da vida que as abelhas se encontra na segurança do ninho, para a fase em que enfrentará a hostilidade do meio externo, na qual as operárias estão mais vulneráveis à predação, infecções por patógenos, parasitismo e condições ambientais desfavoráveis (Biesmeijer & Tóth, 1998; Carey, 2001).

A idade de início de forrageio é uma característica única na vida das operárias e assim como a longevidade natural, também pode estar relacionada com as condições internas do ninho. Um claro exemplo disso foi mostrado por Huang & Robinson (1992), em experimento de manipulação de estrutura social em colônias de abelhas melíferas. Os autores adicionaram abelhas forrageiras velhas em colônias experimentais e, verificaram que sua interação com operárias mais novas podia alterar o comportamento das abelhas na colônia, retardando o início de forrageio. De uma forma geral, as abelhas dentro de uma colônia realizam atividades de acordo com a sua idade, o que conhecemos como de polietismo etário (Calderone, 1998). Normalmente os indivíduos mais novos realizam tarefas como construção de células de cria enquanto indivíduos mais velhos podem atuar como guarda da colônia ou frequentemente tornam-se forrageiras, deixando o ninho à procura de alimento no ambiente externo (Giannini, 1997; Grüter, 2020).

Durante o forrageio, o néctar ou pólen - recursos florais indispensáveis para a sobrevivência das colônias na produção de novos indivíduos, alimentação da rainha e energia para as forrageiras (Roubik, 2006; Leonhardt et al., 2007; Michener, 2013) - se encontram espalhados no ambiente, sendo o tempo gasto em cada atividade de forrageio de uma abelha determinado, por exemplo, pela distância do ninho à fonte de recurso, qualidade do recurso, reservas energéticas da própria abelha, além de condições ambientais de temperatura e umidade (Klein et al., 2004; Aleixo et al., 2017). Todos estes fatores podem contribuir para mudanças comportamentais ao nível individual, e afetar diretamente o comportamento da operária em uma colônia, podendo realizar atividade externa ou permanecer dentro do ninho inativa (Beshers & Fewell, 2001). Dessa forma, devido os recursos serem encontrados espalhados pelo ambiente, considerando diferentes paisagens e a sazonalidade, a capacidade de ir a diferentes distâncias em busca de alimento pode ser vista como um fator chave na sobrevivência de muitas espécies (Wiens et al., 1993; Mayes et al., 2019).

Em abelhas sem ferrão, um grupo de insetos sociais com cerca de 500 espécies, destas 244 descritas no Brasil (Michener, 2013; Pedro 2014) e que apresentam distribuição Pantropical (Regiões Indo-Malaia/Australásia, Neotropical e Afrotropical (Camargo & Vit, 2013) apenas alguns aspectos da área de forrageio são explorados. Nestes trabalhos, a área de forrageio é delimitada utilizando estimativas baseadas em comparações de medidas corporais

com outras espécies (Araújo et al., 2004), experimentos com alimentadores artificiais (Kuhn-Neto et al., 2009) e experimentos de translocação (Smith et al., 2017). As abelhas sem ferrão são importante por causa do seu papel na polinização de culturas de interesse econômico e por essa razão incentiva-se sua criação em larga escala visando o comércio de polinizadores (Freitas et al., 2007; James & Pitts-Singer, 2008; Venturieri et al., 2012). Sendo assim, o objetivo da presente tese é i) estudar a longevidade de uma espécie de abelha sem ferrão e sua relação com aspectos da atividade externa que as forrageiras realizam durante toda a sua vida e ii) estimar a distância de retorno ao ninho, com inferências da distância de forrageio de forrageiras de abelhas indígenas sem ferrão, ao longo do tempo e entre diferentes paisagens em ambiente tropical na região amazônica.

ORGANIZAÇÃO DA TESE

Dessa forma, a presente Tese está dividida em três capítulos como apresentados a seguir:

Capítulo I - Longevidade e atividade de forrageio da abelha neotropical *Melipona flavolineata* Friese, 1900 (Apidae: Meliponini) acessada através do monitoramento RFID

Neste capítulo investigamos através do uso de chips RFID a longevidade de operárias da espécie *M. flavolineata* e relacionamos com as características ligadas ao forrageio como, por exemplo, a idade com que as abelhas saem do ninho e número de vôos de uma abelha realiza durante toda sua vida como forrageira. Considerando o grande número de espécies de abelhas sem ferrão e seu uso na criação racional, estudar aspectos ainda desconhecidos de forma acurada como é o caso da espécie modelo, é essencial dada sua importância econômica na produção de mel e uso na polinização de culturas agrícolas.

Capítulo II - Temporal variation in homing ability of the neotropical stingless bee *Scaptotrigona aff. postica* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini)

Neste segundo capítulo investigamos através de experimentos de translocação a capacidade de retornar ao ninho a diferentes distâncias em uma espécie de abelha sem ferrão e como esta característica difere ao longo do tempo, entre o período seco e chuvoso, seguindo a sazonalidade de recursos ao longo do tempo na região amazônica. Consideramos a área de forrageio estimada para a espécie modelo deste trabalho bem como o tempo de retorno das abelhas ao ninho para delimitar a distância com que as abelhas possivelmente saem à procura de alimento e suas implicações para serviços de polinização.

Este capítulo foi publicado na revista científica *Apidologie* 2019, disponível em: <http://link.springer.com/article/10.1007/s13592-019-00682-z>

Capítulo III – Capacidade de retorno ao ninho de forrageiras de *Nannotrigona punctata* (Smith, 1854) (Apidae: Meliponini) em paisagens com diferentes graus de cobertura vegetal na Amazônia

Neste capítulo investigamos a capacidade de retorno ao ninho de forrageiras de *Nannotrigona punctata* através de experimentos de translocação (captura e recaptura). Testamos a relação entre a capacidade de retorno das forrageiras com a distância de soltura da colônia, a temperatura, umidade relativa e velocidade do vento na hora da soltura. Avaliamos também a capacidade de retorno das forrageiras em duas paisagens distintas, sendo elas ambiente urbano e ambiente de cultivo de açaí.

REFERÊNCIAS

Aleixo, K. P.; Menezes, C.; Imperatriz Fonseca, V. L.; da Silva, C. I. 2017. Seasonal availability of floral resources and ambient temperature shape stingless bee foraging behavior (*Scaptotrigona* aff. *depilis*). *Apidologie* 48, 117–127.

Araújo, E. D.; Costa, M.; Chaud-Netto, J.; Fowler, H.G. 2004. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Brazilian Journal of Biology* 64, 563–568.

Biesmeijer, J. C.; Tóth, E. 1998. Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux* 45, 427-443.

Camargo, J. M. F.; Vit, P. 2013. Historical Biogeography of the Meliponini (Hymenoptera, Apidae, Apinae) of the Neotropical Region, in: Vit, P.; Pedro, S. R. M.; Roubik, D. W. (Eds.) *Pot-Honey: a legacy of stingless bees*. Springer New York Heidelberg Dordrecht London, p 19-34.

Cane, J.H. 1987. Estimation of Bee Size Using Intertegular Span (Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 60, 145–147.

Calderone, N. W. 1998. Proximate mechanisms of age polyethism in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Apidologie*, Springer Verlag 29 (1-2), 127-158.

Carey, J. R. 2001. Insect biodemography. *Annual Review of Entomology* 46, 79-110.

Couvillon, M.J.; Schürch, R.; Ratnieks, F. L. W. 2014. Waggle Dance Distances as Integrative Indicators of Seasonal Foraging Challenges. *PLOS ONE*, vol. 9: e93495.

Dainat, B.; Evans, J. D.; Chen, Y. P.; Gauthier, L.; Neumann, P. 2012. Dead or Alive: Deformed Wing Virus and *Varroa destructor* reduces the life span of winter honeybees. *Applied and Environmental Microbiology*, 981 – 987.

Freitas, G. S. De; Santana, W. C.; Akatsu, I. P.; Soares, A. E. E. 2007. Abelhas para a melhor idade: curso de meliponíneos, alfabetização técnica para a conservação. *Bioscience Journal* 23, 82–88.

Garbuzov, M.; Schürch, R.; Ratnieks, F. L. W. 2015. Eating locally: dance decoding demonstrates that urban honey bees in Brighton, UK, forage mainly in the surrounding urban area. *Urban Ecosystems* 18, 411– 418.

Giannini, K. M. 1997. Labor Division in *Melipona compressipes fasciculata* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26(1), 153-162.

Giannini, T. C.; Boff, S.; Cordeiro, G. D.; Cartolano Jr., E. A.; Veiga, A. K.; Imperatriz-Fonseca, V. L.; Saraiva, A. M. 2015. Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. *Apidologie* 46, 209–223.

Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153, 589–596.

Grüter, C. 2020. *Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution (Fascinating Life Sciences)*. Springer, 399p.

Hein, L. 2009. The Economic Value of the Pollination Service, a Review Across Scales. *The Open Ecology Journal* 2, 74-82.

Huang, Z.; Robinson, G. E. 1992. Honeybee colony integration: Worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 89, 11726-11729.

James, R. R; Pitts-Singer, T. L. 2008. *Bee pollination in agricultural ecosystems*. Oxford: Oxford University Press, 232p.

Klatt B. K.; Holzschuh A.; Westphal C.; Clough Y.; Smit I.; Pawelzik E.; Tschardtke, T. 2014. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281 (1775), 20132440. doi: 10.1098/rspb.2013.2440

Klein, A. M.; Steffan-Dewenter, I.; Tschardtke, T. 2004. Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. *Journal of Animal Ecology* 73, 517–525.

Kuhn-Neto, B.; Contrera, F. A. L.; Castro, M. S.; Nieh, J. 2009. Long distance foraging and recruitment by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. *Apidologie*, 40, 472–480.

Leonhardt, S. D.; Dworschak, K.; Eltz, T.; Blüthgen, N. 2007. Foraging loads of stingless bees and utilisation of stored nectar for pollen harvesting. *Apidologie* 38, 125–135. doi: 10.1051/apido:2006059.

Mayes, D. M.; Bhatta, C. P.; Shi, D.; Brown, J. C.; Smith, D. R. 2019. Body Size Influences Stingless Bee (Hymenoptera: Apidae) Communities Across a Range of Deforestation Levels in Rondônia, Brazil. *Journal of Insect Science*, 19 (2), 23: 1–7 doi: 10.1093/jisesa/iez032.

Michener, C. D. 2007. *The Bees of the World*. Baltimore, Johns Hopkins University Press. 953p.

Michener, C. D. 2013. The Meliponini, in: Vit, P., Pedro, S. R. M. & Roubik, D. W. (Eds.) *Pot-Honey: a legacy of stingless bees*. Springer New York Heidelberg Dordrecht London. p. 03-18.

Pedro, S. R. M. 2014. The Stingless Bee Fauna In Brazil (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology* 61 (4), 348-354.

Porrini, C., Sabatini, A. G., Girotti, S., Fini, F., Monaco, L., Celli, G., Bortolotti, L., Ghini, S. 2003. The death of honey bees and environmental pollution by pesticides: the honey bees as biological indicators. *Bulletin of Insectology* 56 (1), 147-152.

Potts, S. G.; Imperatriz-Fonseca, V.; Ngo, H. T.; Aizen, M. A.; Biesmeijer, J. C.; Breeze, T. D.; Dicks, L. D.; Garibaldi, L. A.; Hill, R.; Settele, J.; Vanbergen, A. J. 2016.

Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540, 220–229. doi: 10.1038/nature20588

Queiroz, A. C. M.; Leão, K. L.; Teixeira, J. C. S.; Contrera, F. A. L.; Menezes, C. 2019. Stingless bee fed on fermented soybean-extract-based diet had reduced lifespan than pollen-fed workers. *Sociobiology* 66 (1), 107 – 112.

Roubik, D. W. 2006. Stingless bee nesting biology. *Apidologie* 37, 124 – 143.

Rueppell, O.; Bachelier, C.; Fondrk, M. K.; Page Jr., R. E. 2007. Regulation of life history determines lifespan of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Experimental Gerontology* 42 (10), 1020 – 1032.

Rueppell, O.; Kaftanoglu, O.; Page Jr., R. E. 2009. Honey bee (*Apis mellifera*) workers live longer in small than in large colonies. *Experimental Gerontology* 44, 447 – 452.

Rueppell, O.; Yousefi, B.; Collazo, J.; Smith, D. 2017. Early life stress affects mortality rate more than social behavior, gene expression or oxidative damage in honey bee workers. *Experimental Gerontology* 90, 19 – 25.

Smith, J.P., Heard, T.A., Beekman, M. & Gloag, R. 2017. Flight range of the Australian stingless bee *Tetragonula carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). *Austral Entomology* 56, 50–53.

Steffan-Dewenter, I.; Kuhn, A. 2003. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 569–575.

Vanbergen A; Insect Pollinators Initiative. 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11 (5), 251–259.

Venturieri, G. C.; Alves, D. A.; Villas-Bôas, J. K.; Carvalho, C. A. L. de; Menezes, C.; Vollet-Neto, A. 2012. Meliponicultura no Brasil: situação atual e perspectivas futuras para o uso na polinização agrícola. In *Polinizadores no Brasil: Contribuição e Perspectivas para a Biodiversidade, Uso Sustentável, Conservação e Serviços Ambientais* (eds V.L. Imperatriz-fonseca, D. A. L. Canhos, D. de A. Alves & A. M. Saraiva), p. 488, 1a edition. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

Visscher, P. K; Dukas, R. 1997. Survivorship of foraging honey bees. *Insectes Sociaux*

44, 01 – 05.

Whiffler, L. A.; Drusedau, M. U. H.; Crewe, R. M.; Hepburn, H. R. 1988. Defensive behaviour and the division of labour in the African honeybee (*Apis mellifera scutellata*). *Journal of Comparative Physiology* 163, 401–411. doi.org/10.1007/BF00604015

Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Van Horne, B. & Ims, R.A. 1993. Ecological Mechanisms and Landscape Ecology. *Oikos* 66, 369–380.

Winstom, M. L.; Fergusson, L. A. 1984. The effect of worker loss on temporal caste structure in colonies of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Canadian Journal of Zoology* 63 (4), 777-780.

Woyciechowski, M.; Moron, M. (2009). Life expectancy and onset of foraging in the honeybee (*Apis mellifera*). *Insectes Sociaux* 56, 193–201.

Capítulo I

**Longevidade e atividade de forrageio da abelha
neotropical *Melipona flavolineata* Friese, 1900
(Apidae: Meliponini) acessada através do
monitoramento RFID**

Longevidade e atividade de forrageio da abelha neotropical *Melipona flavolineata* Friese, 1900 (Apidae: Meliponini) acessada através do monitoramento RFID

RESUMO

A longevidade é uma importante característica das operárias que pode refletir o sucesso das colônias na busca por recursos ao longo do tempo. Utilizamos o monitoramento por radio frequência com uso de chips rfid para registrar a entrada e saída de abelhas identificadas desde a emergência dos discos de cria com o objetivo de: verificar a longevidade, idade de início de forrageio, número de voos e tempo total de forrageio que operárias em três colônias da abelha sem ferrão *Melipona flavolineata* realizaram durante toda sua vida. A longevidade máxima registrada foi de 90 dias enquanto a mínima foi de 14 dias. A idade de início de forrageio registrada variou de 14 a 53 dias. O maior número de voos realizado por uma operária que se tornou forrageira ao longo de sua vida foi 144 vezes em atividade externa que demandou aproximadamente 124 horas de voo. O menor tempo de voo registrado foi de 0,59 horas (dois voos ao longo da vida). O modelo que melhor explicou a longevidade das forrageiras foi representado pela relação positiva com a idade de início de forrageio e número de voos. O maior número de voos foi associado a maiores valores de longevidade, provavelmente devido ao sucesso das abelhas em retornar ao ninho após atividade externa em fontes de recurso seguras e próximas do ninho. O tempo total de forrageio pode ser considerado um melhor *proxy* da intensidade de atividade externa do que o número total de voos. Mostramos que a longevidade de abelhas é regulada principalmente pela idade de início de forrageio e, o número de voos e tempo de voo, medidas de esforço de forrageio podem refletir também o sucesso da colônia no ambiente. Sugerimos mais estudos utilizando o tempo de forrageio e número de voos de forma individual como medidas de sucesso das colônias em diferentes tipos de ambiente e sua relação com a longevidade das abelhas.

Palavras-chave: radio-frequencia, expectativa de vida, sobrevivência, tempo de forrageio.

INTRODUÇÃO

Nos insetos sociais a divisão de trabalho pode ser explicada sob duas perspectivas, uma através de castas e outra temporal (Robinson et al., 1994; Traniello et al., 1997). A divisão entre castas, ou divisão de trabalho reprodutivo está relacionada com a presença de uma casta fértil, a rainha, com importância reprodutiva e que apresenta uma expectativa de vida que pode chegar a anos, e uma casta funcionalmente estéril, as operárias, responsáveis pela manutenção da colônia, proteção, limpeza e coleta de recursos no ambiente (Alves et al., 2009). Uma importante consequência da divisão de trabalho reprodutiva é a diferença na expectativa de vida – enquanto a casta fértil costuma viver anos, a casta funcionalmente estéril apresenta longevidade baseada em dias (Hartfelder et al., 2006; Michener, 2013).

A divisão de trabalho de caráter temporal está relacionada somente à casta estéril em que as operárias realizam uma série de atividades de acordo com a idade, fenômeno conhecido como polietismo etário (Lindauer & Watkin, 1953; Calderone, 1998; Beshers & Fewell, 2001). Dessa forma, abelhas mais novas realizam trabalhos dentro da segurança do ninho, como participar no processo de construção das células de cria e de alimentação da rainha enquanto abelhas mais velhas participam de atividades de guarda e, mais frequentemente, de forrageio (Giannini, 1997; Inoue et al., 1996), etapa em que as abelhas encontram inúmeros desafios a sua sobrevivência, como predadores ou condições climáticas adversas (Inoue et al., 1985; Carey, 2001; Tofilsk, 2002; Amdam et al., 2009; Gomes et al., 2015) ou outros fatores causadores de mortalidade como infecção por patógeno (Woyciechowski & Moron, 2009).

A longevidade ou expectativa de vida de operárias em colônias de abelhas é um assunto bem estudado quando se fala em ambientes temperados, por exemplo, sabe-se que operárias de *Apis mellifera* (Tribo: Apini) podem exibir dois padrões conhecidos de longevidade, uma no verão (summer bees) quando vivem cerca de 25 a 35 dias em média, e outra no inverno (winter bees), quando podem viver de seis a oito meses (Free & Spencer-Booth, 1959; Amdam & Omholts, 2002). Em mamangavas sociais (Tribo: Bombini) sabe-se que a longevidade média de *Bombus ardens* e *B. diversus*, duas espécies de ambiente temperado mantidas em caixas de criação, é de 43 e 35 dias (Katayama, 1996), respectivamente, enquanto em experimento de manipulação de fonte de recurso, Smeets & Duchateau (2003) mostraram que operárias de *B. terrestris* podem viver em média 76 dias, com significativo declínio na expectativa de vida (média de longevidade decresce para 13 dias) se houver escassez de pólen na alimentação independentemente do nível de atividade.

Em abelhas sem ferrão (Tribo: Meliponini), existem vários trabalhos sobre longevidade (recentemente revisado por Grüter, 2020), no entanto, não contemplam a grande diversidade de espécies já conhecida (aproximadamente 500 espécies). Neste grupo de abelhas ainda há uma grande lacuna de informações básicas sobre a biologia e desenvolvimento, principalmente em espécies que são difíceis de serem estudadas por causa da variabilidade de tamanhos e crescimento colonial. Um exemplo disso foi o trabalho realizado com *Austroplebeia australis*, uma abelha pequena, com arquitetura de ninho irregular na qual se verificou uma longevidade máxima de 240 dias, a maior longevidade já registrada dentre os meliponíneos (Halcroft et al., 2013). A longevidade em abelhas sem ferrão parece ter uma forte ligação com a disponibilidade de recursos no ambiente (Roubik, 1982), as condições climáticas (estações do ano, temperatura e umidade) (Aleixo et al., 2017) e com a maneira como as forrageiras respondem, em termos de atividade de voo diante da necessidade de alimento (Corbert et al., 1993; Grüter, 2020).

Dentre os fatores determinantes da história de vida das abelhas sem ferrão, a idade de início de forrageio de uma operária é o período que marca a transição entre a fase de vida de que se encontra na segurança do ninho e uma fase relacionada ao contato com o ambiente externo onde as forrageiras estão mais sujeitas a predação, infecções por patógenos, parasitismo e condições ambientais desfavoráveis (Biesmeijer & Tóth, 1998; Carey, 2001; Dainat et al., 2012). Após o início do forrageio, a atividade externa normalmente segue as necessidades do ninho, e os indivíduos forrageiam com maior frequência em períodos de maior disponibilidade de alimento, com o objetivo de trazer mais recursos necessários ao crescimento do ninho (Biesmeijer & Tóth, 1998).

Um exemplo de como a idade de início de forrageio pode refletir as características internas da própria colônia foi observado no trabalho de Huang & Robinson (1992) em ninhos de *A. mellifera*. Os autores adicionaram abelhas forrageiras velhas em colônias experimentais e verificaram que suas interações com operárias mais novas podem retardar o início de forrageio, simulando um condição onde já havia força de trabalho suficiente voltada a coleta de recursos, mostrando que dentro de uma colônia os indivíduos podem se adaptar de acordo com a condição do ninho (Eyer et al., 2016). Winston & Fergusson (1985) em um experimento clássico sobre manipulação da estrutura social em colônias de *A. mellifera* mostraram que em ninhos com declínio populacional de abelhas mais velhas, simulando escassez de força de trabalho e conseqüente necessidade de alimento para a colônia, as operárias mais novas podem

começar a forragear mais cedo, o que provavelmente resultaria também em maior frequência de atividade externa.

Neste trabalho, utilizamos chips RFID ou identificação por rádio frequência para monitorar as atividades relacionadas ao forrageio e longevidade das abelhas. Estes chips são uma tecnologia de identificação de dados por meio de sensores instalados na entrada das colônias e chips colados no tórax das abelhas. Com uma ampla gama de aplicações, este tipo de tecnologia possibilita rastreamento ou identificação animal (RFID CoE, 2019), com recente aplicação em estudos com abelhas (ver Sumner et al., 2007; Russell et al., 2017; Nunes-Silva et al., 2018; Costa et al., 2021).

A longevidade das operárias em uma colônia pode estar relacionada a diferentes contextos dentro da fase de vida das abelhas, por exemplo, quando as operárias são expostas a fatores causadores de mortalidade, principalmente fora do ninho. Sendo assim, compreender a longevidade natural dos indivíduos de uma colônia, especialmente de uma espécie com importância relacionada a polinização e produção de mel, é fundamental para melhoramento de planos de manejo e conservação, identificando períodos de grande mortalidade e diminuição de atividade nas colônias, i.e. quando as abelhas necessitam de alimentação adicional, como xarope de açúcar e pólen. Dessa forma, o objetivo deste trabalho é investigar a longevidade de operárias da abelha sem ferrão amazônica *Melipona flavolineata*, a idade de início de forrageio e sua relação com características da atividade de forrageio dessas abelhas ao longo da vida, seguindo duas perguntas centrais: 1) Qual a longevidade e a idade de início de forrageio de operárias de *Melipona flavolineata*? 2) A longevidade das operárias de *M. flavolineata* apresentam relação com a idade de início de forrageio, número total de voos, tempo total de forrageio e a temperatura média diária durante a última atividade externa?

MATERIAL E MÉTODOS

Local de estudo e espécie modelo

Este trabalho foi realizado no meliponário localizado na área externa do laboratório de Botânica da Embrapa Amazônia Oriental (1°26'11.52"S, 48°26'35.50"W) Belém, Pará, Brasil, durante o período de transição entre as estações seca e chuvosa (Outubro de 2018 a janeiro de 2019), sendo o clima da região do tipo *Af*, de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Peel et al, 2007).

A espécie de abelha sem ferrão *Melipona flavolineata* Friese, 1900 é bastante utilizada na região, tanto como produtora de mel quanto por desempenhar papel na polinização de culturas agrícolas e foi escolhida como modelo deste trabalho devido melhor ter se adaptado ao equipamento RFID, principalmente no que se refere ao tamanho dos chips e leitura por aproximação na antena rfid em relação a entrada dos ninhos.

Colônias e módulo Maja

Para este trabalho foram utilizadas três colônias de *M. flavolineata* mantidas em caixas de criação vertical, constituídas apenas de ninho, sobreninho e tampa (Venturieri, 2008) apresentando características semelhantes entre si quanto ao número de potes de alimento, presença de discos de cria velhos e novos e área ocupada no interior da caixa. Na entrada de cada caixa foram instaladas entradas falsas na superfície externa, com o intuito de armazenar e proteger o módulo Maja (equipamento RFID - Radio frequência). O módulo Maja era composto por um computador coberto por uma caixa de alumínio, duas antenas de leitura de chips RFID por aproximação, e um tubo falcon conectando as duas antenas, e assim permitindo a passagem das abelhas da área externa para a área interna do ninho (Figura 1).

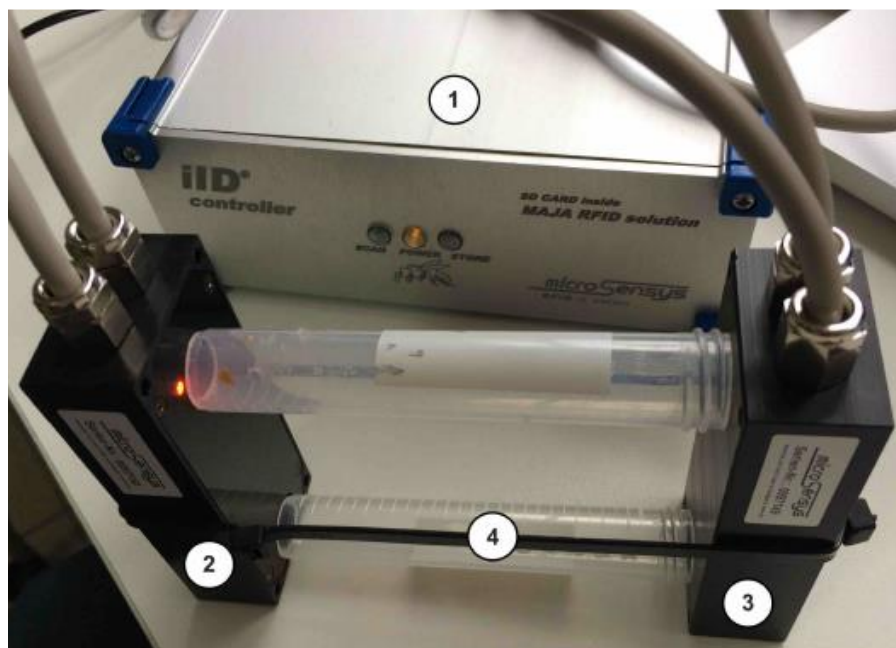


Figura 1 – Módulo Maja composto por computador (1), antenas para leitura das etiquetas RFID (2 e 3) e tubo falcon ligando as duas antenas, instalados nas entradas falsas das caixas de criação com colônia de *Melipona flavolineata*. Foto: Arruda, H.

Após a instalação das entradas falsas com o equipamento RFID as colônias foram observadas quanto a presença de guardas e atividade externa, até se acostumarem com a nova arquitetura. Um mês antes do início das amostragens, operárias forrageiras mais velhas foram marcadas com etiquetas RFID e monitoradas por uma semana para garantir que o equipamento estava funcionando corretamente. Com o início do experimento os discos de cria mais velhos, que apresentaram coloração mais clara, foram manejados para dentro de caixas vazias que agiriam como incubadoras, e as operárias que emergiram dos discos de cria neste processo receberam as etiquetas RFID colados no tórax entre as asas. Posteriormente, as abelhas foram armazenadas em placas de petri com acesso a xarope de açúcar e devolvidas às colônias de origem. Este processo foi necessário para garantir a eficiência na colagem das etiquetas e viabilidade das abelhas ao retornarem ao ninho. Cada etiqueta RFID apresentava uma sequência única de letras e números que nos permitiu identificar cada indivíduo, bem como registrar a data e a hora das atividades de voo e o sentido de movimento das abelhas.

As duas antenas presentes no módulo Maja foram utilizadas para identificar a direção do movimento das abelhas durante as atividades de voo. Dessa forma, a antena mais próxima da caixa (IN), e a antena mais próxima ao ambiente externo (OUT) (Figura 1), de acordo com

a ordem de leitura da etiqueta RFID registraram no computador o voo de saída e retorno à colônia. Abelhas que foram registradas na antena IN e logo em seguida na antena OUT ao percorrer o tubo falcon configuraram atividade externa. Quando a abelha retornava ao ninho, era registrada uma primeira leitura OUT e, logo em seguida uma leitura IN, configurando atividade de retorno ao ninho. A diferença de tempo entre os registros IN-OUT e OUT-IN determinou o tempo de forrageio em cada voo realizado, bem como a data e hora que a abelha saiu e retorno. Esse critério permitiu filtrar dados sobre voos de orientação – voos curtos para reconhecimento da posição do ninho –, que não caracterizam atividade de forrageio. A longevidade foi definida como o tempo entre as datas de marcação das etiquetas RFID (idade zero) e último registro gravado no computador do módulo Maja. A idade de início de forrageio foi definida como o primeiro registro de atividade externa maior que três minutos.

O processo de marcação com as etiquetas RFID foi realizado durante o período de duas semanas, pois apesar de apresentar discos de cria velhos, o surgimento de novas abelhas por dia nas colônias foi baixo, sendo em média de 5 abelhas por dia. Um total de 59 abelhas foram marcadas com etiquetas RFID, sendo que somente 43 forrageiras distribuídas entre a colônia 1 (18 abelhas), colônia 2 (10 abelhas) e colônia 3 (15 abelhas) foram registradas pelo módulo Maja. Esperava-se marcar pelo menos 30 abelhas por colônia, no entanto apesar das boas condições dos ninhos em termos populacionais e recursos estocados, acreditamos que a baixa emergência de operárias deve se ao fato de ter havido maior produção de machos na época da amostragem, que coincidiu com o final a estação seca.

Após a introdução das abelhas marcadas, foram feitas inspeções diárias para verificar o funcionamento do módulo Maja. Ao final de cada semana, os dados armazenados pelo equipamento eram verificados em busca de registros de atividade com o código único das etiquetas RFID utilizadas e posterior leitura no software Track-a-Forager (Geystelen et al., 2015), com o qual através de sua interface foram determinados os parâmetros de tempo mínimo de voo de forrageio (Trip minimal threshold = 180 segundos), ordem das antenas RFID para leitura de atividade externa (Nest entrance/exit = shared e Number scanners = 2 scanners). Foram também calculados através do software o número de registros por etiqueta RFID (Trips per RFID), número de voos e comprimento (em minutos) (calculate flight and trips lengths) e idade de início de forrageio e último registro de voo (Ages first/last flight and trip per RFID) (Figura 2).

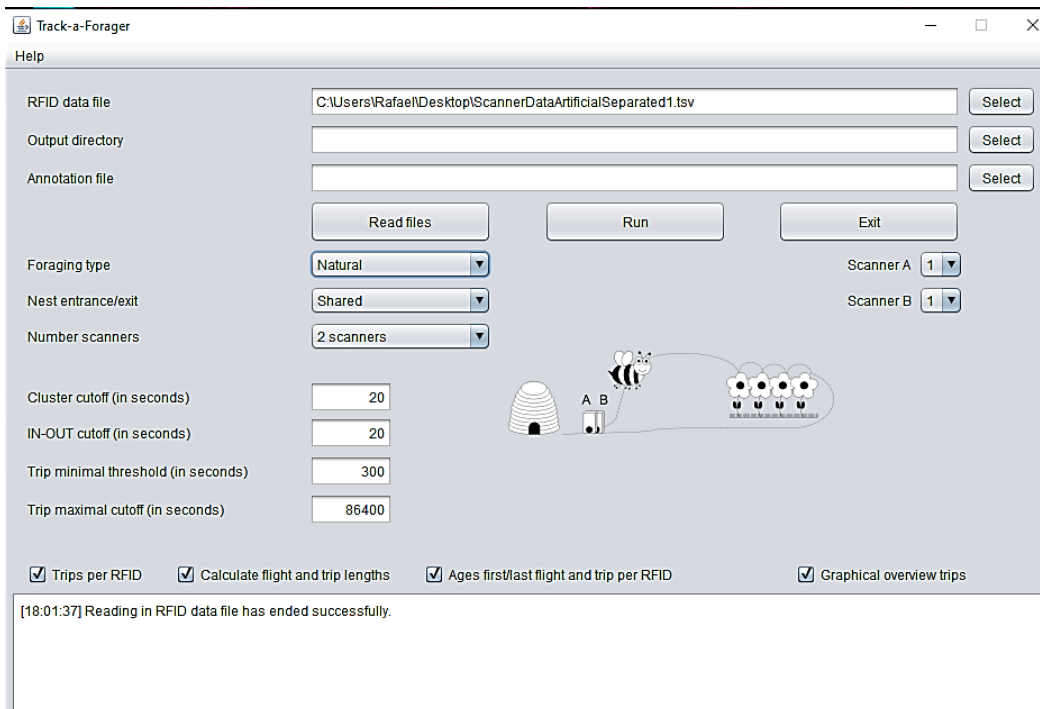


Figura 2 – Interface do software Track-a-Forager utilizado para organizar os dados armazenados pelo módulo Maja instalados nas caixas de criação de colônias de *Melipona flavolineata*.

Análise dos dados

Para comparar a longevidade, idade de início de forrageio e número de voos entre as colônias foi utilizado o teste de análise de variância de Kruskal-Wallis. Utilizamos modelos lineares generalizados com distribuição Poisson (GLM Poisson) para modelar a longevidade de abelhas tendo como variáveis preditoras a idade de início de forrageio, o número de voos total por forrageira e média de temperatura diária no ultimo voo de forrageio. O tempo total de forrageio (somatório de tempo de todas as atividades externas para cada abelha) não foi utilizado na construção dos modelos devido ao grande número de abelhas que morreram no primeiro voo, não podendo ser calculado o tempo entre a saída e retorno ao ninho. Para seleção dos modelos utilizamos a função ITab do pacote bbmle, e, consideramos como melhores modelos aqueles que apresentaram $dAICc < 2$ e maiores valores de WEIGHT (Bolken & R Core Team, 2020). Os modelos significativos foram comparados com o teste de ANOVA, e após não ter sido verificado diferenças significativas, adotou-se manter o modelo mais simplificado. Os dados foram modelados previamente através de Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM Poisson), utilizando a colônia como efeito aleatório, no

entanto, o efeito aleatório da colônia não foi significativo para construção dos modelos, sendo assim optou-se por utilizar GLM Poisson. Todas as variáveis preditoras foram testadas para colinearidade e os modelos verificados a homogeneidade das variâncias e normalidade dos resíduos através de análises gráficas. Todas as análises foram feitas no programa R 4.0.4. (R Core Team, 2020) e os dados de temperatura média diária foram extraídos do banco de dados da estação meteorológica do INMET (Instituto Nacional de Meteorologia) em Belém (PA), distante aproximadamente 750m da área de estudo. O nível de significância adotado para todos os testes foi de 5%.

RESULTADOS

A longevidade máxima encontrada na colônia 1 foi de 90 dias e a longevidade mínima de 15 dias. Nesta colônia as abelhas viveram em média 40,94 dias. A média de idade de início de forrageio encontrada foi de 38,89 dias, sendo que a primeira atividade de forrageio foi registrada com 15 dias e a mais tardia com 77 dias. As abelhas na colônia 1 realizaram em média 17,89 voos de atividade de forrageio durante toda sua vida, sendo o número de voos máximo registrado de 107 e o mínimo de um. O tempo médio de atividade de forrageio total (*i.e.* a soma do tempo gasto em todos os voos registrados até a morte da abelha foi de 23,67 horas, sendo máximo registrado de 117 horas de forrageio (107 voos) e mínimo de 1,58 horas (dois voos) (Tabela 1; Figura 3, 4 e 5).

A longevidade máxima registrada na colônia 2 foi de 45 dias, enquanto a mínima foi de 14 dias. A média de longevidade das operárias nesta colônia foi de 28,6 dias. A idade de início de forrageio máximo registrada foi de 37 dias e a idade mínima de início de forrageio foi de 14 dias. Na colônia 2 as abelhas começaram a forragear em média com 27,30 dias. Com o valor máximo de 42 voos e mínimo de um voo, a média de número de voos realizados pelas abelhas marcadas na colônia 2 durante toda sua vida foi de 5,30. O tempo médio de forrageio total registrado foi de 3,52 horas, sendo o máximo de 5,43 horas (dois voos) e mínimo de 2,23 horas (42 voos) (Tabela 1; Figura 3, 4 e 5).

Na colônia 3 a média de longevidade das abelhas foi de 37,8 dias, sendo o máximo e mínimo registrado de 56 dias e 15 dias, respectivamente. A média de idade de início de forrageio registrada foi de 32 dias, com máximo de 49 dias e mínimo de 15 dias. Em média as abelhas marcadas na colônia 3 apresentaram 27,93 voos durante atividade fora do ninho, sendo o valor máximo de voos realizados por uma abelha de 144 e mínimo de um. O tempo médio de forrageio realizado pelas forrageiras foi de 27,6 horas, sendo o máximo registrado de 127,16 horas (144 voos) e mínimo de 0,59 horas de forrageio (dois voos) (Tabela 1; Figura 3, 4 e 5).

Tabela 1 - Média, valores máximo e mínimo de longevidade, idade de início de forrageio e número de voos entre as operárias nas colônias de *Melipona flavolineata* monitoradas com o módulo Maja. DP=Desvio padrão.

	Colônia 1 (N=18)		Colônia 2 (N=10)		Colônia 3 (N=15)	
	Média±DP	Max-Min	Média±DP	Max-Min	Média±DP	Max-Min
Longevidade (dias)	40,94 ± 19,95	90 – 15	28,6 ± 9,58	45 – 14	37,8 ± 13,64	56 - 15
Idade de início de forrageio (dias)	38,89 ± 17,5	53 – 37	34,18 ± 9,99	37 – 14	32 ± 12,24	49 - 15
Número de voos (frequência de saída do ninho)	17,89 ± 25,69	107 – 01	5,3 ± 12,9	42 – 01	27,6 ± 38,9	144 - 01

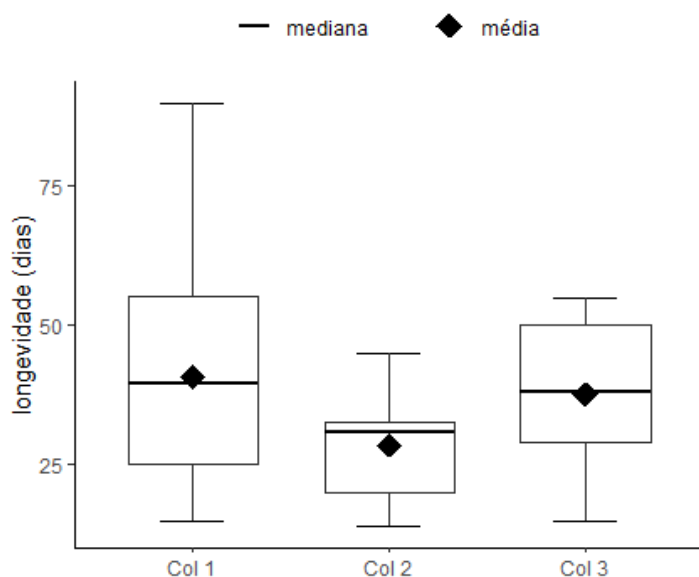


Figura 3 - Comparação da longevidade de abelhas operárias entre três colônias de *Melipona flavolineata* monitoradas com o módulo Maja. Na imagem, a média, mediana e valores mínimo e máximo são representados pelo losango em preto, linha escura horizontal e linhas verticais do boxsplot, respectivamente.

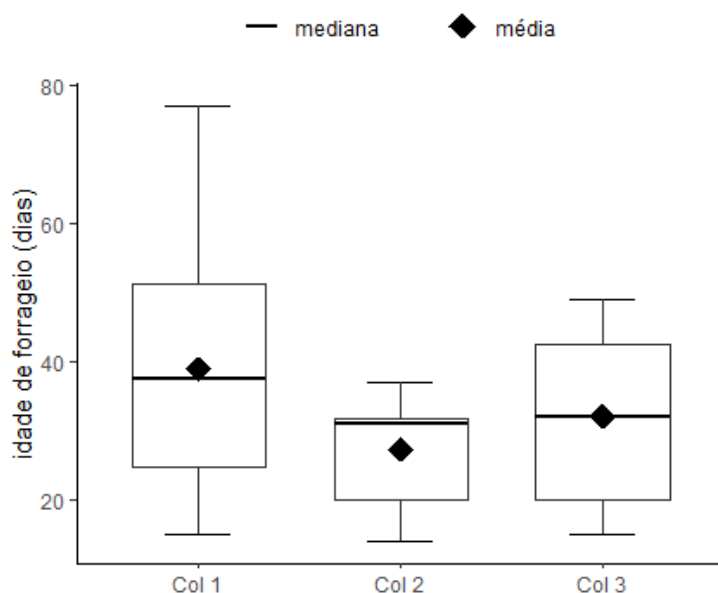


Figura 4 - Comparação da idade de início de forrageio de abelhas operárias entre três colônias de *Melipona flavolineata* monitoradas com o módulo Maja. Na imagem, a média, mediana e valores mínimo e máximo são representados pelo losango em preto, linha escura horizontal e linhas verticais do boxsplot, respectivamente.

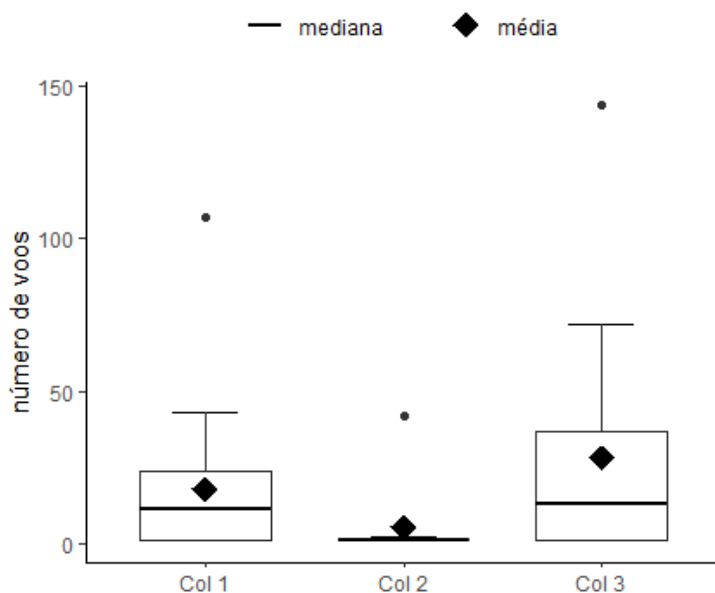


Figura 5 - Comparação do número de voos (frequência de saída do ninho) de abelhas operárias entre três colônias de *Melipona flavolineata* monitoradas com o módulo Maja. Na imagem, a média, mediana e valores mínimo e máximo são representados pelo losango em preto, linha escura horizontal e linhas verticais do boxplot, respectivamente.

As três colônias de *M. flavolineata* não apresentaram diferenças significativas para a longevidade das operárias forrageiras (Kruskal-Wallis= 3,66; $p= 0,159$; $N= 43$), a idade de forrageio (Kruskal-Wallis= 3,56; $p= 0,167$; $N= 43$) e para o número total de voos (Kruskal-Wallis= 5,05; $p= 0,07$; $N= 43$). Considerando todas as colônias, a média de longevidade foi de 36,8 dias, a média de idade de início de forrageio foi de 33,7 dias, enquanto a média do número total de voos foi de 18,4 atividades externas. Além disso, a amplitude de idade de início de forrageio foi de 14 a 38 dias, e aproximadamente 41.8% das forrageiras ($N= 18$) morreram após o primeiro voo.

Na comparação entre os possíveis modelos que explicam a longevidade de operárias forrageiras, o melhor modelo selecionado foi o que apresentou a idade de início de forrageio e número total de voos como variáveis explicativas (Modelo 2, $dAICc < 2$ e maior valor de Weight), sendo o modelo mais simplificado e não diferente estatisticamente do modelo 1 mais complexo ($p= 0,27$) (Tabela 2; Tabela 3; Figura 6 e 7)

Tabela 2 – Tabela de seleção de modelos considerando o modelo mais completo com todas as variáveis (modelo 1) e modelos mais simplificados com seus respectivos valores de dAICc, df (graus de liberdade) e Weight (robustez do modelo). id= idade de início de forrageio; nvoos= número total de voos como forrageira; temp= temperatura média diária durante último voo de forrageio.

	dAICc	df	Weight
Modelo 2 (id+nvoos)	0	3	0,605
Modelo 1 (id+nvoos+temp)	1,2	4	0,328
Modelo 3 (id)	4,4	2	0,067
Modelo nulo	90,6	2	<0,001

Tabela 3 – Resultado do Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição Poisson explicando a longevidade de forrageiras em relação às variáveis preditoras idade de início de forrageio (dias) e número total de voos. Dos modelos testados, aquele que apresentou apenas as variáveis idade de início de forrageio e número de voos foi o que melhor explicou a longevidade de forrageiras (Modelo 2; AIC= 268.7; dAICc=0; ver tabela 2). idforrageio= idade de início de forrageio; nvoos= número total de voos como forrageira.

Variáveis preditoras			
	Estimate	Std. Error	p-value
(Intercept)	2,7009364	0,066878	< 2e-16 ***
idforrageio	0,0233799	0,00176	< 2e-16 ***
nvoos	0,0023147	0,0008682	0,00767 **
Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1			

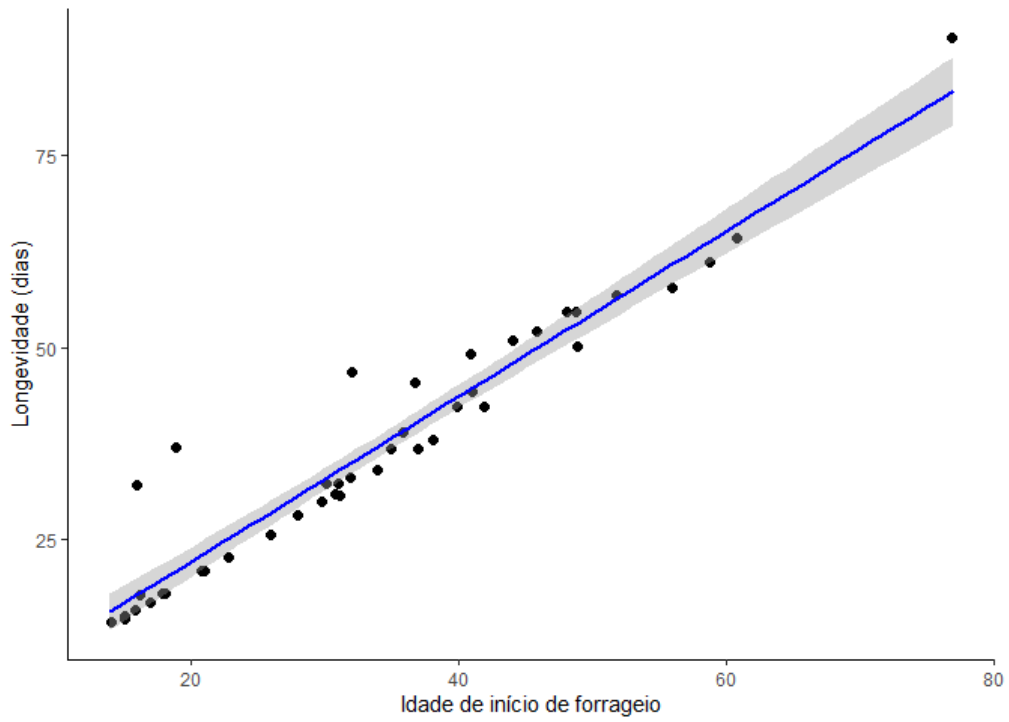


Figura 6 – Relação entre longevidade e idade de início de forrageio observado entre as forrageiras de *Melipona flavolineata* monitoradas com o módulo Maja. Sombreamento mostra o intervalo de confiança de 95%.

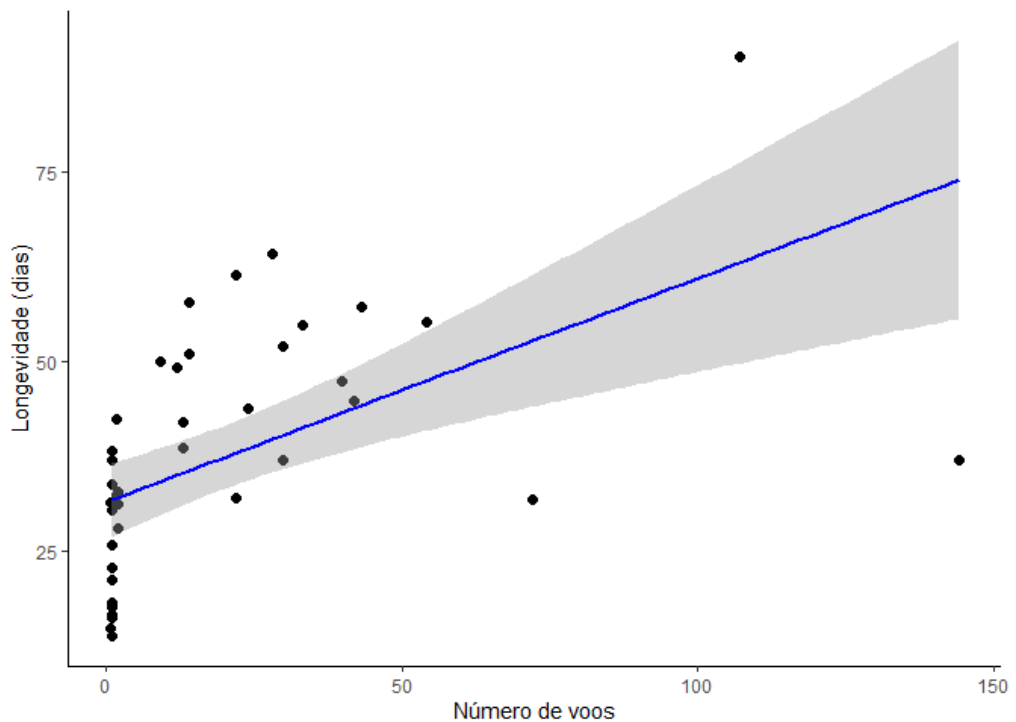


Figura 7 – Relação da longevidade e número de voos entre as forrageiras de *Melipona flavolineata* monitoradas com o módulo Maja. nvoos= número de voos de uma abelha durante

toda sua vida; $longev = longevidade$ (dias). Sombreamento mostra o intervalo de confiança de 95%.

DISCUSSÃO

A longevidade de operárias tem sido abordada amplamente em abelhas sociais, relacionando a expectativa de vida dos indivíduos com o período entre emergência e última observação do pesquisador diretamente na colônia (Sommeijer, 1984). Neste trabalho através da utilização de equipamento RFID, investigamos a longevidade, idade de início de forrageio, número total de voos e tempo de voo que são características ainda desconhecidas da biologia da abelha sem ferrão *Melipona flavolineata*, modelo deste estudo.

A longevidade máxima registrada para *M. flavolineata* foi de 90 dias (média de 36,8 dias), valor similar ao encontrado para outras espécies dentro do gênero *Melipona*. Roubik (1982) registrou uma longevidade máxima de 95 dias para *M. favosa* (média de 40 dias) e Biemeijer & Tóth (1998) registraram longevidade máxima de 101 dias para *M. beecheii* (média de 51 dias). Essas são as três maiores longevidades registradas dentre as espécies estudadas do gênero *Melipona* até o momento (ver lista completa em Grüter, 2020), sugerindo que semelhanças no hábito de forrageio ou tipo de ambiente também contribuam para o padrão de longevidade destes insetos. Em outras espécies de abelhas sem ferrão a longevidade pode ser bem diferente e o valor máximo já registrado foi de 240 dias em *A. australis*, o que se deve provavelmente à capacidade da espécie de se adaptar a escassez de recursos florais no ambiente semiárido onde ocorre e a atividade de forrageio das colônias (Halcroft et al., 2013).

Dentre as variáveis preditoras utilizados para explicar a longevidade das forrageiras, somente idade de início de forrageio e o número total de voos foram significativos, destacando o início do forrageio como a variável mais importante para explicar a longevidade observada. A idade de início de forrageio é conhecida pela sua associação com a longevidade das abelhas, e pode ser considerada chave para explicar padrões de senescência dentro das colônias (Biemeijer & Tóth, 1998; Carey, 2001; Prado et al., 2020). Neste sentido, um fator interno ou externo pode ser capaz de retardar ou acelerar o início da atividade de forrageio e, conseqüentemente incrementar ou diminuir a expectativa de vida de uma operária (Huang &

Robinson, 1992; Huang & Robinson, 1996; Amdam et al., 2005; Amdam et al., 2009; Kuszewska & Woyciechowski, 2013).

Em nosso estudo os menores valores de longevidade de *M. flavolineata* estiveram associados com idades mais jovens de forrageio em relação a operárias que começaram a forragear em idades mais avançadas. Esta relação se deve ao fato da colônia ser o local mais seguro para as operárias e permanecer mais tempo dentro do ninho mesmo após início do forrageio pode incrementar a longevidade (Biesmeijer & Tóth, 1998; Kuszewska & Woyciechowski, 2013). Apesar disso, não esperávamos que muitas abelhas marcadas morressem após o seu primeiro voo de atividade externa, levando ao baixo número de amostragens de tempo de forrageio. Apesar disso, o tempo de forrageio pode ser utilizado como melhor medida de esforço de forrageio, pois reflete o tempo de exposição ao ambiente externo, mesmo que a fonte de recurso seja próxima do ninho.

A mortalidade associada com atividade de voo em indivíduos mais jovens em idade tem sido visto em outras espécies de abelhas sociais, com maiores taxas de mortalidade observadas poucos dias após início da atividade externa (Katayama, 1996; Smeets & Duchateau, 2003). Em colônias com grande tamanho populacional e boas condições de recurso e disco de cria como as utilizadas neste trabalho, poderia ser esperado uma redução na expectativa de vida das forrageiras (Rueppell et al., 2009), pois em colônias populosas o valor residual de cada indivíduo é relativamente pequeno, em virtude provavelmente da taxa de produção de novos indivíduos ser elevada na colônia e consequente menor investimento na sobrevivência durante as atividades fora do ninho (Heinze & Giehr, 2021). Apesar disso, nem todos os indivíduos de uma colônia podem estar sujeitos aos mesmos fatores que reduziriam sua longevidade (Cartar, 1992), sendo possível observar também abelhas que incrementaram sua longevidade realizando trabalhos internos por mais tempo, o que pode resultar em ajustes fisiológicos e comportamentais por não haver escassez de força de trabalho externo (Amdam et al., 2009; Rueppell et al., 2009).

O número total de voos das abelhas ao longo de sua vida foi significativo para explicar a variabilidade na longevidade das forrageiras, e a sua relação positiva tendo o maior número de voos associado a maiores valores de longevidade contradiz as hipóteses sobre esforço ou intensidade de forrageio e a sobrevivência (Visscher & Dukas, 1997; Hayes & Wall, 1999). Segundo essas teorias, abelhas com maior intensidade de forrageio viveriam menos que abelhas menos ativas (Neukirch, 1982, Higginson et al., 2011), porém essa predição diverge

de nossos resultados. Para explicar esta relação positiva acreditamos que as abelhas provavelmente forragearam em fontes de recurso seguro de predadores e competidores, e com isso houve menos estresse fisiológico e estrutural durante a atividade externa (Tofilski, 2002).

Nosso desenho amostral não incluiu a avaliação da distância em que as colônias exploraram recursos, por tanto não foi possível utilizá-la como variável explicativa da intensidade de forrageio, neste trabalho medida como o número total de voos e o tempo total de forrageio. Sendo assim, sugerimos que as abelhas que apresentaram maior longevidade associada a maiores números de voos podem ter encontrado fontes de recurso mais próximas ou mais seguras do que forrageiras que morreram em idades mais jovens, ou são abelhas que comportamentalmente permanecem próximas do ninho apenas, o que torna o tempo de forrageio uma medida de esforço mais confiável. O maior tempo total de forrageio também pode ser associado ao maior número de voos que uma abelha conseguiria realizar durante sua vida e apesar de na colônia 2 o menor tempo de forrageio total de 2,23 horas estar associado ao maior número de voos registrado dentro da colônia (42 voos), sugerimos que o tempo total de forrageio pode ser utilizado como melhor *proxy* de intensidade de forrageio.

Concluimos que o tempo total de forrageio pode ser uma medida que melhor representa a intensidade de forrageio nas colônias em relação ao número de voos. O número total de voos pode refletir o sucesso da colônia em encontrar uma fonte de recurso, frequentemente próximo do ninho. Ressaltamos assim, que novas pesquisas devem ser realizadas utilizando essa abordagem para que interpretações sobre o sucesso das colônias em relação ao número de voos e tempo de forrageio no nível individual possam ser levantadas como uma medida mais refinada da atividade externa. A elevada mortalidade após o início da atividade externa observada nas forrageiras de *M. flavolineata* mostrou que metade das abelhas morreram após três dias de forrageio, provavelmente devido características extrínsecas das forrageiras ao invés do próprio esforço na atividade externa. Com isso, sugerimos mais estudos sobre a longevidade destas abelhas considerando diferentes distâncias da fonte de recurso, como pode ocorrer em diferentes paisagens, para preencher as lacunas ainda existentes sobre a biologia básica em abelhas sem ferrão em pesquisas experimentais.

AGRADECIMENTOS

Gostaríamos de agradecer ao Instituto Tecnológico Vale por todo suporte oferecido à realização do experimento, em especial à Dr^a Vera Lúcia Imperatriz-Fonseca por tornar possível a utilização dos kits RFID (módulo Maja - Microsensus) e acreditar na importância de trabalhos como este. Ao Ms. Helder Arruda pela instalação, orientação de manuseio do equipamento bem como excelentes insights sobre a tecnologia RFID e coleta de dados. Agradeço também à Embrapa Amazônia Oriental que forneceu todo espaço físico e estrutural para a realização do trabalho e ao Dr. Daniel Santiago que possibilitou livre acesso à área do laboratório de botânica onde se localiza o meliponário para que o experimento acontecesse. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

REFERÊNCIAS

Aleixo, K. P.; Menezes, C.; Imperatriz Fonseca, V. L.; da Silva, C. I. 2017. Seasonal availability of floral resources and ambient temperature shape stingless bee foraging behavior (*Scaptotrigona aff. depilis*). *Apidologie* 48, 117–127.

Alves, D. A.; Imperatriz-Fonseca, V. L.; Franco, T. M. Santos-Filho, P. S.; Nogueira-Neto, P.; Billen, J.; Wenseleers, T. 2009. The queen is dead--long live the workers: intraspecific parasitism by workers in the stingless bee *Melipona scutellaris*. *Molecular Ecology* 18, 4102–4111. doi: 10.1111/j.1365-294X.2009.04323.x.

Amdam, G. V.; Aase, A. L. T. O.; Seehuus, S. C.; Fondrk, M. K.; Norberg, K.; Hartfelder, K. 2005. Social reversal immunosenescence in honey bee workers. *Experimental Gerontology* 40 (12), 939-947.

Amdam, G.V.; Omholt, S. W. 2002. The Regulatory Anatomy of Honeybee Lifespan. *Journal of Theoretical Biology* 216, 209-228.

Amdam, G. V.; Rueppell, O.; Fondrk, M. K.; Page, R. E.; Nelson, C. M. 2009. The nurses's load: Early-life exposure to brood-rearing affects behavior and life span in honey bees (*Apis mellifera*). *Experimental Gerontology* 44, 467 – 471.

Ben Bolker; R Development Core Team. 2020. bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation. R package version 1.0.23.1. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>

Beshers, S. N.; Fewell, J. H. 2001. Models of Division of Labor in Social Insects. *Annual Review of Entomology* 46, 413-40.

Biesmeijer, J. C., Tóth, E. 1998. Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux* 45, 427-443.

Calderone, N. W. 1998. Proximate mechanisms of age polyethism in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Apidologie*, Springer Verlag, 29 (1-2), pp.127-158.

Carey, J. R. 2001. Insect biodemography. *Annual Review of Entomology* 46, 79-110.

Cartar, R. V. 1992. Morphological senescence and longevity: an experiment relating wing wear and life span in foraging wild bumble bees. *Journal of Animal Ecology* 61, 225-231.

Corbet, S. A.; Fussell, M.; Ake, R.; Fraser, A.; Gunson, C.; Savage, A.; Smith, K. 1993. Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology* 18, 17–30.

Costa, L.; Nunes-Silva, P.; Galaschi-Teixeira, J. S.; Arruda, H; Veiga, J. C.; Pessin, G.; de Souza, P.; Imperatriz-Fonseca, V. L. 2021. RFID-tagged amazonian stingless bees confirm that landscape configuration and nest re-establishment time affect homing ability. *Insectes Sociaux*. Doi: 10.1007/s00040-020-00802-4

Dainat, B.; Evans, J. D.; Chen, Y. P.; Gauthier, L.; Neumann, P. 2012. Dead or Alive: Deformed Wing Virus and *Varroa destructor* reduces the life span of winter honeybees. *Applied and Environmental Microbiology*, 981 – 987.

Eyer, M.; Dainat, B.; Neumann, P.; Dietemann, V. 2017. Social regulation of ageing by young workers in the honey bee, *Apis mellifera*. *Experimental Gerontology* 87, 84-91.

Free, J. B.; Spencer-Booth, Y. 1959. The longevity of worker honey bees (*Apis mellifera*). *Proceedings of the Royal Entomological* 34A, 141–150.

Van Geystelen, A.; Benaets, K.; de Graaf, D.; Larmuseau, M.; Wenseleers, T. 2015. Track-a-Forager: a program for the automated analysis of RFID tracking data to reconstruct foraging behaviour. *Insectes Sociaux*, 63 (1), 175-183.

Giannini, K. M. 1997. Labor Division in *Melipona compressipes fasciculata* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26 (1), 153-162.

Gomes, R. L. C.; Menezes, C.; Contrera, F. A. L. 2015. Worker longevity in an Amazonian *Melipona* (Apidae, Meliponini) species: effects of season and age at foraging onset. *Apidologie* 46, 133–143.

Grüter, C. 2020. *Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution (Fascinating Life Sciences)*. Springer, 399p.

Halcroft, M.; Haigh, A. M.; Spooner-Hart, R. 2013. Ontogenic time and worker longevity in the Australian stingless bee, *Austroplebeia australis*. *Insectes Sociaux* 60 (2), 259–264. doi: 10.1007/s00040-013-0291-9

Hayes, E. J.; Wall, R. 1999. Age-grading adult insects: a review of techniques. *Physiological Entomology* 24, 1 – 10.

Hartfelder, K.; Makert, G. R.; Carla C. Judice, C. C.; Pereira, G. A. G.; Santana, W. C, Dallacqua, R.; Bitondi, M. M. G. 2006. Physiological and genetic mechanisms underlying caste development, reproduction and division of labor in stingless bees. *Apidologie* 37, 144–163.

Higginson, A. D.; Barnard, C. J.; Tofilski, A.; Medina, L.; Ratnieks, F. 2011. Experimental wing damage affects foraging effort and foraging distance in honeybees *Apis mellifera*. *Psyche*, 01-07.

Huang, Z.; Robinson G. E. 1992. Honeybee colony integration: Worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 89, 11726-11729.

Inoue. T.; Salmah, S.; Abbas, I.; Yusuf, E. 1985. Foraging behavior of individual workers and foraging dynamics of colonies of three sumatran stingless bees. *Researches on Population Ecology* 27, 373-392.

Inoue, T.; Salma, S.; Sakagami, S. F. 1996. Individual Variation in Worker Polyethism of the Sumatran Stingless Bee, *Trigona (Tetragonula) minangkabau* (Apidae, Meliponinae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 64 (3), 641-668.

Katayama, E. 1996. Survivorship Curves and Longevity for Workers of *Bombus ardens* SMITH and *Bombus diversus* SMITH (Hymenoptera, Apidae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 64 (1), 111-121.

Kuszevska, K.; Woyciechowski, M. 2013. Reversion in honeybee, *Apis mellifera*, workers with different life expectancies. *Animal Behaviour* 85, 247–253.

Lindauer, M; Watkin, Mrs. B. 1953. Division of Labour in the Honeybee Colony. *Bee World* 34 (4), 63-73. doi: 10.1080/0005772X.1953.11094788

Michener, C. D. 2013. The Meliponini, in: Vit, P., Pedro, S. R. M. & Roubik, D. W. (Eds.) *Pot-Honey: a legacy of stingless bees*. Springer New York Heidelberg Dordrecht London. p. 03-18.

Neukirch, A. 1982. Dependence of the lifespan of the Honeybee (*Apis mellifera*) upon flight performance and energy consumption. *Journal of Comparative Physiology B*, 146 (1), 35–40.

Nunes-Silva, P.; Hrcir, H.; Guimarães, J. T. F.; Arruda, H.; Costa, L.; Pessin, G. Siqueira, J. O.; de Souza, P.; Imperatriz-Fonseca, V. L. 2018. Applications of RFID technology on the study of bees. *Insectes Sociaux*. doi: 10.1007/s00040-018-0660-5

Peel, M. C.; Finlayson, B. L.; McMahon, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11, 1633–1644.

Prado, A.; Requier, F.; Crauser, D.; Le Conte, Y.; Bretagnolle, V.; Alaux, C. 2020. Honeybee life span: The critical role of pre-foraging stage. *Royal Society Open Science* 7, 200998. doi.org/10.1098/rsos.200998

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistica computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

RFID CoE. 2019. Disponivel em <http://www.rfid-coe.com.br/a-tecnologia-rfid>. Acessado em 12/03/2019.

Robinson, G. E.; Page, R. E.; Huang, Z. Y. 1994. Temporal polyethism in social insects is a developmental process. *Animal Behaviour* 48 (2), 467-469. doi: 10.1006/anbe.1994.1260

Rodd, F. H.; Plowright, R. C.; Owen, R. E. 1980. Mortality rates of adult bumble bee workers (Hymenoptera: Apidae). *Canadian Journal of Zoology* 58, 1718-1721.

Roubik, D. W. 1982. Seasonality in colony food storage, brood production and adult survivorship; Studies of *Melipona* in Tropical Forest (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 55 (4), 789-800.

Rueppell, O.; Bachelier, C.; Fondrk, M. K.; Page Jr., R. E. 2007. Regulation of life history determines lifespan of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Experimental Gerontology* 42 (10), 1020–1032.

Rueppell, O.; Kaftanoglu, O.; Page Jr., R. E. 2009. Honey bee (*Apis mellifera*) workers live longer in small than in large colonies. *Experimental Gerontology* 44: 447 – 452.

Russell, A.; Morrinson, S. J.; Moschonas, E. H.; Papaj, D. R. 2017. Patterns of pollen and nectar foraging specialization by bumblebees over multiple timescales using RFID. *Scientific Reports* 7, 42448. doi: 10.1038/srep42448

Smeets, P.; Duchateau, M. J. 2003. Longevity of *Bombus terrestris* workers (Hymenoptera: Apidae) in relation to pollen availability, in the absence of foraging. *Apidologie* 34, 333–337.

Sommeijer, M.J. 1984. Distribution of labour among workers of *M. favosa* F.: age-polyethism and worker oviposition. *Insectes Sociaux* 31 (2): 171-184.

Sumner, S.; Lucas, E.; Barker, J.; Isaac, N. 2007. Radio-tagging technology reveals extreme nest-drifting behavior in a eusocial insect. *Current Biology* 17 (2), 140-145. doi: 10.1016/j.cub.2006.11.064

Tofilski, A. 2002. Influence of age polyethism on longevity of workers in social insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51, 234–237. doi: 10.1007/s00265-001-0429-z.

Traniello, J. F. A.; Rosengaus, R. B. 1997. Ecology, evolution and division of labour in social insects. *Animal Behaviour* 53, 209–213.

Venturieri, G. C. 2008. Caixas para criação de Uruçu-Amarela *Melipona flavolineata* Friese, 1900. Belém: Embrapa Amazônia Oriental. p. 1-8 (Comunicado técnico 212).

Visscher, P. K.; Dukas, R. 1997. Survivorship of foraging honey bees. *Insectes sociaux* 44, 1–5.

Winstom, M. L.; Fergusson, L. A. 1985. The effect of worker loss on temporal caste structure in colonies of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Canadian Journal of Zoology* 63 (4), 777-780.

Woyciechowski, M.; Moron, M. 2009. Life expectancy and onset of foraging in the honeybee (*Apis mellifera*). *Insect Sociaux* 56, 193–201.

Capítulo II

TEMPORAL VARIATION IN HOMING ABILITY OF THE NEOTROPICAL STINGLESS BEE *SCAPTOTRIGONA* AFF. *POSTICA* (HYMENOPTERA: APIDAE: MELIPONINI)

Apidologie

© INRA, DIB and Springer-Verlag France SAS, part of Springer Nature, 2019

DOI: [10.1007/s13592-019-00682-z](https://doi.org/10.1007/s13592-019-00682-z)

Original article



Temporal variation in homing ability of the neotropical stingless bee *Scaptotrigona* aff. *postica* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini)

Alistair John CAMPBELL^{1,2}, Rafael Leandro Corrêa GOMES¹, Karoline Chaves da SILVA¹,
Felipe Andrés León CONTRERA¹

¹Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas, Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Rua Augusto Corrêa, No 1, Campus Básico, Guamá, Belém, PA 66075-110, Brazil

²Departamento de Entomologia, Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Pará 66095-903, Brazil

Received 30 May 2018 – Revised 8 July 2019 – Accepted 18 July 2019

Temporal variation in homing ability of the neotropical stingless bee *Scaptotrigona aff. postica* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini)

ABSTRACT

Body size is a known predictor of foraging distance in stingless bees (Apidae: Meliponini). However, effects of seasonality on foraging distances, particularly in tropical regions, are poorly understood. Here, we use translocation ('homing') experiments, the release of marked individuals at various distances from the nest, to investigate how homing abilities of the Neotropical stingless bee, *Scaptotrigona aff. postica* differ across the transition between wet and dry seasons (February - August) in a heterogenous tropical landscape in the eastern Brazilian Amazon. We also determined nectar sugar concentrations of unmanipulated returning foragers to assess temporal changes in collected resource quality. Maximum and typical homing distances (i.e. distances where 90% and 50% of released bees are lost), were estimated to be 860 and 392 m, respectively, confirming that while some individuals travel long distances, most workers must remain close to nests during foraging trips. Homing distances and collected nectar sugar concentrations showed inverse temporal patterns, as homing range declined in later months (May to August), whereas nectar sugar concentrations increased over the same period. Thus, shorter homing distances in later 'dry season' months probably reflected an increased availability of floral resources compared with earlier months. Together, our findings highlight the limited spatial extent of foraging activities in *S. aff. postica* workers, and that bee homing distances vary with environmental conditions. These results provide useful information for both stingless bee colony management and conservation in humid tropical regions.

Keywords: foraging range, stingless bees, Amazon rainforest, translocation experiments, tropical pollinators.

INTRODUCTION

Bees are important animal pollinators of both wild and cultivated plant species (Klein *et al.* 2007; Ballantyne *et al.* 2017). However, both wild and managed bee populations are threatened by factors associated with human activities, including land use change, agrochemical use, novel pests and pathogens, exotic species invasions, and climate change (Vanbergen 2013). As all bees are central-placed foragers (i.e. nest-dwelling), they must have access to all required resources for their survival and reproduction (e.g. pollen, nectar, water, resins) within their maximum foraging range, i.e. the maximum distance from the nest that individuals can travel. This makes bees highly sensitive to the loss of diverse natural or semi-natural vegetation (e.g. forests, unimproved grasslands) when compared with other insect pollinator taxa, such as flies or beetles (Rader *et al.* 2016). Therefore, understanding how bees use and move through space around their nests is critical to avoid further population declines and loss of ecosystem functioning (Greenleaf *et al.* 2007).

Bee species' foraging distances have been shown to be a function of body size as measured by intertegular distance (ITD), a robust predictor of overall body mass; where larger species fly disproportionately greater distances from the nest than smaller species (Cane 1987; Greenleaf *et al.* 2007). However, important resources for bees (e.g. pollen, nectar) are patchily-distributed throughout landscapes, being largely determined by environmental conditions, such as landscape composition and seasonal changes in flower abundance (Wiens *et al.* 1993). To deal with this variability, bees optimize their foraging activities, i.e. where distant patches are only visited if patch quality, minus energy expended in flight (outbound and inbound), exceeds that of closer patches (Charnov 1976). Accordingly, few individuals travel distances approximating species-specific maximum foraging distances (Zurbuchen *et al.* 2010), and typical flight distances are usually much shorter, and often correlate with

environmental conditions. For example, studies on the ‘waggle dance’ of workers of the Western honeybee (*Apis mellifera*) have shown that flight distances increase in simplified landscapes (i.e. dominated by intensive agriculture), and during periods of resource scarcity (e.g. late summer) (Steffan-Dewenter & Kuhn 2003; Couvillon, Schürch & Ratnieks 2014). Likewise, bumblebees and stingless bees undertake shorter foraging trips (in terms of duration) in high quality landscapes compared with low-quality landscapes (Westphal, Steffan-Dewenter & Tschardt 2006; Leonhardt *et al.* 2016). Therefore, species-specific foraging distances may vary considerably in both space (i.e. different landscapes) and time (i.e. seasonality). However, most studies on bee foraging distances occur over short time periods, and therefore may represent only ‘snapshots’ of total variation in foraging distances. Thus, information gathered over longer time periods can provide more robust estimates of bee foraging distances, and from an applied perspective, identify “dearth periods” for bees, when additional forage or supplementary feeding would be most beneficial.

In the tropics, stingless bees are the dominant eusocial bees and are represented by over 400 species in the Neotropical region alone (Pedro *et al.* 2014). They are essential pollinators in these regions (Bawa 1990; Giannini *et al.* 2015), and are increasingly managed for crop pollination, honey production, and other products (e.g. stored pollen, resin) (Cortopassi-Laurino *et al.* 2006; Slaa *et al.* 2006). All stingless bees live in perennial colonies, and apart from a few necrophagous species, must collect pollen and nectar year round to maintain their populations (Marques-Souza, Absy & Kerr 2007; Aleixo *et al.* 2017). As with other eusocial bees (honeybees, bumblebees), stingless bees assimilate information from a variety of celestial and terrestrial cues (e.g. landmarks, polarized light, magnetic fields) to navigate through landscapes (Michener 2007), and have evolved several sophisticated mechanisms by which to communicate the location of rewarding food patches to nestmates (Leonhardt 2017). In particular, several stingless bee genera (including *Scaptotrigona* species)

use ‘polarised’ odour trails, where returning workers deposit chemical markers (labial gland secretions) with increased frequency in close proximity to the targeted resource so that other foragers can quickly find and exploit it (Nieh 2004; Jarau 2009). However, unlike honeybees, intranidal communications either do not exist, are not location specific, or have as yet not been described sufficiently to enable inference of foraging locations (Nieh 2004; Hrncir & Maia-Silva 2013).

Previous experiments on foraging distances in stingless bees have predominantly used either artificial feeders, where workers are trained to feed on and recruit to nectar feeders placed at increasing distance from the nest (Kuhn-Neto *et al.* 2009; Silva *et al.* 2014), or translocation (‘homing’) experiments, where captured bees are released at increasing distance from the nest (Roubik & Aluja 1983; Smith *et al.* 2017). Results from these experiments demonstrate that ‘maximum homing distances’ in stingless bees are, as in other bee taxa, a function of overall body size (van Nieuwstadt & Ruano Iraheta 1996; Araújo *et al.* 2004; Kuhn-Neto *et al.* 2009). However, maximum homing distances are known for only a small number of total stingless bee genera and species, and may not reflect typical flight distances, due to optimal foraging behaviour, or account for effects of seasonality (e.g. wet vs dry season) on flight distances. Moreover, increased pressure on wild populations from human activities (e.g. deforestation) (Brown & De Oliveira 2014), and growing interest in the use of managed hives to improve crop pollination (Jaffé *et al.* 2015), strengthen the need to understand spatio-temporal dynamics of foraging in stingless bees, particularly in understudied regions such as the Brazilian Amazon.

Here, we use translocation experiments to investigate homing ability of the Neotropical stingless bee, *Scaptotrigona* aff. *postica*, and how homing distance varies over the transition between Amazonian wet and dry seasons (February to August). We also determine nectar sugar concentration, which correlates with resource quality, of returning

workers. Specifically, we asked 1) what are the typical and maximum homing distances of *S. aff. postica*? 2) Do homing distances vary over the transition period between wet and dry seasons? And 3) How does resource quality (nectar sugar concentration) vary over the transition period between wet and dry seasons?

MATERIALS AND METHODS

Study species

The Neotropical bee species, *Scaptotrigona aff. postica*, known locally as “abelha canudo” (“straw bee”), due to its characteristic tubular nest entrance (Leão *et al.* 2016), is found throughout Brazil, Bolivia and Peru (Camargo & Pedro 2013; Pedro *et al.* 2014). It is commonly kept by Brazilian beekeepers due to its ease of management, populous colonies (c. 15000 adult bees), excellent honey production, and potential use in crop pollination (Jaffé *et al.* 2015; Leão *et al.* 2016). Workers visit a diverse array of flowering plant species (60 – 97 species; Marques-Souza, Absy & Kerr 2007; Aleixo *et al.* 2017), and recruit nestmates to rewarding food patches using complete ‘polarised’ odour trails, that become more intense close to the identified food source (Kerr, Ferreira & de Mattos 1963; Nieh 2004). Maximum homing distance was estimated by Araújo *et al.* (2004) to be 1700 m, based on a linear regression of wing length and maximum homing distances of six non-congener species, whereas estimates based on Greenleaf *et al.*’s formula with ITD (1.7 mm, Cabral *et al.*, *unpubl. data*) predict typical and maximum homing distances of 127 and 258 m, respectively (Greenleaf *et al.* 2007).

Study site

The experiment was conducted from February to August 2017 at the meliponary of the Botany department, Embrapa Amazônia Oriental, Belém, Pará state, Brazil (1°26'11.52"S, 48°26'35.50"W). The study landscape is characterised by large areas of tropical rainforest and urban land uses (Belém), with the meliponary located at the intersection of these two distinct land uses (Figure 1). The first five hundred metres from the meliponary in all directions except north (300 m extension) remain within the grounds of Embrapa Amazônia Oriental, which constitute a mixture of secondary forest, agroforestry crops (e.g. açai palm, *Euterpe oleracea* Mart., cupuaçu, *Theobroma grandifolia* (Willd. ex Spreng.) K. Schum), herbaceous vegetation and amenity grassland. In general, urban areas contain few, sparsely distributed parklands and green spaces, with few large trees (mainly the exotic *Mangifera indica* L.).

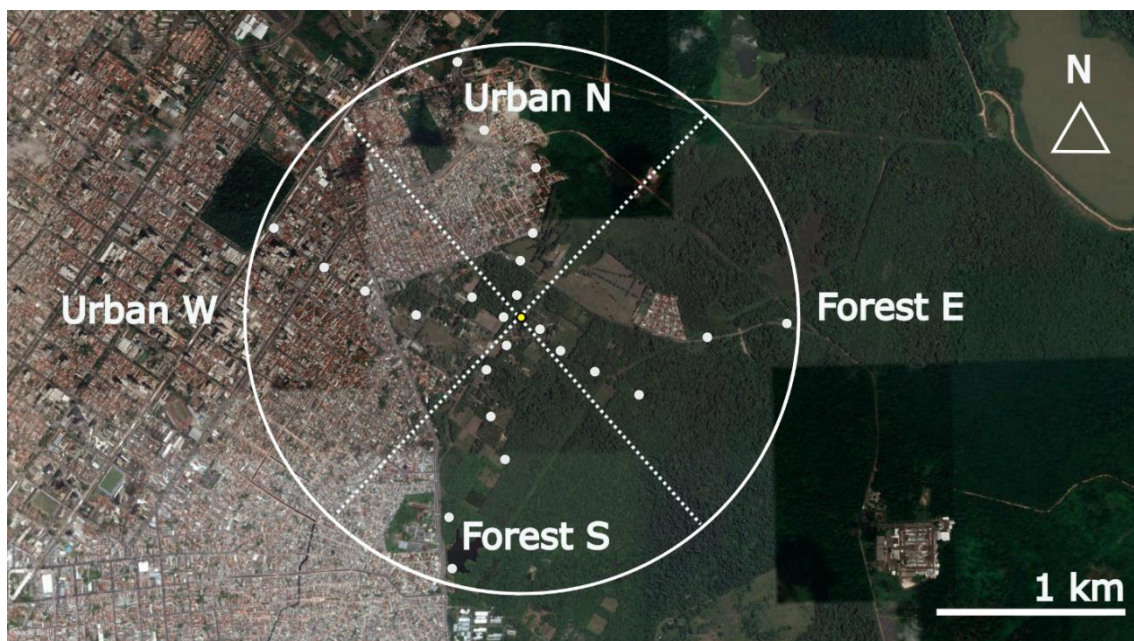


Figure 1. Map of study landscape (experimental colonies located at centre) with area within predicted maximum foraging radii (1500 m) divided into four segments: areas dominated by urban land uses (Urban N & Urban W); areas dominated by forested habitat (Forest E & Forest

S); and release points (100, 300, 500, 800, 1000 and 1500 m away from colonies; filled white circles) within each segment.

The region's climate type is considered as *Af* tropical rainforest according to the updated Köppen classification (Peel, Finlayson & McMahon 2007). Mean monthly temperatures are stable between 25 and 26 °C; and mean monthly rainfall varies between a maximum of 447 mm in March and a minimum of 115 mm in October (INMET 2019). Accordingly, we considered the study period to encapsulate the transition between wet (November to April) and dry (May to October) seasons in the Amazon region.

Translocation experiments

We used translocation ('homing') experiments, the experimental release and recapture of foragers at different distances from the nest, to assess homing ability of *S. aff. postica* workers. Many authors consider homing ability as a good proxy of actual foraging distances in bees, but with several important caveats. Firstly, translocation experiments do not directly measure foraging, rather the capacity of individuals/species to relocate the nest, based on flight ability, physiology (e.g. energy stores), weather conditions, and environmental cues (e.g. landmarks, other foragers, odour trails) (Greenleaf *et al.* 2007). Secondly, they do not account for energy expended during outbound flights, and so may overestimate actual foraging distances. Equally, as resource-rich habitats are patchily distributed in landscapes, translocation experiments may sometimes underestimate foraging distances if release points are situated in unfamiliar habitats. In other bees, use of radio tracking devices (larger species) (Pasquet *et al.* 2008; Pahl *et al.* 2011), manipulation of host plant location (diet specialists)

(Zurbuchen *et al.* 2010), and/or interpretation of intranidal communications (honeybees) (Couvillon, Schürch & Ratnieks 2014), can overcome some of these limitations. Nevertheless, despite these problems, translocation experiments can provide meaningful data on flight distances in small, generalist bee species that lack sophisticated intranidal communication mechanisms (Smith *et al.* 2017).

Based on a previously published estimate of maximum homing distance for *S. aff. postica* workers (Araújo *et al.* 2004), a circle with a radius of 1.5 km was defined around the meliponary in Google Earth Pro (Google Inc., version 7.3.1) (Figure 1). To evenly sample surrounding habitats, this area was divided into four equal segments, based on cardinal directions and habitat type, with two areas dominated by urban dwellings (Urban North and Urban West), and two areas dominated by tropical rainforest (Forest East and Forest South) (Figure 1). Within each segment, we selected release points at six distances away from the colonies (100, 300, 500, 800, 1000 and 1500 m; Figure 1). All 24 release points were selected along roads or forest trails where access permitted release of captured bees.

A total of five colonies of *S. aff. postica* housed in vertical hives were selected for use in the experiment. Colonies were considered in good condition based on standardised assessment procedures (i.e. external activity, entrance tube size, brood comb area, and presence of food stocks) (Leão *et al.* 2016). Colonies were fed twice monthly with 30 ml sugar syrup (60%) in periods outside of experimental data collection. Each month, all colonies were evaluated and the three strongest colonies (based on comparison of the above criteria) were selected for use in experiments to avoid excessive worker mortality in weaker colonies. We were unable to collect data in June due to restricted access to colonies after a large tree fell within the meliponary. Translocation experiments took place over six days each month, with a maximum number of three consecutive study days to minimise possible confounding effects of repeated sampling methods on bee recapture rates.

Each study day, we captured 40 bees from experimental colonies between 0800 and 1000 h, prioritising capture of returning foragers (i.e. pollen loads or full nectar crops). Following capture, bees were subdivided into groups of ten nestmates and marked with non-toxic paint on the thorax to identify colony and release point. We released groups of workers at four points each day, with no two points at the same distance from the hive or in the same landscape segment (e.g. Forest East 100 m; Forest South 300 m; Urban North 500 m; Urban West 800 m). Paint colours were rotated among colonies to ensure that each colour was used once every three study days, and release point order was randomised to avoid any confounding effects of sampling order. Marked bees were placed in closed petri dishes under controlled conditions (26 °C), with *ad libitum* access to sugar syrup (60%), before being transported (maximum of 1 h captivity in petri dishes to avoid heat stress) to release points in a cardboard box to deprive workers of any distance or directional information from the surrounding landscape about the release point in relation to the hive (Pahl *et al.* 2011).

Prior to the release of marked bees, hives were closed for a second time, rotated 180 degrees on their vertical axis, and a piece of cerumen (beeswax; Roubik, 1989) placed where the entrance was previously to attract returning workers and facilitate their collection. Upon their release, any worker that had damaged wings or did not fly off within 15 seconds of opening the petri dish was killed and subsequently excluded from analyses. Individual colonies were then observed to collect returning bees until 90 minutes had elapsed following the last release point. Bees returning after 90 minutes were collected but excluded from our analyses. All experiments were performed on days with stable weather conditions (i.e. wind speed <6 km/h, sunny), and at least 24 h after heavy rain to ensure bees had been foraging normally on the previous day. Temperature (°C) and relative humidity (%) were recorded at midday using a thermohygrometer.

Nectar sugar concentration

To investigate seasonal changes in resource quality available to foragers, on three non-consecutive days each month, five ‘unmarked’ workers (not included in translocation experiments) returning with full nectar crops were caught and forced to regurgitate some the stored nectar onto the surface of a handheld refractometer (Bellingham & Stanley Ltd., Tunbridge Wells, Kent, UK). Readings show total sugar concentration (% w/w, °Brix) of the sampled material (up to 45%) and readings of 0% indicated the examined individual had been collecting water.

Statistical methods

To ensure that 90 minutes was sufficient to recapture all returning bees we regressed the mean number of bees returning against time taken (divided into six fifteen min intervals) to determine the time at which no bees would return. We compared residual standard errors (S) for models constructed using both linear and non-linear regression terms (R functions *lm* and *nls*). The regression model with the lowest residual standard error was considered the best fit of our data.

To define typical and maximum homing distances of *S. aff. postica* workers (Question 1), and temporal variation in homing range (Question 2), we used Generalised Linear Mixed Effects Models (GLMMs) with binomial error distributions in the R package ‘lme4’ (Bates *et al.* 2015). We defined typical and maximum homing distances as the 50th and 90th percentiles of logistic regression lines, i.e. translocation distances at which 50% and 90% of released bees were lost (Gathmann & Tschardt 2002; Smith *et al.* 2017). The response variable was the proportion of released workers returning in 90 minutes (‘bee return rate’). Fixed effects included distance from nest (herein ‘distance’), sampling month, temperature, relative humidity, and the two-way interaction between distance and sampling month. To test whether temporal patterns in bee return rates were explained by changes in resource quality, we

additionally ran models with mean monthly nectar sugar concentration in place of sampling month. To account for the nested design and repeated measures, colony was included as a random effect. Prior to model selection, all fixed effects were checked for collinearity to exclude models with high levels of collinearity between included predictors using the function 'max.r' (https://github.com/rojaff/dredge_mc). Best models were selected by comparing Akaike Information Criterion (AIC) values of all possible models using the dredge function in the R package 'MuMin' (Barton 2015). Significance of predictors included in selected models was tested using Wald tests (Z).

To test the effect of month, temperature and humidity (recorded at midday) on nectar sugar concentration we used linear mixed effects models using R package 'nlme' (Pinheiro *et al.* 2016). Colony was included as a random effect to account for repeated measures design. Best-fitting models were selected from all viable models using same procedure reported for bee return models. We compared only simple models (single predictor) as fixed effects were highly correlated. All full and final models were visually checked for homogeneity of variance and normality of residuals and graphs produced in R (R Core Team 2017).

RESULTS

A total of 4,187 bees were released in 426 separate trials. Of these, 1,407 (33%) were subsequently recaptured at colony entrances within 90 minutes. The mean number of bees returning within discrete 15-minute intervals after release was best explained by a non-linear regression model (linear: $S = 0.05$, d.f. = 4; non-linear: $S = 0.04$, d.f. = 3), that followed a negative sigmoidal curve, dropping below 0.05 bees/15 min⁻¹ after 120 minutes, before

eventually asymptoting at <0.01 bees after 155 minutes (Figure 2a), suggesting that 90 minutes was sufficient to recapture most released bees that successfully relocated the colony.

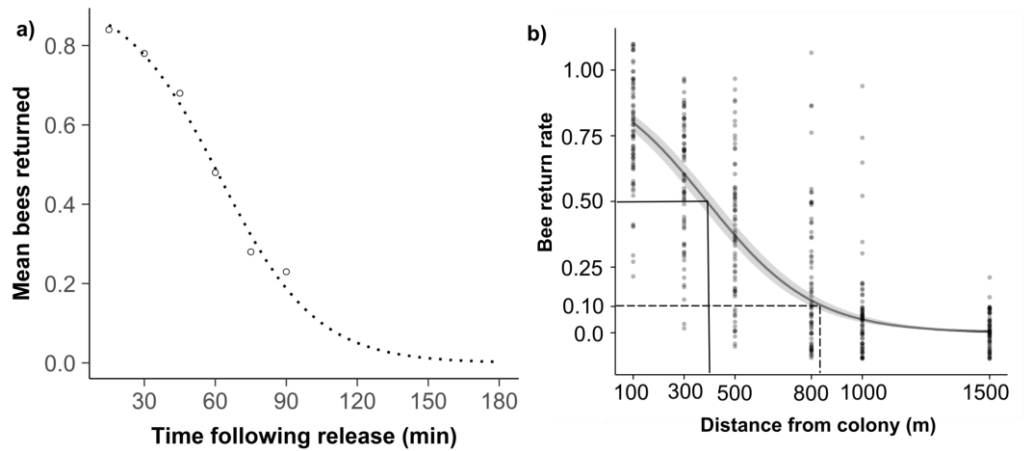


Figure 2. Mean number of individual bees collected as a function of time following release (15 min intervals). Dotted black line represents prediction based on non-linear regression model (a); and b) logistic regression analysis of the proportion of bees that returned to the colony within 90 minutes (‘bee return rate’) as a function of translocation distance (in metres). Grey ribbons represent 95% confidence intervals, and solid and dashed lines indicate translocation distances of 50% and 90% probability of loss of released bees (i.e., typical and maximum foraging distances), respectively.

Typical and maximum homing distances in *S. aff. postica* workers

Translocation distance from nest was included in the best fitting model of worker return rates (Table I), having a strong negative effect on the proportion of released bees that returned ($Z = -11.59$, $P < 0.001$). We estimated typical and maximum homing distances (\pm 95% confidence intervals) for *S. aff. postica* workers of 392 ± 17 and 860 ± 27 m, respectively (Figure 2b).

Temporal variation in *S. aff. postica* workers' homing distances

The best fitting model of bee return rates included translocation distance, sampling month, and two-way interaction between distance and month (Table I). Typical and maximum homing distances of *S. aff. postica* workers varied greatly between sampling months, being highest in the first two months (February and March) (Table II; Figure 3). Temporal changes in bee homing distances broadly mirrored shifts in abiotic conditions (temperature, relative humidity) that took place during the experiment, reflecting the transition between Amazonian wet and dry seasons; although the lowest maximum homing distance was reported in April (666 m), at the end of the rainy season (Table II). However, models including mean monthly nectar sugar concentration (see results, section 3.3) in place of sampling month did not significantly improve variance explained by fixed effects ($\Delta\text{AIC} = 112.11$).

Table I. Effects of translocation distance (m), sampling month (February to August), and the two-way interaction term on the proportion of bees that returned to colonies ('bee return rate'). Table shows parameter estimates, standard errors, Wald (Z) test values, and *P*-values (alpha = 0.05) of fixed effects included in best model of binomial GLMM analyses. Reference value (Intercept) is predicted bee return rate (logit transformed) at nest entrance (0 m) in February.

Fixed effect	Estimate	St. Error	Z	P
Intercept	1.383	0.180	7.68	<0.001
Distance	-0.003	0.000	-11.59	<0.001
March	0.661	0.247	2.68	0.007
April	0.975	0.287	3.40	<0.001

May	0.184	0.264	0.70	0.487
July [†]	0.271	0.260	1.04	0.296
August	0.630	0.258	2.44	0.015
Distance: March	-0.001	0.000	-1.88	0.060
Distance: April	-0.004	0.001	-6.39	<0.001
Distance: May	-0.003	0.001	-4.68	<0.001
Distance: July	-0.002	0.000	-4.24	<0.001
Distance: August	-0.002	0.000	-4.05	<0.001

[†] Experiments were not conducted during June 2017 (see Materials and Methods).

Table II. Mean, minimum and maximum values of daily temperature (°C) and relative humidity (%), colonies used, number of releases, and typical and maximum foraging distances of *S. aff. postica* workers in each sampling month.

Month	Temperature (°C)			Humidity (%)			Colonies	N	Dist. (m)	
	Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.			Typical	Max.
February	29.3	28.8	29.9	82.0	81.0	84.0	II, III, IV	72	481.81	1217.17
March	30.1	28.7	31.7	76.6	73.0	79.0	I, II, III, IV	72	566.67	1160.61
April	31.1	30.2	32.2	79.3	74.0	87.0	I, II, IV	72	340.40	665.65
May	33.0	29.0	36.8	67.6	57.0	77.0	I, II, IV	67	283.84	679.80
July [†]	33.0	32.0	33.7	64.0	55.0	78.0	I, IV, V	72	340.40	778.79
August	34.0	33.3	34.8	57.3	55.0	59.0	I, II, IV, V	71	425.25	891.92
Overall								426	392.40	860.00

† Experiments were not conducted during June 2017 (see Materials and Methods).

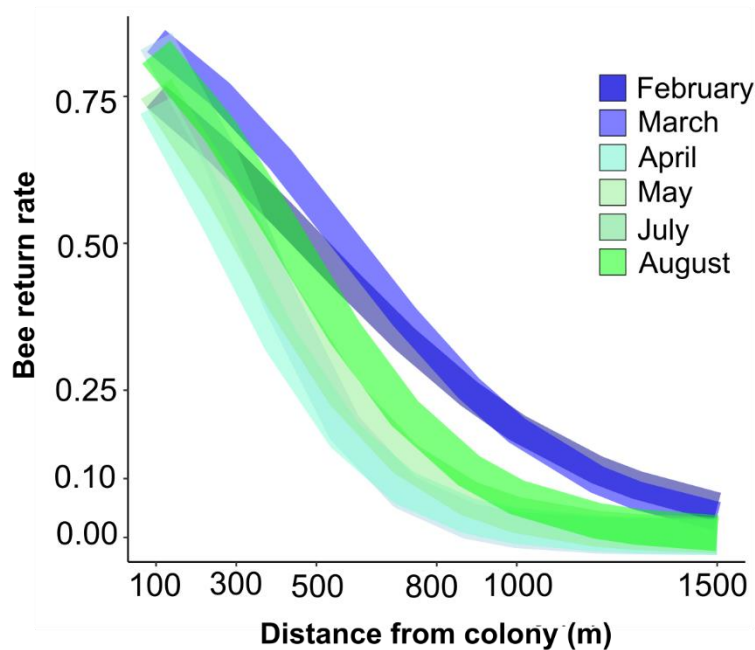


Figure 3. Temporal variation in homing range of *S. aff. postica* workers: proportion of bees that successfully returned to the colony within 90 minutes (‘bee return rate’) as a function of translocation distance from the colony (in metres) in different sampling months (February to August). Thickness of regression lines are representative of 95% confidence intervals (for model details, see Table I).

Nectar sugar concentration

Sampling month, rather than abiotic condition (temperature, humidity) best explained variation in nectar sugar concentration collected from returning workers ($Z = 100.38$, $P < 0.001$; Table III). Nectar sugar concentrations collected by workers were approximately 50%

lower during the first three months of the experiment compared with the latter three months (Figure 4).

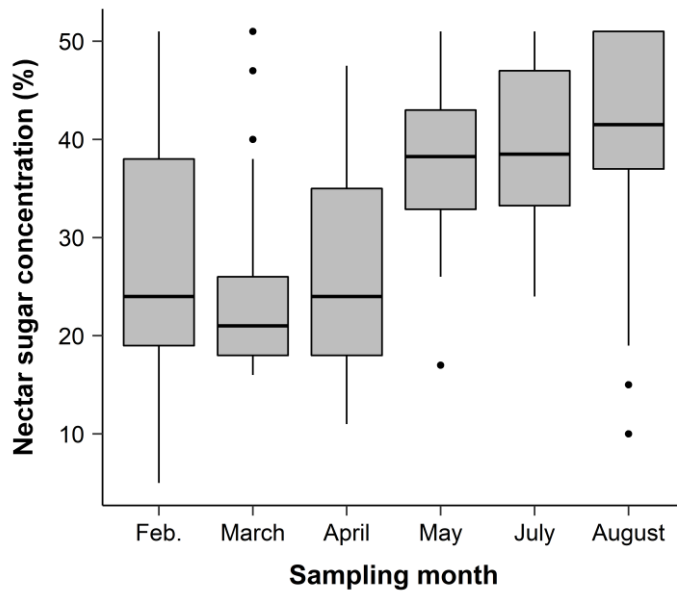


Figure 4. Median nectar sugar concentration of collected *S. aff. postica* workers in different sampling months (February to August). Bold horizontal lines indicate median values, grey boxes represent interquartile range, and lines and dots indicate range and outliers.

DISCUSSION

Knowledge on how bees use and move through space (i.e. foraging range) and their response to anthropogenic disturbance is essential for the maintenance of bee diversity and global pollination services (Greenleaf *et al.* 2007). However, much of the existing knowledge on this topic is from temperate regions, limiting its applicability to other global regions

(Archer *et al.* 2014). Here, we used translocation experiments to determine typical and maximum homing distances of an economically-important Neotropical stingless bee species, *Scaptotrigona aff. postica*, and how homing distances vary over time. We found that maximum homing distance of *S. aff. postica* workers was an intermediary of two previous estimates based on morphological attributes (wing length, ITD) (Araújo *et al.* 2004; Greenleaf *et al.* 2007), and that homing distances gradually decreased over the transition period between Amazonian wet and dry seasons. However, typical homing distances (i.e. distance where 50% of bees were lost), were consistently less than half those of maximum homing distances. We use our findings to discuss the validity of using maximum foraging distances in conservation planning and their applications for meliponiculture and crop pollination in the Amazon region.

Bee foraging ranges are predicted to be a function of body size, however species-specific estimates vary greatly between published studies and sampling methodologies (Roubik & Aluja 1983; van Nieuwstadt & Ruano Iraheta 1996; Araújo *et al.* 2004; Greenleaf *et al.* 2007). For example, formulae presented in Greenleaf *et al.* (2007) predicted a maximum homing distance for *S. aff. postica* workers of 260 m, based on ITD. In contrast, Araújo *et al.* (2004) predicted a maximum homing distance of 1700 m, based on a generalised measure of wing length in six non-*Scaptotrigona* species (predominantly larger-bodied *Melipona* species). Our maximum homing distance estimate of 860 m shows that predictions based on ITD may underestimate maximum homing distances in stingless bees, as found for other bee taxa (Zurbuchen *et al.* 2010). This may be because ITD estimates do not account for the complex communication mechanisms that have arisen within this group (e.g. odour trails, group foraging behaviours, intranidal communications), that allow workers to travel further by reducing energy spent actively searching for resource patches (Nieh 2004; Hrncir & Maia-Silva 2013). However, it is important to note that as homing experiments do not directly measure foraging activity, rather the capacity of released bees to relocate the nest based on

cues from the surrounding landscape and nestmates (e.g. odour trails), or account for energy expended during outbound flights, our findings probably to some degree overestimate actual foraging distances. Although, we tried to replicate conditions experienced by foragers ‘in the field’ by selecting only workers returning with pollen loads or nectar crops (i.e. individuals with at least some previous foraging experience).

On the other hand, while the estimate of maximum homing distance presented by Araujo et al. (2004) was credible (1% bee return rate at 1500 m), it was approximately two times larger than our estimate (860 m), and therefore most likely a poor approximation of the actual area requirements of *S. aff. postica* colonies. Instead, we suggest the use of lower threshold distances, for example the distance at which 50% of individuals return, to be a more useful means to define bee species’ area requirements (Zurbuchen *et al.* 2010). In this example, priorities for *S. aff. postica* colonies would be any flower-rich habitats within a 400 m radius. This finding also has important applications for crop pollination programs involving *S. aff. postica*, defining the likely ‘area of influence’ within crop fields. While this distance is considerably smaller than typical foraging distances in honeybees (1 – 2 km; Couvillon, Schürch & Ratnieks 2014), alongside the advantages of using a native pollinator over an exotic species, a smaller foraging radius increases the likelihood that workers will visit target crop flowers, rather than those in adjacent habitats (Smith *et al.* 2017).

Temporal variation in homing distances of *S. aff. postica* workers coincided with changes in collected nectar resource quality, being larger in periods of low resource quality and smaller in periods of high resource quality. Collected resource quality often correlates with overall levels of resource provisioning in the landscape and can be used to identify periods of low resource availability for bees (Couvillon, Schürch & Ratnieks 2014). In the Amazon region, wet season months (November to April) are considered ‘dearth periods’ for stingless bees, as the number of food plants in their diet (e.g. pollen types), and food stores

within colonies, decline significantly during this period relative to the dry season (May to October) (Marques-Souza, De Oliveira Moura & Nelson 1996; Veiga *et al.* 2013; Gomes, Menezes & Contrera 2015). Therefore, the larger foraging distances reported during the rainy season could signify that *S. aff. postica* colonies actively expanded their foraging radius in periods of low resource availability, as found in honeybees and bumblebees (Westphal, Steffan-Dewenter & Tschardtke 2006; Couvillon, Schürch & Ratnieks 2014).

Broadly, these results suggest that *S. aff. postica* colonies are more stressed during the Amazonian wet season. Thus, any effort to provide additional floral resources, or supplement hives with artificial nectar and pollen foods, would be most beneficial during this period. Furthermore, as *Scaptotrigona* species are flower generalists (Marques-Souza, Absy & Kerr 2007; Alexio *et al.* 2017), these results are likely relevant for the conservation of other flower-visiting insects in the Amazon region. However, unlike honeybee ‘waggle dances’, results of translocation experiments can also be affected by external factors, including weather conditions and competition with other flower-visiting insects (Couvillon, Schürch & Ratnieks 2014). Therefore, caution is required when attributing causality between shifts in floral resource availability and foraging distance without knowledge of intranidal communication mechanisms. Furthermore, changes in nectar sugar concentration alone did not explain temporal patterns in bee homing distance. As bee species use different plant species for nectar and pollen collection, seasonal changes in nectar plant availability may not necessarily correlate with flowering periods of key pollen plants (Alexio *et al.* 2017), which may be a more important determinant of eusocial bee foraging activities. Further experiments using other species, across whole seasons, and which evaluate both collected and available floral resources from nearby habitats, would reduce the uncertainty associated with these hypotheses. Finally, the replication of homing experiments in multiple landscapes (e.g. degraded versus preserved landscapes) would allow investigation of how surrounding habitat

structure also affects bee homing distances, for example, whether bees preferentially forage in natural habitats (e.g. forests) over human-modified areas (e.g. urban land, crop fields, pastures) (Leonhardt *et al.* 2016). Such an approach would minimise problems of non-independence between habitat types and the influence of potential confounding variables (e.g. prevailing winds, microclimates) on bee responses in single landscapes (Leonhardt *et al.* 2016).

In summary, our study provides a first insight into the temporal variation homing range of *S. aff. postica*, an economically-important Neotropical stingless bee species. Further research should test whether similar patterns exist in other Neotropical stingless bee species, across multiple years and utilising different methodologies to ascertain greater degree of accuracy in determining actual foraging distances.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Embrapa Amazonia Oriental, especially Dr Daniel Santiago Pereira for logistical support during the experiments, M.Sc. Kamila Leão Leão for help with colony maintenance and advice on sampling methods, Gabriel Érik Santiago de Melo and M.Sc. Ana Carolina Martins Queiroz for their help during the experiments, and Dr Luísa Gigante Carvalheiro for critical comments on a previous draft of this manuscript. AJC was supported by postdoctoral grants from CAPES/Embrapa (15/2014) and CNPq (300037/2018-0) in completing this research. RLCG was supported by a Ph.D grant from CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) - Brazil - Finance Code 001.

We also thank CNPq/MCTIC/IBAMA/Associação ABELHA N° 32/2017 (400585/2018-9) for financial support.

REFERENCES

- Aleixo, K.P., Menezes, C., Imperatriz Fonseca, V.L. & da Silva, C.I. (2017) Seasonal availability of floral resources and ambient temperature shape stingless bee foraging behavior (*Scaptotrigona* aff. *depilis*). *Apidologie*, **48**, 117–127.
- Araújo, E.D., Costa, M., Chaud-Netto, J. & Fowler, H.G. (2004) Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Brazilian Journal of Biology*, **64**, 563–568.
- Archer, C.R., Pirk, C.W.W., Carvalheiro, L.G. & Nicolson, S.W. (2014) Economic and ecological implications of geographic bias in pollinator ecology in the light of pollinator declines. *Oikos*, **123**, 401–407.
- Ballantyne, G., Baldock, K.C.R., Rendell, L. & Willmer, P.G. (2017) Pollinator importance networks illustrate the crucial value of bees in a highly speciose plant community. *Scientific Reports*, **7**, 8389.
- Barton, K. (2015) MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.13. *Version*, **1**, 18.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B.M. & Walker, S.C. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Bawa, K.S. (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu Rev Ecol Syst*,

21.

- Brown, J.C. & De Oliveira, M.L. (2014) The impact of agricultural colonization and deforestation on stingless bee (Apidae: Meliponini) composition and richness in Rondônia, Brazil. *Apidologie*, **45**, 172–188.
- Cane, J.H. (1987) Estimation of Bee Size Using Intertegular Span (Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **60**, 145–147.
- Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129–136.
- Cortopassi-Laurino, M., Imperatriz-Fonseca, V.L., Roubik, D.W., Dollin, A., Heard, T., Aguilar, I., Venturieri, G., Eardley, C. & Nogueira-Neto, P. (2006) Global meliponiculture : challenges and opportunities. *Apidologie*, **37**, 275–292.
- Couvillon, M.J., Schürch, R. & Ratnieks, F.L.W. (2014) Waggle Dance Distances as Integrative Indicators of Seasonal Foraging Challenges. *PLOS ONE*, **9**, e93495.
- Gathmann, A. & Tschardtke, T. (2002) Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 757–764.
- Giannini, T.C., Boff, S., Cordeiro, G.D., Cartolano Jr., E.A., Veiga, A.K., Imperatriz-Fonseca, V.L. & Saraiva, A.M. (2015) Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. *Apidologie*, **46**, 209–223.
- Gomes, R.L.C., Menezes, C. & Contrera, F.A.L. (2015) Worker longevity in an Amazonian *Melipona* (Apidae, Meliponini) species: effects of season and age at foraging onset. *Apidologie*.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and

their relationship to body size. *Oecologia*, **153**, 589–596.

Hrncir, M. & Maia-Silva, C. (2013) On the Diversity of Foraging-Related Traits in Stingless Bees, in: Vit, P., Pedro, S.R.M, & Roubik, D. (eds), Pot-Honey: A legacy of stingless bees. Springer New York, New York, NY, pp. 201–215

Instituto Nacional de Meteorologia - INMET (2019) [online] <http://www.inmet.gov.br/portal/> (accessed on 03 July 2019).

Jaffé, R., Pope, N., Carvalho, A.T., Maia, U.M., Blochtein, B., de Carvalho, C.A.L., Carvalho-Zilse, G.A., Freitas, B.M., Menezes, C., de Fátima Ribeiro, M., Venturieri, G.C. & Imperatriz-Fonseca, V.L. (2015) Bees for Development: Brazilian Survey Reveals How to Optimize Stingless Beekeeping. *PLoS ONE*, **10**, e0121157.

Jarau, S. (2009) Chemical communication during food exploitation instingless bees, in: Jarau, S. & Hrncir, M. (eds), Food Exploitation bysocial insects: ecological, behavioral, and theoretical approaches. CRC University Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, pp. 233–244

Kerr, W.E., Ferreira, A. & de Mattos, N.S. (1963) Communication among Stingless Bees- Additional Data (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the New York Entomological Society*, **71**, 80–90.

Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. a, Kremen, C. & Tscharntke, T. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 303–313.

Kuhn-Neto, B., Contrera, F.A.L., Castro, M.S., Nieh, J.C., Silva, A.G., Pinto, R.S., Contrera, F.A.L., Albuquerque, P.M.C. & Rêgo, M.M.C. (2009) Long distance foraging and

- recruitment by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. *Apidologie*, **40**, 472–480.
- Leonhardt, S.D. (2017) Chemical Ecology of Stingless Bees. *Journal of Chemical Ecology*, **43**, 385–402.
- Leonhardt, S.D., Kaluza, B.F., Wallace, H. & Heard, T.A. (2016) Resources or landmarks: which factors drive homing success in *Tetragonula carbonaria* foraging in natural and disturbed landscapes? *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, **202**, 701–708.
- Marques-Souza, A.C., Absy, M.L. & Kerr, W.E. (2007) Pollen harvest features of the Central Amazonian bee *Scaptotrigona fulvicutis* Moure 1964 (Apidae: Meliponinae), in Brazil . *Acta Botanica Brasilica* , **21**, 11–20.
- Marques-Souza, A.C., De Oliveira Moura, C. & Nelson, B.W. (1996) Pollen collected by *Trigona williana* (Hymenoptera: Apidae) in Central Amazonia. *Revista de Biologia Tropical*, **44**, 567–573.
- Nieh, J.C. (2004) Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Apidologie*, **35**, 159–182.
- van Nieuwstadt, G.L.M. & Ruano Iraheta, E.C. (1996) Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). *Apidologie*, **27**, 219–228.
- Pahl, M., Zhu, H., Tautz, J. & Zhang, S. (2011) Large scale homing in honeybees. *PLoS ONE*, **6**.
- Pasquet, R.S., Peltier, A., Hufford, M.B., Oudin, E., Saulnier, J., Paul, L., Knudsen, J.T., Herren, H.R. & Gepts, P. (2008) Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. *Proceedings*

of the National Academy of Sciences , **105**, 13456–13461.

- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, **11**, 1633–1644.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S. & Sarkar, D. (2016) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. *R package version*, **R package**, 1–86.
- R Core Team. (2017) R. *R Core Team*.
- Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L.A., Garratt, M.P.D., Howlett, B.G., Winfree, R., Cunningham, S.A., *et al.* (2016) Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences* , **113**, 146–151.
- Roubik, D.W. & Aluja, M. (1983) Flight Ranges of *Melipona* and *Trigona* in Tropical Forest. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **56**, 217–222.
- Silva, A.G., Pinto, R.S., Contrera, F.A.L., Albuquerque, P.M.C. & Rêgo, M.M.C. (2014) Foraging distance of *Melipona subnitida* Ducke (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology*, **61**, 494–501.
- Slaa, E.J., Chaves, L.A.S., Malagodi-Braga, K.S. & Hofstede, F.E. (2006) Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie*, **37**, 293–315.
- Smith, J.P., Heard, T.A., Beekman, M. & Gloag, R. (2017) Flight range of the Australian stingless bee *Tetragonula carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). *Austral Entomology*, **56**, 50–53.
- Steffan-Dewenter, I. & Kuhn, A. (2003) Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 569–575.

- Vanbergen, A.J. (2013) Threats to an ecosystem service: Pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, 251–259.
- Veiga, J.C., Menezes, C., Venturieri, G.C. & Contrera, F.A.L. (2013) The bigger, the smaller: relationship between body size and food stores in the stingless bee *Melipona flavolineata*. *Apidologie*, **44**, 324–333.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschamntke, T. (2006) Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. *Ecological Entomology*, **31**, 389–394.
- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Van Horne, B. & Ims, R.A. (1993) Ecological Mechanisms and Landscape Ecology. *Oikos*, **66**, 369–380.
- Zurbuchen, A., Landert, L., Klaiber, J., Müller, A., Hein, S. & Dorn, S. (2010) Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, **143**, 669–676.

Capítulo III

Capacidade de retorno ao ninho de forrageiras de *Nannotrigona punctata* (Smith, 1854) (Apidae: Meliponini) em paisagens com diferentes graus de cobertura vegetal na Amazônia

Capacidade de retorno ao ninho de forrageiras de *Nannotrigona punctata* (Smith, 1854) em paisagens com diferentes graus de cobertura vegetal na Amazônia

RESUMO

As abelhas sociais necessitam deixar a colônia em busca de recursos no ambiente externo, regressando ao ninho de origem após atividade de forrageio. A habilidade de percorrer longas distâncias atrás de alimento ou novas áreas de nidificação é limitado a algumas espécies, as quais apresentam maiores medidas de tamanho corporal, embora a maior parte das informações a respeito da área de forrageio seja conhecida através de estimativas ou comparações entre espécies de tamanhos semelhantes. Neste trabalho investigamos através de experimento de translocação (captura/recaptura) a distância de retorno de uma espécie pequena de abelha sem ferrão amazônica, *Nannotrigona punctata*, definindo sua distância de retorno máxima e típica, com inferências sobre a área de forrageio em duas paisagens distintas na região amazônica. Foram marcadas um total de 902 forrageiras, soltas a cinco diferentes distâncias da colônia, sendo elas 50m, 150m, 300m, 450m e 600m em dois locais com diferentes graus de cobertura vegetal, a Área 1 localizada em ambiente urbano (490 solturas) e a Área 2 localizada em ambiente de cultivo de açaí rodeado por áreas de bosque e mata (412 solturas). Cerca de 20% das abelhas foram recapturadas nas entradas das colônias na área urbana e 33% recapturadas na área de cultivo. Nas duas áreas a maior proporção de abelhas que retornaram ao ninho foram das distâncias de 50m e decresceu com o aumento da distância da colônia. A distância de retorno típica na qual 50% das abelhas foram perdidas, foi de 50m na área urbana, enquanto na área de cultivo foi de 150m. A distância máxima de retorno onde 90% das abelhas foram perdidas também foi diferente entre as áreas, sendo de 300-450m na área urbana e entre 450-600m na área de cultivo. A maior proporção de abelhas que retornaram às colônias foi observada na área de cultivo. Os resultados dos modelos lineares generalizados mostraram que a distância da colônia foi a principal variável explicativa para a proporção de abelhas que retornam ao ninho nas duas áreas, sendo caracterizados pela diminuição da probabilidade de retorno com a distância. Na área de cultivo, a umidade relativa na hora da soltura também explicou negativamente o retorno de abelhas às colônias a maiores distâncias, e isso se deve provavelmente a maior flutuação desta variável entre os pontos de soltura neste local. Apesar da temperatura e velocidade do vento não explicarem a proporção de forrageiras que retornaram ao ninho nas duas áreas, não descartamos sua importância sobre a atividade de forrageio em novas abordagens sobre área de voo. As diferenças entre as distâncias de retorno típico nas duas áreas estudadas fornece indícios de que as características peculiares de cada paisagem podem aumentar ou diminuir a área de forrageio das colônias.

Palavras-chave: Distância da colônia, abelhas sem ferrão, área de forrageio, área urbana, área de cultivo.

INTRODUÇÃO

As abelhas sociais são insetos que necessitam deixar o ninho à procura de alimento (néctar e pólen), materiais de construção (barro e resina) ou para remover o lixo e procurar novos locais de nidificação (Nogueira-Neto, 1997). Como os recursos estão distribuídos irregularmente no ambiente, a capacidade de buscar novas fontes principalmente a grandes distâncias da colônia está diretamente relacionada à sobrevivência das espécies, uma vez que a fragmentação dos habitats pode reduzir a disponibilidade de recursos para as populações, sejam de fontes alimentares ou parceiros sexuais (Steffan-dewenter & Tschamntke, 1999; Ferreira et al., 2015).

Sabe-se que a distância que as abelhas podem forragear depende de diversos fatores, estes intrínsecos, como o tamanho populacional e saúde da colônia, tamanho corporal ou fatores extrínsecos como o clima, distância entre fragmentos florestais, distribuição das espécies de plantas no ambiente e qualidade do recurso (Waddington, 1980; Hilario et al., 2001; Araujo et al., 2004; Rueppel et al., 2009; Wells et al., 2016). Esta capacidade de deslocamento garante o sucesso da colônia em se estabelecer numa paisagem enquanto atuam como agentes polinizadores de plantas silvestres e cultivadas (Slaa et al., 2006; Vanbergen & the Insect Pollinators Initiative, 2013).

A diversidade de abelhas sociais encontrada tanto em ambiente natural quanto em ambientes mais perturbados está relacionada à adaptação e mobilidade destes insetos aos mais variados tipos de ambiente objetivando encontrar recursos necessários à sua sobrevivência (Vanbergen & the Insect Pollinators Initiative, 2013; Birdshire et al., 2020). Esta capacidade de deslocamento comparando áreas de mata e ambientes urbanos, por exemplo, pode ser vista como o sucesso na exploração de fontes de recursos a diferentes distâncias do ninho entre as paisagens (Mayes et al., 2019). Em ambientes urbanos, barreiras como muros ou estradas podem alterar a direção e a altura de voo (Bhattacharya et al., 2003; Garbuzov & Ratnieks, 2014) ou a área de forrageio, limitando a busca por recurso à proximidade do ninho (Garbuzov et al., 2015) e fortalecendo a premissa de que a composição e estrutura da paisagem tem grande impacto sobre a área de voo das abelhas (Redhead et al., 2016). Neste tipo de ambiente fatores como temperatura e velocidade do vento também podem ser importantes para a sobrevivência das forrageiras e consequentemente como elas se deslocam pelo ambiente. Com o aumento da distância da colônia na procura por recurso, as forrageiras podem ficar mais expostas à

radiação solar ou vento, sujeitas a desidratação e superaquecimento que pode levar à morte (Heard & Hendrikz, 1993; Burdine & McCluney, 2019; Hennessy et al., 2020), ou até mesmo variações de umidade, que em ambiente tropical pode estar relacionado à incidência de chuvas que também pode afetar a atividade de forrageio das abelhas (Gomes et al., 2015).

As colônias de abelhas podem ser capazes de responder às variações ambientais e sazonalidade dos recursos com mudanças no nível de atividade ou crescimento populacional. Em condições ambientais de escassez de recursos florais, por exemplo, é possível que sejam produzidos indivíduos de tamanho corporal menor, provavelmente devido baixa qualidade e quantidade de alimento oferecido durante o estágio larval, se comparado às épocas de abundância de recurso (Veiga et al., 2013). Sob condições desfavoráveis as colônias podem investir em atividade externa, caso haja disponibilidade de recurso dentro de sua área de forrageio, mesmo em ambientes urbanos (Kaluza et al., 2016; Pope & Jha, 2018). Ao nível de indivíduo, as abelhas forrageiras podem investir em percorrer diferentes distâncias, de acordo com a sazonalidade floral, como conhecido para *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758) (Couvillon et al., 2014). Nesse contexto, a área de forrageio pode mudar de uma estação para a outra, sendo maior no verão em ambientes temperados, quando procuram por recurso a maiores distâncias do ninho, e menor no inverno, chegando à atividade externa nula durante os longos períodos de frio e as abelhas permanecem quase que exclusivamente dentro da colônia (Couvillon et al., 2014; Steffan-Dewenter & Kuhn, 2003; Balfour et al., 2015; Garbuzov et al., 2015).

Além das estações climáticas, a composição da paisagem também pode afetar a área de forrageio das abelhas. Ambientes que apresentem maior variedade de recursos florais podem oferecer mais vantagens em termos de custo energético para as forrageiras das colônias (Jha & Kremen, 2013), tornando, em alguns casos, os ambientes urbanos favoráveis para a atividade de forrageio em áreas mais distantes (Kaluza et al., 2016). Em contraste, grande disponibilidade floral associada aos cultivos agrícolas (monoculturas), próximos a ambientes seminaturais, também podem fornecer um incentivo para as colônias realizarem forrageio nas áreas próximas, e assim restringir sua área de forrageio às adjacências do ninho (Danner et al., 2016; Redhead et al., 2016).

Trabalhos que investigam a distância de forrageio em abelhas sociais, geralmente utilizam experimentos baseados em alimentadores artificiais, experimentos de translocação ou decodificação de comportamentos de comunicação intranidal (decodificação de *waggle*

dance em *A. mellifera*) (Kunh-Neto et al., 2009; Zurbuchen et al., 2010; Couvillon et al., 2014; Silva et al., 2014; Nunes-Silva et al., 2020). Em estudos com alimentadores artificiais, as estimativas da distância de forrageio baseiam-se na capacidade de comunicação e recrutamento da colônia à uma fonte de recurso, que inicialmente é ofertada próxima do ninho e, gradativamente é movida para longe, avaliando a distância que as forrageiras exploram o recurso do alimentador (Kunh-Neto et al., 2009). Utilizando experimentos de translocação, a estimativa da área de forrageio baseia-se na capacidade de retorno ao ninho de forrageiras experientes capturadas na entrada das colônias e sua recaptura após serem soltas a diferentes distâncias (Roubik & Aluja, 1983; Nunes-Silva et al., 2020).

Em abelhas indígenas sem ferrão (Apidae: Meliponini), um grupo diverso de abelhas neotropicais (Michener, 2013) com importante papel na polinização de diversas culturas de interesse econômico (Gianinni et al., 2015), aspectos da distância de forrageio como a distancia típica e máxima que as colônias podem explorar recurso no ambiente são conhecidos para alguns grupos (ver Zurbuchen et al., 2010), com estimativas da área de forrageio baseadas em comparações de medidas corporais e área de voo com outras espécies de abelhas de tamanho corporal semelhante (Araújo et al., 2004). Dessa forma, neste trabalho investigamos através de experimento de translocação a distância de retorno da abelha sem ferrão *Nannotrigona punctata* (Smith, 1854), em dois tipos de ambiente na região amazônica, com inferências sobre a distância de forrageio, apresentando três perguntas centrais, sendo elas: Qual a distância máxima e típica de retorno das forrageiras de *N. punctata* na área urbana e em área de cultivo de açaí? A capacidade de retorno ao ninho das forrageiras de *N. punctata* difere entre a área urbana e área de cultivo? Qual a relação entre a capacidade de retorno ao ninho das forrageiras e a distância da colônia, temperatura, umidade relativa e velocidade do vento na hora da sutura nas duas áreas?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Este trabalho foi realizado em dois locais com diferentes coberturas florestais, sendo o primeiro localizado em área urbana (categorizado como cobertura florestal) onde se localiza o meliponário da Universidade Federal do Pará (UFPA), Belém PA (1°28'19" S, 48°27'27"W) e o segundo ambiente em uma área de açaizal (categorizado como maior

cobertura florestal) localizado em Pau D'arco, Santa Bárbara PA (1°15'28"S, 48°17'16"W), entre os meses de novembro e dezembro de 2020 e junho de 2021 (Figura 1, A e B). A Área urbana onde se localiza o meliponário é rodeada por pequenas áreas de pasto apícola espalhadas pelo campus da universidade, jardins de moradores próximos, além da presença de prédios e muros. A área de cultivo de açaí é caracterizada pela presença de pequenos bosques e áreas de mata em um raio de 600 a 800 metros do local onde se encontram as colônias dentro do açaizal.



Figura 1- A) Meliponário localizado na área urbana (ambiente com menor cobertura vegetal), em Belém, PA e B) Meliponário localizado na área de cultivo de açaí (ambiente maior cobertura vegetal) localizado em Pau D'arco, Santa Bárbara PA, onde foram realizados os experimentos de translocação com a espécie de abelha sem ferrão *Nannotrigona punctata*.

Colônias

Foram utilizadas oito colônias de diferentes matrizes genéticas da abelha sem ferrão *Nannotrigona punctata* (Smith, 1854), uma abelha pequena, com cerca de 5mm de comprimento (Costa, 2019). As colônias foram mantidas em caixas de criação vertical de abelhas, abrigadas em cavaletes individuais. Destas colônias, quatro foram instaladas na área urbana e quatro na área de cultivo. Para a coleta dos dados, foram utilizadas seis colônias (três em cada área), pois antes de começar a amostragem, selecionamos as colônias em melhores condições quanto à atividade externa, presença de postura e estoques de alimento, após período de adaptação ao novo ambiente (30 dias).

Experimento de translocação

Para investigar a distância de retorno das forrageiras nas colônias de *N. punctata* foi realizado um experimento de translocação, que consistiu na soltura e recaptura de forrageiras a diferentes distâncias do ninho. Para estabelecer um critério de distância máxima de soltura das forrageiras, foram utilizados dados previamente publicados sobre as distâncias de retorno e estimativas baseadas em medidas corporais de outras espécies (Araújo et al., 2004), complementado por experimento piloto realizado 30 dias antes no início das amostragens no ambiente urbano.

As duas áreas (açaizal e área urbana) foram divididas em quatro segmentos cada uma, com base nas direções cardinais. Nestes segmentos, foram então estabelecidos cinco pontos de soltura a diferentes distâncias do ninho (50m, 150m, 300m, 450m e 600m) considerando a viabilidade de acesso aos locais nas duas áreas estudadas (Figura 2).

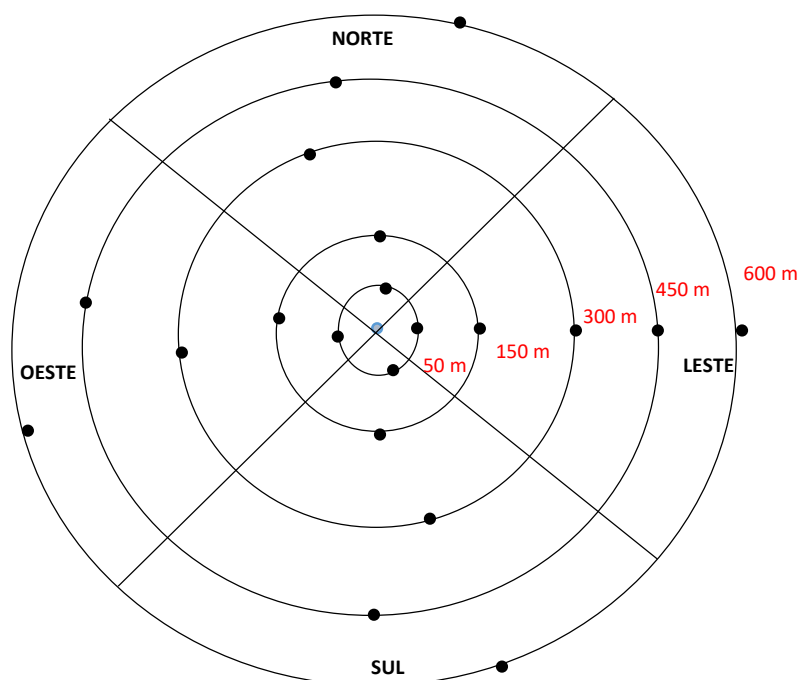


Figura 2- Esquema de pontos de soltura (pontos negros) exemplificando as diferentes distâncias das colônias (ponto azul central) entre as direções cardinais na área urbana e área de cultivo de açaí no experimento de translocação de forrageiras de *Nannotrigona punctata*.

Marcação das abelhas e coleta dos dados

Para realização do experimento de translocação, as entradas das colônias foram vedadas durante período de maior atividade externa (entre 10:00h e 11:00h), baseado em observações durante os primeiros dias de amostragem. Após o fechamento, cada colônia foi rotacionada 180°. Para simular uma entrada, foi colocado um pedaço de cerume da própria colônia em cada caixa, e assim facilitar a observação e captura de abelhas. Após as forrageiras retornarem ao local do ninho o total de 11 abelhas foi capturado em cada colônia para cada ponto de soltura previamente sorteado, totalizando o mínimo de 22 e máximo de 44 abelhas por colônia a cada coleta (Figura 3). As abelhas foram então levadas para uma caixa telada, onde receberam marcação com tinta atóxica para identificar a colônia de origem e a distância de soltura (Figura 3). O número de solturas realizadas durante um dia foi determinado de acordo com o número de forrageiras capturadas durante o pico de atividade externa, obedecendo sempre onze abelhas por colônia em cada ponto. Em cada dia de coleta os pontos eram sorteados para cada direção, de modo que obtivéssemos sempre amostragens de diferentes distâncias em diferentes direções, até completar cinco pontos por direção cardinal totalizando 20 pontos de amostragem.



Figura 3 - A) Captura de forrageiras que retornam ao ninho na entrada falsa de cerume com auxílio de sugador manual; B) Marcação com tinta atóxica das forrageiras de *Nannotrigona punctata* capturadas nas entradas falsas com esquema de cores identificando a colônia e a distância de soltura.

Após a marcação das forrageiras, estas foram colocadas em recipientes fechados, contendo xarope de açúcar, e então foram armazenadas em caixas que impediam o acesso visual ao ambiente externo. Após isto, as abelhas eram deslocadas até os pontos de soltura e então liberadas aproximadamente no mesmo horário. As entradas falsas das colônias foram então observadas, e as abelhas marcadas que retornaram ao ninho em até 90 minutos foram recapturadas e verificadas quanto ao código de cores no tórax, indicativo da colônia de origem e distância de soltura. Foram também anotados durante o momento da soltura das abelhas, a temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e velocidade do vento (m/s) com auxílio de um termo higro-anemômetro digital.

A coleta dos dados foi realizada de maneira alternada de um dia para o outro entre as duas áreas, i.e. amostragem na área urbana e no dia seguinte na área de cultivo (dois dias de amostragem), seguido de um dia de pausa das atividades e, posteriormente mais dois dias de coleta alternados entre as áreas. Totalizaram-se duas amostragens por semana em cada ambiente, de maneira alternada, com o intuito de reduzir o impacto à população dos ninhos com a possível morte de abelhas, principalmente de longas distâncias de soltura e permitir a recuperação em termos populacionais das forrageiras para os demais dias de amostragem. As coletas foram realizadas somente em dias com mais de 24h de intervalo entre a incidência de chuvas.

Análise dos dados

Para entender a relação entre a proporção de abelhas que retornaram ao ninho nas duas áreas estudadas e distância da colônia, temperatura, umidade relativa e velocidade do vento utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM) com distribuição Binomial, após visualização gráfica da normalidade dos resíduos e ausência de diferenças significativas com modelos lineares generalizados mistos, apresentando a colônia como variável aleatória. Para seleção dos modelos que melhor se ajustaram aos dados foi utilizado o comando *ICtab* do

pacote *bbmle*, tomando como parâmetro $dAICc < 2$ e maior *Weight* dentre os modelos (Bolker & R Core Team, 2020). Modelos que se enquadraram nestes parâmetros ($dAICc < 2$) foram comparados através de ANOVA e após não verificar diferenças significativas optou-se por manter o modelo mais simplificado. Para comparar diferenças entre a proporção de forrageiras que retornaram às colônias entre as duas áreas, temperatura na hora da soltura ($^{\circ}C$), umidade relativa do ar na hora da soltura (%) e velocidade do vento na hora da soltura (m/s), utilizou-se o teste não paramétrico de Man-Whitney (Wilcoxon rank sum test). A distância de retorno típica e distância de retorno máxima foram definidas como a distância de soltura onde aproximadamente 50% e 90% das abelhas, respectivamente, foram perdidas (Greenleaf et al., 2007). Todas as análises foram feitas no programa R 4.0.4, adotando o nível de significância de 5% (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Foi marcado um total de 902 forrageiras, soltas a diferentes distâncias na área urbana (490 forrageiras) e área de cultivo de açaí (412 forrageiras). Na área urbana foram recapturadas na entrada das colônias cerca de 20% das forrageiras (100 abelhas), enquanto na área de cultivo aproximadamente 33% das forrageiras marcadas foram recapturadas (138 abelhas).

Tanto em ambiente urbano quanto em área de cultivo, a maior proporção de abelhas recapturadas na entrada das colônias foram principalmente das distâncias de 50m e 150m e decresceu até 600m (Figura 4). Na área urbana aproximadamente 50% das forrageiras em média retornaram de 50m enquanto essa proporção decresceu para 35% com a distância de 150m. Na área de cultivo de açaí, a proporção de abelhas que retornaram foi maior do que o observado no ambiente urbano ($W=732,5$; $p=0,029$), sendo que mais de 50% das forrageiras retornaram em média até 150m do ninho. Aproximadamente 25% das forrageiras soltas a distâncias de 300m e 450m retornaram a colônia, em contraste com a baixa proporção de retorno nas respectivas distâncias no ambiente urbano (Figura 4).

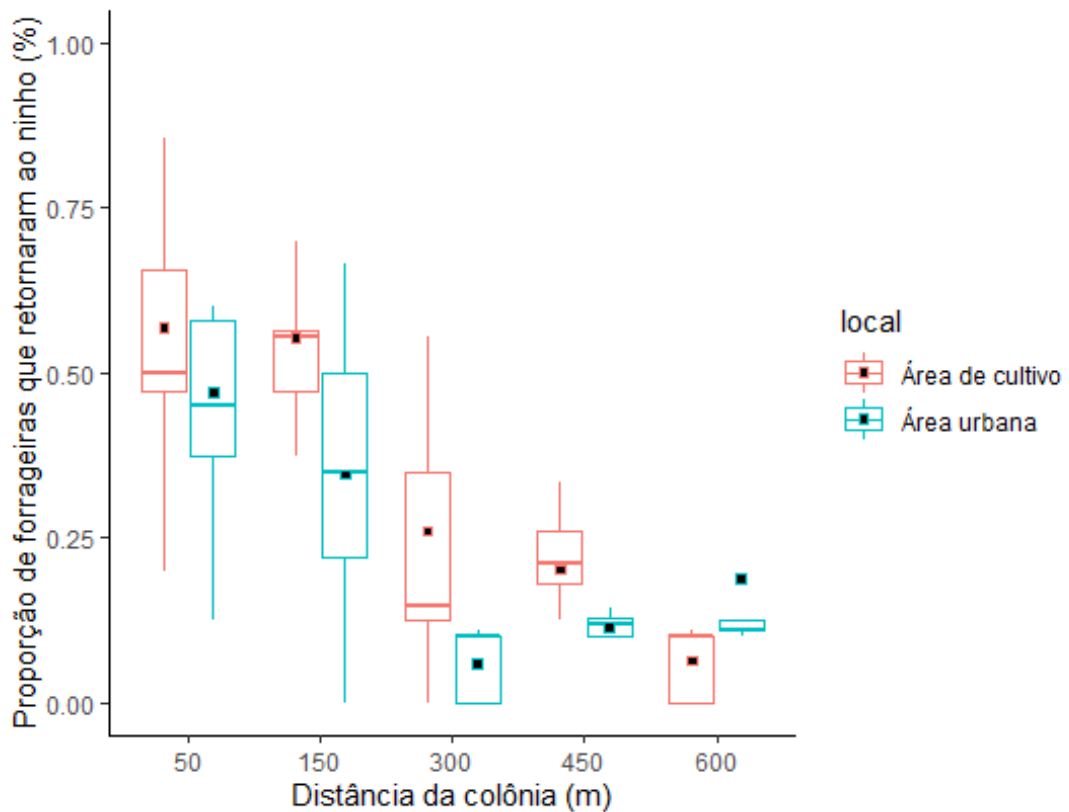


Figura 4 – Comparação entre a proporção de forrageiras de *Nannotrigona punctata* que retornaram ao ninho entre a área urbana e área de cultivo de açaí. Na imagem, a média, mediana e valores mínimo e máximo são representados por pontos em negrito, linha horizontal e linhas verticais do boxplot, respectivamente.

Dessa forma, podemos estimar a distância de retorno típica no ambiente urbano como sendo os primeiros 50m distantes da colônia, enquanto na área de cultivo essa distância se estende até 150m. A distância máxima de retorno na área urbana foi estimada entre 300 e 450m, enquanto na área de cultivo esta área é representada pelas distâncias entre 450m e 600m.

O modelo que melhor explicou a proporção de forrageiras que retornaram ao ninho na área urbana foi representado apenas pela distância da colônia (Modelo 3, $dAICc < 2$ e maior valor de Weight), dessa forma, foi observada relação negativa da proporção de abelhas com o aumento da distância e para cada adição de unidade em metros espera-se que a probabilidade de retorno de abelhas diminua (Tabela 1 e 2; Figura 5).

Tabela 1 - Tabela de seleção de modelos considerando o modelo mais completo com todas as variáveis (modelo global), modelos mais simplificados (remoção de variáveis explicativas) e modelo nulo com seus respectivos valores de dAICc, df (graus de liberdade) e Weight (robustez do modelo). dist= distância da colônia; temp= temperatura na hora da soltura (°C); umid= umidade relativa do ar na hora da soltura (%); vent= velocidade do vento na hora da soltura (m/s).

	dAICc	Df	Weight
Modelo 3 (dist)	0	2	0,306
Modelo 4 (dist+vent)	0	3	0,302
Modelo 2 (dist+temp)	1.9	3	0,120
Modelo 6 (dist+umid)	2,2	3	0,100
Modelo 5 (dist+umid+vent)	2.3	4	0,097
Modelo 1 (dist+temp+umid)	3.8	4	0,046
Modelo global (dist+temp+umid+vent)	4.7	5	0,029
Modelo nulo	81.6	1	<0,001

Tabela 2- Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição binomial explicando a proporção de forrageiras de *Nannotrigona punctata* que retornaram ao ninho na área urbana e área de cultivo de açaí. Em vermelho destaca-se a relação negativa da variável explicativa com a proporção de retorno de forrageiras. dist=distância da colônia (m); umid=umidade relativa na hora de soltura (%).

Área urbana (AIC=152,54)			
	Estimate	Std. Error	P
(Intercept)	0,1805040	0,1951578	0,355
dist	-0,0065076	0,0008464	1,48e-14 ***
Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1			
Área de cultivo (AIC=151,81)			
	Estimate	Std. Error	P
(Intercept)	4,6113002	1,0677072	1,57e-05 ***
dist	-0,0061389	0,0007233	< 2e-16 ***
umid	-0,0721683	0,0193573	0,000193 ***
Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1			

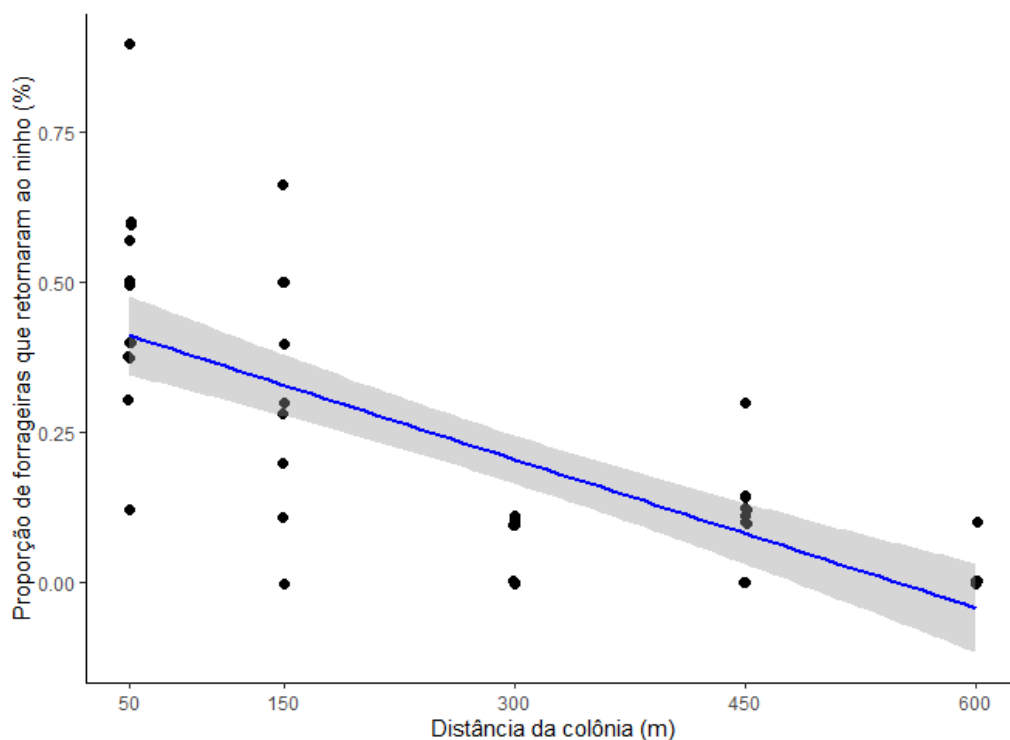


Figura 5- Relação entre distância da colônia e proporção de forrageiras que retornaram ao ninho soltas a diferentes distâncias para a espécie *Nannotrigona punctata* na área urbana. Sombreamento mostra o intervalo de confiança de 95%.

Na Área de cultivo o modelo que melhor explicou a proporção de abelhas que retornaram ao ninho foi representado pela distância da colônia e umidade relativa na hora da soltura (Modelo 6, $dAICc < 2$ e maior valor de Weight). Neste tipo de ambiente além da relação negativa observada entre distância e proporção de abelhas que retornaram ao ninho, também foi verificada relação negativa com a umidade relativa, ou seja, com o aumento da distância e umidade relativa, espera-se que a probabilidade de retorno das forrageiras para as colônias também diminua (Tabela 2 e 3; Figura 6 e 7).

Tabela 3- Tabela de seleção de modelos considerando o modelo mais completo com todas as variáveis (modelo global), modelos mais simplificados (remoção de variáveis explicativas) e modelo nulo com seus respectivos valores de $dAICc$, df (graus de liberdade) e Weight (robustez do modelo). $dist$ = distância da colônia; $temp$ = temperatura na hora da soltura ($^{\circ}C$);

umid= umidade relativa do ar na hora da soltura (%); vent= velocidade do vento na hora da soltura (m/s).

	dAICc	df	Weight
Modelo 6 (dist+umid)	0,0	3	0,343
Modelo 5 (dist+umid+vent)	0,0	4	0,340
Modelo 1 (dist+umid+temp)	1,4	4	0,168
Modelo global (dist+umid+temp+vent)	2	5	0,124
Modelo 2 (dist+temp)	5,3	3	0,024
Modelo 3 (dist)	12,4	2	<0.001
Modelo 4 (dist+vent)	14,5	3	<0.001
Modelo nulo	88,6	1	<0.001

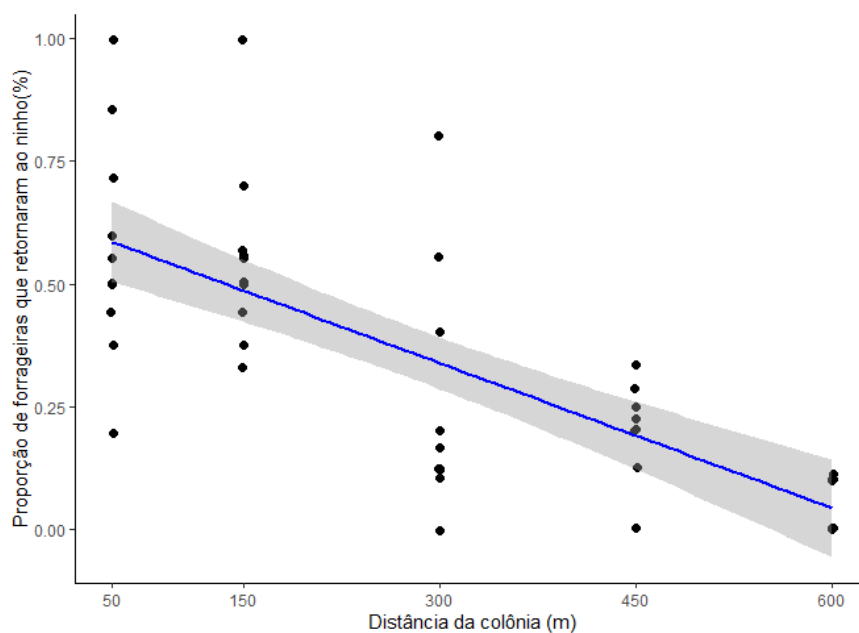


Figura 6- Relação entre distância da colônia e número de forrageiras que retornaram ao ninho soltas a diferentes distâncias para a espécie *Nannotrigona punctata* na área de cultivo de açaí. Sombreamento mostra o intervalo de confiança de 95%.

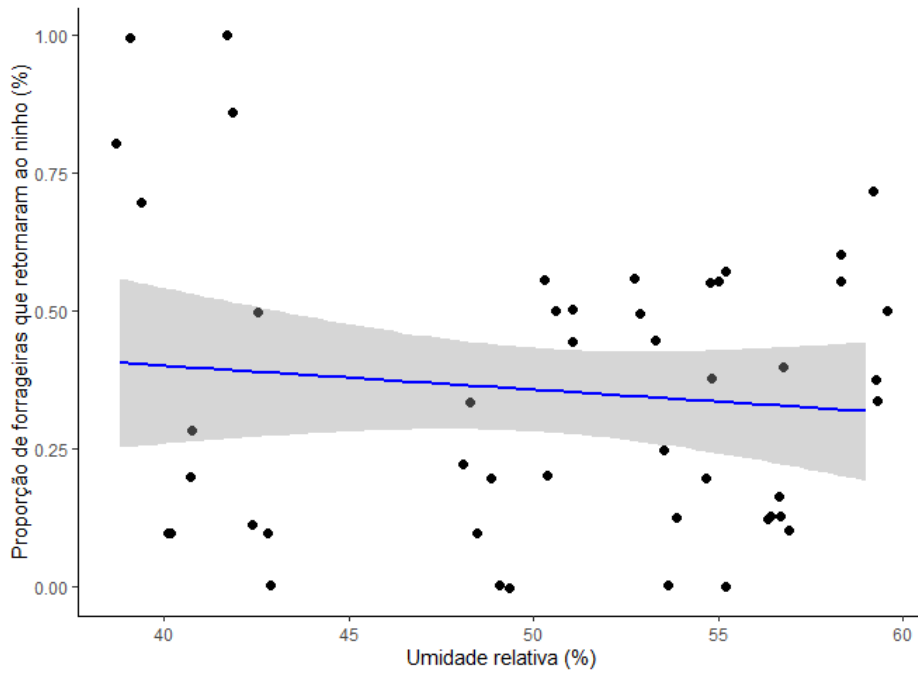


Figura 7 - Relação entre distância da colônia e proporção de forrageiras que retornaram ao ninho soltas a diferentes distâncias para a espécie *Nannotrigona punctata* na Área 2. Sombreamento mostra o intervalo de confiança de 95%.

Em relação às variáveis explicativas utilizadas nos modelos de proporção de retorno de forrageira ao ninho, a umidade relativa foi a única em conjunto com a distância da colônia que mostrou-se relevante na área de cultivo de açaí, sendo diferente entre as áreas ($W= 2238$, $p= 1,236e-09$), apresentando maior flutuação durante a amostragem no ambiente de cultivo (Figura 8). A temperatura também apresentou diferenças entre os dois locais de estudo, ($W= 240$, $p= 8,257e-13$), enquanto velocidade do vento não diferiu entre as duas áreas ($W= 1226$, $p = 0,533$).

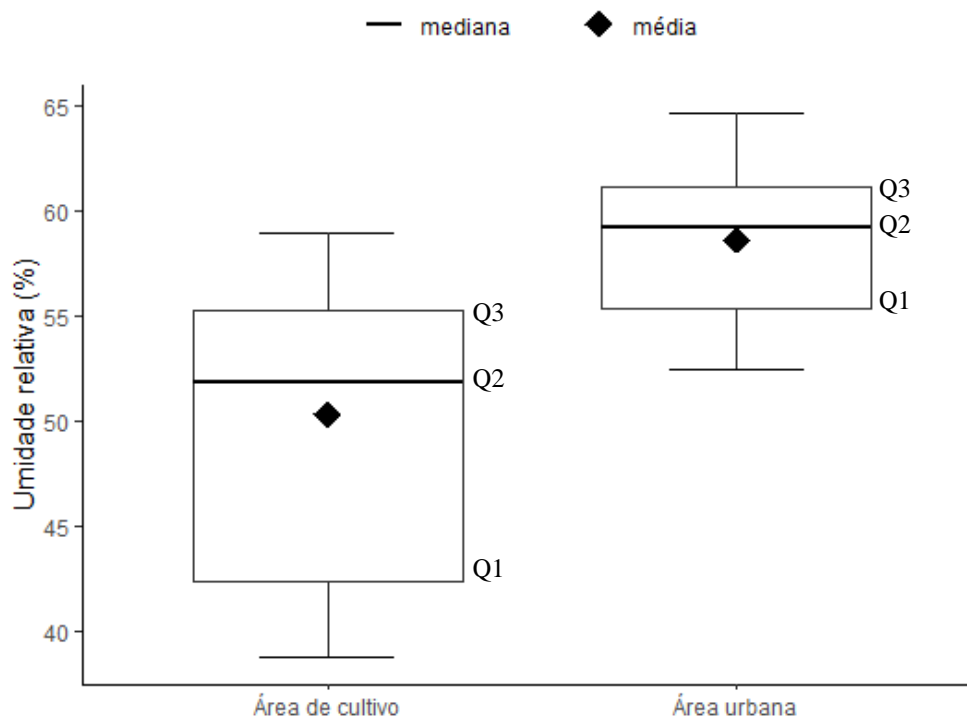


Figura 8 – Comparação da umidade relativa entre a área urbana e área de cultivo de açaí no experimento de translocação de forrageiras de *Nannotrigona punctata*. Na imagem, a média, mediana e valores mínimo e máximo são representados pelo losango em preto, linha escura horizontal e linhas verticais do boxplot, respectivamente. Q1= primeiro quartil, que representa 25% dos dados; Q2 = segundo quartil, que representa a mediana ou 50% dos dados; Q3= terceiro quartil, que representa 75% dos dados. Na área de cultivo de açaí, foi observada maior flutuação da umidade relativa, representada pelo maior intervalo entre quartis (Q1 – Q3).

DISCUSSÃO

Neste trabalho mostramos que *N. punctata* pode apresentar distâncias de retorno típica e máxima diferentes quando consideramos ambiente urbano e ambiente com maior cobertura vegetal. Apesar dos primeiros 50m serem caracterizados por alta taxa de retorno das forrageiras, a distância máxima de retorno foi menor na área urbana do que na área de cultivo. Estas diferenças entre os dois tipos de ambiente podem ser justificadas pela disponibilidade de recurso e capacidade de deslocamento entre as duas áreas (Jha & Kremen, 2013; Kaluza et

al., 2016). Espera-se que a maior escassez seja encontrada em ambiente urbano, tanto em termos de qualidade como de proximidade, além de inúmeras barreiras como ruas, muros e prédios que podem limitar a capacidade de retorno e conseqüentemente diminuir a área de forrageio e deslocamento das abelhas (Garbuzov & Ratnieks, 2014; Andersson et al., 2017; Flitch & Vaidya, 2021).

A distância típica de retorno na área urbana estimada como sendo os primeiros 50m e na área de cultivo a distância de 150m podem ser cruciais para entender como as colônias se adaptam em diferentes paisagens. Acima dessas distâncias, a proporção de abelhas que foi perdida aumentou principalmente no ambiente urbano, sugerindo que a capacidade de procurar novas fontes de recurso é limitada espacialmente, pois condições de escassez podem criar um efeito em cascata, por um lado reduzindo a força de trabalho, e por outro, a distância com que a colônia efetivamente procura alimento e a frequência com que realizam a atividade externa (Eckert et al., 1994). Nesse sentido, é possível que as diferenças observadas, entre a área urbana e área de cultivo, na capacidade de retorno ao ninho de *N. punctata* estejam refletindo a disponibilidade de recurso no ambiente e a facilidade de acesso a esses recursos (Beekman & Ratnieks, 2000; Stabentheiner & Kovac, 2014).

Apesar da menor proporção de retorno das forrageiras ter sido observada na área urbana, este tipo de ambiente também poderia refletir de forma positiva sobre a atividade de forrageio das abelhas (Kaluza et al., 2016). Ambientes urbanos que apresentem jardins com grande variedade de espécies de flores podem incentivar as colônias a forragear longas distâncias (Danner et al., 2016), principalmente em espécies de maior tamanho corporal, restringindo espécies de abelhas de pequeno porte e menor capacidade de deslocamento, a procurarem recurso próximo do ninho (Walther-Hellwig & Frankl, 2000).

Utilizar colônias de abelhas que se adaptam de forma diferente, por exemplo, com relação ao forrageio em paisagens distintas, como é o caso da espécie modelo deste trabalho na qual estimamos uma distância típica de retorno de 50m na área urbana e 150m na área de cultivo, podem dar subsídios à criação de planos de manejo e educação ambiental. Considerando a sensibilidade destes polinizadores e as mudanças ambientais oriundas da atividade humana, este tipo de abordagem permite o incentivo à criação de jardins de pasto apícola dentro das áreas urbanas como áreas de conectividade, que pode contribuir também para a manutenção de outras espécies de polinizadores nestes locais (Lepczyk, et al., 2017).

As distancia máxima de retorno ao ninho em abelhas sociais tem forte relação com medidas de tamanho corporal (Araújo et al., 2004; Greenleaf et al., 2007; Borges et al., 2020) e a distância da colônia (Zurbuchen et al., 2010; Silva et al., 2014), ou seja, em espécies de pequeno tamanho corporal espera-se menor capacidade de retorno ao ninho com o aumento da distância do que espécies maiores. Estimamos para *N. punctata*, uma abelha de pequeno tamanho corporal (aproximadamente 5mm de comprimento) uma distância máxima de retorno entre 450m e 600m na área de cultivo. Esta estimativa é próxima do inferido para outras espécies de abelhas sem ferrão que também apresentam pequeno tamanho corporal, com área de voo estimado em até 1km da colônia (Borges et al., 2020), como a *Tetragonula carbonaria* (Smith, 1854) que apresenta uma distância máxima de retorno estimada em 712m (baseada em experimento de translocação) (Smith et al., 2016) e *Nannotrigona testaceicornis* Lepeletier, 1836, que apresenta uma estimativa de distância de voo de 600-900m (baseado em estimativas do tamanho corporal) (van Nieuwstadt & Ruano Iraheta 1996; Araújo et al., 2004). Por outro lado, espécies de maior tamanho corporal apresentam maior capacidade de deslocamento e conseqüente maior capacidade de retorno ao ninho, como foi visto para a abelha sem ferrão *Melipona fasciculata* que tem a capacidade de retorno até 10km da colônia (Nunes-Silva et al., 2020) e *A. mellifera* que podem apresentar uma área de forrageio (e capacidade de retorno) estimada em mais de 5km (Beekman & Ratnieks, 2000).

A relação negativa entre a proporção de abelhas que retornam ao ninho e a distância da colônia foi a principal variável explicativa dos modelos. Padrões similares têm sido registrados em outros trabalhos utilizando tanto métodos de translocação (Zurbuchen et al., 2010; Silva et al., 2014), quanto alimentadores artificiais (Kuhn-Neto et al., 2009; Silva et al., 2014) e, mais recentemente monitoramento com chips de radio frequência (Nunes-Silva et al., 2020; Costa et al., 2021). Como as abelhas utilizam diversos mecanismos de orientação no meio externo para encontrar o caminho de volta até a colônia, baseando-se em pistas visuais, memória ou trilhas de cheiro (Nieh, 2004), estes elementos podem tornar-se menos efetivos a longas distâncias, provavelmente pela menor frequência que as forrageiras exploram estas áreas (Danner, et al., 2016; Redhead, et al., 2016).

Apesar das áreas urbanas, consideradas ambientes heterogêneos, poderem oferecer maiores condições de orientação para as abelhas explorarem maiores distâncias (Collet et al., 2013), a distribuição de recursos e barreiras como muros e prédios podem ser elementos chaves para entender como estes insetos se movimentam nestes locais (Bhattacharya et al., 2003; Garbuzov & Ratnieks, 2014). Na área urbana foi observada a menor capacidade de

retorno das forrageiras, com maior dispersão entre os pontos nos primeiros 150 metros distante da colônia (Figura 7), sugerindo que a direção de soltura das abelhas também pode ser importante para explicar a capacidade de retorno, e mais estudos devem ser conduzidos para testar essa hipótese.

Esperávamos que a temperatura e velocidade do vento na hora da soltura fossem importantes para explicar a capacidade de retorno das forrageiras, principalmente em ambiente urbano. Dentro das cidades, o aumento da temperatura e incidência de radiação solar podem causar desidratação e superaquecimento das abelhas durante atividade externa, principalmente quando as abelhas estão mais longe da colônia (Heard & Hendrikz, 1993; Burdine & McCluney, 2019). A velocidade do vento também pode afetar negativamente a atividade de forrageio (Hennessy et al., 2020), sendo mais acentuado em espécies pequenas que apresentam dificuldades em se deslocar grandes distâncias. No entanto, somente na área de cultivo de açaí, além da distância da colônia, a umidade relativa na hora de soltura também foi importante para explicar a proporção de abelhas que retornaram ao ninho. Este tipo de relação pode ser devido à maior flutuação observada desta variável observado durante a amostragem na área de cultivo (Figura 8). Alternativamente, acreditamos que a relação negativa da umidade relativa e a capacidade de retorno pode estar relacionada com a incidência de chuvas ao final de algumas amostragens, que aconteceram após mudanças na luminosidade do ambiente com o aparecimento de nuvens. Estes fatores em conjunto com as maiores distâncias de soltura da colônia podem ter dificultado o retorno das abelhas, e com isso, ressaltamos que uma abordagem experimental deveria ser utilizada para confirmar nossas suposições.

Concluimos que as colônias de *N. punctata* podem apresentar distâncias típica e máxima de forrageio diferentes entre as áreas, principalmente devido a disponibilidade de recurso e barreiras ao deslocamento entre as paisagens, como prédios e muros encontrados nas áreas urbanas. Embora as abelhas tenham maior capacidade de retorno em ambientes com maiores coberturas vegetais (Costa et al., 2021), além da distância da colônia, a direção que as abelhas procuram recursos também pode ser importante para explicar o sucesso de retorno ao ninho em áreas urbanas. Nesse contexto, sugerimos mais estudos sobre a capacidade de retorno de abelhas sociais considerando as direção de soltura e como as diferentes barreiras podem alterar o sucesso de retorno ao ninho dentro de uma mesma paisagem.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer à Universidade Federal do Pará, em especial ao meu orientador Felipe Andrés León Contrera pelo apoio logístico e estrutural para a realização deste trabalho. Gostaria de agradecer também à Bárbara Lopes pela organização e planejamento das coletas, bem como à Kamila Leão, Hayron Kalil, Lucas Bernardes, Antônio Costa, Álex Souza e Yasmim Gomes, membros do Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas da Universidade Federal do Pará (LABEE), que ajudaram na execução dos experimentos de translocação. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e faz parte do Projeto intitulado “Estrutura da Paisagem e Abelhas sem ferrão – Efeitos sobre a coleta de recursos alimentares e a dinâmica das colônias e indivíduos” apoiado pela Associação Brasileira de Estudos das Abelhas, Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovações e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), projeto 400585/2018-9.

REFERÊNCIAS

Andersson, P.; Koffman, A.; Sjödin, N. E.; Johansson, V. 2017. Roads may act as barriers to flying insects: species. *Nature Conservation* 18, 41–59. doi: 10.3897

Araújo, E. D.; Costa, M.; Chaud-Netto, J.; Fowler, H.G. 2004. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Brazilian Journal of Biology* 64, 563–568.

Balfour, N. J.; Fensome, K. A.; Samuelson, E. E. W.; Ratnieks, F. L. W. 2015. Following the dance: Ground survey of flowers and flower-visiting insects in a summer foraging hotspot identified via honey bee waggle dance decoding. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 213, 265–271.

Bhattacharya, M.; Primack, R.; Gerwein, J. 2003. Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area? *Biological Conservation* 109 (1), 37-45. doi: 10.1016/S0006-3207(02)00130-1

Borges, R. C.; Padovani, K.; Imperatriz-Fonseca, V. L.; Giannini, T. C. 2020. A dataset of multi-functional ecological traits of Brazilian bees. *Sci Data* 7, 120. doi: 10.1038/s41597-020-0461-3

Beekman, M.; Ratnieks, F. L. W. 2000. Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology*, 14 (4), 490–496. doi:10.1046/j.1365-2435.2000.00443.x

Ben Bolker; R Development Core Team. 2020. bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation. R package version 1.0.23.1. <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>

Birdshire, K. R.; Carper, A. L.; Briles, C. E. 2020. Bee community response to local and landscape factors along an urban-rural gradient. *Urban Ecosystems* 23, 689–702. doi: 10.1007/s11252-020-00956-w

Burdine, J. D.; McCluney, K. E. 2019. Differential sensitivity of bees to urbanization-driven changes in body temperature and water content. *Scientific Reports* 9 (1). doi:10.1038/s41598-018-38338-0

Camargo, J. M. F.; Vit, P. 2013. Historical Biogeography of the Meliponini (Hymenoptera, Apidae, Apinae) of the Neotropical Region, in: Vit, P.; Pedro, S. R. M.; Roubik, D. W. (Eds.) *Pot-Honey: a legacy of stingless bees*. Springer New York Heidelberg Dordrecht London, p 19-34.

Collett, M.; Chittka, L.; Collett, T. S. 2013. Spatial Memory in Insect Navigation. *Current Biology*, 23 (17), R789–R800. doi:10.1016/j.cub.2013.07.020

Costa, L. 2019. Guia Fotográfico de Identificação de Abelhas sem Ferrão, para resgate em áreas de supressão florestal. Instituto Tecnológico Vale (ITV), Belém PA, 99p. Disponível em: <http://www.itv.org/publicacao/guia-fotografico-de-identificacao-de-abelhas-sem-ferrao-para-resgate-em-areas-de-supressao-florestal/>. Acessado em: janeiro/2021.

Costa, L.; Nunes-Silva, P.; Galaschi-Teixeira, J. S.; Arruda, H; Veiga, J. C.; Pessin, G.; de Souza, P.; Imperatriz-Fonseca, V. L. 2021. RFID-tagged amazonian stingless bees

confirm that landscape configuration and nest re-establishment time affect homing ability. *Insectes Sociaux*. doi: 10.1007/s00040-020-00802-4

Couvillon, M.J.; Schürch, R.; Ratnieks, F. L. W. 2014. Waggle Dance Distances as Integrative Indicators of Seasonal Foraging Challenges. *PLOS ONE*, 9, e93495.

Danner, N.; Molitor, A. M.; Schiele, S.; Härtel, S.; Steffan-Dewenter, I. 2016. Season and landscape composition affect pollen foraging distances and habitat use of honey bees. *Ecological Applications*, 26 (6), 1920–1929. doi:10.1890/15-1840.1

Eckert, C. D.; Winston, M. L.; Ydenberg, R. C. 1994. The relationship between population size, amount of brood, and individual foraging behaviour in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Oecologia*, 97(2), 248–255. doi:10.1007/bf00323157

Ferreira, P. A.; Boscolo, D.; Carvalheiro, L. G.; Biesmeijer, J. C.; Rocha, P. L. B.; Viana, B. F. 2015. Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landscape Ecology*, 30 (10), 2067–2078. doi:10.1007/s10980-015-0231-3

Fritch, G.; Vaidya, C. 2021. Roads pose a significant barrier to bee movement, mediated by road size, traffic and bee identity. *Journal of Applied Ecology*, 58, 1177-1186. doi:10.1111/1365-2664.13884

Garbuzov, M.; Ratnieks, F. L. W. 2014. Lattice fence and hedge barriers around an apiary increase honey bee flight height and decrease stings to people nearby. *Journal of Apicultural Research* 53 (1): 67-74. Doi:10.3896/IBRA.1.53.1.06

Garbuzov, M.; Schürch, R.; Ratnieks, F. L. W. 2015. Eating locally: dance decoding demonstrates that urban honey bees in Brighton, UK, forage mainly in the surrounding urban area. *Urban Ecosystems* 18, 411– 418.

Giannini, T. C.; Boff, S.; Cordeiro, G. D.; Cartolano Jr., E. A.; Veiga, A. K.; Imperatriz-Fonseca, V. L.; Saraiva, A. M. 2015. Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. *Apidologie*, 46, 209–223.

Gomes, R. L. C.; Menezes, C.; Contrera, F. A. L. 2015. Worker longevity in an Amazonian *Melipona* (Apidae, Meliponini) species: effects of season and age at foraging onset. *Apidologie* 46, 133–143.

Gordon Fitch, G.; Vaidya, C. 2021. Roads pose a significant barrier to bee movement, mediated by road size, traffic and bee identity. *Journal of Applied Ecology*, 58 (6), 1177-1186.

Goulson, D.; Stout, J. C. 2001. Homing ability of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 32 (1), 105–111. doi:10.1051/apido:2001115

Greenleaf, S. S.; Williams, N. M.; Winfree, R.; Kremen, C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596.

Heard, T. A.; Hendrikz, J. K. 1993. Factors Influencing Flight Activity of Colonies of the Stingless Bee *Trigona-Carbonaria* (Hymenoptera, Apidae). *Australian Journal of Zoology* 41 (4), 343. doi:10.1071/zo9930343

Hennessy, G.; Harris, C.; Eaton, C.; Wright, P.; Jackson, E.; Goulson, D.; Ratnieks, F. F. L. W. 2020. Gone with the wind: effects of wind on honey bee visit rate and foraging behaviour. *Animal Behaviour* 161, 23–31. doi:10.1016/j.anbehav.2019.12.018

Hilário, S. D.; Imperatriz-Fonseca, V. L.; Kleinert, A. G. 2001. Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (*in litt*) (Apidae, Meliponinae). *Revista Brasileira de Biologia* 61, n. 2, 191-196.

Jha, S.; Kremen, C. 2013. Resource diversity and landscape-level homogeneity drive native bee foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (2), 555–558. doi:10.1073/pnas.1208682110

Kaluza, B. F.; Wallace, H.; Heard, T. A.; Klein, A.-M.; Leonhardt, S. D. 2016. Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. *Ecology and Evolution*, 6 (5), 1304–1316. doi:10.1002/ece3.1941

Kuhn-Neto, B.; Contrera, F. A. L.; Castro, M. S.; Nieh, J. C.; Silva, A.G.; Pinto, R. S.; Contrera, F. A. L.; Albuquerque, P. M. C.; Rêgo, M. M. C. 2009. Long distance foraging and recruitment by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. *Apidologie* 40, 472–480.

Lepczyk, C. A.; Aronson, M. F. J.; Evans, K. L.; Goddard, M. A.; Lerman, S. B.; MacIvor, J. S. 2017. Biodiversity in the City: Fundamental Questions for Understanding the Ecology of Urban Green Spaces for Biodiversity Conservation. *BioScience*, 67 (9), 799–807. doi:10.1093/biosci/bix079

Mayes, D. M.; Bhatta, C. P.; Shi, D.; Brown, J. C.; Smith, D. R. 2019. Body Size Influences Stingless Bee (Hymenoptera: Apidae) Communities Across a Range of Deforestation Levels in Rondônia, Brazil. *Journal of Insect Science* 19 (2), 23, 1–7 doi: 10.1093/jisesa/iez032

Michener, C. D. 2013. The Meliponini, in: Vit, P., Pedro, S. R. M. & Roubik, D. W. (Eds.) *Pot-Honey: a legacy of stingless bees*. Springer New York Heidelberg Dordrecht London. p. 03-18.

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*. São Paulo: Ed. Nogueirapis, 446 pp.

Nunes-Silva, P.; Hrcir, H.; Guimarães, J. T. F.; Arruda, H.; Costa, L.; Pessin, G. Siqueira, J. O.; de Souza, P.; Imperatriz-Fonseca, V. L. 2018. Applications of RFID technology on the study of bees. *Insectes Sociaux*. doi:10.1007/s00040-018-0660-5

Nunes-Silva, P.; Costa, L.; Campbell, A. J.; Arruda, H.; Contrera, F. A. L.; Teixeira, J. S. Gomes, R. L. C.; Pessin, G.; Pereira, D. S.; Sousa, P.; Imperatriz-Fonseca, V. L. 2020. Radiofrequency identification (RFID) reveals long-distance flight and homing abilities of the stingless bee *Melipona fasciculata*. *Apidologie*. doi:10.1007/s13592-019-00706-8

Pedro, S. R. M. 2014. The Stingless Bee Fauna In Brazil (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology* 61 (4), 348-354.

Pope, N. S.; Jha, S. 2018. Seasonal Food Scarcity Prompts Long-Distance Foraging by a Wild Social Bee. *The American Naturalist* 191 (1), 45–57. doi:10.1086/694843

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistica computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Redhead, J. W.; Dreier, S.; Bourke, A. F. G.; Heard, M. S.; Jordan, W. C.; Sumner, S.; Wang, J.; Carvell, C. 2016. Effects of habitat composition and landscape structure on worker foraging distances of five bumble bee species. *Ecological Applications* 26 (3), 726-739. doi: 10.1890/15-0546

Rueppell, O.; Kaftanoglu, O.; Page Jr., R. E. 2009. Honey bee (*Apis mellifera*) workers live longer in small than in large colonies. *Experimental Gerontology* 44, 447 – 452.

Silva, A. G.; Pinto, R. S.; Contrera, F. A. L.; Albuquerque, P. M. C.; Rêgo, M. M. C. 2014. Foraging distance of *Melipona subnitida* Ducke (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology* 61, 494–501.

Slaa, E.J.; Sánchez Chaves, L. A.; Malagodi-Braga, K. S.; Hofstede, F. E. 2006. Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie* 37, 293-315. doi: 10.1051/apido:2006022

Smith, J. P.; Heard, T. A.; Beekman, M.; Gloag, R. 2016. Flight range of the Australian stingless bee *Tetragonula carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). *Austral Entomology* 56 (1), 50–53. doi:10.1111/aen.12206

Steffan-Dewenter, I.; Kuhn, A. 2003. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270, 569–575.

Steffan-Dewenter, I.; Tschardt, T. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121, 432–440. doi: 10.1007/s004420050949

Stabentheiner, A.; Kovac, H. 2014. Energetic Optimisation of Foraging Honeybees: Flexible Change of Strategies in Response to Environmental Challenges. *PLOS ONE* 9 (8), e105432. doi:10.1371/journal.pone.0105432

Vanbergen A; Insect Pollinators Initiative. 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11 (5), 251–259.

Van Nieuwstadt, M. G. L.; Ruano Iraheta, C. E. 1996. Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 27 (4), 219–228. doi:10.1051/apido:19960404

Veiga, J. C.; Menezes, C.; Venturieri, G. C.; Contrera, F. A. L. 2013. The bigger, the smaller: relationship between body size and food stores in the stingless bee *Melipona flavolineata*. *Apidologie* 44 (3), 324-333. doi: 10.1007/s13592-012-0183-4

Waddington, K. D. 1980. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. *Oecologia* 44, 199–204. doi: 10.1007/BF00572680

Walther-Hellwig, K; Frankl, R. 2000 Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae), in an agricultural landscape. *Journal of Applied Entomology* 124, 299–306. doi: 10.1046/j.1439-0418.2000.00484.x

Wells, T.; Wolf, S.; Nicholls, E.; Groll, H.; Lim, K. S.; Clark, S. J.; Swain, J.; Osborne, J. L.; Haughton, A. J. 2016. Flight performance of actively foraging honey bees is reduced by a common pathogen. *Environmental Microbiology Reports* 8 (5), 728–737.

Zurbuchen, A.; Landert, L.; Klaiber, J.; Müller, A.; Hein, S.; Dorn, S. 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation* 143 (3), 669–676. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.003

CONCLUSÃO GERAL

As abelhas sociais são importantes polinizadores em ambientes naturais e cultivados e, por conta disso, são utilizadas no comércio de polinizadores visando a produção de alimentos. Apesar de sua importância, por serem forrageiras centrais, ou seja, realizam atividade externa para coletar recursos e retornam ao ninho que se encontra fixo no ambiente, estas abelhas acabam sendo afetadas pelos principais problemas ecológicos gerados pela atividade humana, como as queimadas, fragmentação de habitats e substituição de ambientes naturais por monoculturas. Com isso, nos últimos anos, populações inteiras destes polinizadores desapareceram ao redor do mundo, devido a escassez de recursos florais, doenças, poluição e mudanças climáticas. Nesse contexto, estudar os aspectos da biologia básica, como a longevidade e atividade de forrageio, tem o objetivo de fornecer informações base sobre a história de vida e a capacidade destes insetos em se adaptar às diferentes paisagens ao longo do tempo. Estas informações podem ser utilizadas para criação de planos de manejo e conservação de polinizadores, em virtude das constantes mudanças nas paisagens e a diminuição das áreas verdes responsáveis por sustentar as populações de abelhas.

No primeiro capítulo, utilizamos o monitoramento por chips RFID para investigar a longevidade de operárias de *M. flavolineata* e o impacto da atividade de forrageio, especificamente a idade de início de forrageio, número de voos e tempo total de forrageio, sobre a sobrevivência dessas abelhas. Sabemos que a longevidade das operárias está relacionada às atividades que estes insetos realizam durante toda sua vida, em especial às atividades realizadas fora do ninho. Concluímos que o tempo total de forrageio das abelhas pode ser utilizado como melhor *proxy* para a intensidade de atividade externa, pois reflete melhor o tempo de exposição ao ambiente. O número de voos que uma abelha realiza pode significar o sucesso de uma forrageira em explorar uma fonte de recurso, principalmente próximo do ninho, o que contradiz teorias de desgaste mecânico e fisiológico e o aumento da mortalidade. Vimos que a idade de início de forrageio foi a variável que melhor explicou a longevidade das abelhas e, fatores ambientais ou atividades relacionadas à atividade humana que possam retardar ou acelerar esse início da atividade externa, podem afetar a sobrevivência dos indivíduos da colônia. Nossos resultados contribuem para o conhecimento da longevidade natural de abelhas sem ferrão em caixas de criação vertical, que pode ser utilizada como uma estimativa do padrão de longevidade que acontece na natureza. Além disso, sugerimos utilizar medidas de intensidade de atividade externa, como o número de voos, no nível de indivíduo,

como um parâmetro de sucesso na coleta de recursos no ambiente, principalmente para responder questões sobre disponibilidade de alimento próximo do ninho. Este tipo de informação pode ser utilizado pelos criadores de abelhas como critério para fornecer alimentação adicional às colônias com dificuldade em encontrar recurso florais próximos, embora mais estudos sejam necessários para fortalecer nossas suposições.

No segundo capítulo, focamos na capacidade das abelhas retornarem ao ninho e como esta característica, relacionada à atividade externa, pode variar ao longo do tempo. A atividade externa consiste geralmente em deixar o ninho pra procurar alimento ou materiais de construção e posterior retorno à colônia. Dessa forma, a distância de forrageio nos diferentes ambientes pode garantir a sobrevivência das abelhas, pois permite acessar fontes de recursos a longas distâncias que encontram-se espalhados entre as paisagens. Dados sobre a área de forrageio são conhecidos para muitas espécie através de inferências utilizando alimentadores artificiais, experimentos de translocação (captura/recaptura) e estimativas baseadas em tamanho coporal, porém, que não abordam diferente contextos, como variações na capacidade de retorno ao longo do tempo ou entre paisagens. Neste sentido, investigamos através da captura e recaptura, a capacidade de retorno ao ninho da espécie de abelha sem ferrão tropical *S. aff. postica*, na transição entre período chuvoso e seco amazônico. Definimos a distância máxima e típica de retorno ao ninho ao longo dos meses, mostrando também que as mudanças na capacidade de retorno dessas abelhas acompanham a sazonalidade dos recursos entre as estações seca e chuvosa. Com base nisso, sugerimos que medidas relacionadas ao maior sucesso da colônia no ambiente, como a distância típica de retorno (limiar de distância), possam ser utilizadas como mais apropriadas para estimar a área de forrageio real das espécies de abelhas. Nossos resultados contribuem para o melhor entendimento de como as forrageiras de *S. aff postica* exploram o ambiente, em detrimento das variações sazonais dos recursos e assim indicando períodos de maior escassez para as colônias, que podem ser utilizados como momentos chave para fornecer alimentação adicional necessária a sobrevivência dessas abelhas.

Por fim, no terceiro capítulo também investigamos a capacidade de retorno ao ninho de forrageiras da abelha sem ferrão *N. punctata*, neste caso, considerando duas diferentes paisagens, sendo elas uma na área urbana e outra em área de cultivo de açaí na região amazônica. Ambientes urbanos também podem oferecer condições para a sobrevivência das abelhas, no entanto, limitando espécies com pequena capacidade de deslocamento devido maior escassez de alimento e dificuldade de procurar recurso a longas distâncias. Nossos

resultados mostraram diferenças na distância de retorno típica e máxima entre as áreas amostradas, sendo a maior probabilidade de retorno observada na área de cultivo, sugerindo que as condições no ambiente urbano como distribuição irregular dos recursos, barreiras ao deslocamento, e a direção de soltura possam ser elementos importantes pra entender a redução na capacidade de retorno das abelhas entre os ambientes. Além disso, a exposição às variáveis ambientais que podem causar a morte, como o calor, o vento e a chuva, podem fazer com que as forrageiras optem por procurar recursos próximo do ninho. Estes resultados fornecem relevante interpretação de como as abelhas se adaptam em diferentes paisagens, reduzindo sua capacidade de retorno e provavelmente a distância de forrageio. Sugerimos estudos sobre a capacidade de retorno em diferentes ambientes considerando as direções de soltura e a investigação de como as barreiras na paisagem podem influenciar a capacidade de retorno dessas abelhas ao ninho.

ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O DOUTORADO

Campbell, A. J.; Gomes, R. L. C.; da Silva, K. C.; Contrera, F. A. L. 2019. Temporal variation in homing ability of the neotropical stingless bee *Scaptotrigona aff. postica* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Apidologie*. doi:10.1007/s13592-019-00682-z

Nunes-Silva, P.; Costa, L.; Campbell, A. J.; Arruda, H.; Contrera, F. A. L.; Teixeira, J. S. Gomes, R. L. C.; Pessin, G.; Pereira, D. S.; Sousa, P.; Imperatriz-Fonseca, V. L. 2020. Radiofrequency identification (RFID) reveals long-distance flight and homing abilities of the stingless bee *Melipona fasciculata*. *Apidologie*. doi:10.1007/s13592-019-00706-8