

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**FORRAGEIO DE OPERÁRIAS DE *Tetragonisca fiebrigi*  
(APIDAE; MELIPONINI): POTENCIAL DE OBTENÇÃO  
DE RECURSOS E POLINIZAÇÃO**

Tatiana Guterres Kaehler

**TESE DE DOUTORADO**

**PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
Av. Ipiranga 6681 - Caixa Postal 1429  
Fone: (051) 3320-3500  
CEP 90619-900 Porto Alegre - RS  
Brasil**

**2017**

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL  
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**FORRAGEIO DE OPERÁRIAS DE *Tetragonisca fiebrigi* (APIDAE;  
MELIPONINI): POTENCIAL DE OBTENÇÃO DE RECURSOS E  
POLINIZAÇÃO**

Tatiana Guterres Kaehler  
Orientadora: Profa. Dra. Betina Blochtein

TESE DE DOUTORADO  
PORTO ALEGRE - RS - BRASIL

2017

## Sumário

AGRADECIMENTOS .....	IV
RESUMO .....	VI
ABSTRACT .....	VII
APRESENTAÇÃO.....	VIII
CAPÍTULO 1 .....	12
Interferência de fatores bióticos e abióticos no forrageio de operárias de <i>Tetragonisca fiebrigi</i> (Apidae: Meliponini) em fontes alimentares .....	13
CAPÍTULO 2 .....	44
Distância de voo e forrageio de <i>Tetragonisca fiebrigi</i> (Apidae: Meliponini) em resposta a diferentes concentrações de açúcar no recurso alimentar .....	45
Considerações finais .....	65

Em memória a minha mãe Eliane Guterres Kaehler e minha avó Maria  
Dalila Garra Guterres, pelo eterno apoio mesmo em outro plano.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus pela vida e iluminação nas minhas escolhas que me levaram a este doutorado.

Agradeço ao meu marido, Luciano de Jesus Alves, que me incentiva a conquistar meus sonhos e me apoia em todas as escolhas.

Agradeço ao meu filho, Raul Kaehler Alves, que foi a maior surpresa e presente do doutorado, por toda a paciência e carinho quando não pude brincar ou dar a atenção que ele queria.

Agradeço especialmente aos meus sogros Olga de Jesus Alves e Ênio Celso Alves por todo carinho e dedicação ao cuidarem do Raul, sempre me apoiando e me tranquilizando para que eu pudesse cumprir com todas as etapas do doutorado.

Agradeço a minha grande amiga e irmã Tatiana Krzyk pelas inúmeras vezes em que ouviu meus desabaços, sempre tendo uma palavra otimista e carinhosa.

Agradeço a minha orientadora Dra. Betina Blochtein pelo carinho, paciência e companheirismo nesta jornada, além de toda dedicação e empenho para que tudo saísse da melhor forma possível.

Agradeço ao meu pai José Wagner Maciel Kaehler pelo eterno apoio, sempre buscando prover a melhor educação e incentivando a minha carreira científica.

Agradeço a minha avó Celina Maciel Kaehler por toda a torcida e apoio, sempre rezando e pedindo que tudo desse certo.

Agradeço a toda a minha família, em especial a Cristiano Guterres Kaehler, Laura Heemann, Stela Maris Kaehler, Rosane Garra Guterres, Rejane Moraes Batista, Rubens Guarda, Fernando Kaehler Guarda, Luciana Kaehler Guarda, Paula Guterres Kersten, Fernanda Guterres Kersten, Leocadia Dewes, João Batista Garra Guterres e João Pedro Guterres pelo apoio nesta caminhada e pela compreensão todas as vezes que estive ausente.

Agradeço a minha amiga, colega e coautora Rosana Halinski por toda ajuda, discussões, análises e ombro amigo nas horas mais importantes.

Agradeço imensamente ao Prof. Felipe Contrera, que além de sua dedicação como coautor foi de uma gentileza imensurável, sempre pronto para ajudar quando fosse preciso.

Agradeço aos meus estagiários Arthur Silveira e Luísa Mello pelo auxílio no trabalho de campo e de laboratório, sempre empenhados em fazer o melhor mesmo quando eu não pude estar presente.

Aos professores Dr. Júlio César Bicca-Marques, Dr. Nelson Ferreira Fontoura e Guendalina Oliveira pelas críticas construtivas e apoio nas etapas do doutorado e aos

demais professores do Programa de Pós-Graduação em Zoologia pelos ensinamentos durante as disciplinas.

Agradeço aos meus colegas e ex-colegas do Laboratório de Entomologia pelo apoio e incentivo à pesquisa: Andressa Dorneles, Ana Carolina Ries, Jenifer Ramos, Patrick Santos, Fernanda Carvalho, Caroline Vicari, Guilherme Müller, Daniela Marques, Charles dos Santos, Patrícia Nunes, Daniel Dornelles Guidi e Suzane Hilgert-Moreira.

A todos os meus amigos que me apoiaram a seguir meu sonho em especial a Rafael Abdalla, Clarissa Marin, Tachmir Porto, Tanilene Persh, Alini Pereira, Liana Johann, Maria da Graça Coiro, Renata Brito, Daniel Paiva, Sídia Witter, Gerti Brum e Andréia Simioni.

Agradeço a todos os funcionários do Museu de Ciências e Tecnologia pelo apoio logístico, em especial ao Juliano Romanzini e Fabrício Zaltzman.

Agradeço ao meliponicultor Sr. Aúreo Flores e Prof. Aroni Sattler, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, que gentilmente emprestaram suas colônias de abelhas para os experimentos.

A Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul e Jardim Botânico pela permissão para a realização dos experimentos na área do Parque e ao funcionário Sr. Ari Delmo Nilson e todo o pessoal da botânica, pelo apoio durante o período de campo e pelo cuidado que tiveram com as colmeias e viabilização da pesquisa.

A CAPES pela concessão da bolsa de doutorado que tornou possível esta jornada.

## RESUMO

Nas abelhas o voo de forrageio pode influenciar as características espaciais das interações na comunidade, as quais têm consequências em níveis ecossistêmicos, como na transferência de nutrientes, dispersão de sementes e polinização. O serviço de polinização efetuado pelas abelhas, além de influenciar na reprodução de plantas, afeta positivamente cerca de 90% de 107 culturas globais. Um dos componentes fundamentais para entender a persistência de populações e as interações entre as espécies é o raio de forrageio das abelhas, o qual pode ser determinante para a dinâmica de população, estrutura genética e história de vida. Diante disto, o presente trabalho objetivou analisar o forrageio de *Tetragonisca fiebrigi* (Schwarz, 1938) utilizando alimentadores artificiais. Foi avaliado o aprendizado das operárias ao alimentador, a relação entre a taxa de visitação e a qualidade dos recursos alimentares ofertados e a influência dos fatores meteorológicos no forrageio. Os experimentos foram realizados no Jardim Botânico de Porto Alegre, RS, Brasil, no período de dezembro de 2014 a abril de 2015 e de novembro a dezembro de 2016. Para analisar o aprendizado das abelhas em relação ao alimentador, durante dois dias, o recurso era disponibilizado na entrada da colônia e número de visitas de operárias era contabilizado a cada hora. Também foi analisada influência dos fatores meteorológicos em relação a distância máxima alcançada pelas operárias e ainda em relação a taxa de visitação no alimentador artificial. Para analisar a distância de voo da espécie, o alimentador era disposto próximo da entrada da colmeia e, a partir da visitação de abelhas, era movido a cada 30 min em 30m, 50m, 100m, 150m e assim sucessivamente até a distância máxima com forrageamento de operárias. Para analisar a relação da qualidade do recurso com a taxa de visitação foram dispostos, simultaneamente, em frente a cada colônia alvo cinco alimentadores contendo soluções de sacarose com diferentes concentrações (10, 20, 30, 40, 50%). Estes alimentadores eram distanciados em intervalos de 10 m e o número de visitas era contabilizado em cada distância por 30 min. Os resultados demonstraram que *T. fiebrigi* alcançou a distância de 600 m para forragear no alimentador. Entretanto, o número de visitas diminuiu na medida que a distância do recurso aumentou em relação a colônia. Com relação ao aprendizado das abelhas para localizar o alimentador verificou-se aumento da taxa de visitação em dias subsequentes de disponibilização do recurso. A concentração de açúcar no xarope ofertado influenciou a tomada de decisão das operárias, isto é, a qualidade dos recursos teve relação direta com a taxa de visitação, dado que as operárias aumentaram a frequência de visitas nas concentrações mais elevadas, de 30 a 50%. Nas concentrações inferiores, de 10 e 20%, o número de visitas foi menor e as operárias cessaram o forrageamento em distância mais próxima da colônia (80 m). Este estudo possibilitou relacionar a taxa de visitação com relação a distância de voo, aos fatores meteorológicos e a qualidade dos recursos, enriquecendo a compreensão sobre o padrão de forrageio de *T. fiebrigi*. O conhecimento sobre o forrageio desta, bem como de outras espécies de abelhas, permite inferências sobre a migração, colonização, coleta de recursos, potencial de polinização e a aplicação destas informações para o manejo dirigido à conservação da biodiversidade. Na meliponicultura, esse conhecimento possibilita o planejamento espacial das colônias de acordo com a distribuição e abundância dos recursos presentes na paisagem. De modo semelhante o conhecimento sobre o forrageamento das abelhas é importante na agricultura, devido à possibilidade de planejamento da paisagem, ou mesmo de polinização dirigida, para o aumento da produtividade das culturas dependentes desses polinizadores.

FORAGING OF *Tetragonisca fiebrigi* (MELIPONINI; APIDAE) WORKERS:  
RESOURCES AND POLLINATION POTENTIAL

**ABSTRACT**

In bees, foraging flight can influence spatial characteristics of interactions in the community, which have consequences at ecosystem levels, such as nutrient transfer, seed dispersal and pollination. The pollination service performed by bees, in addition to influencing plant reproduction, positively affects about 90% of 107 global crops. One of the fundamental components for understanding populations persistence and interactions among species is the bees' foraging ranges, which can be determinant for population dynamics, genetic structure and life history. Considering this, the present work aims to analyze the foraging of *Tetragonisca fiebrigi* (Schwarz, 19838) using artificial feeders. In addition to determining the flight distance for the specie, the workers' space-time learning to the feeder is evaluated, the relation between the visitation rate and the quality of the food resources offered and the influence of the meteorological factors on the foraging. The experiments were carried out in the Botanical Garden of Porto Alegre, RS, Brazil, from December 2014 to April 2015 and from November to December 2016. To analyze bees' learning in relation to the feeder, during two days the resource was available at the entrance of the colony and the number of visiting workers was counted every 1 hour. Also, the influence of the meteorological factors in relation to the maximum distance reached by the workers was analyzed along with the relation to the visitation rate in the artificial feeder. In order to analyze the flight distance of the species, the feeder was arranged near the entrance of the hive and, from the bees' visitation, was moved every 30 min by 30m, 50m, 100m, 150m and so on until the maximum distance with foraging of workers. Five feeders containing sucrose solutions with different concentrations (10, 20, 30, 40, 50%) were simultaneously placed in front of each target colony to analyze the relationship between the quality of the resource and the visitation rate. These feeders were spaced apart at 10 m intervals and the number of visits counted at each distance for 30 min. The results showed that *T. fiebrigi* reached a forage distance of 600 m in the feeder. However, the number of visits decreased as the distance from the resource increased relatively to the colony. The sugar concentration in the syrup offered have influenced the workers' decision-making, that is, the quality of the resources was directly related to the visitation rate, since the workers increased visitation frequency at the highest concentrations, from 30 to 50%. At lower concentrations, 10 and 20%, the number of visits was lower and the workers stopped the foraging in a distance closer to the colony (80 m). Regarding the learning of the bees to locate the feeder, there was a visitation rate increase on subsequent days of availability of the resource. This study made it possible to relate visitation rate in relation to flight distance, meteorological factors and resource quality, enriching the understanding of the foraging pattern of *T. fiebrigi*. Knowledge about the foraging of this species, as well as other bee species, allows inferences about migration, colonization, resource collection, pollination potential and the application of this information for management aimed at biodiversity conservation. In meliponiculture, this knowledge allows the spatial planning of the colonies according to the distribution and abundance of the resources present in the landscape. Similarly, knowledge about the foraging of bees is important in agriculture, due to the possibility of landscape planning, or even directed pollination, to increase the productivity of the crops dependent on those pollinators.



## APRESENTAÇÃO

Os meliponíneos são abelhas eussociais abundantes em regiões subtropicais e tropicais do mundo e compreendem um dos mais diversos e importantes grupos entre os insetos (Nogueira-Neto, 1997). Atualmente há aproximadamente 641 espécies neotropicais de abelhas sem ferrão descritas, sendo que 24 encontram-se no Rio Grande do Sul, Brasil (Moure, 2017). Estas abelhas são responsáveis pela polinização de árvores nativas, além de cultivos agrícolas economicamente importantes (Giannini et al., 2015). São consideradas eficientes polinizadoras de culturas, como o tomate e morango, aumentando a produtividade das safras (Heard, 1999; Slaa et al., 2006; Jarau & Hrncir, 2009). Para prover os serviços de polinização, as abelhas necessitam voar até os recursos e a distância na qual cada animal pode forragear irá influenciar sua dinâmica de população, estrutura genética e história de vida, além de ser um componente crítico para entender a persistência de populações e as interações entre as espécies (Greenleaf et al., 2007). A distância de voo também está relacionada às características espaciais das interações em uma comunidade, as quais têm consequências em níveis ecossistêmicos, como predação, parasitismo, transferência de nutrientes, dispersão de sementes e polinização (Ritchie & Olf, 1999). Diversos métodos têm sido adotados para analisar a distância de voo de abelhas: translocação, marcação e recaptura, retorno ao ninho, análise genética, mapeamento polínico, associação da forrageira ao ninho, associação do ninho à planta, radar harmônico, adição de sítios de nidificação, interpretação de dança e treinamento a alimentador artificial. No Brasil, a abelha sem ferrão com menor raio de voo estudado foi a *Trigona corvina* que alcançou 380 m, já *Tetragonisca angustula* voou por até 680 m e o maior alcance de voo foi documentado para *Melipona compressipes* que atingiu 2.400 m (Figura 1).

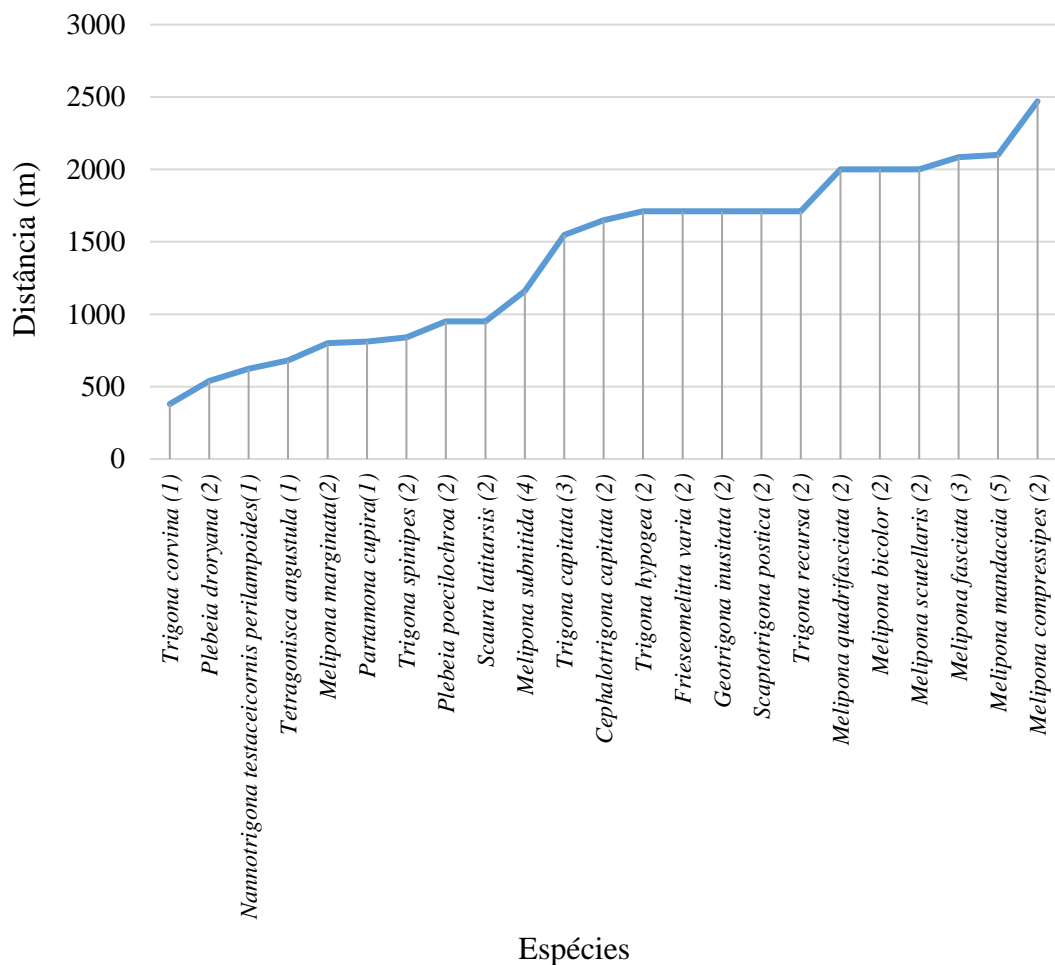


Figura 1. Síntese sobre o alcance de voo de espécies de meliponíneos, a partir de distintas metodologias. A numeração entre parênteses após a espécie representa a referência bibliográfica.

Neste contexto o objetivo geral da tese foi analisar o forrageio de *Tetragonisca fiebrigi* utilizando alimentadores artificiais no Jardim Botânico de Porto Alegre, RS. Possui topografia acidentada, com morros, campos e áreas de baixada com alagadiços, favorecendo populações de diversas espécies nativas. A área foi escolhida devido a sua paisagem heterogênea com a presença de recursos alimentares abundantes para as abelhas, o que contribui para o sucesso do método adotado com alimentadores. A espécie de abelha nativa *Tetragonisca fiebrigi*, conhecida como jataí, foi escolhida por ser considerada rústica, de fácil manejo (Nogueira-Neto, 1997) e importante na polinização agrícola de culturas como canola (Witter et al., 2015) e morango (Antunes et al., 2007), bem como na meliponicultura para a produção de mel e própolis. Segundo Moure (2017), *T. fiebrigi* possui distribuição neotropical, com ocorrência nos estados

brasileiros de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul e São Paulo, na Argentina (Misiones e Tucumán), na Bolívia (Santa Cruz) e no Paraguai (Cordillera, Misiones).

Os experimentos foram realizados no período de dezembro de 2014 a abril de 2015 e de novembro a dezembro de 2016, pois nesses meses as atividades de forrageio das abelhas são favorecidas pelas condições climáticas e abundante oferta de recursos. Além disso, no local não foram encontradas outras colônias de *T. fiebrigi*, as quais poderiam gerar competição no alimentador artificial durante os experimentos. O estudo resultou em dois capítulos, sendo o primeiro denominado “Interferência de fatores bióticos e abióticos no forrageio de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* (Apidae: Meliponini) em fontes alimentares”, o qual será submetido a revista *Ecological Entomology*. Neste manuscrito visou-se a analisar o aprendizado das operárias com relação ao alimentador e a relação da taxa de visitação e da distância de voo com fatores meteorológicos. O segundo capítulo intitulado “Forrageio de *Tetragonisca fiebrigi* (Apidae: Meliponini) em resposta a diferentes concentrações de açúcar no recurso alimentar” será submetido a revista *Apidologie*. Neste capítulo objetivou-se analisar a distância máxima de voo de *T. fiebrigi* com o uso de alimentador, bem como a relação da concentração de açúcar com o forrageio das operárias. Ambos os manuscritos foram preparados de acordo com as normas das revistas, exceto as figuras que são apresentadas ao longo do texto de acordo com as normas para tese do PPG-Zoologia da PUCRS.

## Referências

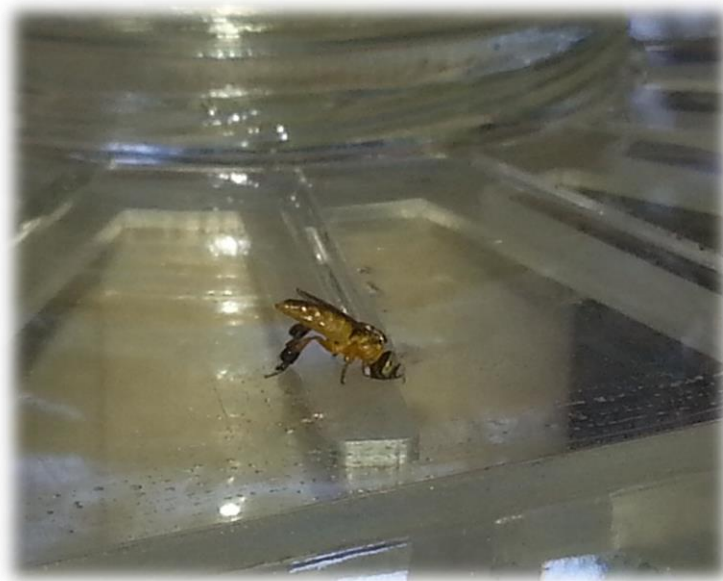
- Antunes L.E.C., Duarte Filho J.D., Calegario F.F., Costa H., Reisser Junior C. (2007) Produção integrada de morango (PIMo) no Brasil. In: Morango: conquistando novas fronteiras. *Infor. Agrop.* 28, 34-39.
- (2) Araujo E.D., Costa M., Chaud-Netto J., Fowle H.G. (2004) Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): Inference of flight range and possible ecological implications. *Braz. J. Biol.* 64, 563–568.
- Giannini T.C., Cordeiro G.D., Freitas B.M., Saraiva A.M., Imperatriz-Fonseca V.L. (2015) The dependence of crops for pollinators and the economic value of pollination in Brazil. *J. Econ. Entomol.* 108, 1-9.
- 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. (1999) The role of stingless bees in crop pollination. *Ann. Rev. Entomol.* 44, 183-206.
- Jaffé R., Pope N., Carvalho A.T., Maia U.M., Blochtein B., Carvalho C.A.L., Carvalho-Zilse G.A., Freitas B.M., Menezes C., Ribeiro M.F., 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. & Hrncir, M. (2009) Preface. In Food Exploitation by Social Insects: An Ecological, Behavioral, and Theoretical Approach (ed. S. Jarau & M. Hrncir). Boca Raton, London, New York: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- (5) Kuhn-Neto B., Contrera F.A.L., Castro M.S., Nieh J.C. (2009). Long distance foraging and recruitment by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. Apidologie 40, 472-480.
- Moure (2017) Catálogo Moure. Disponível: <http://moure.cria.org.br/>
- Nogueira-Neto P. (1997) Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão. Editora Nogueirapis, São Paulo, Brazil.
- Ritchie, M.E. & Olff, H. (1999) Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. Nature, 400: 557-600.
- (3) Roubik D.W., Aluja M. (1983) Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest, J. Kans. Entomol. Soc. 56, 217–222.
- (4) 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(4), 494-501.
- Slaa, E. J., Sánchez Chaves, L. A., Malagodi-Braga, K. & Hofstede, F. E. (2006) Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. Apidologie, 37, 293-315.
- (1) van Nieuwstadt M.G.L., Iraheta C.E.R. (1996) Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). Apidologie 27, 219–228.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. & Ollerton, J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology 77, 1043–1060.
- Witter S., Nunes-Silva P., Lisboa B.B., Tirelli F.P., Sattler A., Hilgert-Moreira S.B., Blochtein B. (2015) Stingless Bees as Alternative Pollinators of Canola. J. Econ. Entomol. 108(3), 880-886.

# CAPÍTULO 1

Interferência de fatores bióticos e abióticos no forrageio de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* (Apidae: Meliponini) em fontes alimentares

Manuscrito redigido no formato de *Research Article* do periódico *Ecological Entomology*



Operária de *Tetragonisca fiebrigi* coletando no alimentador (Fonte: Tatiana Kaehler)

**Interferência de fatores bióticos e abióticos no forrageio de operárias de  
*Tetragonisca fiebrigi* (Apidae: Meliponini) em fontes alimentares**

TATIANA G. KAEHLER<sup>1\*</sup>, ROSANA HALINSKI<sup>1</sup>, FELIPE A.L. CONTRERA<sup>2</sup> e  
BETINA BLOCHTEIN<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biodiversidade e Ecologia, Faculdade de Biociências, Laboratório de Entomologia. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Avenida Ipiranga, 6681, 90619-900, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. \*Autor correspondente: tatigk@gmail.com

<sup>2</sup> Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará. Guamá, 66075-110, Belém, Pará, Brasil.

**Resumo.** 1. No forrageio de abelhas sociais o aprendizado sobre a localização e qualidade das fontes alimentares permite a comunicação a outras operárias sobre as informações espaciais, resultando no recrutamento. Neste contexto, fatores meteorológicos também influenciam no forrageio, e o efeito sinérgico destas múltiplas variáveis determina as condições necessárias para o voo de cada espécie.

2. O presente trabalho objetivou avaliar a visitação e o aprendizado de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* em alimentadores artificiais, além de relacionar os fatores meteorológicos com o forrageio das operárias.

3. Os experimentos foram realizados no Jardim Botânico de Porto Alegre, RS, Brasil, de dezembro de 2014 a abril de 2015, utilizando-se quatro colônias de *Tetragonisca fiebrigi*. Para analisar o aprendizado das operárias um alimentador era posicionado junto à entrada da colmeia alvo durante 2 dias, e contabilizado o número de operárias a cada 1 hora, das 9h às 17h. A fim de analisar a influência dos fatores meteorológicos na distância de voo alcançada, um alimentador era ofertado às operárias de cada colmeia alvo e este era distanciando a cada 30 min em intervalos pré-estabelecidos até que nenhuma abelha visitasse o alimentador

4. Com relação ao aprendizado as operárias demonstraram aumentar a taxa de visitação em dias subsequentes. Quanto à relação dos fatores meteorológicos no forrageio, verificou-se que a temperatura e a radiação solar foram as variáveis que mais influenciaram a taxa de visitação e a distância de voo alcançada.

5. A experiência adquirida por forrageiras de *T. fiebrigi* nos alimentadores influenciou na coleta de recursos alimentares, aumentando o recrutamento. A taxa de visitação e a distância alcançada desde a colônia até a fonte alimentar também foram influenciadas pela temperatura e radiação solar.

**Palavras-chave:** abelha sem ferrão, voo, alimentador, fatores meteorológicos

## Introdução

Nas abelhas sociais o aprendizado sobre a localização dos recursos alimentares influencia no forrageio. As operárias são capazes de distinguir, selecionar e transmitir informações espaciais a outras abelhas de sua colônia a fim de planejar o forrageio (von Frisch, 1967; Beugnon et al., 1996; Moore *et al.*, 1998; Schueller & Jeanne, 2012). Esta habilidade das operárias permite memorizar o local do recurso, quantidade e concentração do néctar e o horário do dia que ele está disponível, constituindo um aprendizado do espaço e do tempo (Jesus *et al.*, 2014). Este aprendizado foi estudado com a utilização de recursos artificiais nas abelhas sem ferrão *Trigona amalthea* (Breed *et al.*, 2002), *Trigona fulviventris* (Murphy & Breed 2008) e *Melipona fasciculata* (Jesus *et al.*, 2014). Em *M. fasciculata* Jesus *et al.* (2014) observaram que após o aprendizado sobre o recurso as operárias antecipavam a visitação ao alimentador, procurando pela fonte alimentar mesmo quando esta não estava disponível, e aumentavam o número de operárias em dias subsequentes. Este comportamento é verificado, principalmente, em espécies que realizam recrutamento, nas quais operárias inspecionam o alimentador e comunicam as outras sobre as condições do recurso (Biesmeijer *et al.*, 1998; Biesmeijer & Vries, 2001).

Além do aprendizado das operárias, os ciclos sazonais podem influenciar o comportamento dos insetos, pois implicam em mudanças na temperatura, na disponibilidade de recursos, na reprodução e estrutura da população (Underwood *et al.*, 1997). As abelhas sociais, a exemplo dos Meliponini, ajustam a coleta de alimentos conforme as condições meteorológicas, distribuição e qualidade dos recursos na paisagem (Polatto *et al.*, 2012) e necessidades da colônia (Hofstede & Sommeijer 2006). Aliado a isto, as variações climáticas ao longo do ano também influenciam o comportamento das abelhas, devido ao efeito sinérgico dos fatores meteorológicos que determinam as condições necessárias para o forrageio, influenciando diferentemente cada espécie (Corbet *et al.*, 1993; Kleinert *et al.*, 2009; Kovac *et al.*, 2010; Hartfelder *et al.*, 2013).

Os fatores meteorológicos, como a temperatura, radiação solar e a umidade relativa do ar, influenciam desigualmente o forrageio de diferentes espécies de meliponíneos, (Hilário *et al.*, 2000; Vicens & Bosch, 2000; Hilário & Imperatriz-Fonseca, 2002; Kleinert *et al.*, 2009; Ferreira Jr. *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2011). A temperatura é considerada um dos fatores que mais se relaciona a atividade de voo da maioria das espécies de abelhas (Heard & Hendrickz, 1993). Estudos sobre as atividades de forrageio diárias em *Melipona asilvai* (Souza *et al.*, 2006) e *Plebeia pugnax* (Hilário *et al.*, 2001)

evidenciaram que o aumento da temperatura eleva a atividade dessas abelhas, até um certo limite, de acordo com a faixa ótima de forrageio. Essa faixa ideal foi determinada para algumas espécies de abelhas sem ferrão: *Tetragonisca angustula* de 20°C a 30°C (Iwama, 1977); *Plebeia saiqui* de 26°C a 32°; *Plebeia droryana* de 22°C a 32°C (Oliveira, 1973); *Plebeia emerina* de 21°C a 27°C (Kleinert-Giovannini, 1982); *Plebeia remota* de 22°C a 29°C (Imperatriz-Fonseca *et al.*, 1985); *Melipona quadrifasciata* de 14°C a 26°C (Guibu & Imperatriz-Fonseca, 1984); *Melipona marginata* de 19°C a 30°C, *Melipona obscurior* de 21°C a 28°C (Kleinert-Giovannini & Imperatriz-Fonseca, 1986) e *Melipona bicolor* de 16°C a 26°C (Hilário *et al.*, 2000). Indivíduos maiores, a exemplo das referidas espécies de *Melipona*, forrageiam mesmo quando a temperatura está abaixo de 20°C, pois elas podem ajustar a temperatura corporal conforme as variações meteorológicas (Stone & Willmer, 1989b; Heinrich & Esch, 1994). Desta forma, elas podem realizar as atividades de forrageio com alguma tolerância em relação à temperatura ambiente (Heinrich & Heinrich, 1983; Bispo & Armbruster, 1999), iniciando a coleta de recursos mais cedo em relação a espécies menores (Heinrich, 1993; Kleinert *et al.*, 2009). Já em abelhas dos gêneros *Tetragonisca* e *Plebeia*, por serem organismos relativamente pequenos, a relação entre a superfície e o volume do corpo é alta, aumentando a troca de calor com o ambiente e tornando-as mais suscetíveis as variações ambientais (Michener, 1974).

A abelha sem ferrão *Tetragonisca fiebrigi*, conhecida como jataí, é considerada uma espécie rústica e de fácil manejo. As operárias possuem tamanho médio de 5 mm e costumam nidificar em ocos pré-existentes (Nogueira-Neto, 1997). Sua distribuição estende-se pela região Sul e Centro-Oeste do Brasil, seguindo para o norte da Argentina, Paraguai e Bolívia (Moure, 2017). A jataí é uma das abelhas sem ferrão mais criadas do Brasil (Jaffé *et al.*, 2015), produzindo mel e própolis, além de ser polinizadora de culturas como a canola (Witter *et al.* 2015) e o morango (Antunes *et al.*, 2007). Neste contexto, o presente trabalho tem como objetivo avaliar o aprendizado e a visitação de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* em alimentador artificial em dias subsequentes e relacionar o forrageio das operárias com os fatores abióticos.



## **Materiais e métodos**

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado no Jardim Botânico (30° 03' 06.07" S, 51°10' 37.95" O) de Porto Alegre, RS, Brasil. A área possui 39 hectares e é composta por um mosaico de campo e floresta, com representação de ecossistemas regionais importantes como a Floresta Estacional Decidual e Semidecidual, Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista e Savana Temperada (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, 2014). O clima da região é classificado como subtropical úmido (Cfa), com temperatura média anual de 18,8° C (Alvares, 2013). Segundo o INMET (1992), em Porto Alegre, durante o verão as temperaturas médias variam de 19° a 34° C, com média de 24,5° C e no inverno variam de 8° a 18°, com média de 13,2° C. A precipitação média anual é de 1.455 mm e a média da umidade relativa do ar de 79%.

Para os experimentos quatro colônias de *T. fiebrigi* foram dispostas próximas a borda de um remanescente de mata, protegidas de incidência solar direta. As colônias eram provenientes de meliponicultores da região e continham favos de cria, reserva de alimentos e intensa atividade de forrageio. As colônias (22 x 20 x 37 cm) foram posicionadas sobre suportes de madeira com aproximadamente 50 cm de altura, com 2 m entre elas, protegidas por telhas de barro e estas não eram manejadas durante o período dos experimentos. Os experimentos com uso de alimentadores e as respectivas coleta de dados foram realizados de dezembro de 2014 a abril de 2015, em dias cujas condições meteorológicas indicavam possibilidade de atividades externas, totalizando 84 dias de esforço amostral.

### **Experimentos**

Primeiramente, as operárias foram treinadas a coletarem xarope (água e açúcar, 1:1) em alimentador artificial (método adaptado de von Frisch, 1967). O alimentador consistia em uma placa de acrílico com ranhuras de 2mm de profundidade (Figura 1), conectado a um recipiente com xarope. O alimentador era apoiado em um tubo de PVC (70 cm de altura) e sobre este colocou-se papel filtro umedecido com essência aromática (pêssego) para atrair as abelhas (Figura 1). Cada colônia foi testada individualmente, sendo que, durante cada teste, as três colônias restantes foram mantidas fechadas, garantindo que as operárias registradas eram provenientes da mesma colmeia.

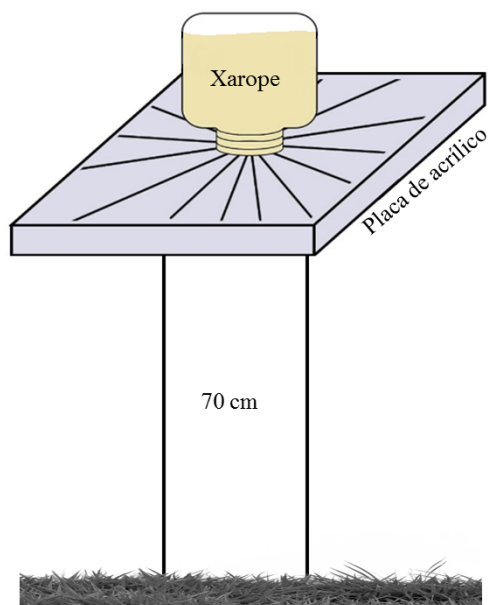


Figura 1 – Desenho esquemático do sistema de oferta de recurso em alimentador artificial para o estudo sobre forrageamento com operárias de *Tetragonisca fiebrigi*, composto por cano de PVC, placa de acrílico com ranhuras e pote de vidro com xarope.

### **Aprendizado das operárias com relação ao recurso**

Para analisar o aprendizado das operárias foram considerados os dias de treinamento com o alimentador. Cada treinamento foi procedido por três dias consecutivos. Inicialmente o alimentador era posicionado em frente à entrada da colônia durante dois dias. Nestes dois primeiros dias, com o alimentador posicionado em frente à colônia, contou-se, com o auxílio de contador manual, a cada uma hora, o número de visitas de operárias no recurso das 9h às 17h. No terceiro dia o número de operárias foi registrado das 9h às 10h. Os experimentos foram realizados durante nove dias para cada colônia, isto é, três réplicas de três dias, totalizando 36 dias.

### **Relação dos fatores abióticos na visitação de operárias**

A fim de analisar a influência dos fatores meteorológicos na taxa de visitação de operárias ao alimentador relacionou-se o número total de visitas ao recurso durante o dia com os dados meteorológicos do mesmo período. Para isso foram realizadas três réplicas de três dias cada nas quatro colônias analisadas, totalizando 36 dias. Os dados abióticos relativos ao período de coleta foram obtidos a cada hora a partir da estação meteorológica do 8º distrito do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) presente ao lado da área

de estudo, sendo consideradas as variáveis temperatura, umidade, velocidade do vento, pressão atmosférica e radiação solar.

### **Relação dos fatores abióticos na distância de voo**

Para analisar a influência dos fatores meteorológicos na distância de voo alcançada, o alimentador era movido a cada 30 min em 30m, 50m, 100m, 150m e assim sucessivamente em intervalos de 50m até que nenhuma abelha visitasse o alimentador. O referido recurso alimentar era movido quando as operárias estavam coletando, facilitando a localização do mesmo. Foram realizadas 4 réplicas de três dias para cada uma das quatro colônias analisadas, totalizando 48 dias. Os dados abióticos relativos ao período de coleta de dados de forrageamento das abelhas foram obtidos a cada hora a partir da estação meteorológica do INMET e foram consideradas as mesmas variáveis que o subitem anterior.

### **Análise de Dados**

Primeiramente foi realizado o teste de normalidade de Shapiro-Wilk e verificado que os dados são não-paramétricos. Adicionalmente, foi realizado teste de variância Kruskal-Wallis, demonstrando que as colônias de *T. fiebrigi* são semelhantes entre si conforme a taxa de visitação ( $p = 0,8774$ ), portanto os dados foram analisados de forma agrupada para as análises envolvendo os fatores meteorológicos.

Para analisar o aprendizado das abelhas no espaço-tempo foram considerados os dados do primeiro e segundo dia de treinamento ao alimentador, sendo construído um histograma para cada colônia demonstrando a variação da média do número de visitas no alimentador ao longo do dia e erro padrão. A fim de ampliar a análise relativa ao aprendizado o terceiro dia de treinamento também foi considerado, entretanto tomando-se somente os dados do horário inicial da avaliação (9 às 10h) quando o alimentador estava posicionado em frente a colmeia, como nos dias anteriores. Para análise comparativa do aprendizado foi utilizado um teste de análise de variância (ANOVA) pareada considerando-se significativo  $p < 0.05$  no programa PAST. Para explicar a influência dos fatores meteorológicos sobre o forrageamento foi analisada a sua relação com a distância de voo e com o número de visitas ao alimentador, através de análises de regressão linear múltipla (Hosmer *et al.*, 2013) utilizando o método de Stepwise. A partir dessas análises foram gerados modelos explicativos sobre a influência das combinações lineares das variáveis predictoras (fatores meteorológicos) em relação ao número de visitas

e a distância de voo. Assim, pode-se detectar o efeito individual de cada um dos fatores meteorológicos e um possível efeito sinérgico entre esses. Estas análises foram realizadas no programa SPSS versão 18 e os gráficos foram construídos utilizando o pacote “ggplot2” (Wickham & Chang, 1996) no programa R (R Core Team, 2017). Todos os resultados complementares as análises encontram-se no Material Suplementar.

## Resultados

Com relação ao aprendizado, as operárias demonstraram aumento na taxa de visitação conforme os dias analisados em todas as colônias. A colônia A no primeiro dia teve uma média de 2 visitas/hora e 30 visitas/hora no segundo dia, apresentando um aumento de 15 vezes no número de visitas de operárias no alimentador, seguido ainda de uma elevação de 2,4 vezes do segundo para o terceiro dia. Já a colônia B aumentou 6,7 vezes o número de visitas no segundo dia e 2,9 vezes no terceiro dia. A colônia C teve um incremento de 10,5 vezes e 3,3 vezes o número de visitas ao alimentador e finalmente a colônia D aumentou 20 vezes e 2,8 vezes respectivamente do primeiro para o segundo dia e do segundo para o terceiro dia. Todas as colônias apresentaram o maior número médio de visitas no terceiro dia (Figura 2).

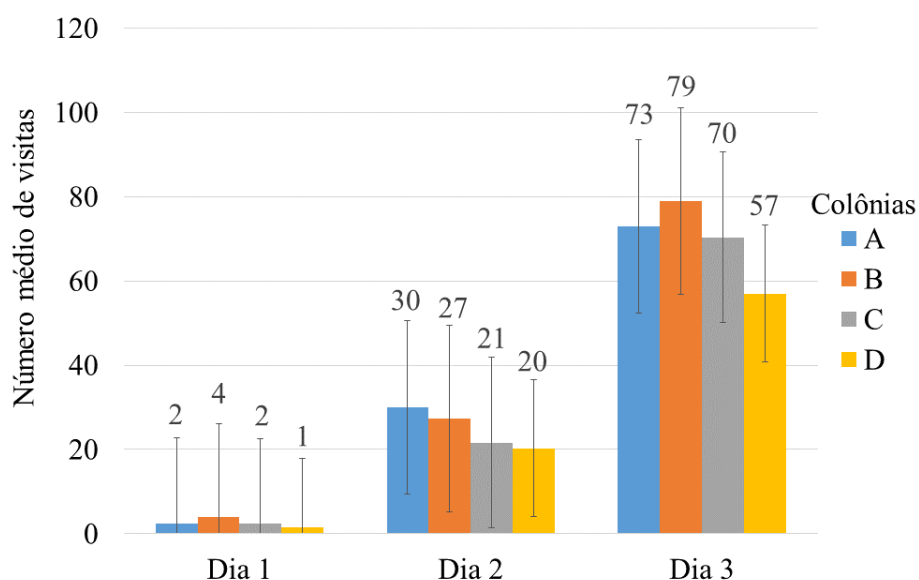


Figura 2 - Média do número de visitas de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* e erro padrão em alimentador posicionado em frente à entrada da colmeia, em quatro colônias, em três dias consecutivos, das 9h às 10h.

Para verificar a taxa de aprendizado foi realizado uma análise de variância (ANOVA) pareada entre os dias em cada colônia e entre elas para os experimentos realizados das 9h às 10h. Quando comparado cada colônia separadamente, demonstrou-se ter diferença significativa no comportamento delas entre os dias 1 e 3, mas não entre as outras combinações. A análise completa encontra-se no Material Suplementar.

Tabela 1 – Análise de Variância (ANOVA) entre os dias (1, 2 e 3) e em cada colônia (A, B, C e D) com nível de significância de 0,05.

Colônia	Dias	valor de $p$
A	1 x 2	1.000
	2 x 3	1.000
	1 x 3	.000
B	1 x 2	.368
	2 x 3	1.000
	1 x 3	.001
C	1 x 2	1.000
	2 x 3	.058
	1 x 3	.000
D	1 x 2	.473
	2 x 3	.355
	1 x 3	.000

Com relação ao horário em que ocorriam as visitas das operárias, as maiores taxas de visitaç o ocorreram entre 11h e 14h no primeiro dia de aprendizagem e entre 12h e 14h no segundo dia (Figura 3). Al m disso, as menores taxas de visitaç o foram observadas no in cio da manh  (9h) e no final da tarde (17h) em todas as col nias (Figura 3). A atividade de visitaç o das oper rias ao alimentador foi maior no segundo dia em todas as col nias estudadas.

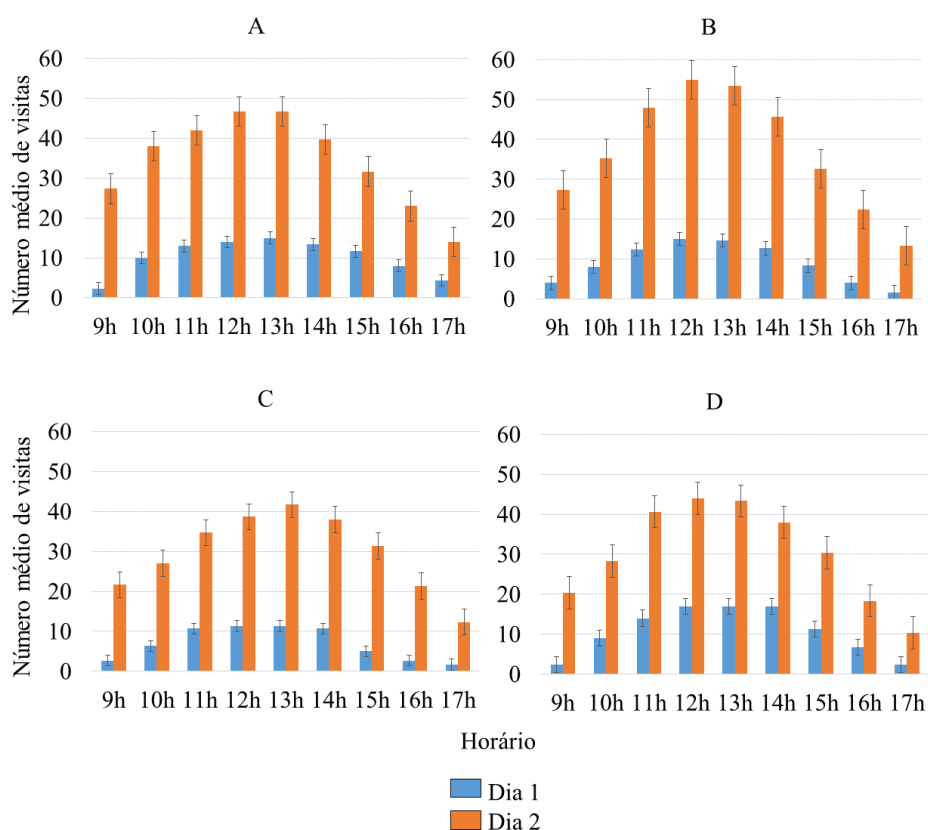


Figura 3 – Número médio de visitas por hora de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* e erro padrão em alimentador posicionado em frente à entrada, em quatro colônias (A, B, C, D), durante treinamento em dois dias consecutivos, das 9h às 17h.

Em relação aos fatores meteorológicos, a temperatura foi o fator que melhor explicou o número de visitas ao alimentador ( $R^2 = 0,907$ ,  $p < 0,05$ ), seguida da radiação solar ( $R^2 = 0,437$ ,  $p < 0,05$ ) e da umidade relativa do ar ( $R^2 = 0,424$ ,  $p < 0,05$ ). Os dois primeiros fatores demonstraram relação positiva direta com a visitação de operárias ao alimentador enquanto que a umidade demonstrou uma relação inversa com a taxa de visitação. Os demais fatores analisados, velocidade do vento ( $R^2 = 0,215$ ,  $p = 0,253$ ) e pressão atmosférica ( $R^2 = 0,143$ ,  $p = 0,170$ ) não apresentaram relação com a taxa de visita (Figura 4).

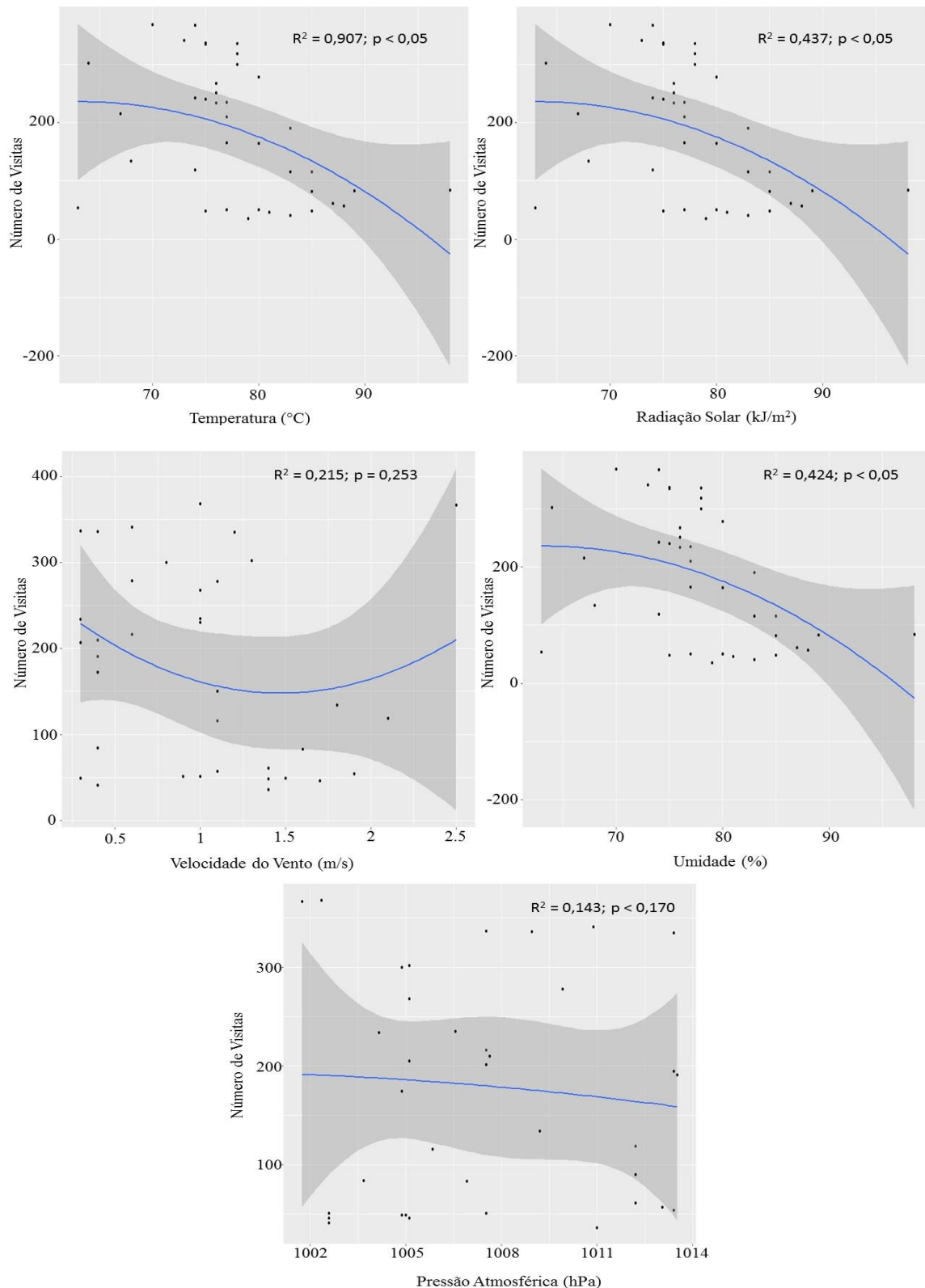


Figura 4 – Relação entre os fatores meteorológicos e o número de visitas de operárias de *Tetragnisca fiebrigi* em alimentador com sacarose (50%) posicionado em frente a colônia e os fatores meteorológicos, no intervalo das 9h às 17h,  $p < 0,05$  e intervalo de confiança de 95%.

A análise do potencial efeito sinérgico dos fatores abióticos na visitação de operárias ao alimentador artificial indica que o melhor modelo seria o que leva em conta temperatura, umidade, velocidade do vento, pressão atmosférica e radiação solar ( $R^2 = 0,925$ ). No entanto, não há diferença significativa entre os modelos e somente a variável temperatura já explica 90% da taxa de visitas (Tabela 1).

Tabela 1 – Relação dos modelos resultantes entre a taxa de visitação de operárias a alimentador artificial e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  para *Tetragonisca fiebrigi*.

<b>Fatores meteorológicos</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
Temperatura	0,907
Temperatura + Umidade	0,923
Temperatura + Umidade + Velocidade do vento	0,924
Temperatura + Umidade + Velocidade do vento + Pressão atmosférica	0,924
Temperatura + Umidade + Velocidade do vento + Pressão atmosférica + Radiação solar	0,925

Em relação aos fatores meteorológicos e a relação com a distância de voo alcançada, a radiação solar foi o fator que melhor explicou ( $R^2 = 0,907$ ,  $p < 0,05$ ), seguido da temperatura ( $R^2 = 0,719$ ,  $p < 0,05$ ), umidade relativa do ar ( $R^2 = 0,685$ ,  $p < 0,05$ ) e velocidade do vento ( $R^2 = 0,465$ ,  $p < 0,05$ ). A pressão atmosférica não apresentou relação significativa com a distância de voo ( $R^2 = 0,016$ ,  $p = 0,823$ ) (Figura 5).



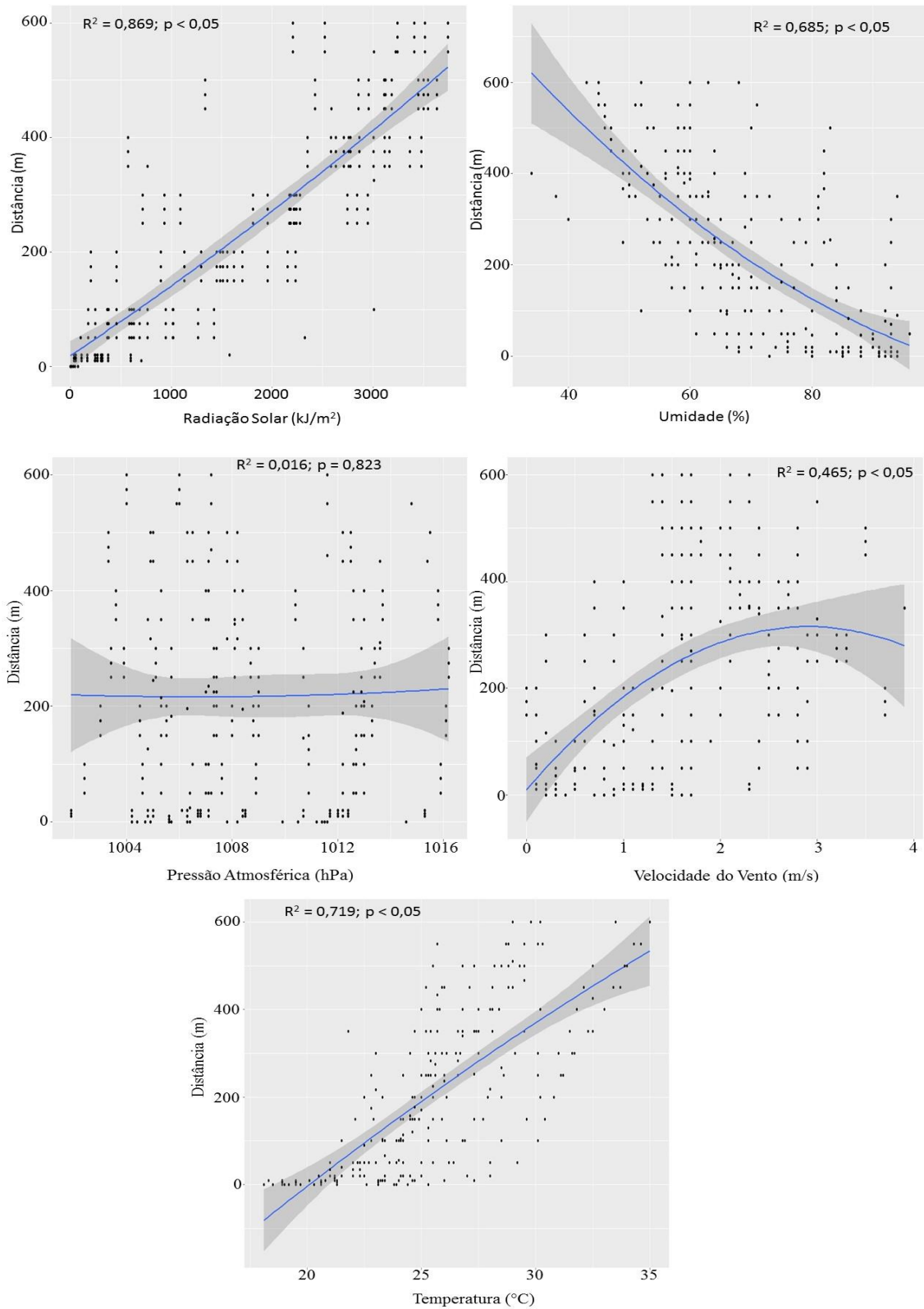


Figura 5 – Relação entre a distância de voo de *Tetragonisca fiebrigi* e os fatores meteorológicos, utilizando alimentador, com 50% de concentração de sacarose,  $p < 0,05$  e intervalo de confiança de 95%.

Ao analisarmos o efeito sinérgico dos fatores meteorológicos sob a ótica da distância de voo, pode-se observar que a radiação foi o fator que mais influenciou respondendo por 87% ( $R^2 = 0,869$ ,  $p < 0,05$ , Tabela 3). O modelo que leva em consideração radiação solar, umidade, velocidade do vento, pressão atmosférica e temperatura aumenta cerca de 2% do poder de explicação ( $R^2 = 0,892$ ,  $p < 0,05$ , Tabela 2), ou seja, para a distância percorrida a radiação é a variável mais importante não havendo diferença significativa entre os modelos.

Tabela 2 – Relação dos modelos resultantes entre a distância de voo (máxima de 600 m) desde a colmeia até o alimentador e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  para *Tetragonisca fiebrigi*.

<b>Fatores meteorológicos</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
Radiação solar	0,869
Radiação solar + Umidade	0,877
Radiação solar + Umidade + Velocidade do vento	0,882
Radiação solar + Umidade + Velocidade do vento + Pressão atmosférica	0,892
Radiação solar + Umidade + Velocidade do vento + Pressão atmosférica + Temperatura	0,892

## **Discussão**

Nas abelhas, as operárias podem realizar sequências complexas de ações dependentes do tempo (Zhang *et al.*, 2006) e aprendem o local e a hora do dia em que o alimento está disponível (von Frisch, 1967). Além disso, elas ajustam seus esforços de forrageio com base na qualidade e quantidade dos recursos disponíveis, podendo buscar recompensas específicas em determinados locais e horários do dia (Menzel *et al.*, 2006). O comportamento de aprendizado observado em forrageiras de *T. fiebrigi* demonstrou similaridades com comportamentos descritos em estudos anteriores com *Trigona amalthea* (Breed *et al.*, 2002), *Trigona fulviventris* (Murphy & Breed, 2008), *Melipona fasciculata* (Jesus *et al.*, 2014) e *Melipona flavolineata* (comunicação pessoal, Contrera, F.A.), onde ocorreu um aumento do número de operárias visitando o alimentador conforme a progressão dos dias, ou seja, o tempo de aprendizado. No presente estudo as forrageiras de jataí aumentaram a visitação ao alimentador no segundo e terceiro dia de treinamento, evidenciando a ocorrência de recrutamento de novas operárias para o recurso ofertado no alimentador. Além do aumento na taxa de visitação, as operárias

foram capazes de antecipar a atividade de forrageio, estando presentes no local do alimentador, mesmo antes do recurso estar disponível (Comunicação pessoal, Kaehler, T.G.), corroborando com registros de outros trabalhos anteriores com espécies de *Trigona* (Breed *et al.*, 2002; Murphy & Breed, 2008) e *Melipona* (Jesus *et al.*, 2014). Essa antecipação permite às operárias a rápida utilização do recurso quando este se torna disponível, inclusive coletando-o antes da chegada de outras espécies (Antle & Silver, 2009). Em diversas espécies de plantas, os recursos como néctar e pólen permanecem disponíveis no ambiente em intervalos regulares (Edge *et al.*, 2012), portanto as abelhas, que são dependentes deles, possivelmente apresentam um comportamento de aprendizado no espaço-tempo e conseguem antecipar as decisões de forrageio (Jesus *et al.*, 2014). Da mesma forma, visitar uma fonte alimentar permite às operárias um menor gasto de energético ao se deslocar para um recurso já conhecido do que explorar o ambiente em busca de novas opções (Jesus *et al.*, 2014). As diferenças no aprendizado espaço-tempo dos recursos entre as espécies de abelhas pode ser um facilitador na coexistência entre elas, pois possibilita a partição temporal dos recursos alimentares e sua exploração de forma rápida e eficiente, evitando possível competição (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003).

Além da experiência adquirida pelas operárias sobre os recursos, os fatores abióticos também influenciam no sucesso do forrageio. A relação entre a atividade de voo e as condições climáticas foram extensivamente estudados para diferentes meliponíneos (Hilário *et al.*, 2000; Vicens & Bosch, 2000; Hilário & Imperatriz-Fonseca, 2002; Kleinert *et al.*, 2009; Ferreira-Junior *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2011) e cada espécie depende de condições climáticas específicas para o forrageio (Corbet *et al.*, 1993). De modo geral as abelhas preferem forragear em períodos com temperatura e luminosidade altas, e umidade relativa do ar e a velocidade do vento baixas (Polatto *et al.*, 2014). A temperatura é um dos fatores que mais influencia na atividade de voo das abelhas (Hilário *et al.*, 2012), e foi possível esta observação para *T. fiebrigi*, pois há um aumento no número de visitas conforme a elevação da temperatura, o qual é o fator que mais influencia a atividade de forrageamento para a espécie estudada. Conforme os resultados do presente estudo esta espécie apresentou atividade de forrageio entre 18°C e 35°C, portanto com maior amplitude do que sua espécie irmã *Tetragonisca angustula*, para a qual foi evidenciada a temperatura ideal para o forrageio entre 20°C e 30°C (Iwama, 1977). A temperatura do corpo das abelhas está diretamente ligada a temperatura do

ambiente, pois elas absorvem o calor dos raios solares, aumentando sua temperatura corporal (Iwama, 1977). Neste contexto, o ajuste da temperatura do corpo realizada por espécies maiores de abelhas, possibilita forragear com uma certa independência da temperatura do ambiente, diferente do encontrado para espécies menores (Heinrich, 1972). As operárias de *T. fiebrigi* possuem tamanho médio de 5 mm, sendo mais suscetíveis as mudanças meteorológicas e vão iniciar suas atividades externas quando a temperatura está acima de 17°C. Estes resultados corroboram com os encontrados para *T. angustula* (Iwama, 1977) e demonstram dependência deste gênero a variável de temperatura.

Outro importante fator foi a radiação solar que influenciou diretamente a distância de voo alcançada no forrageio de *T. fiebrigi*, ou seja, conforme aumenta a radiação ao longo do dia, aumenta a distância alcançada pelas operárias. Em *Plebeia remota* (Hilário *et al.*, 2007) e *Trigona carbonaria* (Heard & Hendrikz, 1993), evidenciou-se que quando a radiação era menor que 600 kJ/m<sup>2</sup> havia uma diminuição na atividade de voo. Para *T. fiebrigi* também houve um aumento no número de visitas conforme aumento da radiação solar, principalmente quando este fator estava entre 1000 e 2000 kJ/m<sup>2</sup>. Isto demonstra que este fator meteorológico, o qual está relacionado ao calor e luminosidade, tem relação direta com o forrageio das operárias.

Outro fator que pode influenciar o voo das abelhas é o vento, sendo que este é o mais transitório dentre os fatores meteorológicos, podendo permanecer constante ou oscilar rapidamente (Hilário *et al.*, 2007). Para *T. fiebrigi* encontramos uma relação significativa para este fator com relação a distância de voo alcançada, mas não com o número de visitas ao alimentador, sendo necessário analisar o voo dessa espécie em dias com intensidade superior aos limites encontrados. Com relação a influência da pressão atmosférica não houve influência na taxa de visitação das operárias ao alimentador. Em contrapartida, ao analisar sua relação com a distância de voo alcançada, esta apresentou significância quando analisada em conjunto as outras variáveis meteorológicas. Esta diferença entre os dois modelos pode ser devido a distância com que as operárias tinham que voar para alcançar o alimentador, sendo que a pressão atmosférica aumenta a viscosidade do ar, aumentando o atrito com as asas, fazendo com que as operárias mantenham o forrageamento próximas as suas colônias (Speeding, 1992).

Em algumas espécies de abelhas sem ferrão a umidade relativa do ar influencia a atividade de forrageio, para *T. fiebrigi* foi encontrada relação significativa ao analisar a

taxa de visitação e a distância de voo, sendo que a maior ocorrência de registros aconteceu quando a umidade estava entre 70 e 90%. Estudo com *T. angustula* (Iwama, 1977) registrou que esta espécie forrageia sob condições de umidade entre 30 e 70%, sendo esta diferença com a espécie-irmã possivelmente atribuída a diferentes condições das regiões geoclimáticas distintas ou mesmo a fatores internos das colônias. Entre as outras espécies de meliponíneos, *P. droryana*, *P. saiqui* (Oliveira, 1973) e *P. remota* (Imperatriz-Fonseca *et al.*, 1985) apresentaram relação similar com a umidade quando comparadas a *T. fiebrigi*, não havendo forrageio quando a umidade está acima de 90%. A umidade do ar representa a quantidade de vapor de água presente na atmosfera, sendo que quando está acima de 90% favorece a ocorrência de precipitação, o que influencia no forrageio das operárias.

A atividade de forrageio de *T. fiebrigi* relacionada a taxa de visitação pode ser explicada em 85% pelos fatores meteorológicos, sendo que este valor explicativo é elevado quando comparado com outros estudos. Para *Melipona bicolor schencki*, por exemplo, em estudo realizado no RS, foi demonstrado que os fatores meteorológicos explicam aproximadamente 40% da atividade de voo (Ferreira Jr. *et al.*, 2010). Considerando somente a relação entre a temperatura e a atividade de forrageio verifica-se uma explicação de 92% para *T. fiebrigi* e 32% para *M. bicolor schencki*. Sugere-se que as distintas metodologias repercutiram nestes resultados, pois diferentemente do estudo com *M. bicolor schencki*, que fez análise da entrada de recursos na entrada da colônia, o uso de alimentador artificial para *T. fiebrigi* permitiu o controlar, em certo grau, um fator determinante para a atividade de voo e recrutamento: a oferta de recurso alimentar. A oferta de recursos influencia no forrageio, sendo que durante os períodos com menor abundância de alimentos, há uma diminuição na taxa de forrageio das operárias. Acrescenta-se ainda que se deve levar em consideração que as espécies de abelhas sem ferrão respondem diferentemente as variações climáticas e a paisagem das regiões onde vivem.

A experiência adquirida pelas operárias de *T. fiebrigi* a respeito das fontes alimentares influencia na coleta de recursos e repercute no recrutamento de outras forrageiras. Analisar o aprendizado das abelhas com relação aos recursos alimentares permite ampliar o conhecimento sobre os fatores internos e externos que influenciam o forrageio. Além disso, as interações entre os fatores meteorológicos, juntamente com fatores bióticos como condições internas das colônias e distribuição dos recursos na

paisagem, devem ser consideradas determinantes para a distância de voo e na taxa de visitação das abelhas a fontes alimentares. O conhecimento sobre o forrageio de *T. fiebrigi*, bem como de outras espécies de abelhas, enseja possibilidades para o desenvolvimento de programas voltados à conservação da fauna, à promoção dos serviços ambientais de polinização e ao desenvolvimento da meliponicultura sustentável.

### Agradecimentos

Agradecemos a Luísa Mello e Arthur Silveira pelo auxílio durante os experimentos, Sérgio Kakuta Kato pela ajuda nas análises estatística, Tatiana Krzyk pela figura esquemática e a CAPES pelas bolsas concedidas (TGK: 13190065, RH:13190066-4).

### Referências

- Antle, M.C. & Silver, R. (2009) Neural basis of timing and anticipatory behaviors. *European Journal of Neuroscience*, **30**, 1643–1649.
- Antunes, L.E.C., Duarte Filho, J.D., Calegario, F.F., Costa, H. & Reisser Junior, C. (2007) Produção integrada de morango (PIMo) no Brasil. In: Morango: conquistando novas fronteiras. *Informe Agropecuário*, **28**, 34-39.
- Biesmeijer, J.C., van Nieuwstadt, M.G.L., Lukács & S., Sommeijer, M.J. (1998) The role of internal and external information in foraging decisions of *Melipona* workers (Hymenoptera: Meliponinae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 107–116.
- Biesmeijer, J.C. & van Vries, H. (2001) Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 89–99.
- Bishop, J.A. & Armbruster, W.S. (1999) Thermoregulatory abilities of Alaskan Bees: Effects of size, phylogeny and ecology. *Functional Ecology*, **13**, 711–724.
- Breed, M.D., Stocker, E.M., Baumgartner, L.K. & Vargas, S.A. (2002) Time–place learning and the ecology of recruitment in a stingless bee, *Trigona amalthea* (Hymenoptera, Apidae). *Apidologie*, **33**, 251–258.
- Corbet, S.A., Fussel, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A. & Smith, K. (1993) Temperature and pollination activity of social bees. *Ecological Entomology*, **18**, 17–30.
- Edge, A.A., Van Nest, B.N., Johnson, J.N., Miller, S.N., Naeger, N.L., Boyd, S.D., Moore, D. (2012) Diel nectar secretion rhythm in squash (*Cucurbita pepo*) and its relation with pollinator activity. *Apidologie*, **43**, 1–16.
- Ferreira Jr, N.T., Blochtein, B. & Moraes, J.F. (2010) Seasonal flight and resource collection patterns of colonies of the stingless bee *Melipona bicolor schencki* Gribodo (Apidae, Meliponini) in an Araucaria forest area in southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, **54(4)**, 630–636.
- Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (2014) Plano diretor: Jardim Botânico de Porto Alegre. Coord. Clarice Glufke. 2. ed. Porto Alegre: Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, 104 p.
- Hartfelder, K., Bitondi, M.M.G., Brent, C.S., Guidugli-Lazzarini, K.R., Simões, Z.L.P., Stabentheiner, A., Tanaka, É.D. & Wang, Y. (2013) Standard methods for physiology and biochemistry research in *Apis mellifera*. In: Dietemann, V., Ellis, J.D. & Neumann,

- P. (eds) The colossus beebook, vol. I: standard methods for *Apis mellifera* research. *Journal of Apicultural Research*, **52**, 26–31.
- Heard, T. & Hendrikz, J.K. (1993) Factors influencing flight activity of colonies of the stingless bee *Trigona carbonaria* (Hymenoptera, Apidae). *Australian Journal of Zoology*, **41**(4), 343–53.
- Heinrich, B. (1972) Energetics of Temperature Regulation and Foraging in a bumblebee, *Bombus Terricola* Kirby. *Journal of Comparative Physiology*, **77**, 49–64.
- Heinrich, B. (1993) *The Hot-Blooded Insects*. Cambridge: Harvard University Press.
- Heinrich, B. & Esch, A. (1994) Bees regulate their body temperature by means of behavior, morphology and physiology, which helps them to meet individual and social needs. *American Scientist*, **82**, 164–170.
- Heinrich, B. & Heinrich, M.J.E. (1983) Size and caste in temperature regulation by Bumblebees. *Physiological Zoology*, **56**, 552–562.
- Hilário, S.D., Imperatriz-Fonseca, V.L. & Kleinert, A.M.P. (2000) Flight activity and colony strength in the stingless bee *Melipona Bicolor Bicolor* (Apidae, Meliponinae). *Revista Brasileira de Biologia*, **60**, 299–306.
- Hilário, S.D., Imperatriz-Fonseca, V.L. & Kleinert, A.M.P. (2001) Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (in litt.) (Apidae, Meliponinae). *Revista Brasileira de Biologia*, **61**(2), 191–196.
- Hilário, S.D., Ribeiro, M.F. & Imperatriz-Fonseca, V.L. (2012) Can climate shape flight activity patterns of *Plebeia remota* (Hymenoptera, Apidae)? *Iheringia, Série Zoologia*, Porto Alegre, **102**(3), 269–276.
- Hilário, S.D., Ribeiro, M.F. & Imperatriz-Fonseca, V.L. (2007) Efeito do vento sobre a atividade de vôo de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). *Biota Neotropical*, **7**(3).
- Hilário, S.D., Ribeiro, M.F. & Imperatriz-Fonseca, V.L. (2007) Impacto da precipitação pluviométrica sobre a atividade de vôo de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). *Biota Neotropical*, **7**, 135–143.
- Hofstede, F.E. & Sommeijer, M.J. (2006) Influence of environmental and colony factors on the initial commodity choice of foragers of the stingless bee *Plebeia Tobagoensis* (Hymenoptera; Meliponini). *Insectes Sociaux*, **53**, 258–264.
- Jaffé, R., Pope, N., Carvalho, A.T., Maia, U.M., Blochtein, B., Carvalho, C.A.L., Carvalho-Zilse, G.A., Freitas, B.M., Menezes, C., Ribeiro, M.F., Venturieri, G.C. & Imperatriz-Fonseca, V.L. (2015) Bees for development: Brazilian survey reveals how to optimize stingless beekeeping. *PLoS ONE*, **10**, e0121157.
- Jesus, T.N.C.S., Venturieri, G.C. & Contrera, F.A.L. (2014) Time–place learning in the bee *Melipona fasciculata* (Apidae, Meliponini). *Apidologie*, **45**, 257–265.
- Imperatriz-Fonseca, V.L., Kleinert-Giovanini, A. & Pires, J.T. (1985) Climate variations influence on the flight activity of *Plebeia remota* Hilmeberg. *Revista Brasileira de Entomologia*, **29**(3/4), 427–434.
- INMET (1992). Climatological Normal (1961–1990). *SPI/ EMBRAPA*, Brasília.
- Iwama, S.A. (1977) Influência de fatores climáticos na atividade externa de *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae). *Boletim do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, **2**, 189–201.
- Kleinert-Giovanini, A. (1982) The influence of climatic factors on flight activity of *Plebeia emerina* Friese (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae) in winter. *Revista Brasileira de Entomologia*, **26**(1), 1–13.
- Kleinert, A.M.P., Ramalho, M., Cortopassi-Laurino, M., Ribeiro, M.F. & Imperatriz-Fonseca, V.L. (2009) Abelhas Sociais (Bombini, Apini, Meliponini). In: Panizzi, A.R. &

- Parra, J.R.P. (eds) Bioecologia e Nutrição de Insetos: Base Para o Manejo Integrado de Pragas. *Embrapa Informação Tecnológica*, Brasília, 371–424.
- Kovac, H., Stabentheiner, A. & Schmaranzer, S. (2010) Thermoregulation of water foraging honeybees: Balancing of endothermic activity with radiative heat gain and functional requirements. *Journal of Insect Physiology*, **56**, 1834–1845.
- Kronfeld-Schor, N. & Dayan, T. (2003) Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **34**, 153–181.
- Menzel, A., Sparks T.H., Estrella, N. & Roy, D.B. (2006) Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 498–504.
- Michener, C.D. (1974) The social behavior of the bees. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Moore, D., Siegfried, D., Wilson, R. & Rankin, M. (1989) The influence of time of day on the foraging behavior of the honeybee *Apis mellifera*. *Journal of Biological Rhythms*, **4**, 305–325.
- Moure (2017) Catálogo Moure. URL <http://moure.cria.org.br/> (accessed on 2017).
- Murphy, C.M. & Breed, M.D. (2008) Time–place learning in a Neotropical stingless bee, *Trigona fulviventris* Guérin (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Kansas Entomology Society*, **81**, 73–76.
- Nogueira-Neto, P. (1997) Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão. Editora Nogueirapis, São Paulo, Brazil.
- Oliveira, M.A.C. (1973) Um método para avaliação das atividades de vôo em *Plebeia saiqui* (Friese) (Hymenoptera, Meliponinae). *Boletim de Zoologia e Biologia*, **30**, 625–631.
- Polatto, L.P., Chaud-Netto, J., Dutra, J.C.S. & Alves Junior, V.V. (2012) Exploitation of floral resources on *Sparattosperma Leucanthum* (Bignoniaceae): Foraging activity of the pollinators and the nectar and pollen thieves. *Acta Ethologica*, **15**, 119–126.
- Polatto, L.P., Chaud-Netto, J. & Alves-Junior, V.V. (2014) Influence of abiotic factors and floral resource availability on daily foraging activity of bees: Influence of abiotic and biotic factors on bees. *Journal of Insect Behavior*, **27**, 593–612.
- Silva, M.D., Ramalho, M. & Rosa, J.F. (2011) Por que *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae) forrageia sob alta umidade relativa do ar. *Iheringia*, **101**, 131–137.
- Souza, B., Roubik, D., Barth, O., Heard, T., Enríquez, E., Carvalho, C., Villas-Bôas, J., Marchini, L., Locatelli, J., Persano-Oddo, L., Almeida-Muradian, L., Bogdanov, S. & Vit, P. (2006) Composition of stingless bee honey: Setting quality standards. *Interciencia*, **31**, 867–875.
- Stone, G.N. & Willmer, P.G. (1989b) Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology*, **147**, 303–328.
- Underwood, A.J. (1997) Environmental decision-making and the precautionary principle: what does this principle mean in environmental sampling practice? *Landscape and Urban Planning*, **37**, 137–46.
- Von Frisch, K. (1967) The dance language and orientation of bees. Cambridge: Harvard University Press, 566 p.
- Wickham H., Chang W. (2016) Package ‘ggplot2’ v.2.2.1. URL <http://ggplot2.tidyverse.org>
- Witter, S., Nunes-Silva, P., Lisboa, B.B., Tirelli, F.P., Sattler, A., Hilgert-Moreira, S.B. & Blochtein, B. (2015) Stingless Bees as Alternative Pollinators of Canola. *Journal of Economic Entomology*, **108**(3), 880–886.



## Material Suplementar

Tabela 1 – Estimativas descritivas da análise de variância (ANOVA) pareada ( $p < 0,05$  e Intervalo de Confiança de 95%), para os dois dias de aprendizado analisados.

Dia	Colônia	Média	Erro Padrão	95% Intervalo de Confiança	
				Maior	Menor
1	1	51,00	3,640	45,87	58,13
	2	49,25	3,509	42,37	56,13
	3	79,00	4,444	70,29	87,71
	4	73,00	4,933	63,33	82,67
2	1	53,25	3,579	44,23	60,27
	2	64,00	4,000	56,16	71,84
	3	84,25	4,589	75,25	93,25
	4	93,00	5,568	82,09	103,91

Tabela 2 – Comparações pareadas provenientes da Análise de Variância (ANOVA) referente ao aprendizado das operárias de *Tetragonisca fiebrigi*, das 4 colônias analisadas para os 3 dias analisados das 9h às 10h.

Comparações Pareadas							
(I) Dia*Colônia	(J) Dia*Colônia	Diferença Média (I-J)	Erro Padrão	df	Bonferroni Sig.	95% Intervalo de Confiança da Diferença Média	
						Maior	Menor
[Dia=1]*[Colônia=1]	[Dia=1]*[Colônia=2]	3.75	5.056	1	1.000	-13.28	20.78
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-26,00 <sup>a</sup>	5.745	1	.000	-45.35	-6.65
	[Dia=1]*[Colônia=4]	-20.00	6.131	1	.073	-40.65	.65
	[Dia=2]*[Colônia=1]	1.75	5.105	1	1.000	-15.44	18.94
	[Dia=2]*[Colônia=2]	-11.00	5.408	1	1.000	-29.21	7.21
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-31,25 <sup>a</sup>	5.858	1	.000	-50.98	-11.52
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-40,00 <sup>a</sup>	6.652	1	.000	-62.40	-17.60
	[Dia=3]*[Colônia=1]	-4.25	5.250	1	.000	-21.93	13.43
	[Dia=3]*[Colônia=2]	-9.25	5.368	1	1.000	-27.33	8.83
	[Dia=3]*[Colônia=3]	-11.00	5.408	1	1.000	-29.21	7.21
[Dia=3]*[Colônia=4]	-19.33	6.112	1	.103	-39.92	1.25	
[Dia=1]*[Colônia=2]	[Dia=1]*[Colônia=1]	-3.75	5.056	1	1.000	-20.78	13.28
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-29,75 <sup>a</sup>	5.662	1	.000	-48.82	-10.68
	[Dia=1]*[Colônia=4]	-23,75 <sup>a</sup>	6.054	1	.006	-44.14	-3.36
	[Dia=2]*[Colônia=1]	-2.00	5.012	1	1.000	-18.88	14.88
	[Dia=2]*[Colônia=2]	-14.75	5.321	1	.368	-32.67	3.17
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-35,00 <sup>a</sup>	5.777	1	.000	-54.46	-15.54
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-43,75 <sup>a</sup>	6.581	1	.000	-65.91	-21.59
	[Dia=3]*[Colônia=1]	-8.00	5.160	1	1.000	-25.38	9.38

	[Dia=3]*[Colônia=2]	-13.00	5.280	1	.001	-30.78	4.78
	[Dia=3]*[Colônia=3]	-14.75	5.321	1	.368	-32.67	3.17
	[Dia=3]*[Colônia=4]	-23,08 <sup>a</sup>	6.035	1	.009	-43.41	-2.76
[Dia=1]*[Colônia=3]	[Dia=1]*[Colônia=1]	26,00 <sup>a</sup>	5.745	1	.000	6.65	45.35
	[Dia=1]*[Colônia=2]	29,75 <sup>a</sup>	5.662	1	.000	10.68	48.82
	[Dia=1]*[Colônia=4]	6.00	6.640	1	1.000	-16.36	28.36
	[Dia=2]*[Colônia=1]	27,75 <sup>a</sup>	5.706	1	.000	8.53	46.97
	[Dia=2]*[Colônia=2]	15.00	5.979	1	.800	-5.14	35.14
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-5.25	6.388	1	1.000	-26.77	16.27
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-14.00	7.124	1	1.000	-37.99	9.99
	[Dia=3]*[Colônia=1]	21,75 <sup>a</sup>	5.836	1	.013	2.09	41.41
	[Dia=3]*[Colônia=2]	16.75	5.942	1	.318	-3.26	36.76
	[Dia=3]*[Colônia=3]	15.00	5.979	1	.000	-5.14	35.14
	[Dia=3]*[Colônia=4]	6.67	6.623	1	1.000	-15.64	28.97
[Dia=1]*[Colônia=4]	[Dia=1]*[Colônia=1]	20.00	6.131	1	.073	-.65	40.65
	[Dia=1]*[Colônia=2]	23,75 <sup>a</sup>	6.054	1	.006	3.36	44.14
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-6.00	6.640	1	1.000	-28.36	16.36
	[Dia=2]*[Colônia=1]	21,75 <sup>a</sup>	6.095	1	.024	1.22	42.28
	[Dia=2]*[Colônia=2]	9.00	6.351	1	1.000	-12.39	30.39
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-11.25	6.738	1	1.000	-33.94	11.44
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-20.00	7.439	1	.473	-45.05	5.05
	[Dia=3]*[Colônia=1]	15.75	6.217	1	.745	-5.19	36.69
	[Dia=3]*[Colônia=2]	10.75	6.316	1	1.000	-10.52	32.02
	[Dia=3]*[Colônia=3]	9.00	6.351	1	1.000	-12.39	30.39
	[Dia=3]*[Colônia=4]	.67	6.960	1	.000	-22.77	24.11
[Dia=2]*[Colônia=1]	[Dia=1]*[Colônia=1]	-1.75	5.105	1	1.000	-18.94	15.44
	[Dia=1]*[Colônia=2]	2.00	5.012	1	1.000	-14.88	18.88
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-27,75 <sup>a</sup>	5.706	1	.000	-46.97	-8.53
	[Dia=1]*[Colônia=4]	-21,75 <sup>a</sup>	6.095	1	.024	-42.28	-1.22
	[Dia=2]*[Colônia=2]	-12.75	5.368	1	1.000	-30.83	5.33
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-33,00 <sup>a</sup>	5.820	1	.000	-52.60	-13.40
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-41,75 <sup>a</sup>	6.619	1	.000	-64.04	-19.46
	[Dia=3]*[Colônia=1]	-6.00	5.208	1	1.000	-23.54	11.54
	[Dia=3]*[Colônia=2]	-11.00	5.327	1	1.000	-28.94	6.94
	[Dia=3]*[Colônia=3]	-12.75	5.368	1	1.000	-30.83	5.33
	[Dia=3]*[Colônia=4]	-21,08 <sup>a</sup>	6.076	1	.034	-41.55	-.62
[Dia=2]*[Colônia=2]	[Dia=1]*[Colônia=1]	11.00	5.408	1	1.000	-7.21	29.21
	[Dia=1]*[Colônia=2]	14.75	5.321	1	.368	-3.17	32.67
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-15.00	5.979	1	.800	-35.14	5.14
	[Dia=1]*[Colônia=4]	-9.00	6.351	1	1.000	-30.39	12.39
	[Dia=2]*[Colônia=1]	12.75	5.368	1	1.000	-5.33	30.83
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-20.25	6.088	1	.058	-40.75	.25
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-29,00 <sup>a</sup>	6.856	1	.002	-52.09	-5.91
	[Dia=3]*[Colônia=1]	6.75	5.506	1	1.000	-11.79	25.29
	[Dia=3]*[Colônia=2]	1.75	5.618	1	1.000	-17.17	20.67
	[Dia=3]*[Colônia=3]	.00	5.657	1	1.000	-19.05	19.05
	[Dia=3]*[Colônia=4]	-8.33	6.333	1	1.000	-29.66	13.00
[Dia=2]*[Colônia=3]	[Dia=1]*[Colônia=1]	31,25 <sup>a</sup>	5.858	1	.000	11.52	50.98
	[Dia=1]*[Colônia=2]	35,00 <sup>a</sup>	5.777	1	.000	15.54	54.46

	[Dia=1]*[Colônia=3]	5.25	6.388	1	1.000	-16.27	26.77
	[Dia=1]*[Colônia=4]	11.25	6.738	1	1.000	-11.44	33.94
	[Dia=2]*[Colônia=1]	33,00 <sup>a</sup>	5.820	1	.000	13.40	52.60
	[Dia=2]*[Colônia=2]	20.25	6.088	1	.058	-.25	40.75
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-8.75	7.215	1	1.000	-33.05	15.55
	[Dia=3]*[Colônia=1]	27,00 <sup>a</sup>	5.948	1	.000	6.97	47.03
	[Dia=3]*[Colônia=2]	22,00 <sup>a</sup>	6.052	1	.018	1.62	42.38
	[Dia=3]*[Colônia=3]	20.25	6.088	1	.058	-.25	40.75
	[Dia=3]*[Colônia=4]	11.92	6.721	1	1.000	-10.72	34.55
[Dia=2]*[Colônia=4]	[Dia=1]*[Colônia=1]	40,00 <sup>a</sup>	6.652	1	.000	17.60	62.40
	[Dia=1]*[Colônia=2]	43,75 <sup>a</sup>	6.581	1	.000	21.59	65.91
	[Dia=1]*[Colônia=3]	14.00	7.124	1	1.000	-9.99	37.99
	[Dia=1]*[Colônia=4]	20.00	7.439	1	.473	-5.05	45.05
	[Dia=2]*[Colônia=1]	41,75 <sup>a</sup>	6.619	1	.000	19.46	64.04
	[Dia=2]*[Colônia=2]	29,00 <sup>a</sup>	6.856	1	.002	5.91	52.09
	[Dia=2]*[Colônia=3]	8.75	7.215	1	1.000	-15.55	33.05
	[Dia=3]*[Colônia=1]	35,75 <sup>a</sup>	6.731	1	.000	13.08	58.42
	[Dia=3]*[Colônia=2]	30,75 <sup>a</sup>	6.824	1	.000	7.77	53.73
	[Dia=3]*[Colônia=3]	29,00 <sup>a</sup>	6.856	1	.002	5.91	52.09
	[Dia=3]*[Colônia=4]	20.67	7.424	1	.355	-4.34	45.67
[Dia=3]*[Colônia=1]	[Dia=1]*[Colônia=1]	4.25	5.250	1	.000	-13.43	21.93
	[Dia=1]*[Colônia=2]	8.00	5.160	1	1.000	-9.38	25.38
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-21,75 <sup>a</sup>	5.836	1	.013	-41.41	-2.09
	[Dia=1]*[Colônia=4]	-15.75	6.217	1	.745	-36.69	5.19
	[Dia=2]*[Colônia=1]	6.00	5.208	1	1.000	-11.54	23.54
	[Dia=2]*[Colônia=2]	-6.75	5.506	1	1.000	-25.29	11.79
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-27,00 <sup>a</sup>	5.948	1	.000	-47.03	-6.97
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-35,75 <sup>a</sup>	6.731	1	.000	-58.42	-13.08
	[Dia=3]*[Colônia=2]	-5.00	5.466	1	1.000	-23.41	13.41
	[Dia=3]*[Colônia=3]	-6.75	5.506	1	1.000	-25.29	11.79
	[Dia=3]*[Colônia=4]	-15.08	6.199	1	.987	-35.96	5.79
[Dia=3]*[Colônia=2]	[Dia=1]*[Colônia=1]	9.25	5.368	1	1.000	-8.83	27.33
	[Dia=1]*[Colônia=2]	13.00	5.280	1	.001	-4.78	30.78
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-16.75	5.942	1	.318	-36.76	3.26
	[Dia=1]*[Colônia=4]	-10.75	6.316	1	1.000	-32.02	10.52
	[Dia=2]*[Colônia=1]	11.00	5.327	1	1.000	-6.94	28.94
	[Dia=2]*[Colônia=2]	-1.75	5.618	1	1.000	-20.67	17.17
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-22,00 <sup>a</sup>	6.052	1	.018	-42.38	-1.62
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-30,75 <sup>a</sup>	6.824	1	.000	-53.73	-7.77
	[Dia=3]*[Colônia=1]	5.00	5.466	1	1.000	-13.41	23.41
	[Dia=3]*[Colônia=3]	-1.75	5.618	1	1.000	-20.67	17.17
	[Dia=3]*[Colônia=4]	-10.08	6.299	1	1.000	-31.30	11.13
[Dia=3]*[Colônia=3]	[Dia=1]*[Colônia=1]	11.00	5.408	1	1.000	-7.21	29.21
	[Dia=1]*[Colônia=2]	14.75	5.321	1	.368	-3.17	32.67
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-15.00	5.979	1	.000	-35.14	5.14
	[Dia=1]*[Colônia=4]	-9.00	6.351	1	1.000	-30.39	12.39
	[Dia=2]*[Colônia=1]	12.75	5.368	1	1.000	-5.33	30.83
	[Dia=2]*[Colônia=2]	.00	5.657	1	1.000	-19.05	19.05
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-20.25	6.088	1	.058	-40.75	.25

	[Dia=2]*[Colônia=4]	-29,00 <sup>a</sup>	6.856	1	.002	-52.09	-5.91
	[Dia=3]*[Colônia=1]	6.75	5.506	1	1.000	-11.79	25.29
	[Dia=3]*[Colônia=2]	1.75	5.618	1	1.000	-17.17	20.67
	[Dia=3]*[Colônia=4]	-8.33	6.333	1	1.000	-29.66	13.00
[Dia=3]*[Colônia=4]	[Dia=1]*[Colônia=1]	19.33	6.112	1	.103	-1.25	39.92
	[Dia=1]*[Colônia=2]	23,08 <sup>a</sup>	6.035	1	.009	2.76	43.41
	[Dia=1]*[Colônia=3]	-6.67	6.623	1	.000	-28.97	15.64
	[Dia=1]*[Colônia=4]	-.67	6.960	1	1.000	-24.11	22.77
	[Dia=2]*[Colônia=1]	21,08 <sup>a</sup>	6.076	1	.034	.62	41.55
	[Dia=2]*[Colônia=2]	8.33	6.333	1	1.000	-13.00	29.66
	[Dia=2]*[Colônia=3]	-11.92	6.721	1	1.000	-34.55	10.72
	[Dia=2]*[Colônia=4]	-20.67	7.424	1	.355	-45.67	4.34
	[Dia=3]*[Colônia=1]	15.08	6.199	1	.987	-5.79	35.96
	[Dia=3]*[Colônia=2]	10.08	6.299	1	1.000	-11.13	31.30
	[Dia=3]*[Colônia=3]	8.33	6.333	1	1.000	-13.00	29.66

Comparações pareadas estimadas das médias baseadas na escala original da variável dependente: Visitas

a. Nível de significância ,05.

Tabela 3 – Resumo dos modelos gerados por regressão linear entre a distância de voo e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  e impacto de cada variável para *Tetragonisca fiebrigi* através do método de Stepwise.

<b>Resumo do modelo</b>				
Modelo	R	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> ajustado	Erro padrão da estimativa
1	,869 <sup>a</sup>	,756	,754	91,50750
2	,877 <sup>b</sup>	,769	,767	89,19773
3	,882 <sup>c</sup>	,778	,775	87,60911
4	,892 <sup>d</sup>	,796	,792	84,29549
5	,892 <sup>e</sup>	,796	,791	84,45125

a. Preditores: (Constante), Radiação

b. Preditores: (Constante), Radiação, Umidade

c. Preditores: (Constante), Radiação, Umidade, Temperatura

d. Preditores: (Constante), Radiação, Umidade, Temperatura, Pressão

e. Preditores: (Constante), Radiação, Umidade, Temperatura, Pressão, Vento

Tabela 4 – Resultado da ANOVA gerada através da análise de regressão linear entre a distância de voo e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  e impacto de cada variável para *Tetragonisca fiebrigi* através do método de Stepwise.

ANOVA <sup>a</sup>						
	Modelo	Soma dos Quadrados	df	Quadrado Médio	Z	Sig.
1	Regressão	5330401,222	1	5330401,222	636,571	,000 <sup>b</sup>
	Resíduo	1724966,086	206	8373,622		
	Total	7055367,308	207			
2	Regressão	5424339,170	2	2712169,585	340,886	,000 <sup>c</sup>
	Resíduo	1631028,138	205	7956,235		
	Total	7055367,308	207			
3	Regressão	5489594,482	3	1829864,827	238,408	,000 <sup>d</sup>
	Resíduo	1565772,826	204	7675,357		
	Total	7055367,308	207			
4	Regressão	5612904,286	4	1403226,071	197,478	,000 <sup>e</sup>
	Resíduo	1442463,022	203	7105,729		
	Total	7055367,308	207			
5	Regressão	5614700,536	5	1122940,107	157,451	,000 <sup>f</sup>
	Resíduo	1440666,771	202	7132,014		
	Total	7055367,308	207			

a. Variável Dependente: Distância

b. Preditores: (Constante), Radiação

c. Preditores: (Constante), Radiação, Umidade

d. Preditores: (Constante), Radiação, Umidade, Temperatura

e. Preditores: (Constante), Radiação, Umidade, Temperatura, Pressão

f. Preditores: (Constante), Radiação, Umidade, Temperatura, Pressão, Vento

Tabela 5 – Coeficientes gerados através dos modelos de regressão linear entre a distância de voo e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  e impacto de cada variável para *Tetragonisca fiebrigi* através do método de Stepwise.

<b>Coeficientes<sup>a</sup></b>						
Modelo	Coeficientes não padronizados		Coeficientes padronizados			
	B	Erro Padrão	Beta	t	Sig.	
1	(Constante)	13,211	10,320		1,280	,202
	Radiação	,133	,005	,869	25,230	,000
2	(Constante)	-234,518	72,794		-3,222	,001
	Radiação	,162	,010	1,061	16,307	,000
	Umidade	2,876	,837	,223	3,436	,001
3	(Constante)	-479,435	110,306		-4,346	,000
	Radiação	,150	,011	,981	14,128	,000
	Umidade	3,597	,859	,279	4,189	,000
	Temperatura	8,233	2,824	,162	2,916	,004
4	(Constante)	-12434,830	2871,880		-4,330	,000
	Radiação	,147	,010	,964	14,397	,000
	Umidade	6,678	1,109	,519	6,023	,000
	Temperatura	21,858	4,252	,431	5,141	,000
	Pressão	11,292	2,711	,221	4,166	,000
5	(Constante)	-12490,254	2879,305		-4,338	,000
	Radiação	,149	,011	,977	13,606	,000
	Umidade	6,714	1,113	,522	6,031	,000
	Temperatura	21,834	4,260	,430	5,125	,000
	Pressão	11,348	2,718	,222	4,175	,000
	Vento	-3,801	7,574	-,019	-,502	,616

a. Variável Dependente: Distância

Tabela 6 – Variáveis excluídas dos modelos gerados através de regressão linear entre a distância de voo e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  e impacto de cada variável para *Tetragonisca fiebrigi* através do método de Stepwise.

Variáveis excluídas <sup>a</sup>						
Modelo	Beta In	T	Sig.	Correlação parcial	Estatísticas de colinearidade	
					Tolerância	
1	Temperatura	,095 <sup>b</sup>	1,718	,087	,119	,383
	Umidade	,223 <sup>b</sup>	3,436	,001	,233	,267
	Vento	-,010 <sup>b</sup>	-,248	,804	-,017	,716
	Pressão	-,030 <sup>b</sup>	-,866	,388	-,060	,997
2	Temperatura	,162 <sup>c</sup>	2,916	,004	,200	,352
	Vento	-,020 <sup>c</sup>	-,503	,615	-,035	,712
	Pressão	,011 <sup>c</sup>	,312	,756	,022	,879
3	Vento	-,013 <sup>d</sup>	-,318	,751	-,022	,709
	Pressão	,221 <sup>d</sup>	4,166	,000	,281	,359
4	Vento	-,019 <sup>e</sup>	-,502	,616	-,035	,708

a. Variável Dependente: Distância

b. Preditores no Modelo: (Constante), Radiação

c. Preditores no Modelo: (Constante), Radiação, Umidade

d. Preditores no Modelo: (Constante), Radiação, Umidade, Temperatura

e. Preditores no Modelo: (Constante), Radiação, Umidade, Temperatura, Pressão



Tabela 7 – Resumo dos modelos gerados por regressão linear entre a taxa de visitação e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  e impacto de cada variável para *Tetragonisca fiebrigi* através do método de Stepwise.

<b>Resumo do modelo</b>				
Modelo	R	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> ajustado	Erro padrão da estimativa
1	,907 <sup>a</sup>	,823	,816	51,78009
2	,923 <sup>b</sup>	,852	,841	48,15632
3	,924 <sup>c</sup>	,853	,836	48,89826
4	,924 <sup>d</sup>	,854	,831	49,73464
5	,925 <sup>e</sup>	,856	,827	50,31501

a. Preditores: (Constante), Temperatura

b. Preditores: (Constante), Temperatura, Radiação

c. Preditores: (Constante), Temperatura, Radiação, Vento

d. Preditores: (Constante), Temperatura, Radiação, Vento, Umidade

e. Preditores: (Constante), Temperatura, Radiação, Vento, Umidade, Pressão

Tabela 8 – Resultado da ANOVA gerada através da análise de regressão linear entre a taxa de visitação e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  e impacto de cada variável para *Tetragonisca fiebrigi* através do método de Stepwise.

ANOVA <sup>a</sup>						
	Modelo	Soma dos Quadrados	df	Quadrado Médio	Z	Sig.
1	Regressão	348315,329	1	348315,329	129,911	,000 <sup>b</sup>
	Resíduo	75072,971	28	2681,178		
	Total	423388,300	29			
2	Regressão	360774,459	2	180387,230	77,786	,000 <sup>c</sup>
	Resíduo	62613,841	27	2319,031		
	Total	423388,300	29			
3	Regressão	361221,262	3	120407,087	50,358	,000 <sup>d</sup>
	Resíduo	62167,038	26	2391,040		
	Total	423388,300	29			
4	Regressão	361549,937	4	90387,484	36,542	,000 <sup>e</sup>
	Resíduo	61838,363	25	2473,535		
	Total	423388,300	29			
5	Regressão	362629,887	5	72525,977	28,648	,000 <sup>f</sup>
	Resíduo	60758,413	24	2531,601		
	Total	423388,300	29			

a. Variável Dependente: Visitas

b. Preditores: (Constante), Temperatura

c. Preditores: (Constante), Temperatura, Radiação

d. Preditores: (Constante), Temperatura, Radiação, Vento

e. Preditores: (Constante), Temperatura, Radiação, Vento, Umidade

f. Preditores: (Constante), Temperatura, Radiação, Vento, Umidade, Pressão

Tabela 9 – Coeficientes gerados através dos modelos de regressão linear entre a taxa de visitação e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  e impacto de cada variável para *Tetragonisca fiebrigi* através do método de Stepwise.

Coeficientes <sup>a</sup>						
Modelo		Coeficientes não padronizados		Coeficientes padronizados		
		B	Erro Padrão	Beta	t	Sig.
1	(Constante)	-495,494	59,867		-8,277	,000
	Temperatura	28,350	2,487	,907	11,398	,000
2	(Constante)	-587,868	68,471		-8,586	,000
	Temperatura	30,921	2,565	,989	12,053	,000
	Radiação	,007	,003	,190	2,318	,028
3	(Constante)	-603,138	77,985		-7,734	,000
	Temperatura	31,273	2,729	1,001	11,460	,000
	Radiação	,008	,003	,198	2,323	,028
	Vento	,611	1,413	,034	,432	,669
4	(Constante)	-659,188	173,015		-3,810	,001
	Temperatura	31,842	3,185	1,019	9,997	,000
	Radiação	,008	,003	,198	2,283	,031
	Vento	,752	1,488	,042	,505	,618
	Umidade	,530	1,453	,033	,365	,719
5	(Constante)	-640,789	177,287		-3,614	,001
	Temperatura	31,003	3,469	,992	8,938	,000
	Radiação	,008	,003	,203	2,309	,030
	Vento	1,038	1,568	,058	,662	,514
	Umidade	,326	1,502	,020	,217	,830
	Pressão	,002	,003	,061	,653	,520

a. Variável Dependente: Visitas

Tabela 10 – Variáveis excluídas dos modelos gerados através de regressão linear entre a taxa de visitação e os fatores meteorológicos, considerando  $p < 0,05$  e impacto de cada variável para *Tetragonisca fiebrigi* através do método de Stepwise.

Variáveis excluídas <sup>a</sup>						
Modelo		Beta In	T	Sig.	Correlação parcial	Estatísticas de colinearidade
						Tolerância
1	Vento	-,003 <sup>b</sup>	-,042	,967	-,008	,945
	Umidade	,032 <sup>b</sup>	,349	,730	,067	,756
	Pressão	,042 <sup>b</sup>	,464	,646	,089	,808

	Radiação	,190 <sup>b</sup>	2,318	,028	,407	,813
2	Vento	,034 <sup>c</sup>	,432	,669	,084	,906
	Umidade	,021 <sup>c</sup>	,245	,808	,048	,753
	Pressão	,046 <sup>c</sup>	,551	,586	,107	,808
3	Umidade	,033 <sup>d</sup>	,365	,719	,073	,703
	Pressão	,065 <sup>d</sup>	,728	,474	,144	,719
4	Pressão	,061 <sup>e</sup>	,653	,520	,132	,688

a. Variável Dependente: Visitas

b. Preditores no Modelo: (Constante), Temperatura

c. Preditores no Modelo: (Constante), Temperatura, Radiação

d. Preditores no Modelo: (Constante), Temperatura, Radiação, Vento

e. Preditores no Modelo: (Constante), Temperatura, Radiação, Vento, Umidade

# CAPÍTULO 2

Distância de voo e forrageio de  
*Tetragonisca fiebrigi*  
(Apidae: Meliponini) em resposta a  
diferentes concentrações de açúcar no  
recurso alimentar

Manuscrito redigido no formato de *Research Article*  
do periódico *Apidologie*



Ninho de *Tetragonisca fiebrigi* (Fonte: Tatiana Kaehler)

## **Distância de voo e forrageio de *Tetragonisca fiebrigi* (Apidae: Meliponini) em resposta a diferentes concentrações de açúcar no recurso alimentar**

Tatiana G. KAEHLER<sup>1\*</sup>, Rosana HALINSKI<sup>1</sup>, Felipe A.L. CONTRERA<sup>2</sup>, Arthur SILVEIRA<sup>1</sup>, Betina BLOCHTEIN<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biodiversidade e Ecologia, Faculdade de Biociências, Laboratório de Entomologia. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Avenida Ipiranga, 6681, 90619-900, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. \*Autor correspondente: tatigk@gmail.com

<sup>2</sup> Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará. Guamá, 66075-110, Belém, Pará, Brasil.

**Resumo:** Dentre os polinizadores, as abelhas adultas e a sua prole são dependentes de pólen e néctar como recursos alimentares. O néctar pode ser utilizado como fonte energética durante o forrageio e a qualidade e quantidade dos recursos a serem coletados estão relacionados ao recrutamento em algumas espécies de abelhas sem ferrão. Esta pesquisa objetivou estudar o forrageio de *Tetragonisca fiebrigi* quanto a distância máxima de voo e a influência da concentração de açúcar do recurso na taxa de visitas. Os experimentos foram realizados no Jardim Botânico de Porto Alegre, RS, Brasil, com alimentadores artificiais, onde as operárias foram treinadas a coletar. Verificou-se que as operárias diminuía suas visitas conforme aumentava a distância das fontes alimentares. Embora tenham alcançado 600 m, 75% da atividade cumulativa de forrageio se concentrou em até 200 m de distância das colônias. Também foi evidenciado o aumento do recrutamento nos alimentadores com concentrações de açúcar mais elevadas. O conhecimento sobre a distância de voo alcançada e a área de forrageio efetivo, permite a adoção de medidas para a sua conservação, a exemplo do planejamento da disponibilidade de recursos alimentares na paisagem. Na agricultura estas informações permitem projetar a amplitude de atividades das abelhas junto a culturas dependentes destes polinizadores.

**Palavras-chave:** abelha sem ferrão; jataí; distância de voo; alimentador artificial; qualidade dos recursos.

## Introdução

Dentre os polinizadores, as abelhas sociais são dependentes dos recursos alimentares coletados nas flores durante o forrageio para garantir a sobrevivência de sua prole (Roubik 1989; Eltz et al. 2002; Willmer e Finlayson 2014). Dentre esses recursos predominam o pólen e néctar, sendo que o primeiro permite suprir as necessidades proteicas de larvas e adultos, enquanto o segundo representa a fonte energética, sendo estocado na colônia sob a forma de mel e carregado na vesícula nectarífera durante o forrageio (Roubik 1989; Gmeinbauer e Crailsheim 1993). Regular a quantidade de néctar que será utilizada como combustível para o forrageio é essencial para as abelhas sociais, pois operárias que voam até recursos mais distantes necessitam armazenar maior quantidade de néctar na vesícula do que aquelas que forrageiam mais próximas as suas colônias (Beutler 1951). A concentração do néctar também é importante, pois há um custo energético associado ao recurso transportado durante o forrageio, podendo acarretar em um aumento do peso corporal da abelha, reduzindo sua agilidade no voo e aumentando os riscos de predação (Wolf et al. 1989; Feuerbacher et al. 2003; Balderrama et al. 1992; Moffatt 2000; Harano et al. 2013). Portanto, o volume e a concentração do néctar ingerido antes do voo de forrageio devem ser regulados de forma adaptativa conforme a distância a ser percorrida e o recurso a ser coletado (Beutler 1950; Harano et al. 2013).

Além disso, a distância de forrageio das abelhas é importante para compreender e determinar a escala espacial em que cada espécie pode prover o serviço de polinização de plantas nativas e agrícolas (Potts et al. 2016). Enquanto que *Apis mellifera* pode voar por mais de 10 km (Beekman e Ratnieks 2000), a maioria das espécies de abelhas sem ferrão voa por até 4 km (Roubik e Aluja 1983; van Nieuwstadt e Iraheta 1996; Nogueira-Neto 1997; Araújo et al. 2004; Kuhn-Neto et al. 2009; Rodrigues e Ribeiro 2014; Silva et al. 2014; Smith et al. 2017). O raio de forrageio efetivo da maioria dos meliponíneos ocorre entre 100 e 400 m (Heard 1999) e há uma diminuição no número de operárias conforme aumenta a distância do recurso alimentar (Heinrich 1976, 1979; Free e Butler 1959; Teräs 1976; Bowers 1985; Free 1993; Ricketts 2004). Analisando a polinização no café em uma matriz de floresta e plantação, evidenciou-se que as abelhas sem ferrão e *Apis mellifera* forrageiam nas plantas mais próximas aos fragmentos florestais e, conseqüentemente, perto de suas colônias (Ricketts 2004) Desta forma, a estimativa de quão longe elas voam auxilia na compreensão sobre a dinâmica espacial do forrageio, os recursos utilizados e o

potencial de transporte de pólen entre as manchas florais (Osborne et al. 1999; Walther-Hellwig e Frankl 2000).

Os meliponíneos além de serem eficientes polinizadores de diversas culturas, como pitanga, tomate, café, dentre outras (Giannini et al. 2015), podem realizar recrutamento, ou seja, forrageiras indicam a distância e direção específica de um recurso a outras abelhas de sua colônia (Nieh et al. 2003a; Nieh 2004). Para o sucesso do recrutamento as abelhas possuem diferentes mecanismos de comunicação conforme a espécie, como marcação odorífera em plantas, vibração das asas dentro do ninho, entre outros (Nieh et al. 2003a). Esse comportamento aumenta a eficiência na exploração e coleta de recursos alimentares e, conseqüentemente, na polinização (Lindauer e Kerr 1960; Kerr 1994; Jarau et al. 2000; Aguilar et al. 2006; Contrera e Nieh 2007). Para analisar o recrutamento e a distância de forrageio, um dos métodos mais utilizados é o de alimentadores artificiais (van Nieuwstadt e Iraheta 1996; Kuhn-Neto et al. 2009; Silva et al. 2014). O recurso artificial permite treinar forrageiras até a distância máxima em que elas podem voar em busca de alimento, além de fornecer informações relacionadas aos sistemas de comunicação e recrutamento para obtenção de recursos em resposta ao seu ambiente (Contrera e Nieh 2007; Nieh 2004).

A espécie nativa *Tetragonisca fiebrigi*, conhecida como jataí, possui uma ampla distribuição geográfica, sendo encontrada no Brasil nas regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste, e também na Argentina (Misiones e Tucumán), na Bolívia (Santa Cruz) e no Paraguai (Cordillera, Misiones) (Moure 2017). Jataí é considerada rústica e de fácil manejo, sendo uma das espécies mais criadas no Brasil (Jaffé et al. 2015). Além disso, as abelhas desta espécie são importantes polinizadoras para as culturas de canola (Witter et al. 2015) e morango (Antunes et al. 2007). Neste contexto, objetivamos estudar o forrageio da espécie nativa *Tetragonisca fiebrigi* em alimentadores artificiais, visando responder as seguintes questões: 1) Qual a distância de voo alcançada pelas operárias utilizando alimentador artificial? 2) A taxa de visitação das operárias ao recurso é inversamente proporcional à distância percorrida desde o ninho até a fonte alimentar? 3) A concentração de açúcar do alimentador artificial influencia a frequência de visitas de operárias e a distância alcançada por elas?



## **Materiais e Métodos**

### **Área de estudo**

Os experimentos foram realizados no Jardim Botânico de Porto Alegre (30° 03' 06.07" S, 51° 10' 37.95" O), RS, Brasil, o qual apresenta área com 39 hectares, coberta por fragmentos de vegetação original e jardins com plantas nativas e exóticas (Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul 2014). O clima da região é classificado como subtropical úmido (Cfa), com temperatura média anual de 18,8° C (Alvares, 2013). Na região do estudo, durante o verão as temperaturas médias variam de 19° a 34° C, com média de 24,5° C, precipitação média anual de 1.455 mm e umidade relativa do ar média de 79% (INMET, 1992).

Em outubro de 2014 quatro colônias de *Tetragonisca fiebrigi* foram dispostas próximas a borda de um fragmento florestal, ficando protegidas de incidência solar direta. As colônias estavam acondicionadas em caixas de madeira padronizadas, com 22 cm de profundidade, 20 cm de largura e 37 cm de altura. Estas foram instaladas sobre suportes de madeira de aproximadamente 50 cm e protegidas por telhas de barro. As colônias estavam todas populosas, com rainhas produtivas, com reservas de mel e pólen e intensa atividade de forrageio.

### **Distância de voo**

O experimento para o estudo da distância de voo foi realizado de dezembro de 2014 a abril de 2015, onde as abelhas foram treinadas a forragear em uma fonte artificial de alimento (método adaptado de von Frisch, 1967). O alimentador artificial consistiu de placa de acrílico com ranhuras de 2 mm de profundidade, conectada a recipiente com xarope (água e açúcar, 1:1), e ainda sobre este foi adicionada essência aromática (pêssego) para promover a atração das abelhas. O alimentador foi apoiado em um tubo de PVC de 70 cm junto à entrada da colônia (Figura 1). Para garantir que cada colônia seria estudada separadamente, e que as operárias analisadas seriam provenientes da mesma colmeia, três delas eram fechadas na noite anterior aos experimentos, restando somente uma aberta, permitindo atividades externas à colônia.

Primeiramente as abelhas foram treinadas a identificar a fonte de alimento artificial. Este treinamento teve duração de três dias, sendo que no primeiro e segundo dias o alimentador era posicionado em frente à entrada da colmeia das 9h às 17h, e no

terceiro dia era movido, distanciado da colmeia, em 10 m a cada 30 min, para que as operárias aprendessem a trilha estabelecida.

Após o treinamento, no quarto dia, o alimentador era deslocado em intervalos de distância previamente estabelecidos: 0m, 30m, 50m, 100m, 150m e assim sucessivamente, em intervalos de 50m a cada 30 min, até a distância máxima em que nenhuma abelha visitasse mais o alimentador (Figura 2). O número de visitas foi contabilizado registrando-se as operárias que pousavam no alimentador com contador manual, durante 30 minutos em cada distância. Este experimento foi realizado três vezes para cada colônia.



Figura 1 – Alimentador artificial adotado para os experimentos com operárias de *Tetragonisca fiebrigi*, com solução de sacarose, apoiado em suporte com 70 cm de altura, próximo à entrada da colmeia (setas), no Jardim Botânico de Porto Alegre, RS, Brasil.

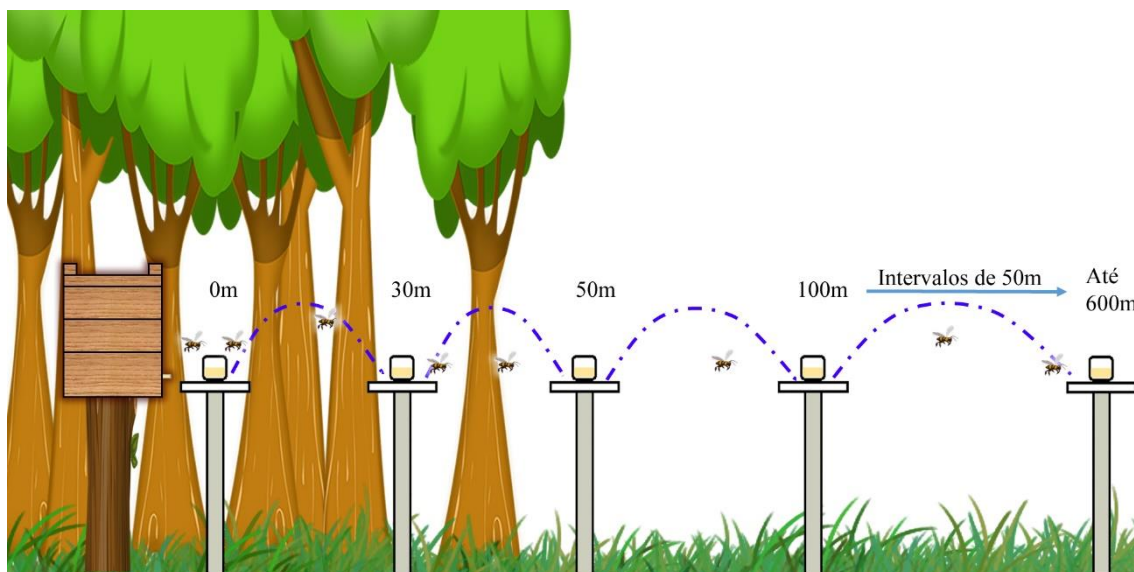


Figura 2 – Representação esquemática da disposição do alimentador em relação a colmeia para o estudo da distância de voo de *Tetragonisca fiebrigi*, no Jardim Botânico de Porto Alegre, RS, Brasil. As linhas pontilhadas azuis representam o deslocamento do alimentador contendo xarope (50% de açúcar).

### **Influência da concentração de açúcares no forrageio**

Para analisar a relação da concentração de açúcar do xarope e a taxa de visitação nos alimentadores artificiais foram utilizadas três colônias de *T. fiebrigi* e os experimentos foram conduzidos de novembro a dezembro de 2016. Este experimento foi repetido quatro vezes, um por dia para cada colônia, totalizando 12 dias de coleta de dados.

O método utilizado foi semelhante ao descrito anteriormente, porém com a utilização simultânea de cinco alimentadores (método adaptado de von Frisch, 1967). Foram ofertadas cinco concentrações de açúcar no xarope (10, 20, 30, 40, 50%) às operárias de cada colônia alvo. Os alimentadores, com as distintas concentrações de xarope, foram posicionados em leque em frente as colônias, em ângulo de 15° entre eles, sendo todos primeiramente distanciados em 10 metros das colônias e distribuídos aleatoriamente quanto a concentração do xarope (Figura 3). Durante 30 minutos o número de operárias que pousou em cada alimentador foi contabilizado e após o intervalo de tempo estes foram movidos em intervalos de 10 m até alcançar 150 m.

A fim de verificar a relação da taxa de visitação com relação ao horário de forrageio experimentos foram conduzidos das 9h às 17h, onde o número de abelhas foi contabilizado a cada 30 min em todos os alimentadores simultaneamente utilizando contadores manuais. Este experimento foi repetido quatro vezes, um por dia para cada colônia, totalizando 12 dias de coleta de dados e os alimentadores ficavam posicionados a 10 m da colônia sem serem movidos.

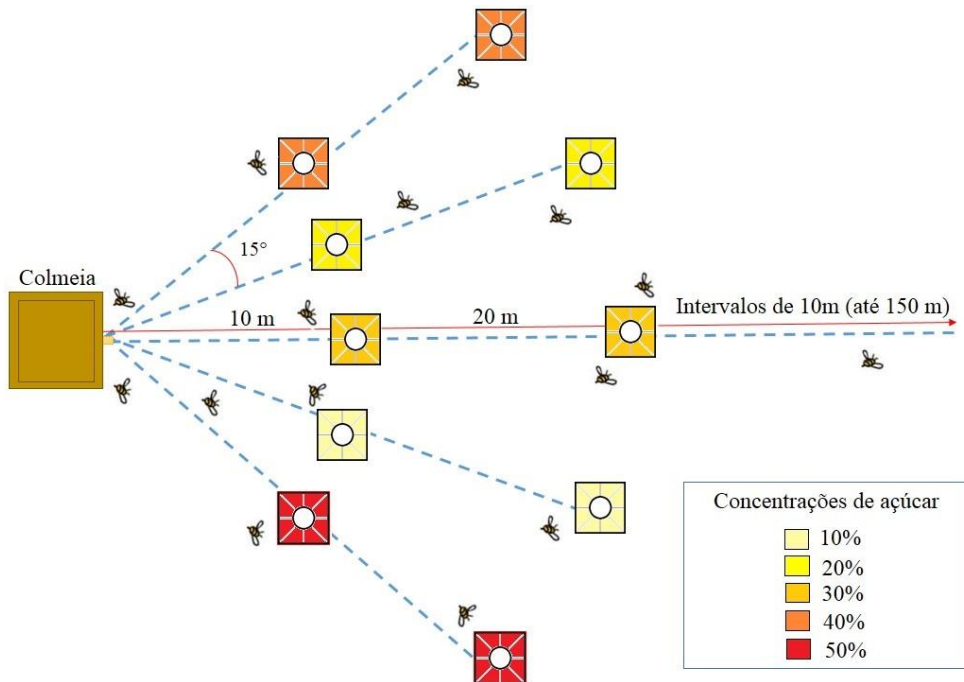


Figura 3 – Disposição dos alimentadores artificiais adotada para a avaliação da influência da concentração de açúcar na taxa de visitas e distância de voo de *Tetragonisca fiebrigi*, no Jardim Botânico de Porto Alegre, RS, Brasil. As linhas representam o deslocamento dos alimentadores, simbolizados pelos quadrados cujas cores correspondem às distintas concentrações de açúcar utilizadas.

### Análise de dados

Para verificar a normalidade dos dados foi aplicado o teste de Shapiro-Wilk, resultando em dados não-paramétricos ( $p = 2.688e-06$ ). Portanto, para análise de variância das colônias de *T. fiebrigi* foi realizado o teste de Kruskal-Wallis, demonstrando que as colônias são semelhantes quanto à distribuição das operárias nas diferentes distâncias ( $p = 0,87$ ).

O efeito da distância do alimentador artificial em relação à visitação de operárias foi verificado através uma regressão linear (Hosmer et al. 2004), e mostrados graficamente utilizando o pacote “*ggplot2*” (Wickham e Chang 2016) do programa R (R Core Team, 2017).

Para analisar a atividade de forrageio acumulada foi calculada a porcentagem relativa de operárias (75%, 95% e 100%) visitando o alimentador em relação ao número total de operárias a uma determinada distância para cada colônia (Kuhn-Neto, 2009).

Para a análise da influência das diferentes concentrações de açúcar na taxa de visitação das operárias em diferentes distâncias foi realizada uma regressão linear entre o número de visitas no alimentador artificial e a distância alcançada em cada concentração de açúcar. Também se avaliou a relação entre o horário de realização dos experimentos e o número de operárias visitando os alimentadores através de regressão linear. Para estas análises foi utilizado o pacote “*stats*” (Wickham 2017) do programa R.

## **Resultados**

Os experimentos com alimentadores indicaram que a distância máxima de voo das operárias de *T. fiebrigi* das quatro colônias analisadas alcançou 600 m (Figura 4). O número de operárias encontrado em cada distância de forrageio é dado na fig. 4, para cada uma das quatro colônias estudadas, onde observou-se um decréscimo no número de visitas das operárias conforme aumentou a distância entre a colônia e o alimentador. Assim, 75% da atividade cumulativa de forrageio se concentrou em uma distância de 150 m para as colônias B e D e de 200 m para as colônias A e C. Ainda em 350 m (para a colônia C) e 400 m (para as outras colônias) de distância das colmeias registrou-se 95% das visitas ao alimentador. O número de visitas de operárias foi explicado significativamente em todas as colônias ( $p < 0,05$ ) em relação a distância de voo com um poder de explicação entre 65% a 89% (Figura 4).

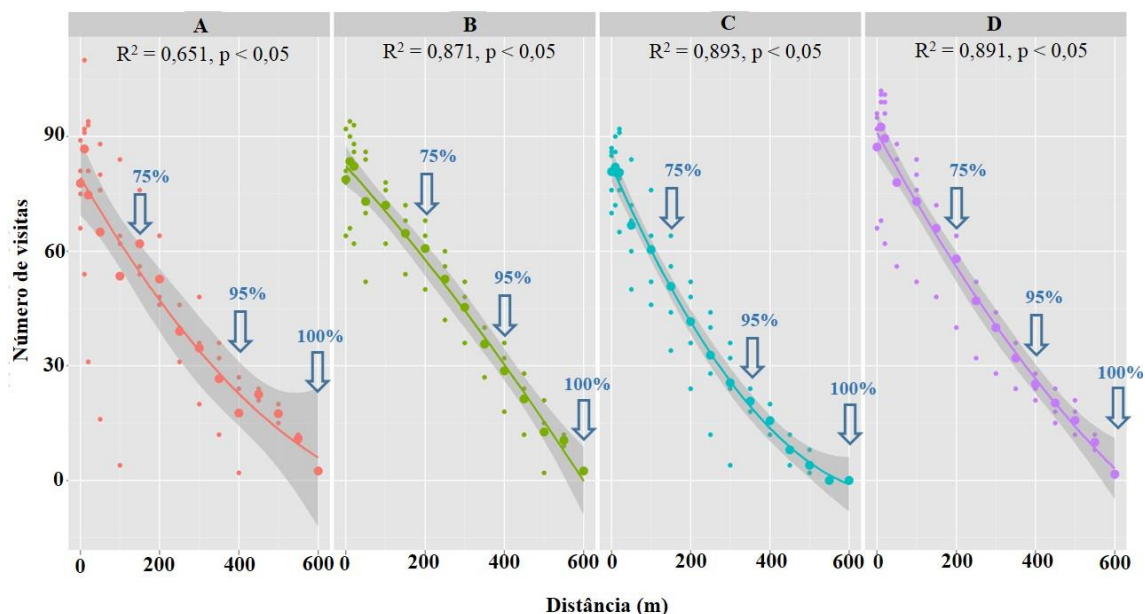


Figura 4 - Número de visitas de *Tetragonisca fiebrigi* em relação a distância ao alimentador artificial com 50% de concentração de açúcar, em quatro colônias (A, B, C, D), em intervalos de 30 min, nas diferentes distâncias analisadas,  $p < 0,05$  e intervalo de confiança de 95%. As setas indicam as distâncias onde se concentram 75%, 95% e 100% das atividades de forrageio acumuladas.

Pode-se observar um decréscimo significativo no número de visitas a cada 30 minutos conforme aumentava a distância percorrida pelas operárias ( $R^2 = 0,78; p < 0,0001$ ) desde a colônia até o alimentador. Além disso, registrou-se que a cada acréscimo de 100 metros na distância entre a colônia e o alimentador era esperada a diminuição de 14 visitas em 30 minutos (Figura 5).

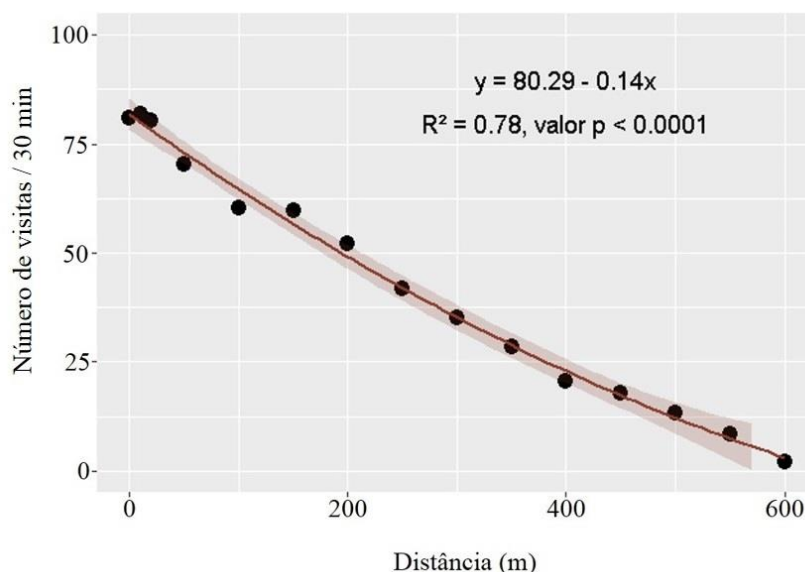


Figura 5 –Número de visitas de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* ao alimentador artificial, com 50% de concentração de açúcar, em intervalos de 30 min, nas distâncias analisadas (0, 30, 50, 100, 150, até 600m), considerando  $p < 0,0001$  e intervalo de confiança de 95%.

Com relação às diferentes concentrações de açúcar, a taxa de visitação foi maior nas concentrações de 40 e 50% (Figura 6), enquanto que as concentrações menores, de 10 e 20%, apresentaram número inferior de visitas, e a concentração de 30% apresentou uma taxa de visitação intermediária. Com relação a distribuição das operárias nas diferentes distâncias, nas concentrações de 10 e 20% o número de visitas não ultrapassou 169, não tendo sido registrada a presença de forrageiras nos alimentadores a partir de 90 m de distância. Já na concentração de 30% a taxa de visitação foi maior que o total esperando até a distância de 60 m, enquanto que nas concentrações de 40 e 50% houve visitas de operárias até a última distância testada.

Ao analisar a distância de voo com relação ao número de visitas em cada concentração, verificou-se que na oferta de xarope a 30, 40 e 50% de açúcar as operárias aumentaram a taxa de visitação até a distância de 50 m, ocorrendo um decréscimo a partir deste marco. Já para as concentrações de 10% e 20% houve uma redução no número de visitas conforme o aumento da distância, sendo que a maior taxa de visitação ocorreu quando o alimentador estava posicionado nas primeiras distâncias (0 e 10m), e as forrageiras cessam as visitas a estas fontes antes de alcançarem 100 m de distância das colônias.

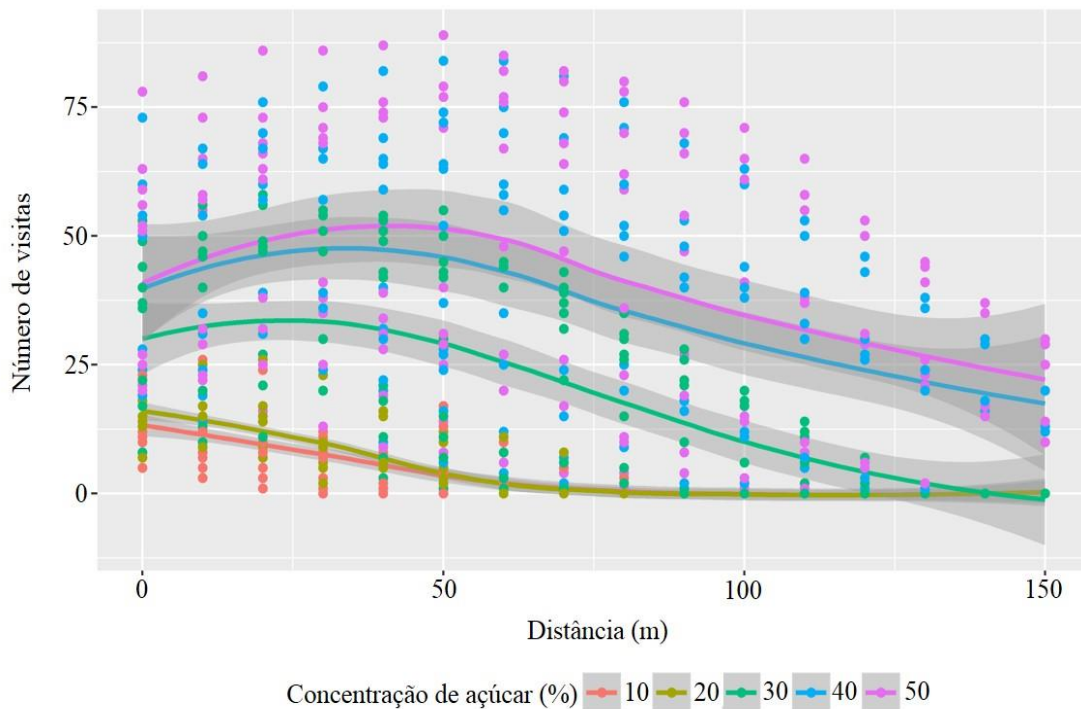


Figura 6 – Número de visitas de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* a alimentadores com diferentes concentrações de sacarose (10%, 20%, 30%, 40% e 50%), em 30 min, em um gradiente de distância a partir de suas as colônias ( $p < 0,05$ ), com intervalo de confiança de 95%.

Com relação ao horário de visitas aos alimentadores, demonstrou-se que *T. fiebrigi* coletou mais néctar no período da manhã, diminuindo o número de visitas conforme o horário do dia. Também pode-se observar a prevalência do número de visitas nas concentrações de 30%, 40% e 50% em comparação as de 10% e 20% (Figura 7).



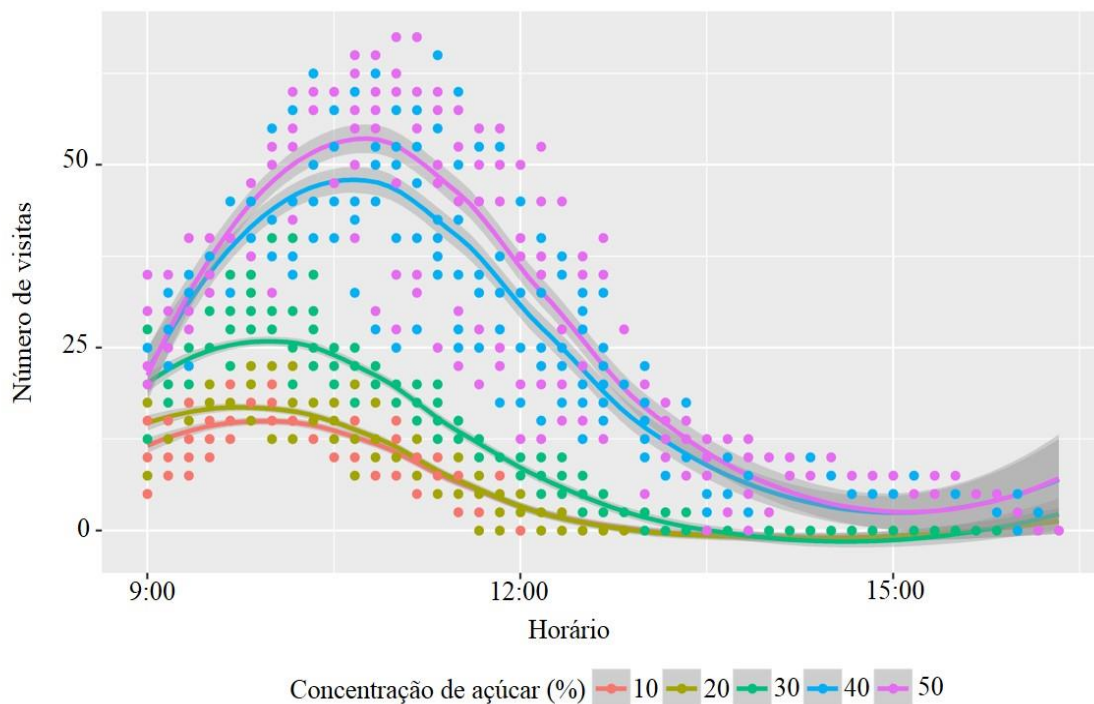


Figura 7 - Número de visitas de operárias de *Tetragonisca fiebrigi* nos alimentadores artificiais a 10 m da entrada da colônia nos diferentes horários ( $p < 0.05$ ) com diferentes concentrações de açúcar (10%, 20%, 30%, 40% e 50%), com intervalo de confiança de 95%.

## Discussão

### Distância de voo

Dentre os métodos para estudar a distância de voo, o de alimentadores é um dos mais usados para abelhas sociais, pois estas possuem muitos indivíduos em suas colônias e podem realizar o recrutamento (Nieh 2004). Além disso, *T. fiebrigi* é generalista e forrageia em diferentes recursos (Carvalho e Marchini 1999), facilitando sua adaptação a alimentadores. De fato, os experimentos realizados com alimentadores no presente estudo indicaram que *T. fiebrigi* coletou recursos nos alimentadores e alcançou uma distância de voo de 600 m. Esta distância máxima é próxima daquela registrada para a espécie-irmã *Tetragonisca angustula*, de 680 m, também com o uso de alimentadores artificiais (van Nieuwstadt e Iraheta 1996), mesmo que os experimentos tenham sido conduzidos em regiões geográficas distantes, o que reflete em diferenças nas paisagens e no clima. Apesar disso, considera-se que os métodos de análise de voo ainda possuem limitações (Greenleaf et al. 2007), fornecendo uma estimativa de até onde as operárias

podem ir para visitar um recurso alimentar, mas não exatamente a distância máxima que elas podem voar (Kuhn-Neto et al. 2009).

### **Taxa de visitação X Distância**

As abelhas sem ferrão podem voar por grandes distâncias conforme a necessidade de sua colônia, porém a maior atividade de forrageio usualmente ocorre em recursos mais próximos, havendo uma diminuição na densidade de abelhas conforme o aumento da distância (Roubik e Aluja 1983). Em trabalho de Van Nieuwstadt e Iraheta (1996), as forrageiras de *Trigona corvina*, *Partomona cupira*, *T. angustula* e *Nannotrigona testaceicornis* diminuíram o número de operárias forrageando conforme o aumentava a distância. Em estudo com *Melipona mandacaia* (Kuhn-Neto et al 2009) e *Melipona subnitida* (Silva et al. 2014) as operárias analisadas também demonstraram a mesma relação entre a taxa de visita e a distância. Estes resultados corroboram com os encontrados para *T. fiebrigi*, pois em todas os registros verificou-se o mesmo padrão de forrageio, onde o maior número de visitas aos alimentadores se concentrou nas distâncias mais próximas às colônias, e estas foram diminuindo gradativamente.

Neste contexto, a atividade acumulada de forrageio reflete a porcentagem de operárias visitando o alimentador artificial em uma determinada distância (Kuhn-Neto, 2009). Usualmente, em abelhas sem ferrão, 75% da atividade de forrageio ocorre em até 40% da distância máxima de forrageio (Camargo e Roubik, 1991). Em estudo com *M. mandacaia* (Kuhn-Neto et al. 2009) e *M. subnitida* (Silva et al. 2014) foi encontrado que essa mesma porcentagem ocorre a aproximadamente 50% da distância máxima de forrageio. Para *T. angustula* foi evidenciado que 75% da atividade de forrageio ocorre a 42% da distância (van Nieuwstadt e Iraheta 1996), enquanto que para *T. fiebrigi*, no presente estudo, essa porcentagem do forrageio ocorreu dentro de 30% da distância máxima. Assim, as forrageiras de *T. fiebrigi*, relativamente às outras espécies, foram as que concentraram suas atividades na menor distância de suas colmeias. Estas diferenças encontradas nas atividades acumuladas no forrageio podem ser atribuídas a diferenças interespecíficas e à paisagem onde estão inseridas as abelhas, pois a efetividade do método com alimentadores depende da disponibilidade de recursos naturais estimulando as operárias a forragearem (Kuhn-Neto et al. 2009).

## Concentrações de açúcar x visitação

Nas abelhas sem ferrão, a coleta de recursos é influenciada por fatores abióticos (Hilário et al. 2001; Figueiredo-Mecca et al. 2013), pela paisagem, seja ela natural ou alterada, e pela quantidade e qualidade dos recursos alimentares (Kaluza et al. 2016). Além destes fatores, o custo energético durante o forrageio também é importante, e operárias podem voar por distâncias maiores se o recurso for considerado de qualidade (Heinrich 1979; Cresswell et al. 2000). Para *T. fiebrigi*, ao ofertar diferentes concentrações de açúcar no alimento, as forrageiras demonstraram preferência pelas concentrações mais altas (30%, 40% e 50%). Nos alimentadores com estas concentrações a taxa de visitação foi maior do que com as concentrações mais baixas (10% e 20%), da mesma forma, as operárias voaram por uma distância mais longa para alcançar aqueles recursos de maior qualidade, e reduziram a visitação aos alimentadores com xarope menos concentrado em açúcar. A teoria de forrageio ótimo prevê que a utilização de recursos de baixa qualidade em uma dieta depende da taxa de encontro de recursos mais rentáveis (Martinez et al. 1987). Com isso, ao encontrar recursos considerados de maior qualidade, as abelhas poderão aumentar o número de operárias em áreas onde estão localizados os melhores recursos e diminuir o número de visitas a locais onde a recompensa é menor (Real 1981). Os voos de forrageio parecem ser estendidos somente depois de haver alguma garantia de maior retorno (Sinervo 1997). Dessa forma o padrão encontrado para *T. fiebrigi* corrobora a teoria de forrageio ótimo, pois as taxas de visitação foram maiores nos alimentadores contendo xarope acima de 30% de açúcar. Da mesma forma as operárias voaram distâncias maiores para alcançar estes recursos do que aqueles com concentrações de 10% e 20%.

O néctar presente nas flores pode apresentar 5% a 80% de açúcar (Baker e Baker 1983), e devido à concorrência com estas fontes naturais de alimentos são necessárias concentrações de açúcar relativamente elevadas para obter um forrageio consistente em alimentadores artificiais (Nieh 2004). Analisando o néctar coletado pelas operárias de *Melipona panamica* Nieh e Sánchez (2005) evidenciaram que a concentração de açúcar variou de 21% a 60%. Na natureza o néctar floral influencia a tomada de decisão das abelhas em forragear num determinado recurso. Além da presença de flores com pólen e néctar, a quantidade e qualidade da recompensa influenciam na persistência do polinizador em continuar visitando plantas da mesma espécie (Pyke 1978; Galen e

Plowright 1985; Hodges 1985; Cresswell 1990). Em adição é reconhecida a relação direta entre a concentração de açúcar encontrada no recurso e a vibração do tórax dentro do ninho para recrutar operárias em *Melipona costaricensis* (Aguilar e Briceño 2002), *Melipona bicolor* e *Melipona mandacaia* (Nieh et al. 2003) e *Melipona seminigra* (Hrncir et al. 2004). Portanto, a presença do néctar e pólen nas flores tem relação direta com a constância dos polinizadores e com o sucesso nos serviços de polinização. A utilização dos recursos influencia o sucesso das colônias (Schmid-Hempel e Schmid-Hempel 1998; Goulson et al. 2002; Williams e Kremen 2007) e compreender como as abelhas respondem à relação espacial entre o ninho e os recursos alimentares, permite realizar predições sobre a sobrevivência e distribuição das colônias (Nakamura e Toquenaga 2002; Williams e Kremen 2007).

### **Taxa de Visitação X Horário X Concentração de Açúcar**

O néctar é secretado de forma variável dependendo da espécie de planta e sua concentração pode variar conforme o passar das horas devido a evapotranspiração, adição de açúcares pela planta ou aumento da quantidade de água devido a umidade relativa do ar (Roubik et al. 1995). Em estudo com 16 espécies de abelhas sem ferrão dos gêneros *Paratrigona*, *Nannotrigona*, *Tetragona*, *Trigona*, *Scaptotrigona* e *Melipona* evidenciou-se que as operárias coletam néctar com concentrações entre 5 e 60% (Roubik et al. 1995). Geralmente o néctar com concentração de açúcar acima de 60% é mais difícil de ser coletado devido a sua viscosidade e o período mais lucrativo para a sua coleta seria por volta do meio-dia (Roubik e Buchmann 1984; Bruijn e Sommeijer 1997). Investigação com *T. angustula* e duas espécies de *Melipona*, *M. beechei* e *M. fasciata*, evidenciou que a primeira começa a coletar mais tarde e termina antes das outras espécies, e concentra o forrageio de néctar das 8h às 13h (Bruijn e Sommeijer 1997). Neste estudo, analisando a *T. fiebrigi* com o uso de alimentador, demonstrou-se que esta espécie concentrou a coleta de néctar no período matutino, diminuindo o número de visitas durante a tarde, padrão similar ao encontrado para *T. angustula*.

O conhecimento sobre a distância de voo alcançada e a área de forrageio efetivo de diferentes espécies permite gerar inferências sobre a migração, colonização, potencial de polinização e de coleta de recursos, além do manejo adequado e conservação da biodiversidade (Araújo et al. 2004). Na meliponicultura, esse conhecimento permite ao produtor saber o raio de ação de suas abelhas, podendo planejar sua distribuição conforme

os recursos disponíveis na paisagem. Para a agricultura, a distância de voo de cada espécie possibilita projetar sua distribuição junto a culturas dependentes de abelhas para a polinização, buscando maior produtividade das safras. Além disso, analisar a taxa de visitação com relação a distância de voo e a qualidade dos recursos possibilita maior compreensão sobre o padrão de forrageio das espécies.

### **Agradecimentos**

Agradecemos a Luísa Mello pelo auxílio durante os experimentos, Filipe Jaeger Zabala pela ajuda nas análises estatística, Tatiana Krzyk pela elaboração das figuras esquemáticas e a CAPES pelas bolsas concedidas (TGK: 13190065, RH:13190066-4).

### **Referências**

- Aguilar R., Ashworth L., Galetto L., Aizen M.A. (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol. Lett.* **9**, 968–980.
- Aguilar I., Briceño D. (2002) Sounds in *M. costaricensis* (Apidae: Meliponini): effect of sugar concentration and nectar source distance. *Apidologie* **33**, 375–388.
- Antunes L.E.C., Duarte Filho J.D., Calegario F.F., Costa H., Reisser Junior C. (2007) Produção integrada de morango (PIMo) no Brasil. In: Morango: conquistando novas fronteiras. *Infor. Agrop.* **28**, 34-39.
- Araujo E.D., Costa M., Chaud-Netto J., Fowle H.G. (2004) Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): Inference of flight range and possible ecological implications. *Braz. J. Biol.* **64**, 563–568.
- Baker H.G., Baker I. (1983) A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In: The biology of nectaries. Bentley B, Elias T, eds. Columbia Univ. Press, 127-152.
- Balderrama N.M., de Almeida L.O.B., Núñez J.A. (1992) Metabolic rate during foraging in the honeybee. *J. Comp. Physiol. B* **162**, 440–447.
- Beekman M., Ratnieks F.L.W. (2000) Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L., *Funct. Ecol.* **14**, 490–496.
- Beutler R. (1950) Zeit und Raum im Leben der Sammelbiene. *Naturwissenschaften.* **37**, 102–105.
- Beutler R. (1951) Time and distance in the life of the foraging bee. *Bee World* **32**, 25–27.
- Bowers M.A. (1985) Bumblebee colonization, extinction, and reproduction in subalpine meadows in Northeastern Utah. *Ecology* **66**, 914-927.
- Bruijn L.L.M., Sommeijer M.J. (1997) Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. *Insectes Soc.* **44**, 35-47.

- Carvalho C.A.L., Marchini L.C. (1999) Tipos polínicos coletados por *Nannotrigona testaceicornis* e *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *Sci. Agr.* **56**(3), 717-722.
- Contrera F.A.L., Nieh, J.C. (2007) Effect of forager-deposited odors on the intra-patch accuracy of recruitment of the stingless bees *Melipona panamica* and *Partamona peckolti* (Apidae, Meliponini). *Apidologie* **38**, 584-594. doi: 10.1051/apido:2007054.
- Cresswell J.E. (1990) How and why do nectar-foraging bumblebees initiate movements between inflorescences of wild bergamot *Monarda fistulosa* (Lamiaceae). *Oecologia* **82**, 450–460.
- Cresswell J.E., Osborne J.L., Goulson D. (2000) An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecol. Entomol.* **25**, 249–255.
- Eltz T., Bruhl C.A., van der Kaars S., Linsenmair K.E. (2002) Determinants of stingless bee nest density in lowland diptero carp forests of Sabah, Malaysia. *Oecologia* **131**, 27–34.
- Feuerbacher E., Fewell J.H., Roberts S.P., Smith E.F., Harrison J.F. (2003) Effects of load type (pollen or nectar) and load mass on hovering metabolic rate and mechanical power output in the honey bee *Apis mellifera*. *J. Exp. Biol.* **206**, 1855–1865.
- Figueiredo-Mecca G., Bego L.R., Nascimento F.S. (2013) Foraging behavior of *Scaptotrigona depilis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) and its relationship with temporal and abiotic factors. *Sociobiology* **60**(3), 277-282.
- Free J.B., Butler C.G. (1959) *Bumblebees*. New Naturalist Series, London, UK
- Free J.B. (1993) *Insect Pollination of Crops*, 2nd edn. Academic Press, London, UK.
- Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (2014) Plano diretor: Jardim Botânico de Porto Alegre. Coord. Clarice Glufke. 2. ed. Porto Alegre: Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, 104 p.
- Galen C., Polywritgh R.C. (1985) The effects of nectar level and flower development on pollen-carryover in inflorescences of fireweed (*Epilobium angustifolium*) (Onagraceae). *Can. J. Entomol.* **63**(3), 488-491.
- Giannini T.C., Cordeiro G.D., Freitas B.M., Saraiva A.M., Imperatriz-Fonseca V.L. (2015) The dependence of crops for pollinators and the economic value of pollination in Brazil. *J. Econ. Entomol.* **108**, 1-9.
- Gmeinbauer R., Crailsheim K. (1993) Glucose utilization during flight of honeybee (*Apis mellifera*) workers, drones and queens. *J. Insect Physiol.* **39**, 959-967.
- Goulson D., Hughes W.O.H., Derwent L.C., Stout, J.C. (2002) Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia* **130**, 267–273.
- Greenleaf S.S., Williams N.M., Winfree R., Kremen C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* **153**, 589–596.
- Harano K., Mitsuata-Asai A., Konishi T., Suzuki T., Sasaki M. (2013) Honeybee foragers adjust crop contents before leaving the hive effects of distance to food

- source, food type, and informational state. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **67**(7), 1169-1178.
- Heard T.A. (1999) The role of stingless bees in crop pollination. *Ann. Rev. Entomol.* **44**, 183-206.
- Heinrich B. (1976) The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecol. Monogr.* **46**, 105–128.
- Heinrich B. (1979) *Bumblebee Economics*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press.
- Hilário S.D., Imperatriz-Fonseca, V.L., Kleinert A.M.P. (2001) Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (in litt.) (Apidae, Meliponinae). *Rev. Bras. Biol.* **61**, 191-196.
- Hodges S.A. (1995) The influence of nectar production on hawkmoth behavior, self pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *Am. J. Bot.* **82**, 197-204.
- Hosmer Jr. D.W., Lemeshow S. (2004) *Applied logistic regression*. John Wiley and Sons.
- Hrncir M., Jarau S., Zucchi R., Barth F.G. (2004) On the origin and properties of scent marks deposited at the food source by a stingless bee, *Melipona seminigra* Friese 1903. *Apidologie* **35**, 3–13.
- INMET (1992). *Climatological Normal (1961-1990)*. SPI/ EMBRAPA, Brasília.
- Jaffé R., Pope N., Carvalho A.T., Maia U.M., Blochtein B., Carvalho C.A.L., Carvalho-Zilse G.A., Freitas B.M., Menezes C., Ribeiro M.F., 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., Hrncir M., Zucchi R., Barth F.G. (2000) Recruitment behavior in stingless bee, *Melipona scutellaris* and *M. quadrifasciata*. I. Foraging at food sources differing in direction and distance. *Apidologie* **31**, 81–91.
- Kajobe R., Echazarreta C.M. (2005) Temporal resource partitioning and climatological influences on colony flight and foraging of stingless bees (Apidae; Meliponini) in Ugandan tropical forests. *Afr. J. Ecol.* **43**, 267-275.
- 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. *Ecol. Evol.* **6**, 1304–1316.
- Kerr W.E. (1959) Bionomy of Meliponids -VI- Aspects of food gathering and processing in some Stingless bees. In: *Symposium on Food Gathering Behaviour of Hymenoptera*. Ed at Cornell Univ., Ithaca, NY, USA, 24-31.
- Kerr W.E. (1994) Communication among *Melipona* workers (Hymenoptera: Apidae), *J. Insect Behav.* **7**, 123–128.
- Kuhn-Neto B., Contrera F.A.L., Castro M.S., Nieh J.C. (2009). Long distance foraging and recruitment by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. *Apidologie* **40**, 472-480.
- Lindauer M., Kerr W.E. (1960) Communication between the workers of stingless bees. *Bee World* **4**, 29- 41.
- Moffatt L. (2000) Changes in the metabolic rate of the foraging honeybee: effect of the carried weight or of the reward rate? *J. Comp. Physiol. A* **186**, 299–306.

- Moure (2017) Catálogo Moure. Disponível: <http://moure.cria.org.br/>
- Nakamura H., Toquenaga Y. (2002) Estimating colony locations of bumble bees with moving average model. *Ecol. Res.* **17**, 39–48.
- Nieh J.C. (2004) Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Apidologie* **35**, 159-182.
- Nieh J.C., Contrera F.A.L., Ramírez S., Imperatriz-Fonseca V.L. (2003a) Variation in the ability to communicate three-dimensional resource location by stingless bees from different habitats. *Anim. Behav.* **66**, 1129–1139.
- Nieh J.C., Ramirez S., Nogueira-Neto P. (2003c) Multi-source odor-marking of food by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **54**, 578–586.
- Nieh J.C., Sánchez D. (2005) Effect of Food Quality, Distance and Height on Thoracic Temperature in the Stingless bee *Melipona Panamica*. *J. Exp. Biol.* **208**, 3933–3943.
- Nogueira-Neto P. (1997) Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão. Editora Nogueirapis, São Paulo, Brazil.
- Osborne J.L., Clark S.J., Morris R.J., Williams I.H., Riley J.R., Smith A.D., Reynolds D.R., Edwards A.S. (1999) A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *J. Appl. Ecol.* **36**, 519–533.
- Potts S.G., Imperatriz-Fonseca V., Ngo H.T., Aizen M.A., Biesmeijer J.C., Breeze T.D., Dicks L.V., Garibaldi L.A., Hill R., Settele J., Vanbergen A.J. (2016) Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, **540**(7632), 220-229.
- Pyke G.H. (1978) Optimal body size in bumblebees. *Oecologia* **34**, 255-266.
- Real L.A. (1981) Uncertainty and pollinator-plant interactions: the foraging behavior of bees and wasps on artificial flowers. *Ecology* **62**, 20-26.
- Ricketts T.H. (2004) Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conserv. Biol.* **18**, 1262– 1271.
- Rodrigues F., Ribeiro M.F. (2014) Influence of experience on homing ability of foragers of *Melipona mandacaia* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Sociobiology* **61**(4), 523-528.
- Roubik D.W. (1989) Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roubik D.W. (1995). Pollination of Cultivated Plants in the Tropics. Bulletin 118. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Roubik D.W., Aluja M. (1983) Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest, J. Kans. Entomol. Soc. **56**, 217–222.
- Roubik D.W., Buchmann S.L. (1984) Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia* **61**, 1–10.
- Schmid-Hempel R., Schmid-Hempel P. (1998) Colony performance and immunocompetence of a social insect, *Bombus terrestris*, in poor and variable environments. *Funct. Ecol.* **12**, 22–30.



- 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**(4), 494-501.
- Smith, J. (2017) Flight range of the Australian stingless bee *Tetragonula carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). *Austral Entomol.* **56**(1), 50-53.
- Teixiera L.V., Campos F.N.M. (2005) Início da atividade de vôo em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae): influência do tamanho da abelha e da temperatura ambiente. *Rev. Bras. Zooc.* **7**, 195-202.
- Teräs I. (1976) Flower visits of bumblebees, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae) during one summer. *Ann. Zool. Fenn.* **13**, 200-232.
- van Nieuwstadt M.G.L., Iraheta C.E.R. (1996) Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* **27**, 219–228.
- Walther-Hellwig K., Frankl R. (2000) Foraging habitats and foraging distances of bumblebees, *Bombus* spp. (Hym., Apidae), in agricultural landscape. *J. App. Entomol.* **124**, 299–306.
- Willmer P.G., Finlayson K. (2014) Big bees do a better job: intraspecific size variation influences pollination effectiveness. *J. Pollinat. Ecol.* **14**(23), 244-254.
- Wickham H. (2017) Package tidyverse. Disponível: <http://tidyverse.org>.
- Wickham H., Chang W. (2016) Package ‘ggplot2’ v.2.2.1. Disponível: <http://ggplot2.tidyverse.org>.
- Williams N.M., Kremen, C. (2007) Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecol. Appl.* **17**, 910–921.
- Witter S., Nunes-Silva P., Lisboa B.B., Tirelli F.P., Sattler A., Hilgert-Moreira S.B., Blochtein B. (2015) Stingless Bees as Alternative Pollinators of Canola. *J. Econ. Entomol.* **108**(3), 880-886.
- Wolf T.J., Schmid-Hempel P., Ellington C.P., Stevenson R.D. (1989) Physiological correlates of foraging efforts in honey-bees: Oxygen consumption and nectar load. *Funct. Ecol.* **3**, 417–424.

## Considerações finais

Nas abelhas a distância de voo alcançada no forrageio, bem como a taxa de visitação às fontes alimentares, estão relacionadas com a dinâmica das populações e repercutem nos serviços de polinização e na própria sobrevivência das colônias. Além disso, fatores bióticos e abióticos influenciam nas atividades externas de campeiras em distintas medidas para as espécies de abelhas sem ferrão. No sentido de ampliar o conhecimento sobre o forrageio de *Tetragonisca fiebrigi*, este estudo foi conduzido com o uso de alimentador artificial, levando em consideração a experiência adquirida pelas operárias e a influência de fatores externos como a qualidade e localização dos recursos e os fatores meteorológicos.

Com os resultados obtidos demonstrou-se que *T. fiebrigi* alcança 600 m de distância de voo a partir de suas colônias, e que o recrutamento de operárias para o forrageio ocorre no raio de até 50 m. A partir desta distância verifica-se uma relação inversa entre o número de visitas de operárias ao alimentador e a distância do recurso em relação à colônia.

A respeito dos fatores meteorológicos, a temperatura e radiação foram os que mais influenciaram a tanto na frequência de visitação ao alimentador quanto na distância de voo alcançada por campeiras de *T. fiebrigi*, respondendo por até 92% das atividades verificadas. Nesta espécie a faixa de temperatura determinante para o voo das abelhas é estreita, sendo este fator crucial para a obtenção de alimentos, reprodução e para a sua distribuição geográfica. Acrescenta-se ainda que a compreensão da influência dos fatores meteorológicos sobre as atividades de voo das abelhas também contribui para o conhecimento da história de vida das espécies e do êxito no manejo e sobrevivência no caso de *T. fiebrigi*. Este conhecimento é fundamental para o desenvolvimento de estratégias adequadas para o manejo das colônias, seja para uso na polinização agrícola ou para a produção de mel e própolis. Deve-se ainda, no contexto da polinização dirigida a culturas agrícolas, levar em consideração o horário de atividades de voo das operárias e o período de atratividade das plantas, pois apesar da alta relação encontrada outros fatores, internos e externos às colônias, também podem ser determinantes nas atividades de forrageio.

No presente estudo verificou-se que a qualidade dos recursos e a distância das fontes alimentares foram determinantes na localização e comportamento de recrutamento

pelas campeiras. As abelhas foram capazes de distinguir, selecionar e transmitir as informações sobre a localização dos recursos para outras abelhas, otimizando o forrageio. As operárias desta espécie demonstraram preferência pelos recursos com concentrações de açúcar mais elevadas, 30 a 50%, aumentando o recrutamento em relação aos alimentos ofertados com menores teores de açúcar, de 10 e 20%. A experiência adquirida pelas operárias através do aprendizado sobre as fontes alimentares e o comportamento de recrutamento demonstra um processo evolutivo de sua história de vida fazendo que as operárias tenham sucesso na busca de recursos em diferentes espécies vegetais.

Estas informações são importantes para a adoção de medidas para a conservação das populações de abelhas nativas, seja de colônias silvestres ou manejadas mediante princípios da meliponicultura sustentável. Portanto, para que *T. fiebrigi*, bem com outras espécies de meliponíneos tenham sucesso na obtenção de recursos alimentares são necessários a conservação de ambientes naturais e o planejamento da utilização das paisagens, inclusive com o plantio de espécies melitófilas, conforme a distância de voo de cada espécie de abelha e os recursos presentes na área. Para a polinização dirigida na agricultura deve-se respeitar o raio de recrutamento da espécie que é de 50 m, dispondo as colônias conforme a área de plantio. Para meliponicultura deve-se respeitar o raio de obtenção de alimento que é de 200 m, pois é dentro desse raio que ocorre até 75% da atividade de forrageio das campeiras. Já para a conservação da espécie, sugere-se a manutenção de fragmentos florestais que não tenha espaçamento entre si superior a 600 m, o que representa o raio de voo para esta espécie. Estas práticas podem auxiliar tanto no sucesso dos serviços de polinização como de manutenção das populações de *Tetragonisca fiebrigi*.