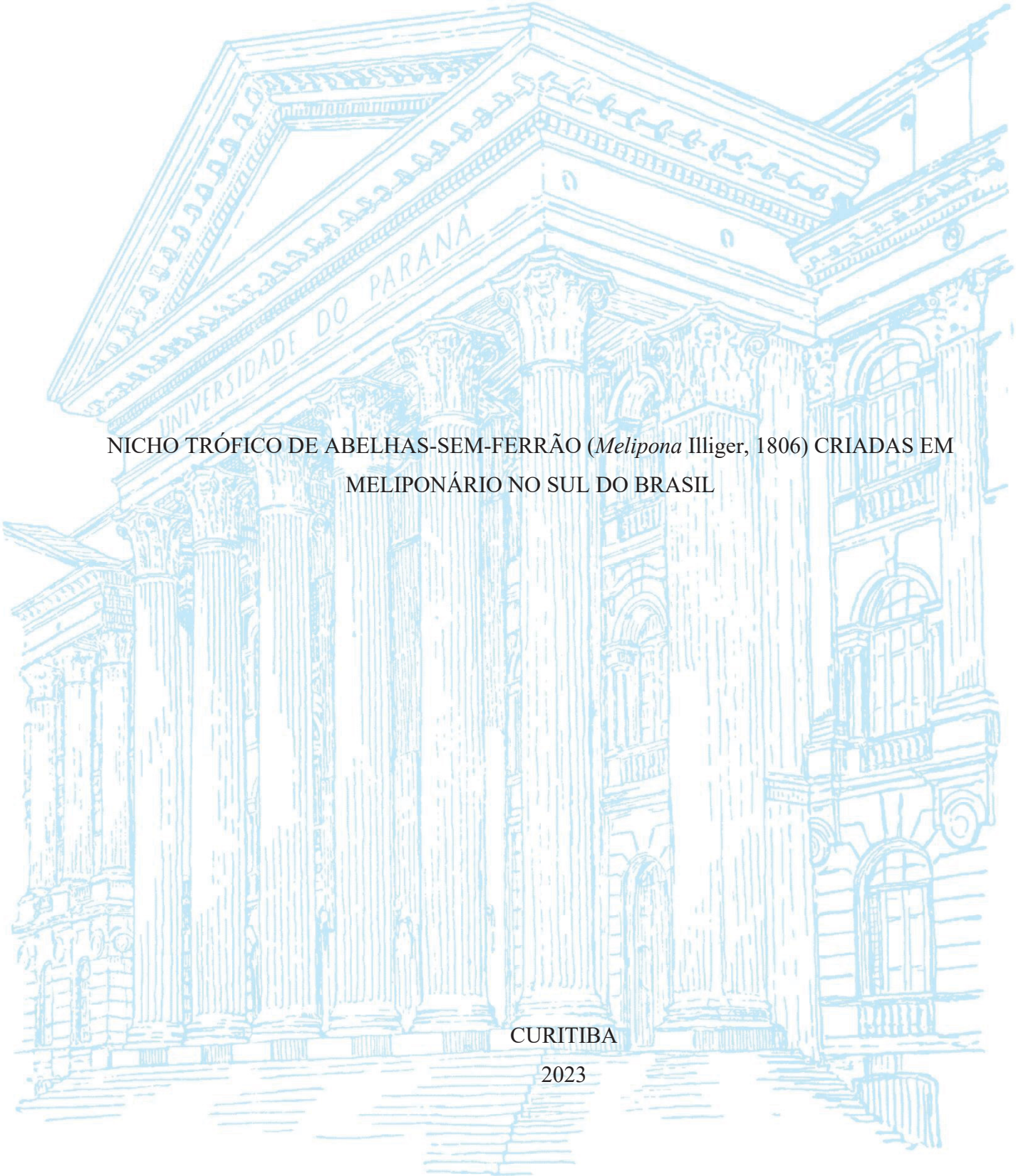
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

AMANDA GARÇOA RAULIK



NICHO TRÓFICO DE ABELHAS-SEM-FERRÃO (*Melipona* Illiger, 1806) CRIADAS EM MELIPONÁRIO NO SUL DO BRASIL

CURITIBA

2023

AMANDA GARÇOA RAULIK

NICHO TRÓFICO DE ABELHAS-SEM-FERRÃO (*Melipona* Illiger, 1806) CRIADAS EM MELIPONÁRIO NO SUL DO BRASIL

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Mestra em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. João Marcelo Deliberador Miranda.

CURITIBA

2023

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Raulik, A. G.
Nicho trófico de abelhas-sem-ferrão (*Melipona* Illiger, 1806) criadas em meliponário no sul do Brasil. / Amanda Garçoa Raulik. – Curitiba, 2023.
1 recurso on-line : PDF.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.
Orientador: Prof. Dr. João Marcelo Deliberador Miranda.

1. Zoologia. 2. Interação animal-planta – Mata Atlântica. 3. Sazonalidade. 4. Nicho (Ecologia). I. Miranda, João Marcelo Deliberador, 1979-. II. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia. III. Título.

Bibliotecária: Rosilei Vilas Boas CRB-9/939

MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ZOOLOGIA - 40001016008P4

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **AMANDA GARÇOA RAULIK** intitulada: **Nicho trófico de abelhas-sem-ferrão (*Melipona* Illiger, 1806) criadas em meliponário no Sul do Brasil.**, sob orientação do Prof. Dr. JOÃO MARCELO DELIBERADOR MIRANDA, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestra está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 24 de Novembro de 2023.

Assinatura Eletrônica
09/12/2023 05:25:11.0
JOÃO MARCELO DELIBERADOR MIRANDA
Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica
28/11/2023 09:36:57.0
RODRIGO BARBOSA GONÇALVES
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica
15/12/2023 10:35:01.0
MARIA LUISA TUNES BUSCHINI
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE ESTADUAL DO CENTRO OESTE)

Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.
Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 330340
Para autenticar este documento/assinatura, acesse https://siga.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp e insira o codigo 330340

Dedico essa dissertação
a Luana Blem.
In memoriam.

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná pela oportunidade em fazer parte do corpo discente e desenvolver essa pesquisa com qualidade.

À CAPES pela concessão da bolsa por todo o período da dissertação.

Ao meu orientador, João Marcelo, por me inspirar a ser uma boa pesquisadora. Obrigada por todos os ensinamentos e conversas. A Biologia fica ainda mais empolgante quando vista sob o seu olhar.

Aos meus colegas do Laboratório de Biologia de Vertebrados da Unicentro, em especial ao Luiz Gabriel Ludwig, Sabrina Marchioro, Luana Almeida, Renata Teixeira e Yohana Scarpin. A gentileza e contribuição de vocês tornou essa jornada mais leve.

Ao professor Adriano Silvério e ao Laboratório de Botânica Estrutural da Unicentro, pela prontidão em ceder o espaço para realização das análises palinológicas e por contribuir com a identificação dos morfotipos desta dissertação.

Ao meu parceiro de vida, Luiz Mauricio, por dividir comigo a jornada mais encantadora de todas: criar nosso filho Thomás com amor desmedido. Tudo vale a pena por vocês.

Aos meus pais, Osni e Sibele, pelo apoio emocional e financeiro ao longo de toda a minha trajetória acadêmica. Tenho imenso orgulho das pessoas que vocês são e por tudo o que me ensinaram. Obrigada por nunca medirem esforços por mim.

À minha irmã, Carina, por ser minha confidente e melhor amiga.

Aos amigos que fiz na pós-graduação, Fernanda, Mariane, Thomaz, Wan e Junior, e que cativaram um lugar especial no meu coração. Sem vocês, certamente, teria sido muito mais difícil – e menos divertido.

Aos amigos-irmãos que me acompanharam nessa fase: Malu, Amanda, Thay, Maciel, Guigão, Margarida e Ale.

RESUMO

As abelhas-sem-ferrão desempenham um papel fundamental nos ecossistemas da região neotropical. Há cerca de 516 espécies de abelhas-sem-ferrão no mundo, distribuídas em 60 gêneros. As quatro espécies selecionadas neste trabalho coexistem em ambientes naturais, sendo endêmicas da Mata Atlântica, e são comumente criadas juntas em meliponários (*Melipona quadrifasciata, M. bicolor, M. torrida* e *M. mondury*). O principal objetivo deste trabalho foi determinar a largura e a sobreposição de nicho trófico das abelhas-sem-ferrão incluindo sua variação sazonal. O trabalho foi conduzido no Meliponário Abelhas da Mata, localizado em Guarapuava, sul do Brasil. Foram realizadas 10 campanhas de campo mensais, em cada campanha foram coletadas cinco amostras de pólen de cada uma das quatro espécies, totalizando 20 amostras por campanha e 200 amostras ao longo do ano (50 amostras de cada espécie). Essas campanhas foram divididas sazonalmente, sendo cinco na estação quente (novembro de 2022 a março de 2023) e cinco na estação fria (abril a agosto de 2023). Foram registrados 27 morfotipos polínicos distribuídos em 22 famílias botânicas utilizados pelas quatro espécies, sendo Myrtaceae a família botânica mais abundante na dieta das quatro espécies de abelha. *Melipona torrida* e *M. bicolor* apresentaram mais tipos polínicos na sua dieta (S = 18) enquanto *M. mondury* apresentou o menos (S = 12). Enquanto *M. quadrifasciata*, *M. torrida* e *M. bicolor* diminuem as riquezas e largura de nicho tróficos na estação fria em relação à estação quente, *M. mondury* manteve-se aproximadamente estável quanto à riqueza e largura de nicho trófico entre as estações. A maior sobreposição de nicho foi observada em ambas as estações entre *M. bicolor* e *M. quadrifasciata* (66,6% e 67,4% respectivamente), enquanto a menor sobreposição foi observada entre *M. quadrifasciata* e *M. mondury* na estação quente (43%) e entre *M. quadrifasciata* e *M. torrida* na estação fria (43%). A rede de interação na estação fria mostrou valores maiores de conectância e aninhamento na estação fria. A largura de nicho trófico das quatro espécies analisadas neste trabalho mostra um comportamento alimentar generalista, comum a abelhas eussociais, além disso, as abelhas apresentam certo tipo de afinidade por espécies botânicas consideradas “chaves” para a manutenção das colônias.

Palavras-chave: Rede de interação; Sazonalidade; Sobreposição de nicho.

ABSTRACT

Stingless bees play a fundamental role in the ecosystems of the Neotropical region. There are around 516 species of stingless bees in the world, distributed across 60 genera. The four species selected in this work coexist in natural environments, being endemic to the Atlantic Forest, and are commonly raised together in meliponaries (*Melipona quadrifasciata, M. bicolor, M. torrida* and *M. mondury*). The main objective of this work was to determine the breadth and overlap of the trophic niche of stingless bees, including their seasonal variation. The work was conducted at the Meliponário Abelhas da Mata, located in Guarapuava, southern Brazil. 10 monthly field campaigns were carried out, in each campaign five pollen samples were collected from each of the four species, totaling 20 samples per campaign and 200 samples throughout the year (50 samples from each species). These campaigns were divided seasonally, with five in the hot season (November 2022 to March 2023) and five in the cold season (April to August 2023). 27 political morphotypes were recorded distributed across 22 botanical families used by the four species, with Myrtaceae being the most abundant botanical family in the diet of the four bee species. *Melipona torrida* and *M. bicolor* presented more political types in their diet (S = 18) while *M. mondury* presented the least (S = 12). While *M. quadrifasciata*, *M. torrida* and *M. bicolor* decreased richness and trophic niche width in the cold season in relation to the hot season, *M. mondury* remained approximately stable in terms of richness and trophic niche width between seasons. The greatest niche overlap was observed in both seasons between *M. bicolor* and *M. quadrifasciata* (66.6% and 67.4% respectively), while the smallest overlap was observed between *M. quadrifasciata* and *M. mondury* in the warm season (43%) and between *M. quadrifasciata* and *M. torrida* in the cold season (43%). The interaction network in the cold season showed higher values of connection and nesting in the cold season. The breadth of the trophic niche of the four species shows a generalist feeding behavior, common to eusocial bees, in addition, the bees have a certain type of depth for botanical species, considered “keys” for the maintenance of colonies.

Key words: Interaction network; Seasonality; Niche Overlap.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Localidade do estudo, Guarapuava (PR), Brasil.....19

Figura 2 – A – Localização do Meliponário Abelhas da Mata, evidenciando a área de forrageio das abelhas-sem-ferrão em região periurbana; B – Algumas caixas-enxames do Meliponário Abelhas da Mata acondicionadas em estantes de madeira com coberturas de telhas em fibro-cimento; C – Algumas caixas-enxames utilizadas neste estudo; D – Logotipo do Meliponário Abelhas da Mata.....20

Figura 3 – Fotos das espécies de abelhas-sem-ferrão utilizadas neste trabalho. A – *Melipona quadrifasciata quadrifasciata;* B – *Melipona bicolor schencki*; C – *Melipona torrida*; D – *Melipona mondury*.....22

Figura 4 – Abelhas-sem-ferrão forrageiras acumuladas na entrada da caixa-enxame. Imagens evidenciam o pólen em suas corbículas que foram coletados para análise palinológica. A – *M. quadrifasciata;* B – *M. bicolor;* C – *M. torrida;* D – *M. mondury*.....23

Figura 5 – Hipótese filogenética das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*), baseada na filogenia molecular proposta por Ramírez et al. (2010), representando as distâncias evolutivas entre as espécies e mantendo as proporções de tamanho e cor.....26

Figura 6 - Curvas de rarefação das amostras polínicas utilizadas pelas quatro espécies de abelhas-sem-ferrão analisadas (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....30

Figura 7 - Sobreposição de nicho alimentar das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão na estação quente (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*) por meio de análise de Escalonamento Multidimensional não-métrico (NMDS) com sobreposição de *Cluster* utilizando o índice de similaridade de Bray-Curtis. As diferenças de tamanho entre as espécies estão mantidas nas representações.....32

Figura 8 - Variação sazonal no número de morfotipos polínicos, na largura de nicho e na sobreposição do nicho trófico entre as quatro espécies de abelhas sem ferrão estudadas (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....33

Figura 9 – A - Rede de interação na estação quente entre as quatro espécies de abelhas-sem-ferrão (*M. quadrifasciata, M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*) e as famílias botânicas coletadas por elas. **B** – Rede de interação na estação fria as quatro espécies de abelhas-sem-ferrão (*M. quadrifasciata, M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*) e as famílias botânicas coletadas por elas.....35

APÊNDICE 1

Figura M1 – Prancha de alguns tipos polínicos identificados. A – Mimosoideae; B – Mimosoideae; C – Asteraceae (*Ambrosia L.*); D – Cardiopteridaceae; E – Solanaceae; F – Cyperaceae; G – Betulaceae; H – Myrtaceae; I – Asteraceae (*Dahlia sp.*).....48

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Matriz de caracteres morfológicos das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão analisadas (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....25

Tabela 2 - Fatores de inflação da variância para as variáveis preditoras da Sobreposição de Nicho Trófico entre quatro espécies de abelhas-sem-ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....28

Tabela 3 - Modelos lineares generalizados (GLM) utilizados para testar o poder de predição para a Sobreposição de Nicho Trófico entre quatro espécies de abelhas-sem-ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....28

Tabela 4 – Valores de largura de nicho (H'), riqueza (S) e complementariedade para as espécies de abelhas-sem-ferrão na estação quente, fria e geral.....29

Tabela 5 - Comparação entre o número de morfotipos polínico e a largura do nicho trófico entre as quatro espécies de abelha sem ferrão estudadas (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). Resultados de "p" referentes à análise permutacional (1.000 permutações).....31

Tabela 6 – Valores de conectância (C), aninhamento ponderado (WNODF) e especialização em nível de comunidade (H2').....34

Tabela 7 - Os modelos lineares generalizados (GLM) avaliados quanto ao seu poder de predição da Sobreposição de Nicho Trófico em quatro espécies de abelhas-sem-ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....36

Tabela 8 - Coeficiente da variável preditora (DCor) para o melhor modelo (GLM) ajustado para a predição da Sobreposição de Nicho Trófico em quatro espécies de abelhas sem ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....36

APÊNDICES

Tabela S1 – Ocorrência dos tipos polínicos identificados nas amostras realizadas de novembro de 2022 a agosto de 2023 (estação quente e fria).....49

Tabela S2 - Os modelos lineares generalizados (GLM) avaliados quanto ao seu poder de predição da Sobreposição de Nicho Trófico na estação fria em quatro espécies de abelhas-sem-ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....50

Tabela S3 - Coeficiente da variável preditora (DCor) para o melhor modelo (GLM) ajustado para a predição da Sobreposição de Nicho Trófico na estação fria em quatro espécies de abelhas-sem-ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....50

Tabela S4 - Os modelos lineares generalizados (GLM) avaliados quanto ao seu poder de predição da Sobreposição de Nicho Trófico na estação quente em quatro espécies de abelhas-sem-ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....50

Tabela S5 - Coeficiente da variável preditora (DCor) para o melhor modelo (GLM) ajustado para a predição da Sobreposição de Nicho Trófico na estação quente em quatro espécies de abelhas-sem-ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).....51

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 14
2 MATERIAL E MÉTODOS 18
2.1 ÁREA DE ESTUDO 18
2.2 ESPÉCIES DE ABELHAS-SEM-FERRÃO AMOSTRADAS 20
2.3 IDENTIFICAÇÃO POLÍNICA 23
2.4 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS ABELHAS-SEM-FERRÃO 24
2.5 DISTÂNCIAS EVOLUTIVAS ENTRE AS QUATRO ESPÉCIES DE ABELHAS-SEM-FERRÃO 25
2.6 ANÁLISE DOS DADOS 26
3 RESULTADOS 29
3.1 CARACTERIZAÇÃO DO NICHO TRÓFICO 29
3.2 REDES DE INTERAÇÃO 35
3.3 MODELOS LINEARES GENERALIZADOS 37
4 DISCUSSÃO 38
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS 40
6 REFERÊNCIAS 42
7 APÊNDICES 49

1 INTRODUÇÃO

Insetos e plantas compartilham antigas associações que datam do Carbonífero, há 300 milhões de anos. No final do Período Cretáceo, as angiospermas passam a dominar a paisagem com flores desenvolvidas e um sistema eficiente de polinização obtido por meio da coevolução com insetos alados (Hu et al. 2008). Os táxons Lepidoptera e Hymenoptera aparecem ao mesmo tempo que as primeiras angiospermas no registro fóssil, sendo evidência que polinizadores como vespas, abelhas e mariposas tenham desempenhado um importante papel na coevolução e radiação de certos grupos de plantas com flores (Willis & McElwain 2002).

Os insetos constituem pelo menos metade da diversidade global de espécies, ocorrendo no mundo todo. Na região Neotropical a maior parte das espécies de plantas são entomófilas, ou seja, sua polinização é realizada por insetos (Ollerton et al. 2011). A maior parte das espécies polinizadoras, atualmente, estão distribuídas nas ordens Diptera, Hymenoptera e Lepidoptera (Pires & Maués 2020). As abelhas pertencem à família Apidae, ordem Hymenoptera, somando quase 21 mil espécies no mundo todo (Ascher & Pickering 2022). No Brasil, atualmente, a fauna conhecida de abelhas é de 1962 espécies (Moure et al. 2022).

Na superfamília Apoidea encontra-se a família Apidae, que inclui o grupo das abelhas corbiculadas (Engel & Rasmussen 2021). A presença da corbícula é uma característica morfológica marcante: uma especialização do terceiro par de pernas, mais especificamente da tíbia, usada para o transporte de pólen. Enquanto outras abelhas transportam o pólen nas escopas do tórax, nas pernas traseiras ou no metassoma, a corbícula possui um formato achatado e alongado, como um cesto, margeada por uma franja de cerdas que auxiliam no processo de carregamento de pólen (Silveira et al. 2002). Além disso, pode ser usada para transportar outros materiais como óleo, cera, resina e barro.

As abelhas corbiculadas da subfamília Apinae estão divididas em quatro tribos: as abelhas solitárias Euglossini (abelhas das orquídeas), as Bombini (mamangavas sociais), as abelhas eussociais Meliponini (abelhas-sem-ferrão) e Apini (abelhas melíferas). As espécies são consideradas eussociais quando possuem divisão reprodutiva do trabalho, sobreposição de gerações e cooperação no cuidado com a prole (Michener 2000), nesse caso, a corbícula está presente apenas nas abelhas operárias, já que são estas que realizam o forrageio para a colônia (Correia et al. 2017).

A região Neotropical apresenta a fauna mais rica de abelhas do mundo (Moure 2007) e elas são fundamentais para a manutenção da biodiversidade vegetal (Klein et al. 2018). Devido à rica diversidade tanto de plantas com flores, quanto dos insetos polinizadores, os trópicos foram um lugar ideal para a diversificação da polinização. As plantas desenvolveram diversas estratégias e uma variedade fascinante de formas e cores, enquanto os insetos desenvolveram uma diversidade de estratégias e mecanismos para maximizar a exploração de recursos florais (Hrncir & Maia-Silva 2013). A grande maioria das abelhas vive de forma solitária, outras mantém um nível de organização social vivendo em colônias (Velthuis et al. 1997), mas o que elas têm em comum é o hábito de visitar flores para coletar seu alimento: néctar e pólen.

As abelhas-sem-ferrão (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila: Apidae: Apinae: Meliponini) são abelhas que ocorrem nas regiões tropicais e subtropicais do mundo. São estimadas 538 espécies de abelhas-sem-ferrão no mundo (Ascher & Pickering 2022), e a região Neotropical abriga a maior diversidade de espécies de abelhas-sem-ferrão: cerca de 80% da diversidade total, mas ainda assim, a fauna de abelhas da América do Sul permanece subamostrada (Freitas et al. 2009). A fauna de abelhas-sem-ferrão no Brasil possui mais de 259 espécies distribuídas em 28 gêneros, destas, cerca de 103 são endêmicas (Nogueira 2023).

A Mata Atlântica brasileira é um dos ecossistemas mais biodiversos do mundo e um dos mais ameaçados pela ação antrópica, sendo considerado um dos 35 *hotspots* para a conservação da biodiversidade mundial (Eisenlohr et al. 2015). Segundo dados do Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (2018), quatro espécies de abelhas-sem-ferrão encontram-se classificadas ameaçadas de extinção sob a categoria “Em Perigo”, sendo três delas do gênero *Melipona*: *Melipona rufiventris* Lepeletier, 1836, *M. scutellaris* Latreillee, 1811 e *M. capixaba* Moure & Camargo 1994 (ICMBIO 2018). A perda e a descaracterização de habitats representam as principais causas de ameaça às abelhas-sem-ferrão (Roberts et al. 2017), além disso, a exploração das abelhas da tribo Meliponini é uma atividade que remonta os tempos ancestrais nas Américas, sendo uma prática comum de populações indígenas, e posteriormente realizada pelos colonizadores europeus (Santos et al. 2021).

A criação de abelhas-sem-ferrão tem crescido em popularidade no Brasil, haja vista que o manejo desse grupo é facilitado devido às suas características morfo-fisiológicas, especialmente o atrofiamento do ferrão. A meliponicultura, como é chamada a criação racional de abelhas-sem-ferrão, se dá principalmente por pequenos produtores como forma recreativa ou visando uma fonte de renda complementar, em que os atributos do manejo incluem a venda

de colônias e dos seus produtos coletados e/ou processados, como pólen, mel, própolis e cera (Santos et al. 2021). As abelhas do gênero *Melipona* representam 65% das espécies de abelhas-sem-ferrão mais manejadas por meliponicultores, e dentre as razões justificáveis para esse alto percentual estão o tamanho maior, que facilita o manejo; são pouco defensivas; produzem mel em abundância com relação à outras espécies de abelhas-sem-ferrão (Jáffé et al. 2015). Além disso, a produção constante de princesas (rainhas não-fecundadas) possibilita a multiplicação e o aumento do plantel de colônias de maneira rápida e com sucesso (Imperatriz-Fonseca & Zucchi, 1995). As abelhas-sem-ferrão vivem em colônias que possuem de dezenas a milhares de operárias, e usualmente, uma rainha. De maneira geral são consideradas robustas, mas a diversidade de espécies se reflete também na diversidade morfológica e comportamental (Nogueira-Neto 1997; Bueno et al. 2023).

A sobrevivência da colônia depende do sucesso das forrageiras em coletar recursos alimentares como o néctar (fonte de carboidratos) e o pólen (fonte de proteína) e recursos estruturais como resina e barro (Nogueira-Neto 1997). Os recursos alimentares são estocados na colmeia, no entorno do ninho, em potes ovais feitos de cerume (uma mistura de cera e resina) (Maia-Silva et al. 2018). Esses estoques permitem a alimentação constante dos indivíduos da colônia mesmo em períodos de escassez e em condições climáticas desfavoráveis (Hrncir & Maia-Silva 2013). Na entrada do ninho é fácil visualizar operárias carregando pólen, néctar ou material construtivo (resina ou barro) em suas corbículas.

O conteúdo de pólen coletado pelas abelhas-sem-ferrão é muito informativo para se estudar a dieta polínica destes animais (Roubik & Patiño 2018). A escolha de fontes alimentares depende de muitos fatores, como marcas de cheiro, cor e localização das flores, visto que as abelhas forrageiras utilizam aspectos visuais e olfativos para selecionar seus recursos alimentares (Koethe et al. 2020).

A maioria das abelhas-sem-ferrão são forrageiras generalistas, e mesmo aquelas que têm hábitos mais específicos, acabam forrageando em uma grande variedade de plantas ao longo do ano (Bueno et al. 2023; Kleinert et al. 2012). Ainda assim, devido ao fato de os trópicos serem compartilhados por muitas espécies de abelhas-sem-ferrão, a sobreposição de nicho alimentar não pode ser desconsiderada (Hrncir & Maia-Silva 2013), já que pelo menos no gênero *Melipona* há algum tipo de escolha por alguns recursos florais em detrimento de outros (Antonini et al. 2013; Vossler 2019). Segundo Hrncir e Maia-Silva (2013), no caso de abelhas-

sem-ferrão, o tamanho, aspectos morfológicos, comprimento da língua e cor do corpo são características importantes para determinar os nichos alimentares.

Na busca por recursos polínicos, os nichos tróficos de espécies simpátricas podem ser diferenciados por diversos fatores como morfologia do corpo, tamanho da colônia, disponibilidade de recurso e pela presença ou ausência de competidores (Corbet et al. 1984; Kajobe 2007). A taxa de visita de alguns polinizadores às plantas pode ser afetada, também, por aspectos como tamanho da flor, umidade relativa do ar, temperatura, altitude e duração do fotoperíodo (Kleinert-Giovannini & Imperatriz-Fonseca 1986; Silva et al. 2010). Desse modo, as estratégias para forrageio podem variar de individual e oportunístico à coletivo e monopolista (Biesmeijer & Slaa 2004).

A dieta polínica é um assunto recorrente quando se trata de abelhas, já que essa é sua fonte de proteínas. Os grãos de pólen de cada espécie botânica apresentam uma morfologia específica tornando possível determinar a origem botânica dos recursos coletados pelas abelhas. Portanto, a palinologia é uma importante ferramenta para determinar quais plantas foram visitadas pelas abelhas forrageiras. Além disso, permite investigar os recursos alimentares das abelhas, a abundância de determinadas espécies florais em suas dietas ao longo do ano, indicar a sobreposição de nicho e de competição entre espécies simpátricas de abelhas (Maia-Silva et al. 2018).

As quatro espécies utilizadas neste estudo (*Melipona quadrifasciata*, *Melipona bicolor*, *Melipona torrida* e *Melipona mondury*) são comumente criadas juntas e exploradas pela meliponicultura em regiões de Mata Atlântica no sul do Brasil. Em meliponários há um aumento artificial da densidade de colônias e indivíduos forrageando numa mesma área, tornando-se necessário investigar a dieta e a sobreposição de nicho entre estas espécies. Portanto, essa pesquisa foi baseada nas seguintes hipóteses: (1) As larguras de nicho trófico diminuem na estação fria em relação à estação quente; (2) As sobreposições de nicho aumentam na estação fria em relação à estação quente; (3) Tamanho do corpo, coloração e distância filogenética das abelhas-sem-ferrão influenciam na largura do nicho trófico.

Nesse sentido, o principal objetivo dessa dissertação foi analisar comparativamente a dieta polínica de quatro espécies de abelhas-sem-ferrão criadas em meliponário mediante variação sazonal e testar se a sobreposição de nicho trófico entre as espécies de abelhas-sem-

ferrão pode ser explicada por características morfológicas (tamanho e coloração) e pela distância evolutiva entre as espécies.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido no Meliponário Abelhas da Mata, localizado no município de Guarapuava – Paraná (25°22’23,69”S; 51°26’17,967”W, 1.119 m de altitude), em uma região periurbana da cidade (Figura 1). A vegetação original predominante da região era a de campos naturais entremeados com capões de Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Mista) e o clima é classificado como subtropical úmido e mesotérmico, com temperatura média anual de 16,8 ºC e a pluviosidade ao longo do ano com média de 1.880mm. De acordo com as médias históricas (de 1976 a 2016), a precipitação pluviométrica de Guarapuava se apresenta com os meses mais chuvosos sendo janeiro, outubro e dezembro, enquanto o mês com menos chuva é agosto (Costa & Andrade 2017). As temperaturas médias são, na maioria das estações do ano, abaixo de 30ºC, sendo que no inverno as temperaturas mínimas ficam abaixo de 10ºC e as máximas não ultrapassam 20ºC. A região Sul do Brasil não apresenta uma estação chuvosa bem definida, tendo uma distribuição uniforme da precipitação ao longo do ano todo, desse modo, tratamos aqui de estação quente e fria, dividindo os períodos de primavera/verão e outono/inverno (Pereira et al. 2008).

Ao falar da composição de paisagem e vegetação de Guarapuava, cabe ressaltar o processo de colonização da cidade, já que essa apropriação se deu por suas potencialidades naturais: áreas de campos, florestas de araucária e, posteriormente, relevo e solos com potencialidades agrícolas. Guarapuava foi um dos primeiros municípios a ser fundado no Terceiro Planalto paranaense, sendo o maior município em área do Paraná, atualmente, com um território de 3.053,83 km² (Junior 2021).

A exploração madeireira foi um dos maiores fatores de expansão da cidade de Guarapuava, mas também foi muito predatória, resultando em uma devastação intensa de florestas nativas. A mudança nos usos da terra foi significativa, originando muitas áreas de reflorestamento: pinus e eucalipto, agriculturas comerciais baseadas em monoculturas (soja, milho, cevada e batata-inglesa), agricultura familiar, e áreas de floresta em processo de

regeneração (Gomes 2009). Desse modo, Guarapuava forma um grande mosaico dos processos de urbanização e do relevo com áreas heterogêneas de florestas e área urbana, onde está localizado o Meliponário Abelhas da Mata (Figura 2). No decorrer deste estudo o Meliponário Abelhas da Mata contava com 11 espécies de abelhas-sem-ferrão distribuídas em pouco mais de 100 enxames em sua coleção.

Figura 1 – Localidade do estudo, Guarapuava (PR), Brasil.

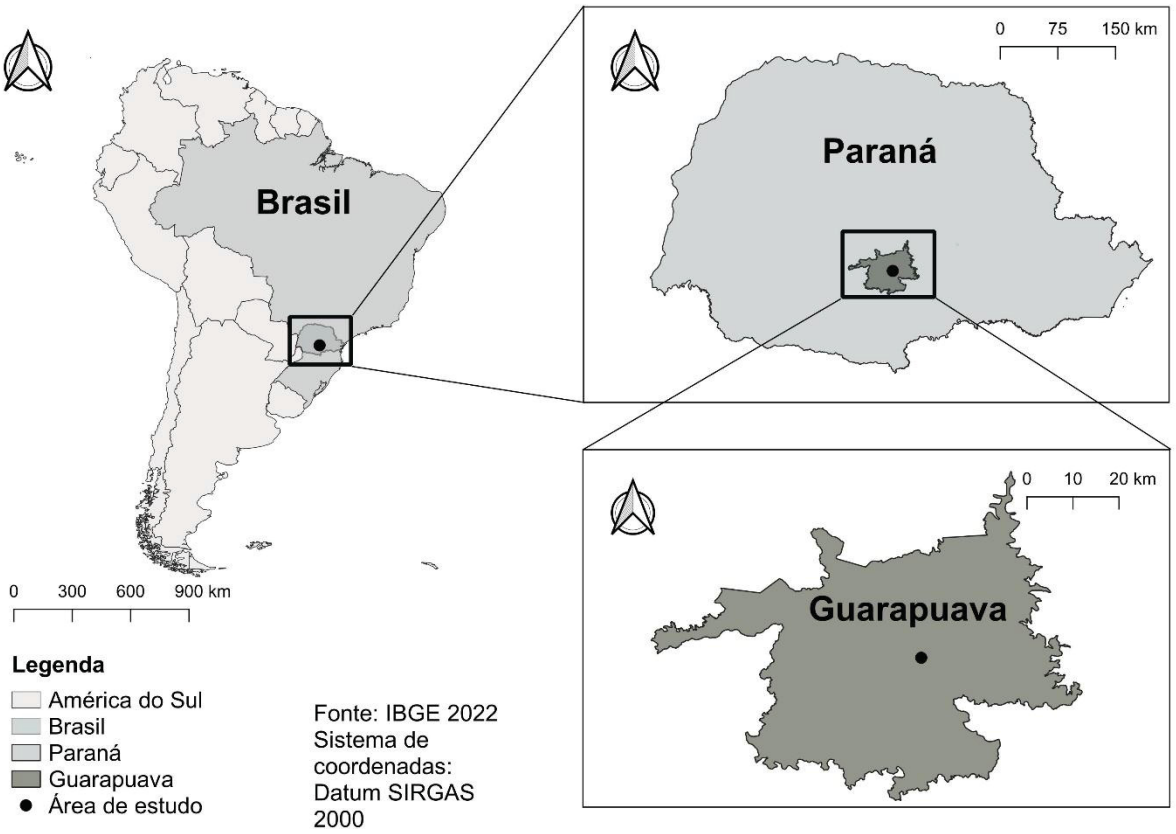


Figura 2 – A – Localização do Meliponário Abelhas da Mata, evidenciando a área de forrageio das abelhas-sem-ferrão em região periurbana; B – Algumas caixas-enxames do Meliponário Abelhas da Mata acondicionadas em estantes de madeira com coberturas de telhas em fibro-cimento; C – Algumas caixas-enxames utilizadas neste estudo; D – Logotipo do Meliponário Abelhas da Mata.

2.2 ESPÉCIES DE ABELHAS-SEM-FERRÃO AMOSTRADAS

As quatro espécies de abelhas-sem-ferrão escolhidas para este estudo são endêmicas da Mata Atlântica (Nieh 2003; Camargo et al. 2013; Lopes et al. 2022), comumente criadas em meliponários (Nogueira-Neto 1997) e estavam acondicionadas em caixas de madeira há mais de um ano no Meliponário Abelhas da Mata (Figura 2).

Melipona (Melipona) quadrifasciata Lepeletier, 1836, é popularmente conhecida como "mandaçaia", mede entre 10 e 11 mm de comprimento e tem um corpo robusto, cabeça e tórax pretos e abdômen com listras amarelas e asas ferruginosas (Figura 3A) (Nogueira-Neto, 1997). Essa espécie tem duas subespécies diferenciadas pelas bandas amarelas tergais: *M. quadrifasciata quadrifasciata* Lepeletier, 1836, que possui três a cinco faixas amarelas contínuas tergais localizadas do terceiro ao sexto segmento, e *M. quadrifasciata anthidioides*

Lepeletier, 1836*,* que possui duas a cinco faixas tergais descontínuas (Nunes et al. 2013). *M. quadrifasciata quadrifasciata* é encontrada ao sul de São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Moure 1975), enquanto *M. q. anthidioides* ocorre na região norte e nordeste de São Paulo ao longo do leste do Brasil, até a Paraíba (Batalha-Filho et al. 2010). Nesta pesquisa, foi utilizada a subespécie nominal.

Melipona (Eomelipona) bicolor Lepeletier, 1836, popularmente chamada "guaraipo", tem um tamanho aproximado de 9,5 mm, e apresenta duas subespécies: *M. bicolor bicolor* Lepeletier, 1836 e *M. bicolor schencki* Gribodo, 1893 (Figura 3B). As subespécies se diferenciam principalmente pela coloração e ocorrência, em que a coloração amarelada é mais pronunciada em *M. bicolor bicolor*, também chamada de "guaraipo amarela", e ocorre em regiões mais quentes como no sudeste do Brasil: nos estados de São Paulo, Rio de Janeiro, Espírito Santo e Minas Gerais. Enquanto em *M. bicolor schencki*, conhecida como "guaraipo negra" foi a subespécie utilizada neste trabalho (Figura 3B), predomina a coloração preta e ocorre em regiões ao sul do país: Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.

Melipona (Eomelipona) torrida Friese, 1916 é uma espécie que foi proposta, recentemente, como substituição ao nome *M. marginata obscurior,* Moure, 1971 (Melo, 2013) (Figura 3C). Popularmente chamada "manduri-preta", mede cerca de 6 mm de comprimento, tem a cabeça, o tórax e o abdômen de cor pardo-negra e as asas apresentam coloração translúcidas com um tom amarelado e nervuras pardo-ferrugíneas (Figura 3C). A cabeça apresenta pelos amarelo-palha com maior densidade que o restante do corpo (Camargo et al. 1967). Sua ocorrência é na região sul do Brasil, abrangendo os estados do Paraná, Rio Grande do Sul e Santa Catarina, mas também pode ser encontrada nos estados de São Paulo e Mato Grosso.

Melipona (Michmelia) mondury Smith, 1863, é popularmente conhecida como "uruçu-amarela" ou "bugia", apresenta tamanho aproximado de 10 mm de comprimento e cerdas amarelas na região da cabeça e tórax (Figura 3D). Recentemente foi reconhecida como uma espécie a parte do grupo "rufiventris" por Melo (2003), já que a espécie presente na Mata Atlântica, mais especificamente de Santa Catarina à Bahia, apresenta diferenças morfológicas em relação ao lectótipo de *M. rufiventris* Lepeletier, 1836, que ocorre no Cerrado.

Figura 3 – Fotos das espécies de abelhas-sem-ferrão utilizadas neste trabalho. A – *Melipona quadrifasciata quadrifasciata;* B – *Melipona bicolor schencki*; C – *Melipona torrida*; D – *Melipona mondury*.

Foi realizada uma coleta por mês, durante dez meses (entre novembro de 2022 e agosto de 2023). Cada coleta mensal foi realizada usualmente em um dia de campo. Em cada amostragem mensal foram coletadas amostras de pólen de cinco indivíduos (abelhas forrageiras) de cada uma das quatro espécies-alvo deste estudo, totalizando 20 amostras por mês. Cada amostra polínica foi retirada de uma colônia diferente por espécie. Para as amostragens foram escolhidos dias com temperatura entre 18 e 20ºC e sem pluviosidade, que é quando as abelhas-sem-ferrão estão mais ativas. Em geral, foi necessário apenas um dia para realizar a coleta, no entanto, no outono e inverno, em algumas campanhas foi necessário mais de um dia de esforço para conseguir todas as amostras, tendo em vista que o padrão de atividade das abelhas diminui em dias mais frios. Ao final, foram obtidos o total de 200 amostras de pólen (20 por mês durante 10 meses). A amostragem (e as amostras) foi dividida igualmente em cinco meses representando a estação quente (de novembro de 2022 a março de 2023) e cinco meses (de abril a agosto de 2023) representando a estação fria.

Para obter as amostras de pólen utilizadas pelas abelhas-sem-ferrão, foram obstruídas as entradas dos enxames com pequenos gravetos, impedindo a entrada das abelhas forrageiras. Assim que as abelhas forrageiras se aproximam e tentam entrar no enxame, foram selecionadas e capturadas apenas aquelas que estavam carregando pólen em suas corbículas (Figura 4). Essa captura foi feita manualmente ou com auxílio de um pequeno recipiente plástico com tampa.

Figura 4 – Abelhas-sem-ferrão forrageiras acumuladas na entrada da caixa-enxame. Imagens evidenciam o pólen em suas corbículas que foram coletados para análise palinológica. A – *M. quadrifasciata;* B – *M. bicolor;* C – *M. torrida;* D – *M. mondury.*

2.3 IDENTIFICAÇÃO POLÍNICA

O conteúdo de pólen coletado foi armazenado em microtubos (1 ml) (tipo *Eppendorf*®) contendo solução de AFA (5% de ácido acético, 5% de formaldeído e 90% de álcool 50%). Na sequência, as abelhas eram liberadas na entrada da caixa para retornarem às suas atividades.

Posteriormente à etapa de coleta, as amostras passaram pelo processo de acetólise descrito por Erdtman (1952) com algumas modificações. A acetólise é um processo químico convencional e consiste em reagir à esporopolenina (substância que compõe a membrana

externa do grão de pólen) com anidrido acético em meio ácido. Com isso, a exina (membrana externa) fica transparente e o conteúdo celular do grão é destruído, possibilitando a visualização de características morfológicas para identificação do grão.

As lâminas para identificação dos tipos polínicos foram confeccionadas com gelatina glicerinada e posterior visualização em microscópio. Os táxons foram identificados até o menor nível taxonômico possível, na maior parte dos casos até família e, eventualmente, em gênero ou morfotipos diferentes dentro de uma mesma família.

O material foi triado e a identificação dos tipos polínicos foi feita com auxílio do especialista Prof. Dr. Adriano Silvério no Laboratório de Botânica Estrutural do Departamento de Biologia da Universidade Estadual do Centro-Oeste. Além disso, foram utilizadas para consulta as plataformas virtuais como Rede de Catálogos Polínicos Online (RCPol), *Global Pollen Project* (Martin & Harvey 2017) e o livro *Illustrated Pollen Terminology* de Hallbritter et al. (2018). Os grãos de pólen foram identificados levando em consideração aspectos como tamanho, abertura e ornamentação da exina (Apêndice 1).

2.4 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS ABELHAS-SEM-FERRÃO

Foram coletados dez indivíduos de cada uma das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão à entrada de seus enxames. Cada exemplar foi eutanasiado em câmara mortífera utilizando acetato de etila. Os exemplares foram montados como para coleção via seca com alfinetes entomológicos n°1. Cada exemplar foi mensurado quanto à sua massa (mg) em balança de precisão. A média do peso entre os 10 exemplares foi utilizada como substituta para o tamanho das espécies. Quanto à coloração, os exemplares foram classificados quanto ao percentual da superfície corpórea (em vista dorsal) que apresentam as cores preta e amarela no programa AreaMed® (Tabela 1).

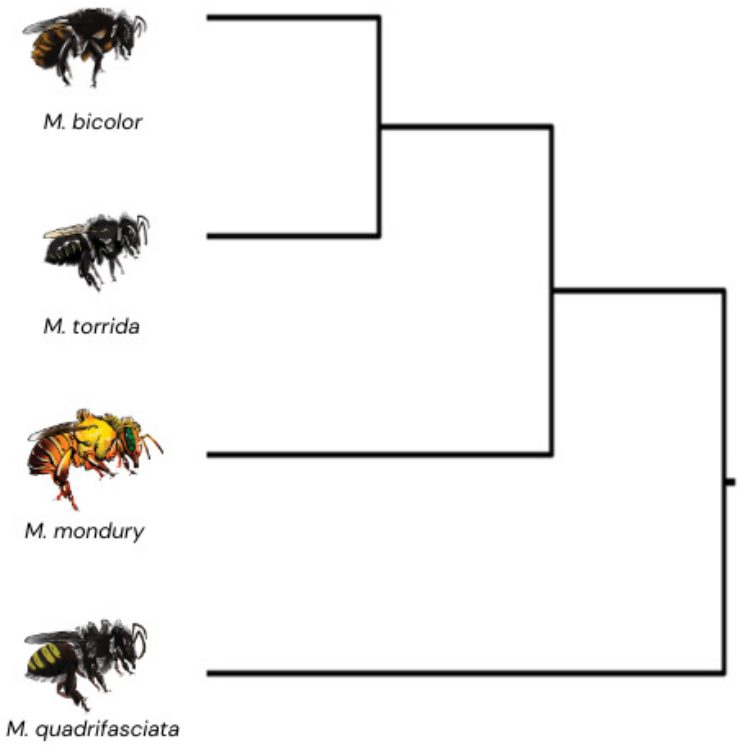
Tabela 1 - Matriz de caracteres morfológicos das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão analisadas (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).

Espécie	Média de peso (mg)	Coloração preta (%)	Coloração amarela (%)
M. quadrifasciata	62,1	87,21	12,79
M. bicolor	51,1	90,21	9,78
M. torrida	27,2	86,51	13,49
M. mondury	60,6	2,55	97,45

2.5 DISTÂNCIAS EVOLUTIVAS ENTRE AS QUATRO ESPÉCIES DE ABELHAS-SEM-FERRÃO

Para calcular a distância evolutiva ou filogenética entre as quatro espécies de abelha sem ferrão foi utilizada a filogenia molecular de *Melipona* proposta por Ramírez et al. (2010). Para reconstruir a filogenia e as distâncias entre cada táxon foi utilizado o *software* FigTree® para uma árvore filogenética ultramétrica (Figura 5). Para atualizar a nomenclatura e relações evolutivas, foram utilizados táxons substitutos para as espécies do presente estudo: foi utilizada a *Melipona quadrifasciata anthidioides* como substituta de *M. quadrifasciata quadrifasciata*; *M. rufiventris rufiventris* como substituta de *M. mondury*; e *M. marginata* como substituta de *M. torrida*. Os critérios para essas substituições foram os seguintes: a possível proximidade evolutiva entre as subespécies de *M. quadrifasciata* (Batalha-Filho et al. 2010); a possível proximidade evolutiva entre *M. marginata* e *M. torrida*, uma vez que a última substituiu o nome dado a uma antiga subespécie de *M. marginata*, a *M. marginata obscurior* (Melo 2013); a possível proximidade evolutiva entre *M. rufiventris* e *M. mondury* pois a última já foi considerada subespécie da primeira (Melo 2003). As distâncias filogenéticas entre os pares de espécies foram calculadas pelo número de passos evolutivos entre cada par de espécies.

Figura 5 – Hipótese filogenética das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*), baseada na filogenia molecular proposta por Ramírez et al. (2010), representando as distâncias evolutivas entre as espécies e mantendo as proporções de tamanho e cor.



2.6 ANÁLISE DOS DADOS

A dieta polínica de cada espécie de abelha foi avaliada a partir da própria lista de morfotipos polínicos. A dieta das abelhas-sem-ferrão foi avaliada pela Abundância Relativa (AR), essa AR é dada pelo percentual de registros que um morfotipo polínico representa em relação ao total de registros para a dieta de cada espécie de abelha sem ferrão.

A suficiência amostral foi analisada para cada espécie de abelha a partir de uma curva de rarefação. A curva de rarefação foi feita com base nas amostras mensais do conteúdo de pólen das forrageiras (procedimento de Mao Tau).

Para cada espécie de abelha-sem-ferrão foram avaliadas a riqueza (número de morfotipos polínicos) e a largura de nicho alimentar (dada pelo Índice de Diversidade de Shannon-Wiener). A riqueza e a largura de nicho trófico foram comparadas entre cada par de

espécies de abelhas-sem-ferrão pelo procedimento de Permutação (com 1.000 permutações aleatórias dos dados originais).

A partir das abundâncias relativas dos morfotipos polínicos foi analisada a sobreposição do nicho trófico entre as quatro abelhas-sem-ferrão. A sobreposição do nicho trófico foi feita a partir do Índice de Similaridade de Bray-Curtis e utilizando o mapa perceptual do Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) com sobreposição de *Cluster*. Essa análise foi feita para a estação quente e para a estação fria por meio do *software* PaSt® 3.14 (Hammer 2012).

Para a caracterização das redes de interação, foram calculadas as seguintes métricas: a conectância (C), o grau de aninhamento ponderado (*Weight Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill* - WNODF) e especialização em nível de comunidade (H_2'). A conectância é dada pela proporção de interações observadas na rede em relação ao número total de interações possíveis, medindo o quanto as espécies estão ligadas na comunidade. Valores próximos de 1 revelam uma rede com espécies completamente generalistas e interações ilimitadas (Blüthgen et al. 2008). O aninhamento ponderado (WNODF) mede o quanto a rede é aninhada, ou seja, a tendência de espécies com poucas ligações (especialistas) interagirem com espécies com muitas ligações (generalistas) (Almeida-Neto et al. 2008). O valor de H_2' diz respeito à especialização em nível de comunidade, sendo um índice de diversidade derivado da diversidade de Shannon (H'), e mede o quanto a comunidade de abelhas difere em relação ao uso dos recursos florais, levando em consideração quais espécies de plantas são utilizadas e a intensidade deste uso. As métricas foram calculadas pelo pacote *Bipartite* 2.3-2 (Dormann et al., 2008) do R (R Core Team, 2013).

A partir dos dados de tamanho e de cor das quatro abelhas-sem-ferrão (Tabela 1) foram construídas duas matrizes: uma matriz de distância de tamanho e outra de distância de coloração, ambas baseadas na Distância Euclidiana. E a partir da filogenia do gênero *Melipona* (Ramírez et al. 2010), foi construída uma matriz de distância evolutiva entre as quatro espécies de abelhas-sem-ferrão. Para testar quais variáveis melhor explicam a sobreposição de nicho alimentar entre as quatro espécies de abelhas sem ferrão, foi utilizada a abordagem de Modelos Lineares Generalizados (GLM). Assim, foi utilizada como variável resposta os valores de sobreposição do nicho trófico e como variáveis preditoras as Distâncias de Tamanho (DTam), a Distância de Cor (DCor) e a Distância Filogenética (DFil). Para evitar o efeito da colinearidade entre variáveis preditoras na GLM foi feita uma análise de *Variance Inflaction Factor* (VIF), essa análise foi feita utilizando o pacote "fmsb" 0.7.3., nessa análise considera-

se variáveis com valores de VIF acima de 3 são colineares e devem ser removidas de análises subsequentes. Como os valores de VIF foram todos abaixo de 3 (Tabela 2), todas as variáveis preditoras foram mantidas na construção dos modelos. Foram construídos oito modelos com todas as variáveis preditoras (DTam, DCor e DFil), todas as combinações possíveis entre elas, incluindo um modelo global (com todas) e um modelo nulo (nenhuma variável) (Tabela 3). O melhor modelo foi escolhido a partir do Critério de Informação de Akaike (AIC) e no peso do modelo (AIC weights). Nessa análise, o menor valor de AIC e o maior valor de AIC weights, melhor o ajuste do modelo para predizer a variável resposta (SNT). Quando a diferença entre o melhor modelo e os demais modelos (ΔAIC) for menor que 2, foi considerado que esses modelos são igualmente preditivos. Essas análises foram realizadas utilizando o pacote "AICcmodavgpa" 2.3.2. (Mazerolle 2023). As análises de GLM foram desenvolvidas no ambiente R (R Core Team, 2013).

Tabela 2 - Fatores de inflação da variância para as variáveis preditoras da Sobreposição de Nicho Trófico entre quatro espécies de abelhas sem ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). GVIF = Variance Inflaction Factor; DTam = Distância de tamanho entre as quatro espécies – Distância Euclidiana); DCor = Distância de Cor entre as quatro espécies – Distância Euclidiana); e DFil = Distância Filogenética entre as quatro espécies.

Variável	GVIF
DTam	1,1602
DCor	2,1148
DFil	2,0239

Tabela 3 - Modelos lineares generalizados (GLM) utilizados para testar o poder de predição para a Sobreposição de Nicho Trófico (SNT) entre quatro espécies de abelhas sem ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). AICc = Critério de Informação Akaike de Segunda Ordem, AICcWt = peso de Akaike.

Modelo	Variáveis preditoras
Global	DTam+ DCor + DFil
1	DTam + DCor
2	DTam + DFil
3	DCor + DFil
4	DTam
5	DFil
6	DCor
7	Nulo

3 RESULTADOS

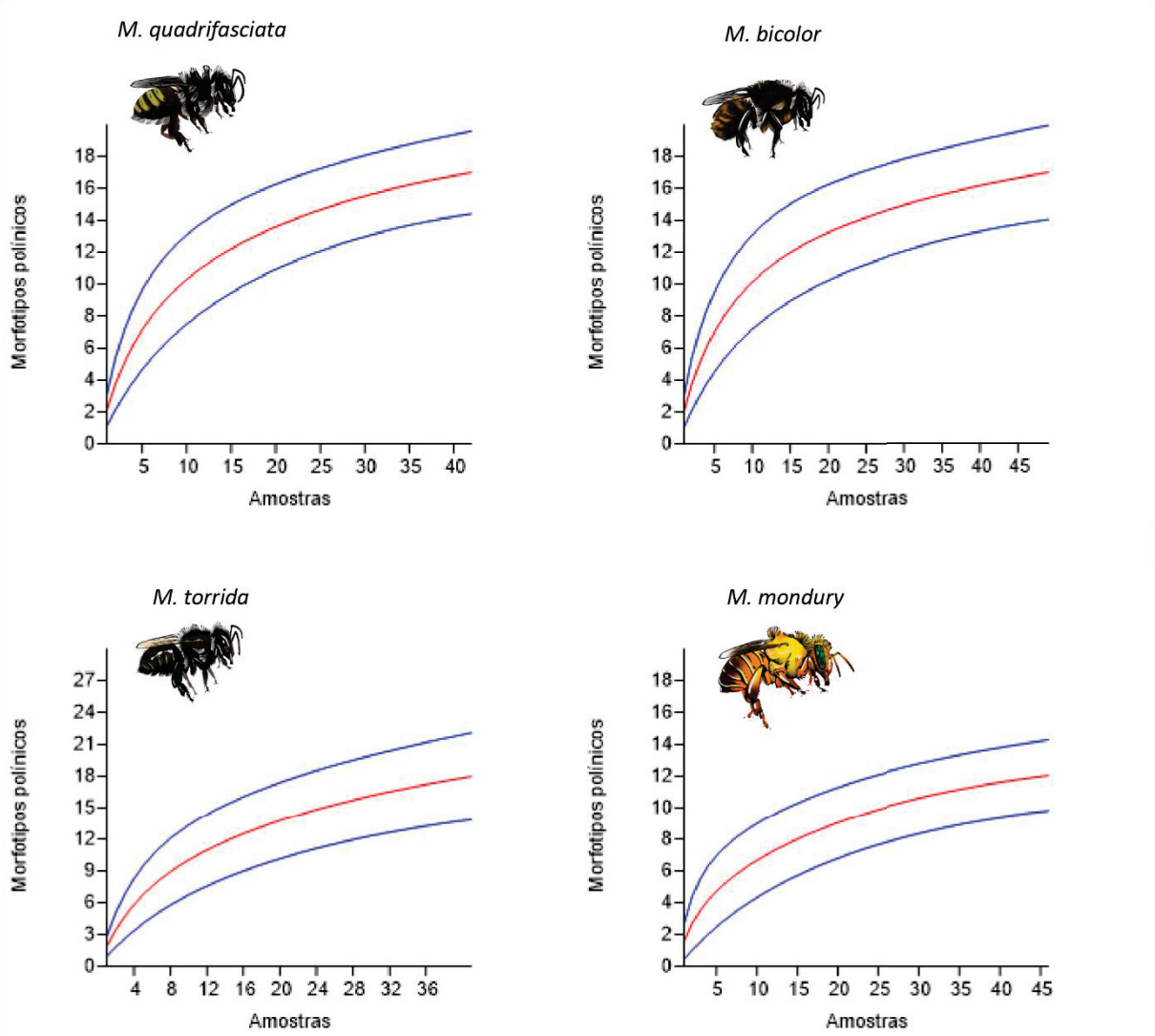
3.1 CARACTERIZAÇÃO DO NICHO TRÓFICO

Melipona torrida e *M. bicolor* apresentaram a maior riqueza de morfotipos polínicos utilizados (S = 18), enquanto *M. mondury* apresentou a menor riqueza (S = 12) (Tabela 4). *Melipona torrida* apresentou a maior largura de nicho, enquanto *M. mondury* apresentou a menor (Tabela 4). As curvas de rarefação mostram-se todas em ascendente com uma leve diminuição de suas inclinações (Figura 6). As análises de complementariedade demonstram boas amostragens em relação à riqueza estimada (Chao2).

Tabela 4 – Valores de largura de nicho (H'), riqueza (S) e complementariedade para as espécies de abelhas-sem-ferrão na estação quente, fria e geral.

	QUENTE		**FRIA**		**GERAL**		
	Largura de nicho (H')	Riqueza (S)	Largura de nicho (H')	Riqueza (S)	Largura de nicho (H')	Riqueza (S)	Complementariedade (%)
M. quadrifasciata	2,496	15	1,839	8	2,409	17	93,5
M. bicolor	2,4	16	1,773	8	2,365	18	97,5
M. torrida	2,494	17	1,6	6	2,492	18	83
M. mondury	1,611	9	1,844	9	1,904	12	94,2

Figura 6 - Curvas de rarefação das amostras polínicas utilizadas pelas quatro espécies de abelhas-sem-ferrão analisadas (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).



Ao longo do ano *M. mondury* coletou significativamente menos morfotipos polínicos que *M. quadrifasciata, M. bicolor* e *M. torrida*. Da mesma forma, *M. mondury* também apresentou largura de nicho trófico significativamente menor que as demais espécies (Tabela 5). Esse mesmo padrão foi semelhante na estação quente, mas na fria não houve diferenças significativas nem de número de morfotipos polínicos nem entre as larguras de nicho (Tabela 5).

Tabela 5 - Comparação entre o número de morfotipos polínico e a largura do nicho trófico entre as quatro espécies de abelha sem ferrão estudadas (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). Resultados de "p" referentes à análise permutacional (1.000 permutações).

Comparações	QUENTE		FRIA		GERAL	
	N° de morfotipos	Largura de nicho	N° de morfotipos	Largura de nicho	N° de morfotipos	Largura de nicho
M. quadrifasciata X *M. torrida*	0,722	0,997	0,28	0,166	0,861	0,588
M. quadrifasciata X *M. bicolor*	0,89	0,652	1	0,675	0,834	0,775
M. quadrifasciata X *M. mondury*	**0,047***	**0,002***	0,784	0,986	0,111	**0,006***
M. bicolor X *M. torrida*	0,889	0,636	0,286	0,261	1	0,417
M. bicolor X *M. mondury*	**0,033***	**0,002***	0,671	0,671	**0,037***	**0,008***
M. torrida X *M. mondury*	**0,015***	**0,002***	0,1	0,264	**0,036***	**0,001***

	H´	**S**	**Niche overlap (Anual)**			
			M. bicolor	*M. quadrifasciata*	*M. torrida*	*M. mondury*
Melipona bicolor	2,365	18	-	0,775	0,417	**0,008***
Melipona quadrifasciata	2,409	17		-	0,588	**0,006***
Melipona torrida	2,492	18			-	**0,001***
Melipona mondury	1,904	12				-

	H´	**S**	**Niche overlap (Hot season)**			
			M. bicolor	*M. quadrifasciata*	*M. torrida*	*M. mondury*
Melipona bicolor	2,4	16	-	0,652	0,636	**0,002***
Melipona quadrifasciata	2,496	15		-	0,997	**0,002***
Melipona torrida	2,494	17			-	**0,002***
Melipona mondury	1,611	9				-

	H´	S	Niche overlap (Cold season)			
			M. bicolor	*M. quadrifasciata*	*M. torrida*	*M. mondury*
Melipona bicolor	1,773	8	-	0,775	0,261	0,671
Melipona quadrifasciata	1,839	8		-	0,166	0,986
Melipona torrida	1,6	6			-	0,264
Melipona mondury	1,844	9				-

Na estação quente, a maior sobreposição de nicho alimentar foi verificada entre *M. bicolor* e *M. quadrifasciata* (66,6%), seguida pela sobreposição entre *M. bicolor* e *M. torrida* (64%) e entre *M. mondury* e *M. torrida* (63%). As menores sobreposições tróficas foram observadas entre *M. quadrifasciata* e *M. mondury* (43%) e *M. quadrifasciata* e *M. torrida* (53%) (Figura 7A). Já na estação fria, *M. quadrifasciata* e *M. bicolor* tiveram a maior sobreposição de nicho (67,4%), seguida por *M. quadrifasciata* e *M. mondury* (65,8%) e *M. torrida* e *M. mondury* (65,6%). Os pares que apresentaram menores sobreposições tróficas foram *M. quadrifasciata* e *M. torrida* (43%) e *M. bicolor* e *M. torrida* (58,8%) (Figura 7B).

De maneira geral, na estação fria as espécies de abelhas-sem-ferrão diminuíram o número de morfotipos polínicos e larguras de nicho trófico, em relação à quente. Porém *M. mondury* não variou no mesmo sentido (Figura 8). Na maioria dos pares de espécies de abelha-sem-ferrão a sobreposição de nicho aumentou na estação fria, enquanto em dois pares de espécies a sobreposição de nicho trófico diminuiu (Figura 8).

Figura 7 - Sobreposição de nicho alimentar das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão na **A** - estação quente e **B** – estação fria por meio de análise de Escalonamento Multidimensional não-métrico (NMDS) com sobreposição de *Cluster* utilizando o índice de similaridade de Bray-Curtis. As diferenças de tamanho entre as espécies estão mantidas nas representações.

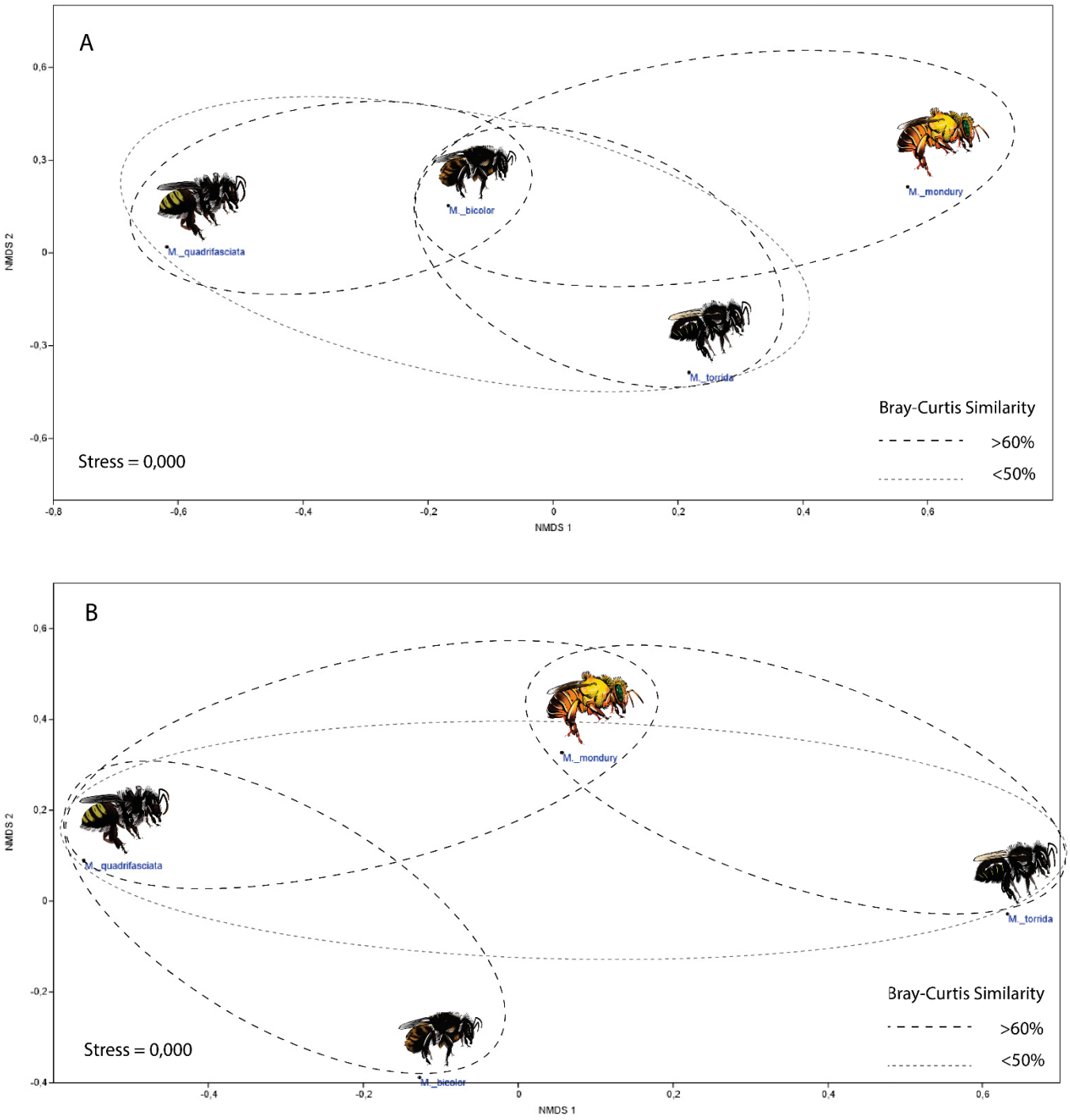
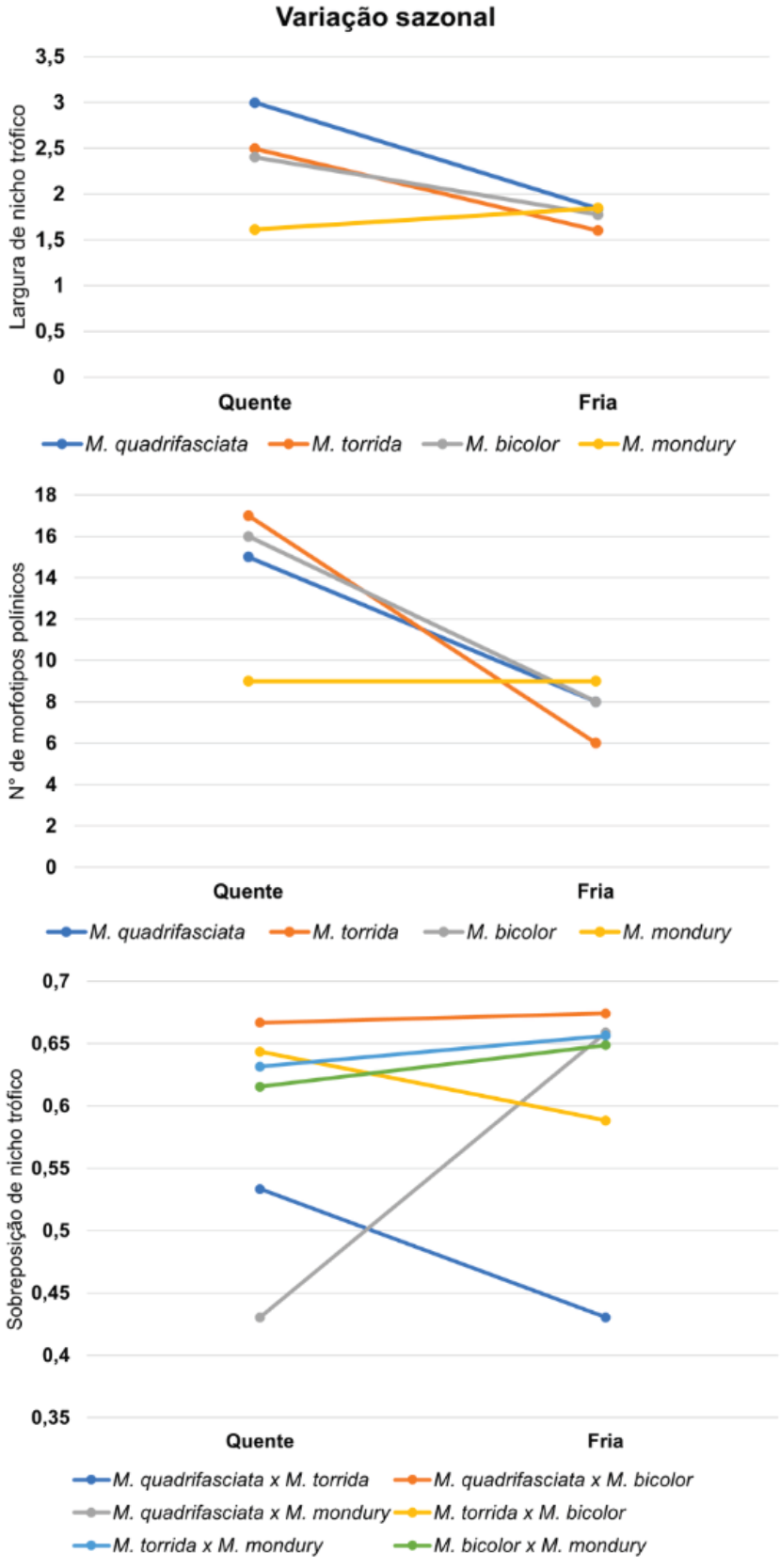


Figura 8 - Variações sazonais no número de morfotipos polínicos, na largura de nicho e na sobreposição do nicho trófico entre as quatro espécies de abelhas sem ferrão estudadas (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*).



3.2 REDES DE INTERAÇÃO

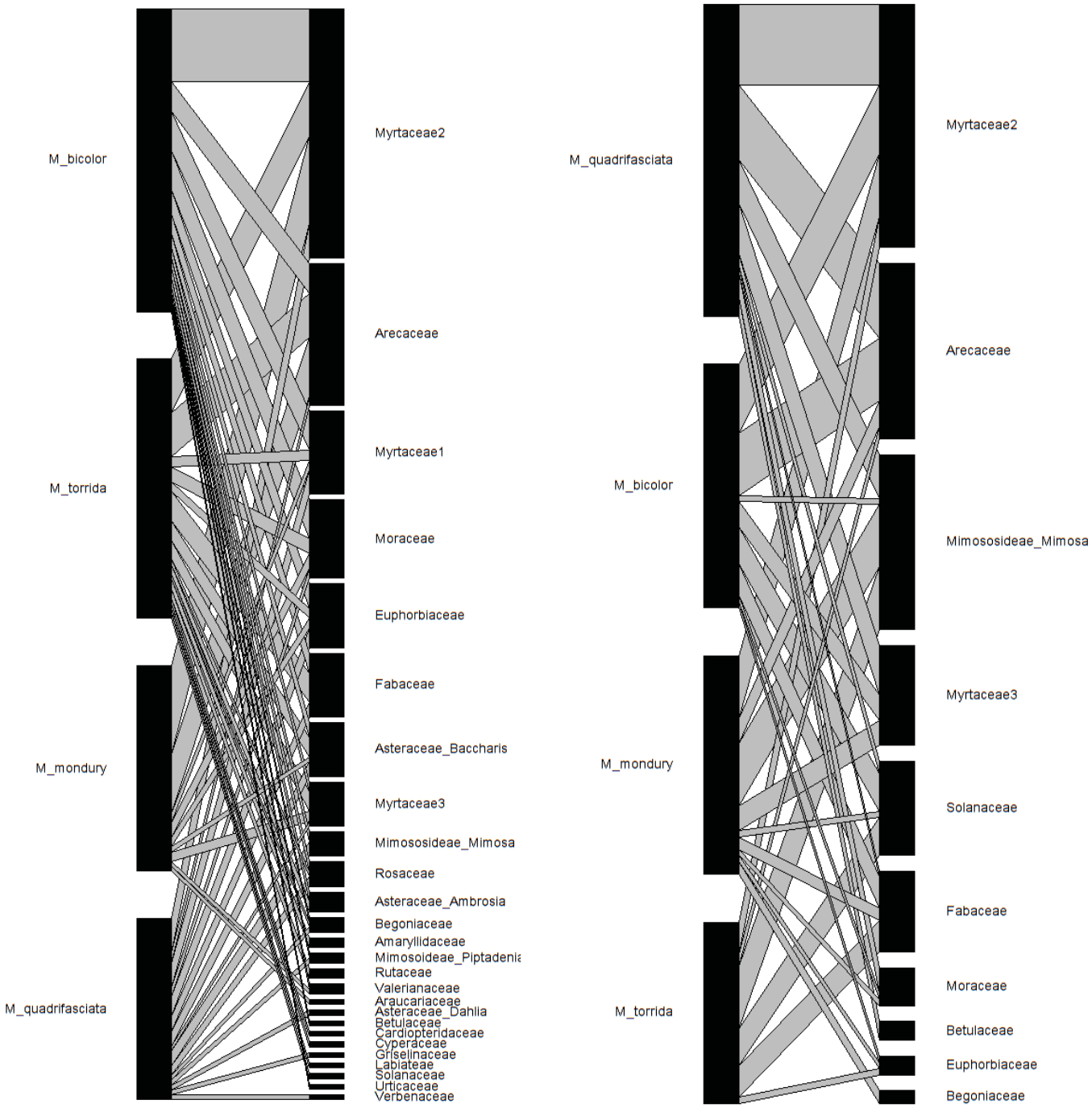
As quatro espécies de abelhas sem ferrão analisadas coletaram 27 morfotipos polínicos distribuídos em 22 famílias botânicas utilizados pelas quatro espécies de abelhas-sem-ferrão analisadas (Apêndice 1). A família Myrtaceae foi a família mais abundante na dieta polínica das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão analisadas e Arecaceae foi a segunda mais visitada pelas quatro espécies de abelha (Figura 9A e 9B). As terceiras famílias botânicas mais visitada pelas espécies de abelhas foram: Fabaceae por *M. torrida*, Moraceae por *M. bicolor*, Mimosoideae por *M. quadrifasciata* e por *M. mondury*. A família Araucariaceae foi consumida apenas por *M. mondury* (Apêndice 2).

A rede de interação abelha-planta apresentou um valor de conectância menor na estação quente, enquanto o valor de aninhamento foi maior, no entanto, a especialização da rede foi a mesma entre as estações (Tabela 6).

Tabela 6 – Valores de conectância (C), aninhamento ponderado (WNODF) e especialização em nível de comunidade (H2').

	Estação quente	**Estação fria**
Conectância (C)	0,548	0,775
WNODF	44,79	41,25
H2´	0,114	0,144

Figura 9 – À esquerda - Rede de interação na estação quente entre as quatro espécies de abelhas-sem-ferrão (*M. quadrifasciata, M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*) e as famílias botânicas coletadas por elas. **À direita -** Rede de interação na estação fria entre as quatro espécies de abelhas-sem-ferrão (*M. quadrifasciata, M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*) e as famílias botânicas coletadas por elas.



3.3 MODELOS LINEARES GENERALIZADOS

Os modelos 4, 5 e 6 foram igualmente preditivos para explicar as sobreposições de nicho trófico entre as espécies de abelha-sem-ferrão. Após a realização da média dos modelos, ainda assim a análise por GLM não permitiu responder as questões sobre as variáveis preditoras explicarem a sobreposição de nicho trófico. Cor, tamanho e distância filogenética não foram suficientes para obter diferença significativa na sobreposição de nicho alimentar reunindo todas as amostras (Tabela 7 e 8), bem como para as análises separadas da estação quente e estação fria (Apêndice 3).

Tabela 7 - Os modelos lineares generalizados (GLM) avaliados quanto ao seu poder de predição da Sobreposição de Nicho Trófico em quatro espécies de abelhas sem ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). AICc = Critério de informação de Akaike; ΔAICc = Variação do modelo AICc; e AICcWt = Peso do modelo AICc.

Modelo	AICc	ΔAICc	AICcWt
5	-2,17	0	0,41
4	-1,94	0,22	0,37
6	-0,92	1,25	0,22
Nulo	5,95	8,12	0,01
2	25,47	27,64	0
1	25,53	27,70	0
3	27,83	30	0
Global	>1.000	>1.000	0

Tabela 8 - Coeficiente da variável preditora (DCor) para o melhor modelo (GLM) ajustado para a predição da Sobreposição de Nicho Trófico em quatro espécies de abelhas sem ferrão da Mata Atântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). DCor = Distância de cor; GLM = Modelos Lineares Generalizados; SNT = Sobreposição de Nicho Trófico.

	Coeficiente	Erro padrão	Valor de *t*	p
Intercepto	-0, 4822371	0,1209295	2,988	0,00281*
DFil	-0,0512033	0,0856634	0,489	0,62468
DTam	-1,5423716	2,8637592	0,439	0,66067
DCor	-0,0001646	0,0005282	0,242	0,80893

4 DISCUSSÃO

Fatores climáticos estão intrinsicamente ligados à disponibilidade e densidade de recursos para abelhas-sem-ferrão (Keppner & Jarau 2016; Moura et al. 2022). Grande parte dos estudos que avaliam os efeitos da sazonalidade na sobreposição de nichos de abelhas-sem-ferrão são feitos analisando as similiaridades e diferenças entre estação chuvosa e estação seca (Brito et al. 2012; Santos et al. 2013; Escobedo-Kenefic et al. 2020; Ferreira et al. 2023). A região do presente estudo não apresenta uma estação chuvosa bem definida, tendo uma distribuição uniforme da precipitação ao longo do ano todo (Pereira et al. 2008), razão pela qual o delineamento deste trabalho foi feito baseando-se nas estações quente e fria.

Os resultados aqui apresentados demonstram que as abelhas-sem-ferrão seguem o padrão demonstrado por outros estudos, em que exploram mais os recursos polínicos durante a estação quente, já que há mais abundância de plantas com flores e aumento da temperatura (Souza et al. 2006; Ferreira-Junior et al. 2010). Para a estação fria foi observado menos riqueza, menor largura de nicho trófico e maior sobreposição de nicho trófico. Três espécies deste estudo seguiram esse padrão de comportamento (*M. quadrifasciata*, *M. bicolor* e *M. torrida*), no entanto, *M. mondury* parece apresentar uma estratégia diferente, já que manteve valores de largura de nicho muito semelhantes tanto para estação quente quanto para estação fria. Nesse sentido, o local de ocorrência das espécies é determinante para a caracterização do nicho trófico das espécies analisadas, já que *M. mondury* ocorre de Santa Catarina à Bahia, em regiões litorâneas, e na Mata Atlântica de Minas Gerais, sendo mais adaptada ao clima quente dessas localidades (Tietz & Mouga 2019).

Segundo alguns estudos, o tamanho de corpo e a coloração mostram-se características importantes na segregação de nicho trófico de abelhas-sem-ferrão (Hilário et al. 2001; Pereboom & Biesmeijer 2003; Teixeira & Campos 2005; Biesmeijer & Slaa 2006), no entanto, não se mostraram variáveis capazes de predizer a sobreposição de nicho aqui analisada. Tendo em vista que foi utilizado um recorte de apenas quatro espécies do mesmo gênero. *Melipona* é o gênero com as maiores espécies de abelhas-sem-ferrão, e mesmo variando em tamanho e cores, a distância evolutiva entre elas é pequena, devendo existir fatores fisiológicos que regulam sua atividade de voo e as levam a se comportar de modo diferente de outras espécies de tamanho semelhante.

Os altos valores de aninhamento das redes de interação tanto da estação quente quanto da estação fria indicam que alguns táxons botânicos formam a base da dieta das abelhas-sem-ferrão (e.g. Myrtaceae, Arecaceae) enquanto outros são mais ocasionais (Ferreira et al. 2023).

O conceito de recurso-chave pode ser entendido como um recurso alimentar capaz de determinar o potencial para a sobrevivência de organismos e afetar a composição da comunidade biológica. A ausência ou baixa disponibilidade do recurso pode implicar na densidade populacional das espécies, sua viabilidade a longo prazo e até na sua completa ausência (Primack 2014). As abelhas-sem-ferrão apresentam certo tipo de afinidade por recursos considerados chaves para a manutenção da colônia. A coleta de morfotipos de famílias botânicas com floração abundante durante todo o ano, como Myrtaceae, facilita a coexistência de espécies em um ambiente como meliponário, em que há aumento artificial na densidade local de abelhas. A identificação de recursos-chave pode constituir uma ferramenta importante para medidas eficazes de conservação e manejo a longo prazo.

As abelhas do gênero *Melipona* têm hábitos sociais em vivem em colônias populosas e perenes, necessitando explorar um amplo espectro de fontes florais ao longo do ano. A maioria das plantas são fontes efêmeras, ou seja, possuem floração de poucos dias (Ramalho et al. 2007), desse modo, o hábito generalista é aceito como padrão entre abelhas eusociais da família Apidae e os padrões de forrageio variam sazonalmente, já que são uma resposta a fatores ambientais como o período de floração – verão e primavera são estações onde há flores abundantemente (Winston 2003). Abelhas do gênero *Melipona* têm sido registradas utilizando diversas famílias botânicas de acordo com a vegetação onde estão sendo amostradas (Bueno et al. 2023). Embora as abelhas-sem-ferrão utilizem muitas espécies de diferentes famílias, algumas famílias botânicas são mais frequentemente consumidas. Em levantamentos florísticos de forrageamento de abelhas-sem-ferrão realizados na Floresta Ombrófila Mista (FOM), a família Myrtaceae aparece quase como um padrão (Cordeiro & Rodrigues 2007; Albuquerque et al. 2011; Vieira & May 2020). Na Mata Atlântica há intensa visitação das abelhas Meliponini às flores de *Myrcia tomentosa*, principalmente por espécies de *Melipona* e *Plebeia* (Ramalho 2004). Em São Paulo, *Melipona mondury* (à época foi citada como *M. rufiventris* Lepeletier, 1836), é um dos polinizadores mais efetivos de mirtáceas (Fidalgo 2002). Outros trabalhos relatam consistentemente Myrtaceae como uma das famílias mais visitadas por abelhas no Brasil (Carvalho et al. 2001, Antonini et al. 2006, Ramalho et al. 2007), sendo as abelhas do gênero *Melipona* os polinizadores mais frequentes das mirtáceas que ocorrem no país,

principalmente pela presença de nectários nessas plantas, fornecendo néctar além do pólen (Antonini et al. 2006; Gressler et al. 2006).

A família Arecaceae tem floração assincrônica, fornecendo recursos florais em vários meses do ano e, no Brasil, estão presentes cerca de 270 espécies e 38 gêneros nativos, destacando-se por sua abundância e riqueza de espécies nas florestas do Neotrópico (Leitman et al. 2013). No Paraná, são relatadas 23 espécies de Arecaceae. e a importância desta família na dieta polínica de abelhas do gênero *Melipona* já foi citada por Oliveira et al. (2009). Já a família Araucariaceae foi registrada apenas nas amostras de *M. mondury*, e chamam atenção, já que essas plantas não possuem flores, mas seu pólen é proteico e nutritivo. Outros estudos já registraram o uso de plantas anemófilas (e. g. Cecropiaceae) por abelhas-sem-ferrão na Mata Atlântica (Morgado et al. 2011; Braga et al. 2014). Abelhas do gênero *Melipona* diferem de outros Meliponini pela habilidade de extrair pólen por vibração dos músculos do tórax, um comportamento eficiente para coletar pólen de anteras poricidas, como é caso das espécies de Solanaceae (Ferreira & Absy, 2015).

Considerando que três espécies de abelhas-sem-ferrão analisadas neste estudo tiveram larguras de nicho muito semelhantes em ambas as estações (*M. quadrifasciata*, *M. torrida* e *M. bicolor*), elas apresentam potencial de coletar aproximadamente os mesmos recursos ao longo do ano, variando e diversificando sua dieta de acordo com a disponibilidade e período de floração. No entanto, das quatro abelhas analisadas, *M. mondury* foi a espécie que diversificou menos seu nicho trófico. Além das variáveis estudadas aqui, outros fatores que não foram medidos podem ser importantes para explicar as sobreposições de nicho como: fatores ambientais, a disponibilidade de recursos e o tamanho das colônias (Ferreira & Absy 2015).

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A largura de nicho trófico das quatro espécies de abelhas-sem-ferrão endêmicas da Mata Atlântica analisadas neste trabalho mostra um comportamento alimentar generalista, comum a abelhas eussociais, que demonstram certo tipo de plasticidade no uso de recursos polínicos.

As espécies aqui analisadas mostram variações na largura de nicho da estação quente para a estação fria: *M. quadrifasciata*, *M. bicolor* e *M. torrida* diminuem a largura de nicho, enquanto *M. mondury* não apresenta essa variação, apresentando uma estratégia diferente. A

variação sazonal das sobreposições apresentou três comportamentos distintos: três pares de espécies apresentaram valores parecidos em ambas as estações (*M. quadrifasciata x M. bicolor, M. torrida x M. mondury, M. bicolor x M. mondury*), dois pares diminuíram a sobreposição de nicho trófico (*M. quadrifasciata* x *M. torrida* e *M. torrida* e *M. bicolor*) e um par (*M. quadrifasciata* e *M. mondury*) teve um aumento expressivo, ou seja, aumentaram suas sobreposições de nicho na estação fria, podendo ocasionar uma dificuldade quanto ao desenvolvimento de colônias já que há menos recursos florais disponíveis.

Os resultados obtidos neste estudo podem ser usados para auxiliar o desenvolvimento da meliponicultura no ecossistema Mata Atlântica, mais especificamente no Paraná, encorajando o cultivo de plantas importantes para a dieta de abelhas-sem-ferrão. Nesse sentido, Myrtaceae e Arecacea mostraram-se atrativas para abelhas, e podem ser considerados recursos-chave para a manutenção das colônias coexistentes em um mesmo meliponário. Além disso, as informações sobre as sobreposições de nicho das espécies aqui analisadas podem direcionar o meliponicultor a evitar pares de espécies que aumentem sua sobreposição de nicho na estação fria, onde há menos disponibilidade de recursos.

As variações morfológicas e filogenéticas dessas quatro espécies podem não ter sido suficiente para explicar a sobreposição de nicho, no entanto, aumentar o esforço amostral com espécies de gêneros diferentes e que possuam maior variação de tamanho, cor e distância filogenética podem auxiliar a responder as variações nas dietas destes animais.

6 REFERÊNCIAS

Albuquerque JMD, Watzlawick LF & Mesquita NSD (2011). Efeitos do uso em sistema faxinal na florística e estrutura em duas áreas da Floresta Ombrófila Mista no munícipio de Rebouças, PR. *Ciência Florestal*, *21*, 323-334.

Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD & Ulrich W (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117: 1227–1239.

Antonini Y, Soares MS & Martins RP (2006). Pollen and nectar harvesting by the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* (Apidae: Meliponini) in an urban forest fragment in Southeastern Brazil, Studies on Neotropical Fauna and Environment, 41:3, 209-215, DOI: 10.1080/01650520600683088

Antonini Y, Martins RP, Aguiar LM, & Loyola RD (2013). Richness, composition and trophic niche of stingless bee assemblages in urban forest remnants. *Urban Ecosystems*, 16, 527-541.

Batalha-Filho H, Waldschmidt AM, Campos LA,Tavares MG & Fernandes-Salomão TM (2010). Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee Melipona quadrifasciata (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie*, *41*(5), 534-547.

Beutel RG, Friedrich F, Yang XK & Ge SQ (2013). *Insect morphology and phylogeny: a textbook for students of entomology*. Walter de Gruyter.

Biesmeijer JC, Slaa EJ (2004). Information flow and organization of stingless bee foraging. *Apidologie*, p. 143-157. DOI: 10.1051/apido:2004003

Biesmeijer JC, Slaa EJ (2006). The structure of eusocial bee assemblages in Brazil. *Apidologie,* 37:240–258.

Blüthgen N, Fründ J, Vázquez D, Menzel F (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89, 3387–3399

Braga JA, Conde MM, Barth OM, Cristina M & Lorenzon A (2014). Floral sources and pollen morphology of Tetragonisca angustula (Apidae: Meliponina) in fragments of Atlantic rain forest vegetation, in southeastern. In *Proceedings of Apimondia Congress*. Montpellier, France.

Brito, AF, Presley SJ, Santos GMM. (2012). Temporal and trophic niche overlap in a guild of flower-visiting ants in a seasonal semi-arid tropical environment. *Journal of Arid Environments,* Volume 87, Pages 161-167, ISSN 0140-1963, https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.07.001.

Bueno FGB, Kendall L, Alves DA, Tamara ML, et al. 2023. Stingless bee floral visitation in the global tropics and subtropics. *Global Ecology and Conservation* 43. https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02454

Camargo JMF, Kerr WE, Lopes CR (1967). Morfologia externa de *Melipona marginata* Lepeletier (Hymenoptera, Apoidea). *Papéis avulsos de Zoologia,* S. Paulo, vol. 20, art. 20: 229-258.

Camargo MGG, Cazetta E, Schaefer HM & Morellato LPC (2013). Fruit color and contrast in seasonal habitats-a case study from a cerrado savanna. *Oikos* 122, 1335–1342. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00328.x

Carvalho CAL, Moreti, ADC, Marchini LC, Alves RDO & De Oliveira PCF (2001). Pollen spectrum of honey of" uruçu" bee (Melipona scutellaris Latreille, 1811). *Revista Brasileira de Biologia*, *61*, 63-67.

Cordeiro J & Rodrigues WA (2007). Regeneração Natural do componente arbóreo em área de Floresta Ombrófila Mista, Guarapuava, PR. *Revista Brasileira de Biociências*, *5*(S2), 825-827.

Corbet, SA, Kerdlake, CJC, Brown, D & Morland NE. (1984). Can bees select nectar-rich flowers in a patch? *Journal of Apicultural Research*, 23(4), 234-242.

Costa C, Andrade AR (2017). Dinâmica da precipitação pluviométrica na cidade de Guarapuava, PR: Condicionantes locais e regionais. *Revista Brasileira de Climatologia*, v. 21.

Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *Interaction*, 1, 0-2413793

Eisenlohr PV, de Oliveira-Filho AT & Prado J (2015). The Brazilian Atlantic Forest: new findings, challenges and prospects in a shrinking hotspot. *Biodiversity and Conservation*, *24*, 2129-2133.

Engel MS & Rasmussen C (2021). Corbiculate bees. *Encyclopedia of Social Insects.* Springer, Berlin.

Escobedo-Kenefic N, Landaverde-González P, Theodorou P, Cardona E, Dardón MJ, Martínez O & Domínguez CA (2020). Disentangling the effects of local resources, landscape heterogeneity and climatic seasonality on bee diversity and plant-pollinator networks in tropical highlands. *Oecologia*, *194*(3), 333-344.

Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm.(I1960). The acetolysis method. *Svensk Bot. Tidskr*, *54*, 561-564.

Ferreira-Junior NTF, Blochtein B, Moraes JF. (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.

Ferreira MG, Absy ML, & Rezende ACC (2023). Pollen collected and trophic interactions between stingless bees of the genera Melipona, Frieseomelitta and Plebeia (Apidae: Meliponini) raised in Central Amazon. *Journal of Apicultural Research*, *62*(4), 692-704.

Ferreira MG, Absy ML (2015) Pollen niche and trophic interactions between colonies of *Melipona* (*Michmelia*) *seminigra merrillae* and *Melipona* (*Melikerria*) *interrupta* (Apidae:

Meliponini) reared in floodplains in the Central Amazon. *Arthropod-Plant Interactions* **9**, 263–279. https://doi.org/10.1007/s11829-015-9365-0

Fidalgo AO (2002). *Interação entre abelhas e plantas da família Myrtaceae numa floresta de planície litorânea em Ubatuba SP, Brasil*. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Freitas BM, Imperatriz-Fonseca VL, Medina LM, Kleinert AMP, et al. (2009). Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. *Apidologie* 40, p. 332-346. DOI: 10.1051/apido/2009012

Gomes MFVB. (2009). *Trajetória Ambiental de Guarapuava: leituras da paisagem* / Marquiana de Freitas Vilas Boas Gomes. Presidente Prudente. Tese (Doutorado), Universidade Estadual Paulista - Faculdade de Ciências e Tecnologia. 352 f.

Gressler E, Pizo MA, Morellato PC. (2006). Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. *Revista Brasil. Bot.*, v.29, n.4, p.509-530, out.-dez.

Gu Z, Gu L, Eils R, Schlesner M, Brors B. (2014). Circlize implements and enhances circular visualization in R. *Bioinformatics* vol. 30 (19), 2811–2812.

Gullan PJ. (2017). *Insetos: fundamentos da entomologia*. 5. ed. – Rio de Janeiro: Roca, 2017.

Hu, S., Dilcher, D. L., Jarzen, D. M., & Winship Taylor, D. (2008). Early steps of angiosperm–pollinator coevolution. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(1), 240-245.

Halbritter H, Ulrich S, Grímsson F, Weber M, Zetter R, Hesse M & Frosch-Radivo A. (2018). *Illustrated pollen terminology*. Springer.

Hammer Ø. (2012) *Paleontological Statistics*. Version 2.14. Reference manual. Natural History Museum, Oslo.

Hammer Ø, Harper DAT, & Ryan PD (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

Harter B, Leistikow C, Wilms W, Truylio B, & Engels W. (2002). Bees collecting pollen from flowers with poricidal anthers in a south Brazilian Araucaria forest: a community study. Journal of Apicultural Research, 40 (1-2): 9:16.

Hilário SD, Imperatriz-Fonseca VL & Kleinert AMP. (2001). Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (in litt.) (Apidae, Meliponinae). *Rev. Brasil. Biol*. 61(2): 191-196

Hilário SD, Imperatriz-Fonseca VL. (2009) Pollen foraging in colonies of *Melipona bicolor* (Apidae, Meliponini): effects of season, colony size and queen number. *Genet. Mol. Res.* 8(2), 664–671

Hrncir M, Maia-Silva C. (2013). On the diversity of foraging-related traits in stingless bees. (Chapter 13) *In* P. Vit *et al*. (eds.). *Pot-Honey:* A legacy of stingless bees. Springer Science+Business Media: New York.

Imperatriz-Fonseca VL, Zucchi R. (1995). Virgin queens in stingless bee (Apidae, Meliponinae) colonies: a review. *Apidologie*, v. 26, p. 231–244.

Jaffe R, Pope N, Carvalho AT, Maia UM, Blochtein B, de Carvalho CAL & Imperatriz-Fonseca VL. (2015). Bees for development: Brazilian survey reveals how to optimize stingless beekeeping. *PloS one*, 10(3), e0121157.

Junior PF. (2021). Processo de ocupação municipal e do sítio urbano de Guarapuava: bases históricas para compreensão da formação dos terrenos tecnogênicos. In: *Geomorfologia do tecnógeno e antropoceno: perspectivas teóricas e estudos aplicados em ambientes urbanos.* Pedro França Junior (org.). Ituiutaba: Barlavento, 2020, 426 p.

Kajobe R. (2007). Botanical sources and sugar concentration of the nectar collected by two stingless bee species in a tropical African rain forest. *Apidologie*, *38*(1), 110-121.

Keppner EM & Jarau S (2016). Influence of climatic factors on the flight activity of the stingless bee Partamona orizabaensis and its competition behavior at food sources. *Journal of Comparative Physiology A*, 202, 691-699.

Koethe S, Fischbach V, Banysch S, Reinartz L, Hrncir M & Lunau K (2020). A comparative study of food source selection in stingless bees and honeybees: scent marks, location, or color. *Frontiers in plant science*, *11*, 516.

Kleinert, AM, Ramalho M, Cortopassi-Laurino M, Ribeiro MF & Imperatriz-Fonseca VL (2012). Social bees (Bombini, Apini, Meliponini). *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management*, 237-271.

Kleinert-Giovannini A & Imperatriz-Fonseca VL (1986). Flight activity and responses to climatic conditions of two subspecies of Melipona marginata Lepeletier (Apidae, Meliponinae). *Journal of apicultural research*, *25*(1), 3-8.

Leitman P, Judice DM, Barros FSM & Prieto PV (2013). Arecaceae. *In*: Martinelli, G. & Moraes, M.A. (orgs). Livro Vermelho da Flora do Brasil. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Pp. 187-195

Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (2018). Volume I / -- 1. ed. – Brasília, DF: ICMBio/MMA. 492 p.

Lopes ZS, Vieira AS, Nunes LA, Alves RMO, Waldschmidt AM. (2022). Flora visited by *Melipona mondury* Smith 1863 (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in a fragment of the Atlantic Forest in the state of Bahia, Brazil, *Grana*, 61:5, 381-393, DOI: 10.1080/00173134.2022.2071984

Maia-Silva, C., Limão, A. A. C., Hrncir, M., da Silva Pereira, J., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2018). The contribution of palynological surveys to stingless bee conservation: a case study with Melipona subnitida. *Pot-pollen in stingless bee melittology*, 89-101.

Martin AC & Harvey WJ (2017). The Global Pollen Project: a new tool for pollen identification and the dissemination of physical reference collections. *Methods Ecol Evol*, 8: 892–897. doi:10.1111/2041-210X.12752.

Mazerolle MJ, Mazerolle MMJ. (2017). Package 'AICcmodavg'. R package, 281.

Melo GAR. (2003). Notas sobre meliponíneos neotropicais, com a descrição de três novas espécies (Hymenoptera, Apidae). *Apoidea Neotropica: Homenagem aos*, *90*, 85-91.

Melo GAR. (2013). On the identity of *Melipona torrida* Friese (Hymenoptera, Apidae). Systematics, Morphology and Biogeography. *Rev. Bras. entomol.* 57 (3), Sept. DOI: https://doi.org/10.1590/S0085-56262013005000018

Michener CD. (2000) *The Bees of the World.* Baltimore, MD: Johns Hopkins. 913 p.

Morgado LN, Andrade RC & Cristina M. (2011) Padrão polínico utilizado por Tetragonisca angustula Latreille (Apidae: Meliponina). *Acta Botanica Brasilica*, 25, 932-934.

De Moura MEK, Faita MR, Amandio DTT, Garcia Bertoldo J, Pereira Lima V & Poltronieri AS (2022). Influence of some abiotic factors on the flight activity of stingless bees (Hymenoptera: Meliponini) in Southern Brazil. *Journal of Apicultural Research,* 1-7.

Moure JM, Urban D, Melo GAR. (2007). *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*, Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia.

Nogueira-Neto P. (1977). *Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão.* São Paulo: Nogueirapis, 445p.

Nieh, J. C., Contrera, F. A., Rangel, J., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2003). Effect of food location and quality on recruitment sounds and success in two stingless bees, Melipona mandacaia and Melipona bicolor. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *55*, 87-94.

Nunes LA, Passos GB, Carvalho CAL & Araújo ED (2013). Size and shape in *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera; Meliponini). *Brazilian Journal of Biology*, *73*, 887-893.

Nunes-Silva P, Hrncir M & Imperatriz-Fonseca VL. (2008). Thoracic vibrations in stingless bees: is body size important for an efficient buzz pollination? Pp. 2033. In: *XXIII International Congress of Entomology*. Durban, South Africa. 2440p.

Ollerton J, Winfree R & Tarrant S (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, *120*(3), 321-326.

Oliveira PP. (2009). Análise palinológica de amostras de méis de *Apis mellifera* L. produzidas no Estado da Bahia. 194p. Tese (Doutorado) Universidade de Feira de Santana, Bahia, Brasil.

Oliveira FPM, Absy ML & Miranda IS (2009). Recurso polínico coletado por abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponinae) em um fragmento de floresta na região de Manaus-Amazonas. *Acta Amazonica*, *39*, 505-518.

Pedro SRM. (2014). The stingless bee fauna in Brazil (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology,* 61, 348–354.

Pereboom JJM, Biesmeijer JC. (2003). Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. *Oecologia* 137:42–50.

Pereira LMP, et al. (2008) Determinação do início e término da estação chuvosa no Estado do Paraná. *Revista Geografar.* Curitiba, v.3, n.2, p.01-12.

Pires CSS, Maués MM. (2020). Insect Pollinators, Major Threats and Mitigation Measures. *Neotrop Entomol* 49, 469–471 https://doi.org/10.1007/s13744-020-00805-7

Correia FCS, Francisco RS & Peruquetti RC (2017). Palinologia e a interação planta-abelha: Revisão de literatura. *Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR*, *20*(4).

Primack RB (2014). *Essentials of conservation biology,* 6th edn. Sinauer Associates, Sunderland

R Core team (2013). R: A language and environment for statistical computing. 4.0.5. *R Foundation for Statistical Computing.* Disponível em: <https://www.R-project.org.> Acesso em: 10 ago. 2023.

Ramalho M. (2004). Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest a tight relationship. *Acta Botanica Brasilica* 18:37-47

Ramalho M, Silva MD & Carvalho CA (2007). Dinâmica de uso de fontes de pólen por Melipona scutellaris Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise comparativa com Apis mellifera L. (Hymenoptera: Apidae), no Domínio Tropical Atlântico. *Neotropical Entomology,* 36, 38-45.

Ramírez SR, Nieh JC, Quental TB, Roubik DW, Imperatriz-Fonseca VL, Pierce, NE. (2010). A molecular phylogeny of the stingless bee genus *Melipona* (Hymenoptera: Apidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution,* 56, 519-525.

Rasmussen C, Cameron SA. (2010). Global stingless bee phylogeny supports ancient divergente, vicariance, and long distance dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 99, 1, pp. 206-232, https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01341.x.

RCPol - Rede de catálogos polínicos online. Disponível em: < http://chaves.**rcpol**.org.br/ >. Acesso em: 16/3/2023.

Roberts HP, King DI, Milam J (2017). Factors affecting bee communities in forest openings and adjacent mature forest*. For Ecol Manage* 394:111–122. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.027

Roubik DW. (1989). *Ecology and natural history of tropical bees.* New York, Cambridge University Press, 314p.

Roubik, D. W. (2023). Stingless Bee (Apidae: Apinae: Meliponini) Ecology. *Annual Review of Entomology*, *68*(1), 231-256.

Roubik DW, Moreno Patiño JE. (2018). The stingless honey bees (Apidae, Apinae: Meliponini) in Panama and pollination ecology from pollen analysis. *In*: Vit, P., Pedro, S., Roubik, D. (eds) *Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology.* Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61839-5_4 pp. 47-66

Santos M, Carvalho GM, Aguiar CAL, *et al.* Overlap in trophic and temporal niches in the flower-visiting bee guild (Hymenoptera, Apoidea) of a tropical dry forest. *Apidologie* 44, 64–74 (2013). https://doi.org/10.1007/s13592-012-0155-8

Santos CF, Raguse-Quadros M, Ramos JD, Garcia da Silva NL, Carvalho FG, Barros CA, Blochtein B. (2021). Diversidade de abelhas sem ferrão e seu uso como recurso natural no Brasil: permissões e restrições legais consorciadas a políticas públicas. *Revista Brasileira de Meio Ambiente*, v.9, n.2, p.02-22.

Silva PN, Hrncir M & Fonseca VLI (2010). A polinização por vibração. *Oecologia Australis*, *14*(1), 140-151.

Silveira FA, Melo GAR, Almeida EAB. (2002). *Abelhas brasileiras: sistemática e identificação*. 1ª ed, Belo Horizonte: MMA, Fund. Araucária.

Souza BA, Carvalho CAL & Alves RMO. (2006). Flight activity of *Melipona asilvai* Moure (Hymenoptera: Apidae). *Brazilian Journal of Biology* 66: 731-737.

Teixeira LV, Campos FNM. (2005). Início da atividade de vôo em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae): influência do tamanho da abelha e da temperatura ambiente. *Revista Brasileira de Zoociências* 7:195–202.

Tietz, A. L., & da Silva Mouga, D. M. D. (2019). Fatores abióticos e atividade externa de Melipona (Michmelia) mondury Smith, 1863 (Hymenoptera, Apidae) em Santa Catarina. *Acta Biológica Catarinense,* 6(4), 119-147.

Velthuis HHW. (1997). *The biology of stingless bees.* Universiteit Utrecht, Netherlands.

Vieira NC, May D. (2020) Regeneração natural de Myrtaceae em uma unidade de conservação urbana, Curitiba, PR, Brasil. *REVSBAU*, Curitiba – PR. v. 15, n. 1, p. 39-49.

Vit P, Pedro SR & Roubik DW. (Eds.). (2018). *Pot-pollen in stingless bee melittology.* (pp. 380-389). Cham: Springer.

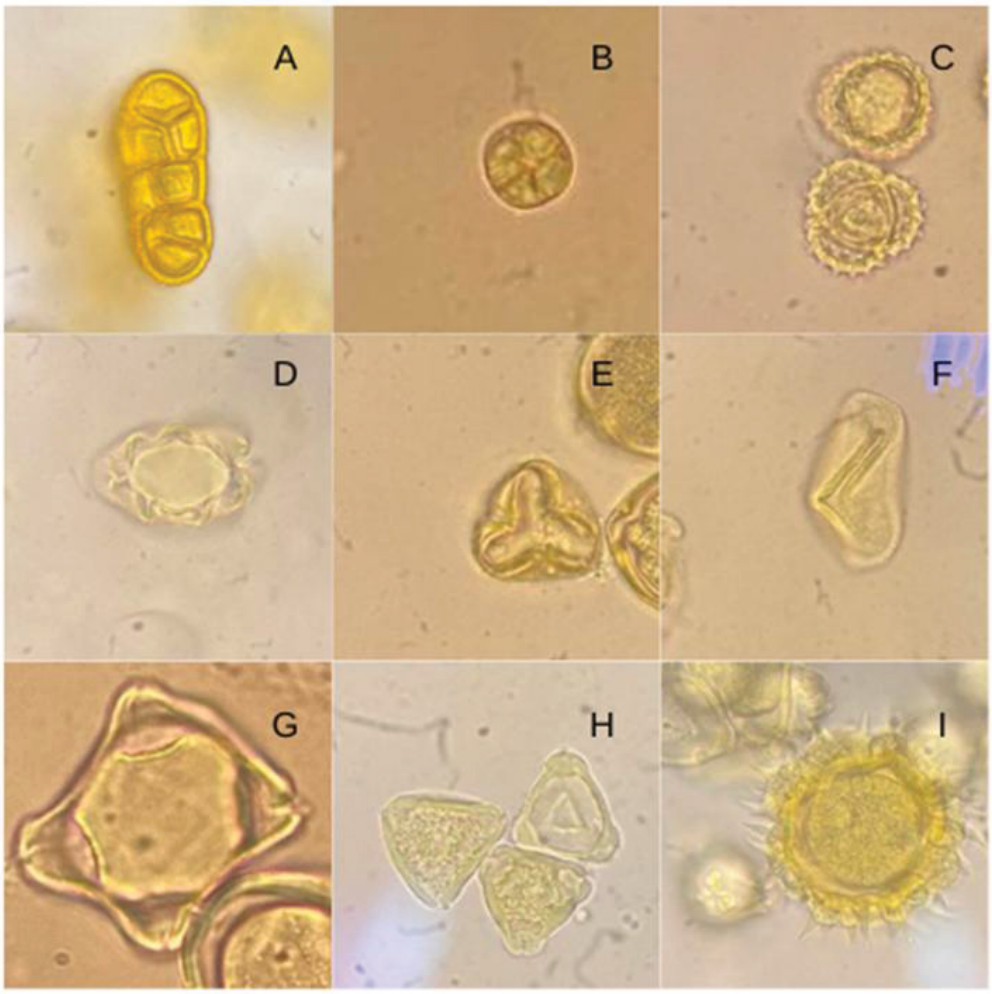
Willis KJ and McElwain JC (2002) *The Evolution of Plants*. Oxford: Oxford University Press.

Winston ML. (2003). *A Biologia da Abelha*, Porto Alegre, Magister, 276 p.

7 APÊNDICES

APÊNDICE 1

Figura M1 – Prancha de alguns dos morfotipos polínicos identificados. A – Mimosoideae; B – Mimosoideae; C – Asteraceae (*Ambrosia L.*); D – Cardiopteridaceae; E – Solanaceae; F – Cyperaceae; G – Betulaceae; H – Myrtaceae; I – Asteraceae (*Dahlia sp.*).



APÊNDICE 2

Tabela S1 – Ocorrência dos tipos polínicos identificados nas amostras realizadas de novembro de 2022 a agosto de 2023 (estação quente e fria).

	M. quadrifasciata		*M. torrida*		*M. bicolor*		*M. mondury*	
	Quente	Fria	Quente	Fria	Quente	Fria	Quente	Fria
Amaryllidaceae	0	0	2	0	0	0	0	0
Araucariaceae	0	0	0	0	0	0	1	0
Arecaceae	2	12	9	2	6	10	12	4
Asteraceae – *Ambrosia* spp.	0	0	2	0	2	0	0	0
Asteraceae – *Baccharis* spp.	3	0	4	0	3	0	1	0
Asteraceae – *Dahlia* spp.	1	0	0	0	0	0	0	0
Begoniaceae	1	0	1	0	1	0	0	2
Betulaceae	0	3	0	0	1	0	0	0
Cardiopteridaceae	0	0	1	0	0	0	0	0
Cyperaceae	0	0	1	0	0	0	0	0
Euphorbiaceae	4	0	2	1	5	1	2	1
Fabaceae	3	1	6	5	4	5	0	2
Griselinaceae	1	0	0	0	0	0	0	0
Labiateae	0	0	1	0	0	0	0	0
Mimosoideae – *Piptadenia* spp.	1	0	0	0	1	0	0	0
Mimososideae – *Mimosa* spp.	3	7	0	10	2	1	0	10
Moraceae	2	4	3	0	8	1	3	1
Myrtaceae 1	5	0	2	0	8	0	2	0
Myrtaceae 2	7	13	11	5	15	11	18	10
Myrtaceae 3	1	8	4	0	2	4	2	4
Rosaceae	2	0	1	0	2	0	0	0
Rutaceae	0	0	2	0	0	0	0	0
Solanaceae	0	2	1	6	0	6	0	1
Urticaceae	0	0	0	0	1	0	0	0
Valerianaceae	0	0	0	0	1	0	1	0
Verbenaceae	1	0	0	0	0	0	0	0

APÊNDICE 3

Tabela S2 - Os modelos lineares generalizados (GLM) avaliados quanto ao seu poder de predição da Sobreposição de Nicho Trófico na estação fria em quatro espécies de abelhas sem ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). AICc = Critério de informação de Akaike; ΔAICc = Variação do modelo AICc; e AICcWt = Peso do modelo AICc.

Modelo	AICc	ΔAICc	AICcWt
Nulo	3,16	0	0,59
4	4,74	1,58	0,27
6	7,45	4,29	0,07
5	7,52	4,36	0,07
2	33,25	30,08	0
1	34,65	31,48	0
3	36,94	33,77	0
Global	>1.000	>1.000	0

Tabela S3 - Coeficiente da variável preditora (DCor) para o melhor modelo (GLM) ajustado para a predição da Sobreposição de Nicho Trófico (SNT) na estação fria em quatro espécies de abelhas sem ferrão da Mata Atântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). DCor = Distância de cor; GLM = Modelos Lineares Generalizados; SNT = Sobreposição de Nicho Trófico.

	Coeficiente	Erro padrão	Valor de *t*	p
Intercepto	-0,06031	0,10477	0,510	0,610
DTam	-0,0001646	0,0005282	0,473	0,636

Tabela S4 - Os modelos lineares generalizados (GLM) avaliados quanto ao seu poder de predição da Sobreposição de Nicho Trófico na estação quente em quatro espécies de abelhas sem ferrão da Mata Atlântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). AICc = Critério de informação de Akaike; ΔAICc = Variação do modelo AICc; e AICcWt = Peso do modelo AICc.

Modelo	AICc	ΔAICc	AICcWt
6	-0,39	0	0,82
4	3,93	4,32	0,09
5	4,59	4,98	0,07
Nulo	6,84	7,23	0,02
1	24,88	25,27	0
3	29,26	29,65	0
2	33,76	34,16	0
Global	>1.000	>1.000	0

Tabela S5 - Coeficiente da variável preditora (DCor) para o melhor modelo (GLM) ajustado para a predição da Sobreposição de Nicho Trófico (SNT) na estação quente em quatro espécies de abelhas sem

ferrão da Mata Atântica brasileira (*Melipona quadrifasciata*, *M. bicolor*, *M. torrida* e *M. mondury*). DCor = Distância de cor; GLM = Modelos Lineares Generalizados; SNT = Sobreposição de Nicho Trófico.

	Coeficiente	**Erro padrão**	**Valor de *t***	**p**
Intercepto	-0,606172	0,087906	-6,896	0,00232*
DCor	-0,002514	0,001118	-2,248	0,08787