

Primeiro registro sobre aspectos biológicos e comportamentais de rainhas virgens de *Melipona (Michmelia) eburnea* Friese 1900 (Meliponini: Apidae: Hymenoptera)

The first record on biological and behavioural aspects of virgin queens (gynes) of *Melipona (Michmelia) eburnea* Friese 1900 (Meliponini: Apidae: Hymenoptera)

Primer registro sobre aspectos biológicos y de comportamiento de reinas vírgenes de *Melipona (Michmelia) eburnea* Friese 1900 (Meliponini: Apidae: Hymenoptera)

Recebido: 20/07/2022 | Revisado: 29/07/2022 | Aceito: 04/08/2022 | Publicado: 13/08/2022

Norma Cecilia Rodriguez Bustamante

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0589-785X>

Universidade Federal do Amazonas, Brasil

E-mail: ncbustamante@gmail.com

José Camilo Hurtado-Guerrero

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9062-1860>

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brasil

E-mail: jhocamhur@gmail.com

Warwick Estevam Kerr¹

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brasil

¹ *In Memoriam*

Gislene Almeida Carvalho-Zilse

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1933-8899>

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brasil

E-mail: gislenezilse@gmail.com

Resumo

As rainhas virgens, também chamadas de “princesas”, de *Melipona* são uma das castas físicas essenciais que compõem a sociedade das abelhas-sem-ferrão. Na colônia ou colmeia, são reprodutoras potenciais que, em conjunto com os machos, têm a função primordial de perpetuar a espécie nos ambientes onde habitam. *Melipona eburnea* apresenta ampla distribuição geográfica abrangendo Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador, Peru e Venezuela. No Brasil (estados de Acre y Amazonas) sendo apontada como muito promissora para a meliponicultura pela produtividade e facilidade da sua criação e manejo. Assim, o objetivo deste trabalho foi realizar um estudo de caso observacional para conhecer, na estação chuvosa, em condições de laboratoriais, aspectos biológicos e comportamentais de três rainhas virgens desta espécie. Para isso, a colônia original foi adaptada à caixa de observação e em seguida, um disco de cria nascente foi retirado da mesma e colocado em condições ideais de temperatura e umidade relativa. Em seguida ao nascimento, três rainhas virgens foram marcadas no tórax, com etiquetas coloridas e numeradas, usando-se cola atóxica e colocadas na colônia para serem aceitas pelas outras abelhas. As observações foram feitas entre fevereiro e maio de 2005, pela manhã, entre as 07:00 - 09:00h e entre as 10:00 - 12:00h. Registramos que a longevidade ou sobrevivência máxima na colônia, sem serem mortas ou expulsas, foi de 10 dias, variando de 8-10 dias. Constatamos que, uma vez que deixavam a colônia, nunca mais retornavam. As atividades comportamentais realizadas durante esse período foram classificadas em três categorias: autolimpeza, mobilidade e imobilidade. Destas, a mais representativa foi a mobilidade, seguida da imobilidade e autolimpeza.

Palavras-chave: Abelhas-sem-ferrão; *Melipona*; Rainhas virgens; Comportamento.

Abstract

The virgin queens, also called "princesses", of *Melipona* are one of the essential physical castes that make up the society of stingless bees. In the colony or hive, they are potential reproducers that, together with the males, have the primary function of perpetuating the species in the environments where they live. *Melipona eburnea* has a wide geographical distribution covering Brazil, Bolivia, Colombia, Ecuador, Peru and Venezuela. In Brazil (Acre and Amazonas States), it is considered as a promising species for meliponiculture due to its productivity and easy breeding and management. Thus, the objective of this work was to perform an observational case study to know, during the rainy season, under laboratory conditions, biological and behavioral aspects of three virgin queens of this species. For this, the original colony was adapted to the observation box and then a hatchling disk was removed from it and placed under ideal conditions of temperature and relative humidity. After birth, three virgin queens were marked on the thorax, with colored and numbered labels, using non-toxic glue and placed in the colony to be accepted

by the other bees. Observations were made between February and May 2005, in the morning, between 07:00 - 09:00 and between 10:00 - 12:00. We recorded that the maximum longevity or survival in the colony, without being killed or expelled, was 10 days, ranging from 8-10 days. We found that once they left the colony, they never returned. The behavioural activities performed during this period were classified into three categories: self-cleaning, mobility and immobility. Of these, the most representative was mobility, followed by immobility and self-cleaning.

Keywords: Stingless bees; *Melipona*; Virgin queens; Behaviour.

Resumen

Las reinas vírgenes, también llamadas "princesas", de *Melipona* son una de las castas físicas esenciales que componen la sociedad de las abejas sin aguijón. En la colonia o colmena, son reproductoras potenciales que, junto con los machos, tienen la función principal de perpetuar la especie en los entornos donde viven. *Melipona eburnea* tiene una amplia distribución geográfica que abarca Brasil, Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. En Brasil (estados de Acre y Amazonas) se considera una especie prometedora para la meliponicultura debido a su productividad y a su fácil cría y manejo. Así, el objetivo de este trabajo fue realizar un estudio de caso observacional para conocer, en la época de lluvias, en condiciones de laboratorio, aspectos biológicos y de comportamiento de tres reinas vírgenes de esta especie. Para ello, se adaptó la colonia original a la caja de observación y luego se extrajo de ella un disco de cría y se colocó en condiciones ideales de temperatura y humedad relativa. Después del nacimiento, tres reinas vírgenes fueron marcadas en el tórax, con etiquetas coloreadas y numeradas, utilizando un pegamento no tóxico y colocadas en la colonia para ser aceptadas por las otras abejas. Las observaciones se realizaron entre febrero y mayo de 2005, por la mañana, entre las 07:00 - 09:00 y entre las 10:00 - 12:00. Registramos que la máxima longevidad o supervivencia en la colonia, sin ser matada o expulsada, fue de 10 días, oscilando entre 8 y 10 días. Descubrimos que una vez que salían de la colonia, no volvían. Las actividades de comportamiento realizadas durante este periodo se clasificaron en tres categorías: autolimpieza, movilidad e inmovilidad. De ellas, la más representativa fue la movilidad, seguida de la inmovilidad y la autolimpieza.

Palabras clave: Abejas sin aguijón; *Melipona*; Reinas vírgenes; Comportamiento.

1. Introdução

As espécies de abelhas da tribo Meliponini apresentam comportamento eussocial caracterizado pela divisão de trabalho entre os membros da colônia, sobreposição de gerações e a divisão de castas (operárias, machos e rainhas) sendo neste caso as operárias consideradas não-reprodutivas. A responsabilidade reprodutiva nas colônias é exercida pelos indivíduos aptos que são os machos, as rainhas virgens (também chamadas de "princesas") e a rainha fecundada (Wilson, 1971; Imperatriz-Fonseca, 1973; Michener, 1974; Kolmes, 1985; Hölldobler & Wilson, 2009; Quezada-Euan, 2018; Grüter, 2020).

Nas abelhas-sem-ferrão, geralmente, rainhas virgens podem ser produzidas durante todo ano e o destino destas rainhas varia conforme a necessidade e as condições da colônia (Nogueira-Neto, 1997). Em algumas espécies, rainhas virgens podem ser aprisionadas em potes vazios ou em construções de cerume conhecidas como câmaras de aprisionamento. Esse processo de aprisionamento é utilizado para manter rainhas virgens de reserva, caso ocorra necessidade de substituição da rainha fecundada e para protegê-las da agressividade das operárias (Juliani, 1962; Imperatriz-Fonseca, 1977; Terada, 1980; Witter et al. 2007; Witter & Nunes-Silva, 2014).

As rainhas virgens ficam disponíveis nas colônias, caso aconteça necessidade de substituição natural da rainha fecundada. Estas podem, ainda, abandonar a colônia de origem, serem fecundadas, formar novas colônias ou ocupar colônias órfãs próximas, denominando-as de "rainhas parasitas", já que as operárias que criam a primeira progênie desta rainha não apresentam parentesco entre si (Carvalho-Zilse & Kerr, 2004; Wenseleers et al. 2011; Oliveira et al. 2013; Oystaeyen et al. 2013; Witter & Nunes-Silva, 2014).

Estudos prévios auxiliaram na compreensão de aspectos biológicos e comportamentais de algumas espécies de *Melipona*, especialmente sobre as rainhas fecundadas, operárias e machos (Ribbands, 1952; Russo, 1976; Van Veen, et al., 1997; Wille, 1983; Sommeijer, 1984; Balestiere, 2001; Veiga et al. 2018), mas alguns poucos têm sido realizados com registros das rainhas virgens de várias espécies (Imperatriz-Fonseca & Zucchi, 1995; Van Veen, et al., 1997; Balestiere, 2001; Sommeijer, et al., 2003; Sommeijer et al. 2003; Van Veen, et al., 2004; Kärcher et al. 2013; Veiga et al. 2018; Grüter, 2020).

Algumas pesquisas realizadas com *M. eburnea* têm contribuído para aumentar o conhecimento sobre sua produção de mel, ecologia, comportamento (divisão de trabalho) e biologia (Bustamante, 2006; Nates-Parra & Rodriguez C., 2011; Correia, et al., 2017a, b; Amaya-Márquez et al. 2019; Delgado, et al., 2020; Grüter, 2020), mas são praticamente inexistentes observações sobre a biologia e comportamento das suas rainhas virgens dentro das colônias, tornando este trabalho inédito e relevante para o avanço do conhecimento destes Meliponinos.

Melipona eburnea é classificada taxonomicamente no subgênero *Michmelia* (Moure, 1975; Camargo & Pedro, 2013; Pedro, 2014; Imperatriz-Fonseca e Alves, 2020; Ascher, 2020; Ascher & Pickering, 2020; Grüter, 2020; ITIS, 2022). *M. eburnea* é conhecida popularmente como uruçú-beiço (“pela entrada do ninho ser parecida com o contorno da boca humana”) e apresenta distribuição geográfica que abrange Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador, Peru e Venezuela (Camargo & Pedro, 2013; Pedro, 2014; Correia, 2016; Ascher, 2020; Ascher & Pickering, 2020; Grüter, 2020; ITIS, 2022). No Brasil, *M. eburnea* é considerada importante para a Meliponicultura do Estado do Acre, sendo abundante na região, onde demonstra boa produtividade (Cortopassi-Laurino, et al., 2007; Correia, 2016) e também se sobressai no estado do Amazonas pela quantidade de mel que produz e facilidade do seu manejo (Carvalho-Zilse, et al., 2005; Magalhães & Venturieri, 2010).

Assim, o objetivo deste trabalho foi realizar um estudo de caso observacional para conhecer, em condições laboratoriais, alguns aspectos biológicos e comportamentais das rainhas virgens de *M. eburnea*, visando registrar esse tipo de dados que propiciem a ampliação de informações sobre estes organismos essenciais à vida na terra.

2. Metodologia

2.1 Local de Estudo

Esta pesquisa foi desenvolvida no laboratório do Grupo de Pesquisa de Abelhas (GPA) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, (INPA), Manaus (03°05'45"S 59°59'20"W), Amazonas, Brasil.

2.2 Origem do material biológico

A colônia de *M. eburnea* foi obtida de meliponários estabelecidos no município de Benjamin Constant (4° 22' 58" S 70° 01' 51" W), no estado do Amazonas e transportadas por barco até Manaus, transferida da caixa racional para a caixa de observação e acomodada no laboratório do GPA – INPA

2.3 Informações climáticas

A época de chuva (fevereiro a maio do 2005), em que as observações foram realizadas, caracterizou-se por uma precipitação mensal acumulada que variou de 289-177 mm; temperatura média de 27,3-27,5 °C e pressão atmosférica média de 1010,3-1011,8 hPa (Infoclimat.fr, 2005).

2.4 Acondicionamento e marcação das rainhas virgens

Após período de adaptação da colônia (com aproximadamente 500 indivíduos adultos) à caixa de observação (de madeira com dimensões 54x44x22 cm, com tampa de vidro), um disco de cria nascente foi retirado da colônia de *M. eburnea* e colocado em vasilhame fechado [dissecador ou caixa de plástico contendo solução saturada de KCl (Cloreto de potássio)] para manutenção da umidade relativa em torno de 80%, o qual foi conservado em estufa sob condições controladas de temperatura ($\pm 32^{\circ}\text{C}$) à espera do nascimento de princesas.

Imediatamente após o nascimento, três rainhas virgens foram marcadas no tórax, com etiquetas coloridas e numeradas [(German Opalithplattchen mit tags (nummern) fabrik fur Graze Bienenzuchtgerate, Weinstadt, Germany)], utilizando-se cola atóxica. Após secagem da cola (por uma hora), as rainhas virgens foram introduzidas na colônia e foram naturalmente aceitas

pelas outras abelhas. Assim, iniciaram-se as observações e registros de aspectos da biologia e comportamentos. As observações das rainhas virgens de *M. eburnea* foram realizadas pela manhã entre as 07:00 - 09:00h, e entre as 10:00 - 12:00h, durante o trabalho da tese de doutorado do primeiro autor (Bustamante, 2006).

2.5 Análise Estatística dos dados

Para análise dos dados utilizamos estatísticas descritivas e etograma (%).

3. Resultados e Discussão

3.1 Tempo de permanência na colônia

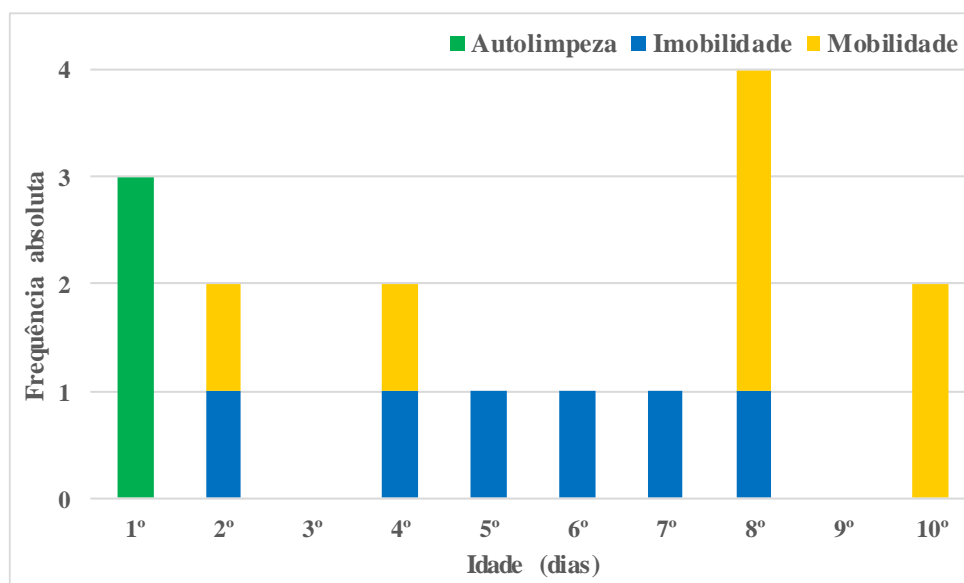
A longevidade ou permanência máxima das rainhas virgens marcadas, na colônia de observação, foi de 10 dias ($n = 3$; $\bar{x} = 9,3$; $DP = 0,67$; $\min - \max = 8,0 - 10,0$; $Md = 10,0$; $Q1-Q3 = 8,0-10,0$). A sobrevivência variou de 8 a 10 dias, e a primeira ocorrência de mortalidade de rainhas virgens foi registrada no começo do 8º dia de vida. O monitoramento da colônia prosseguiu por mais alguns dias até a certeza de que as princesas marcadas não estavam na colônia, e o último registro de presença na caixa de observação no 10º dia. Desta forma, constatou-se que as demais princesas deixaram a colônia e nunca mais retornaram. Estas observações concordam com as reportadas por outros pesquisadores. Por exemplo, Silva, et al. (1972) e Engel e Imperatriz-Fonseca (1990) reportaram que em colônia de *M. quadrifasciata anthidioides*, durante os primeiros 8 dias, foram observadas 10 rainhas virgens, 9 das quais foram eliminadas, sendo que a maioria depois da emergência. Balestieri (2001) observou para *M. favosa orbigny* uma permanência e sobrevivência de 13 dias. Já Koedam, Aguilar Monge e Sommeijer (1995) observaram, em *M. f. favosa*, que algumas rainhas virgens foram eliminadas por volta do 5º dia de vida.

3.2 Comportamentos

3.2.1 Etograma

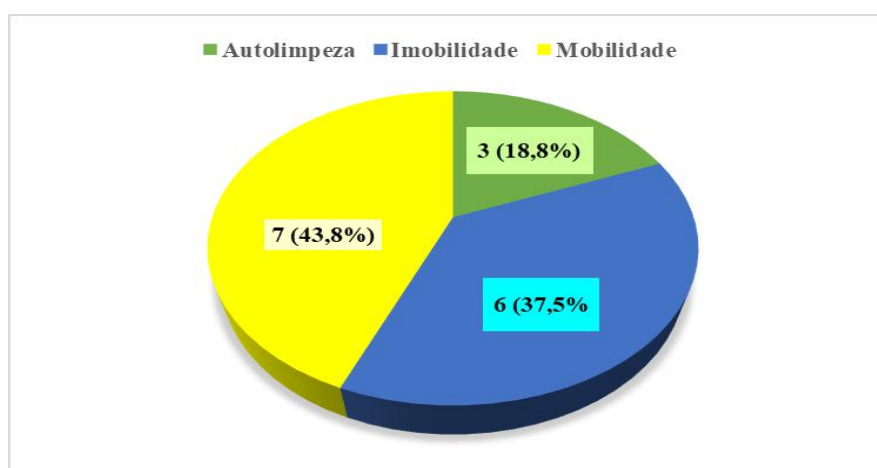
Os comportamentos observados em rainhas virgens de *M. eburnea* foram classificados em três categorias: autolimpeza, imobilidade e mobilidade (Figura 1 e 2). Observamos menores categorias de comportamentos comparativamente aos doze observados por Balestieri (2001) em rainhas virgens de *M. favosa orbigny* (imobilidade, autolimpeza, locomoção, trofalaxia, inserir cabeça/corpo pote de mel, inserir cabeça/corpo pote pólen, submissão, girar, dominância, vibrar asas, fugir de operária e fugir da rainha); aos seis relatados por Van Veen, et al. (1999) em colônias órfãs de *M. beecheii* [empurrar, trofalaxia (solicitar e ceder alimento), imobilidade, bater e esconder-se na região de favos] e aos 05 reportados por Koedam, et al., (1995) em rainhas virgens de *M. f. favosa* (trofalaxis, empurrar, autolimpeza, imobilidade e agressão). Alguns desses comportamentos reportados pelos pesquisadores supracitados, não foram observados neste estudo, talvez devido aos horários em que foram realizadas as observações ou pelo baixo número amostral. Para esclarecer tais pontos, futuras pesquisas serão realizadas, considerando-se ampliação dos meses de observação assim como cobertura diária.

Figura 1. Frequência absoluta dos comportamentos diários observados e registrados nas rainhas virgens de *Melipona eburnea* em colônias mantidas em condições de laboratório (GPA-INPA, Manaus – Amazonas) durante o período entre fevereiro e maio de 2005.



Fonte: Modificada de Bustamante (2006) por Hurtado-Guerrero, J. C. (2022).

Figura 2. Frequência e percentagens dos comportamentos diários observados e quantificados nas rainhas virgens de *Melipona eburnea* em colônias mantidas em condições de laboratório (GPA-INPA, Manaus – Amazonas) durante o período de fevereiro a maio de 2005.



Fonte: Modificada de Bustamante (2006) por Hurtado-Guerrero, J. C. (2022).

3.2.2 Descrição dos comportamentos

3.2.2.1 Autolimpeza

Neste comportamento, as rainhas virgens removeram os restos de casulos presos ao seu corpo após emergirem, limpando com auxílio das pernas a superfície de todo corpo, inclusive antenas. Todas as princesas marcadas realizaram a autolimpeza no 1º dia de vida (Figura 1). Este representou 18,8% (n=3) dos comportamentos observados para as rainhas virgens durante a estadia na colônia (Figura 2). Observações semelhantes foram relatadas por Imperatriz-Fonseca (1977) em *Paratrigona subnuda*. Não obstante, este teve curta duração se comparado com o observado por Balestieri (2001) em *M. f.*

orbignyi que realizou autolimpeza do 1º até o 10º dias, significando 32,3% (n=61). Este comportamento também já foi descrito para machos de abelhas (Kolmes & Sommeijer, 1992; Van Veen, et al., 1997).

3.2.2.2 Imobilidade

Neste comportamento, as rainhas virgens de *M. eburnea* ficavam em estado de inércia no chão da colônia, nos discos de cria novos, no invólucro e nas paredes da caixa, aparentemente sem desempenhar nenhuma função. A imobilidade foi registrada entre o 2º ao 8º dias (Figura 1), e representou 37,5% (n=6) (Figura 2). Resultados semelhantes foram publicados por Balestieri (2001), em rainhas virgens de *M. f. orbignyi*, que o realizaram do 2º ao 10º dias e representando 32,3% (n=61) das atividades. Mas este foi diferente do comunicado por Imperatriz-Fonseca (1977) para *Paratrigona subnuda* cujas rainhas virgens permaneceram estacionárias nos discos de cria durante o 1º dia de vida.

3.2.2.3 Mobilidade

Foi comum observar as rainhas virgens moverem-se rapidamente sobre discos de cria, potes de alimento e invólucros, evitando, possivelmente, ataques pelas operárias (Kolmes & Sommeijer, 1992; Van Veen, et al., 1997). Neste estudo observamos a mobilidade entre o 2º e 10º dias (Figura 1), sendo registrada ocorrência desse comportamento de 43,8% (n=7) (Figura 2). De acordo com Balestieri (2001), nas rainhas virgens de *M. f. orbignyi*, foi observado, algumas vezes, no 2º, 6º e 8º dias, equivalendo a 2,1% (n=4). Imperatriz-Fonseca e Zucchi (1995) notaram que as rainhas virgens de *Melipona*, quando se tornaram atraentes, passaram a se movimentar rapidamente pela colônia, e a pedir comida às operárias (realização de trofalaxis).

4. Conclusão

O tempo de permanência registrado para rainhas virgens de *Melipona eburnea* é equivalente a registros para outras espécies de abelhas-sem-ferrão. A curva de sobrevivência é do tipo convexo, comum para espécies com baixa mortalidade durante os primeiros dias de vida. Constatou-se que, uma vez que deixavam a colônia, nunca mais retornaram. Os comportamentos observados foram classificados em três categorias: autolimpeza, imobilidade e mobilidade; destes, o mais representativo foi mobilidade, seguido da imobilidade e autolimpeza.

Agradecimentos

A Deus pelo dom da vida; ao Doutor Warwick Estevam Kerr (q.e.p.d; “*Requiescat in pace*”, RIP), pela orientação da tese de doutorado (Bustamante, 2006) de onde este artigo se originou; ao Grupo de Pesquisas em Abelhas (GPA) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e à Universidade Federal do Amazonas (UFAM) pela infraestrutura fornecida para a realização da Pesquisa; Ao CNPq pela bolsa PCI; ao Klilton Barbosa da Costa, Delci da Costa Brito Freire, Jonilson Paulo Laray e Maria da Gloria Paiva de Assis pela colaboração na montagem do estudo e nas observações; e aos revisores do artigo pela sua contribuição.

Referências

- Amaya-Márquez, M., Tusso, S., Hernández, J., Jiménez, J. D., Wells, H., & Abramson, C. I. (2019). Olfactory Learning in the Stingless Bee *Melipona eburnea* Friese (Apidae: Meliponini). *Insects*, 10, 412. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6920981/pdf/insects-10-00412.pdf>
- Ascher, J. S. (2020). Catalogue of Life. <https://www.catalogueoflife.org/data/browse?taxonKey=3ZI88>
- Ascher, J. S., & Pickering, J. (2020). *Melipona eburnea*. Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species

- Balestieri, J. B. (2001). *Biologia da manduri de Mato Grosso Melipona favosa orbignyi (Guerin, 1874) (Hymenoptera: Apidae)*. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, 114p. <https://ib.rc.unesp.br/#/biblioteca/>
- Bustamante, N. C. R. (2006). *Divisão de trabalho em três espécies de abelhas do gênero Melipona (Hymenoptera, Apidae) na Amazônia brasileira*. Tese de doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade do Estado do Amazonas, Manaus, Amazonas, 166p. <https://livros01.livrosgratis.com.br/cp018650.pdf>.
- Camargo, J. M. F., & Pedro S. R. M. (2013). Meliponini Lepeletier, 1836. In Moure, J., Urban, D. & Melo, G. (2007). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Curitiba: Sociedade Brasileira de Entomologia, xiv, 1058p. <https://www.researchgate.net/publication/315495801>
- Carvalho-Zilse, G. A., & Kerr, W. E. (2004). Substituição natural de rainhas fisogástricas e distância de voo dos machos em Tiuba (*Melipona compressipes fasciculata* Smith, 1854) e Uruçu (*Melipona scutellaris* Latreille, 1811) (Apidae, Meliponini). *Acta Amazonica*. 34(4), 649-652. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672004000400016>
- Carvalho-Zilse, G. A., Nunes da Silva, C. G., & Zilse, N. (2005). Criação de abelhas sem ferrão / Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Projeto Manejo dos Recursos Naturais da Várzea; autores, Brasília: Edições IBAMA, 27p. <https://www.ibama.gov.br/sophia/cnia/livros/criacaoabelhassemferrao.pdf>
- Correia, F. C. da S. (2016). Pólen coletado por *Melipona eburnea* (Apidae, Meliponina) em Rio Branco – Acre. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Acre, Programa de Pós-Graduação em Sanidade e Produção Animal Sustentável na Amazônia Ocidental, 64p. <http://www2.ufac.br/ppgespa/dissertacoes/francisco-cildomar-da-silva-correia.pdf>.
- Correia, F. C. da S., Rui Carlos Peruquetti, R. C., & Ferreira, M. G. (2017a). Influência da temperatura e umidade nas atividades de voo de operárias de *Melipona eburnea* (Apidae, Meliponina). *Arq. Ciênc. Vet. Zool. UNIPAR*, Umuarama. 20(2), 65-70. <https://doi.org/10.25110/arqvet.v20i2.2017.5816>
- Correia, F. C. da S., Rui Carlos Peruquetti, R. C., & Ferreira, M. G. (2017b). Distância de voo para forrageamento da abelha Uruçu Beirão (*Melipona eburnea* Friese, 1900). *Arq. Ciênc. Vet. Zool. UNIPAR*, Umuarama. 20(3), 143-146. <https://core.ac.uk/download/pdf/276548222.pdf>
- Cortopassi-Laurino, M., Velthuis, H. H. W., & Nogueira-Neto, P. (2007). Diversity of stingless bees from the Amazon forest in Xapuri (Acre), Brazil. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting*. 18, 105-113. <https://www.researchgate.net/publication/242114626>
- Delgado, C., Mejía, K., & Rasmussen, C. (2020). Management practices and honey characteristics of *Melipona eburnea* in the Peruvian Amazon. *Ciência Rural*. Santa Maria. 50, 12, e20190697. <https://www.scielo.br/j/ct/a/JJqTZV9FVYVCFLPTvYwSCf/?format=pdf>
- Engel, W., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (1990). Caste development, reproductive strategies and control of fertility in honey bees and stingless bees. In: Engels W. (ed). *Social insects: An evolutionary approach to caste and reproduction*. Berlin: Springer Verlag, 265p.
- Grüter, C. (2020). Stingless bees: An overview. In: Grüter C. *Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution*. Switzerland: Springer Nature, 399p.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (2009). *The Superorganism: The beauty, Elegance and Strangeness of Insect Societies*. New York: W. W. Norton & Company, 522p.
- Imperatriz Fonseca, V. L. (1973). Miscellaneous observations on the behaviour of *Schwarziana quadripunctata*. *Bol. Zool. e Biologia Marinha* (Universidade de São Paulo). 30, 633-640. <https://doi.org/10.11606/issn.2526-3366.bzbm.1973.121366>
- Imperatriz-Fonseca, V. L. (1977). Studies on *Paratrigona subnuda* (Moure) II. Behaviour of the virgin queen. *Bol. Zool.* Universidade SP. 2, 169-182. <https://doi.org/10.11606/issn.2526-3358.bolzoo.1977.121695>
- Imperatriz-Fonseca, V. L., & Alves, D. A. (2020). Abelhas Sem Ferrão do Pará. Instituto Tecnológico Vale, Belém, Pará, 280p. <https://www.sebrae.com.br/Sebrae/Portal%20Sebrae/UFs/RN/Anexos/Meliponicultura-Abelhas-sem-ferrao-do-Para.pdf>
- Imperatriz-Fonseca, V. L., & Zucchi, R. (1995). Virgin queens in stingless bees (Apidae, Meliponinae) colonies: a review. *Apidologie*. 26, 231-244. <https://doi.org/10.1051/apido:19950305>
- Infoclimat.fr. (2005). Climatologie de l'année 2005 Manaus Aeroporto (BR). <https://www.infoclimat.fr/climatologie/annee/2005/manaus-aeroporto/valeurs/82332.html>.
- ITIS. (2022). The Integrated Taxonomic Information System. In O. Bánky, Y., Roskov, M., Döring, G., Ower, L. Vandepitte, D. Hobern, D., Remsen, P., Schalk, R. E., DeWalt, M., Keping, J., Miller, T., Orrell, R., Aalbu, R., Adlard, E. M., Adriaenssens, C., Aedo, E., Aesch, N., Akkari, P., Alfenas-Zerbini, et al., Catalogue of Life Checklist (Version 2022-06-28). ITIS. <https://doi.org/10.48580/dfpz-4ky> ou <https://itis.gov/>
- Juliani, L. O. (1962). Aprisionamento de rainhas virgens em colônias de Trigonini (Hymenoptera, Apoidea). *Boletim da Universidade de Paraná-Zoologia*, 20, 1-11.
- Kärcher, M. H., Menezes, C., Alves, D. A., Beveridge, O. S., Imperatriz-Fonseca, V. L., & Ratnieks, F. L. W. 2013. Factors influencing survival duration and choice of virgin queens in the stingless bee *Melipona quadrifasciata*. *Naturwissenschaften*. 100, 571–580. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1053-2>
- Koedam, D., Aguilar Monge, L., & Sommeijer, M. J. (1995). Social interactions of gynes and their longevity in queenright colonies of *Melipona favosa* (Apidae: Meliponinae). *Neth. J. Zool*, 45(3-4), 480-494. <https://doi.org/10.1163/156854295X00429>
- Kolmes, S. A. (1985). An information – theory analysis of task specialization among worker honey bee performing hive duties. *Animal Behavior*. 33, 181-187. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(85\)80131-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80131-7)
- Kolmes, S. A., & Sommeijer, M. J. (1992). Ergonomics in stingless bees: changes in intranidal behavior after partial removal of storage pots and honey in *Melipona favosa* (Hym. Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux*. 39, 215-232. <https://doi.org/10.1007/BF01249296>
- Magalhães, T. L., & Venturieri, G. C. (2010). Aspectos econômicos da criação de abelhas indígenas sem ferrão (Apidae: Meliponini) no nordeste paraense.

Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 36p. <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/883922/1/Doc364.pdf>

Michener, C. D. (1974). *The Social Behavior of the bees: a comparative study*. USA: Belknap Press of Harvard University Press, 440p.

Moure, J. S. (1975). Notas sobre as espécies de *Melipona* descritas por Lepeletier em 1836 (Hymenoptera - Apidae). *Rev. Bras. Biol.* (Rio de Janeiro). 35(4), 615-623. <http://moure.cria.org.br/catalogue?id=82836>

Nates-Parra, G., & Rodriguez, C. A. (2011). Forrajeo en colonias de *Melipona eburnea* (Hymenoptera: Apidae) en el piedemonte llanero (Meta, Colombia). *Rev. Colomb. Entomol.* Bogotá. 37(1), 121-127. <http://www.scielo.org.co/pdf/rcen/v37n1/v37n1a22.pdf>

Nogueira-Neto, P. (1997). *Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão*. Ed. Nogueirapis, 446p.

Oliveira, F. F., Richers, B. T. T., Silva, J. R., Farias, R. C., & Matos, T. A. L. (2013). Guia Ilustrado das Abelhas “Sem-Ferrão” das Reservas Amanã e Mamirauá, Amazonas, Brasil (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). Tefé: IDSM, 267p. <https://repositorio.ufba.br/handle/ri/23672>

Oystaeyen, A. V., Alves, D. A., Oliveira, R. C., Nascimento, D. L. do, Nascimento, F. S. do., Billen, J., & Wenseleers, T. (2013). Sneaky queens in *Melipona* bees selectively detect and infiltrate queenless colonies. *Animal Behavior*. 86, 603-609. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.07.001>

Pedro, S. R. M. (2014). The Stingless Bee Fauna in Brazil (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology*. 61(4), 348-354. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v61i4.348-354>

Quezada-Euan, J. J. G. (2018). *Stingless bees of Mexico. The Biology, Management and Conservation of an Ancient Heritage*. New York: Springer, 294p.

Silva, D. L. N., Zucchi, R., & Kerr, W. E. (1972). Biological and behavioural aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Animal Behaviour*. 20(1), 123-124. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(72\)80182-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80182-9)

Ribbands, C. R. (1952). Division of labour in the honey bee community. *Proc. Roy. Soc. London*. 140, 32-42. <https://doi.org/10.1098/rspb.1952.0041>

Russo, V. E. G. O. (1976). Divisão de trabalho entre operárias de *Trigona (geotrigona)* sp. *Ciência e Cultura*. 28(3), 343-347.

Sommeijer, M. J. (1984). Distribution of labour among workers of *Melipona favosa* F. age polyethism and worker ovipositions. *Insects Sociaux*. 31(2), 171-184. <https://doi.org/10.1007/BF02232713>

Sommeijer, M. J., Bruijn, L. L. M. de, Meeuwsen, F. J. A. J., & Slaa, E. J. (2003). Reproductive behaviour of stingless bees: nest departures of non-accepted gynes and nuptial flights in *Melipona favosa* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini). *Entomologische Berichten*. 63(1), 7-13. <https://www.researchgate.net/publication/242463142>

Sommeijer, M. J., Bruijn, L. L. M. de, & Meeuwsen, F. J. A. J. (2003). Reproductive behaviour of stingless bees: solitary gynes of *Melipona favosa* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini) can penetrate existing nests. *Entomologische Berichten*. 63(2), 31-35. <https://web.science.uu.nl/sommeijer/pdf/03msnagspenetreb.pdf>

Terada, Y. 1980. Estudos Bionômicos em colônias de *Plebeia (Plebeia) droryana* Friese, 1900 (Hymenoptera, Meliponinae) na região de Ribeirão Preto, Estado de São Paulo. Teses de Doutorado. Universidade de São Paulo, 185p. <https://repositorio.usp.br/item/000709023>

Van Veen, J. W., Sommeijer, M. J., & Meeuwsen, F. (1997). Behavior of drones in *Melipona* (Apidae, Meliponinae). *Insects Sociaux*. 44: 435-447. <https://doi.org/10.1007/s000400050063>

Van Veen, J.W., Sommeijer, M. J., & Aguilar Monge, I. (1999). Behavioural development and abdomen inflation of gynes and newly mated queens of *Melipona beecheii* (Apidae:Meliponinae). *Insectes Sociaux*. 46: 361-365. <https://doi.org/10.1007/s000400050157>

Van Veen, J., Arce, H. G., & Sommeijer, M. (2004). Production of queens and drones in *Melipona beecheii* (Meliponini) in relation to colony development and resource availability. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society (N.E.V.)*. 15, 35-39. <https://secties.nev.nl/pages/publicaties/proceedings/nummers/15/35-39.pdf>

Veiga, J. C., Leão, K. L., Coelho, B. W., Queiroz, A. C. M. de, Menezes, C., & Contrera, F. A. L. (2018). The Life Histories of the “Uruçu Amarela” Males (*Melipona flavolineata*, Apidae, Meliponini). *Sociobiology*. 65(4), 780-783. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3451>

Wenseleers, T., Alves, D., Franco, T., Billen, J., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2010). Intraspecific queen parasitism in a highly eusocial bee. *Biology letters*. 7, 173-6. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0819>

Wilson, E. O. (1971). *The insect Societies*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 420p.

Wille, A. (1983). Biology of the stingless bees. *Ann. Rev. Entomol.* 28, 41-64. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.000353>

Witter, S., Blochtein, B., Andrade, F., Wolff, L., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2007). Meliponicultura no Rio Grande do Sul: contribuição sobre a biologia e conservação de *Plebeia nigriceps* (Friese 1901) (Apidae, Meliponini). *Bioscience Journal*. 23. <https://www.researchgate.net/publication/237421195>

Witter, S., & Nunes-Silva, P. (2014). Manual de boas práticas para o manejo e conservação de abelhas nativas (meliponíneos). (1ª. ed.): Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. <https://www.sema.rs.gov.br/upload/arquivos/201611/21110058-manual-para-boas-praticas-para-o-manejo-e-conservacao-de-abelhas-nativas-meliponeos.pdf>