

Estudo pioneiro sobre a biologia e etologia de machos de duas espécies de *Melipona* Illiger 1806 (Meliponini: Apidae: Hymenoptera)

A pioneering study on the biology and ethology of males of two species of *Melipona* Illiger 1806 (Meliponini: Apidae: Hymenoptera)

Estudio pionero sobre la biología y etología de los machos de dos especies de *Melipona* Illiger 1806 (Meliponini: Apidae: Hymenoptera)

Recebido: 22/08/2022 | Revisado: 06/09/2022 | Aceito: 09/09/2022 | Publicado: 17/09/2022

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

Os machos de *Melipona* constituem elo importante na casta reprodutora nas colmeias e colônias destas abelhas-sem-ferrão. Nestas eles desempenham várias funções, mas a fundamental é contribuir, em parceria com princesas, na continuidade da espécie nos ambientes. *Melipona eburnea* Friese 1900 (“uruçu-beiço”) apresenta distribuição geográfica (incluindo Brasil) na América do Sul enquanto que *M. seminigra merrillae* Cockerell, 1920 (“uruçu-bocade-renda”) é restrita a estados, especialmente, da Região Norte do Brasil. Ambas as espécies são promissoras para a Meliponicultura pela produtividade, facilidade da sua criação e manejo. Este estudo observacional objetivou conhecer, em condições de laboratório, alguns aspectos biológicos e etológicos de machos destas espécies. As colônias originais foram adaptadas à caixa de observação. Depois discos de cria nascentes foram obtidos destas e colocados em condições ideais de temperatura e umidade relativa. Imediatamente ao nascimento, machos foram marcados no tórax, com etiquetas coloridas e numeradas, usando-se cola atóxica. Em seguida, colocados nas colônias e aceitos pelas outras abelhas. As observações foram feitas na época chuvosa de 2003 (*M. s. merrillae*) e 2005 (*M. eburnea*), pela manhã, entre as 07:00-09:00 h e entre as 10:00-12:00 h. O tempo de permanência ou longevidade e a sobrevivência dos machos na colônia foi menor em *M. eburnea* e maior em *M. s. merrillae*. As curvas de sobrevivência foram do tipo convexa. Os machos das duas espécies, após abandonarem as colônias, não retornaram. Os ethos (comportamentos) detectados, foram classificados em sete categorias: limpeza corporal, imobilidade, mobilidade, incubação, trabalho com cerume, trofalaxis e corte à rainha.

Palavras-chave: Abelhas-sem-ferrão; *Melipona*; Longevidade; Sobrevivência; Machos.

Abstract

Melipona males are an important link in the reproductive caste in hives and colonies of these stingless bees. In these they perform several functions, but the fundamental one is to contribute, in partnership with princesses, to the continuity of the species in the environments. *Melipona eburnea* Friese 1900 (“uruçu-beiço”) has a geographical distribution in South America (including Brazil), while *M. seminigra merrillae* Cockerell, 1920 (“uruçu-bocade-renda”) is restricted to states, especially, in the Northern Region of Brazil. Both species are promising for Meliponiculture because of their productivity, ease of rearing and management. This observational study aimed to understand, under laboratory conditions, some biological and ethological aspects of males of these species. The original colonies were adapted to the observation box. Then hatched brood disks were obtained from these and placed in ideal temperature and humidity conditions. Immediately after hatching, males were marked on the thorax with coloured and numbered labels using non-toxic glue. They were then placed in the colonies and accepted by the other

bees. Observations were made during the rainy season of 2003 (*M. s. merrillae*) and 2005 (*M. eburnea*), in the morning, between 07:00-09:00 h and between 10:00-12:00 h. The length of stay or longevity and survival of males in the colony was lower in *M. eburnea* and higher in *M. s. merrillae*. Survival curves were convex. Males of both species, after leaving the colonies, did not return. The ethes (behaviours) detected were classified into seven categories: body cleaning, immobility, mobility, incubation, cerumen work, trophallaxis and queen reverence.

Keywords: Stingless bees; *Melipona*; Longevity; Survival; Males.

Resumen

Los machos de *Melipona* son eslabón importante de la casta reproductiva en colmenas y colonias de estas abejas sin aguijón. Eles cumplen varias funciones, pero la fundamental es contribuir, en colaboración con las princesas, a la continuidad de las especies en los entornos. *Melipona eburnea* Friese 1900 ("uruçu-beiço") muestra distribución geográfica en América del Sur (incluyendo Brasil), mientras que *M. seminigra merrillae* Cockerell, 1920 ("uruçuboca-de-renda") está restringida (Región Norte de Brasil). Ambas especies prometen para la meliponicultura por su productividad, facilidad de cría y manejo. Este estudio observacional pretendió comprender, en laboratorio, aspectos biológicos y etológicos de machos de estas especies. Las colonias originales se adaptaron a la caja de observación. A continuación, se obtuvieron discos de cría casi eclosionados y se colocaron en condiciones ideales de temperatura y humedad. Después de la eclosión, los machos fueron marcados en el tórax con etiquetas coloreadas y numeradas con pegamento no tóxico. Luego, se pusieron en las colonias y fueron aceptados por las otras abejas. Las observaciones se realizaron durante la temporada de lluvias de 2003 (*M. s. merrillae*) y 2005 (*M. eburnea*), por la mañana, entre las 07:00-09:00 h y entre las 10:00-12:00 h. La duración de la longevidad y la supervivencia de los machos en las colonias fue menor en *M. eburnea*. Las curvas de supervivencia fueron convexas. Los machos de ambas especies, tras abandonar las colonias, no regresaron. Los ethos (comportamientos) detectados se clasificaron en: limpieza del cuerpo, inmovilidad, movilidad, incubación, trabajo con cerumen, trofalaxis y pleitesía a la reina.

Palabras clave: Abejas sin aguijón; *Melipona*; Longevidad; Supervivencia; Machos.

1 Introdução

O gênero *Melipona* é composto por abelhas-sem-ferrão, incluídas na tribo Meliponini, cuja distribuição vai do México a Argentina, contando atualmente com aproximadamente 73 espécies e 10 subespécies (Michener, 2007; Camargo & Pedro, 2008; Pedro, 2014; Quezada-Euan, 2018; Ascher, 2020; Ascher & Pickering, 2020; Grüter, 2020; ITIS, 2022). *Melipona* tem grande relevância ecológica e econômica, devido ao fato de contribuir para o processo de polinização, e assim, cooperando na manutenção da diversidade da floresta nativa, na produção de culturas e fornecendo alimento direto e indireto para o homem e outros animais (Nogueira-Neto, 1997; D'ávila & Marchini, 2005; Imperatriz-Fonseca et al., 2006; Slaa et al., 2006; Nocelli et al., 2014; Costa & Oliveira, 2014; Giannini et al., 2015; Alvarez-Suarez, 2017; Quezada-Euan, 2018; Wolowski et al., 2019; Grüter, 2020).

Em *Melipona*, como em outros insetos eussociais e gêneros de abelhas-sem-ferrão, existe um sistema de castas relacionado a diferentes funções dentro da colmeia ou colônia, e a existência dessas progêneses físicas e temporárias é uma das estruturas mais complexas e transcendentais destes insetos (Wilson, 1990; Roubik, 1989; Woyke, 1997; Nogueira-Neto, 1997; Sommeijer et al., 2003a; Van Veen et al., 2004; Wilson & Hölldobler, 2005; Engel & Imperatriz-Fonseca, 1990; Velthuis et al., 2005; Hölldobler & Wilson, 2009; Grüter et al., 2011, 2012; Segers et al., 2015; Yadav et al., 2017; Dolezal, 2019; Lo et al., 2019; Mateus et al., 2019; Luna-Lucena et al., 2019; Singh & Khan, 2019; Bonoan & Starks, 2020; Grüter, 2020; O'Donnell, 2020; Noll et al. 2020; Roisin, 2020; Starr, 2020; Vamshikrishna et al. 2020). Dependendo da abordagem teórica (sexual, funcional, morfométrica ou outras), essas castas físicas são classificadas em duas ou três: rainha fecundada e princesas (reprodutoras e gerenciadoras cinéticas e potenciais), operárias (apresentam polietismo etário durante a vida incluindo subcasta de soldados) e machos (reprodutores potenciais, mas que realizam algumas tarefas) (Michener, 1969; Wille, 1983; Kerr, 1996; Kerr et al., 1996; Nogueira-Neto, 1997; Balestieri, 2001; Sommeijer et al., 2003a; Tautz, 2008; Grüter et al., 2011, 2012; Segers et al., 2015; Dollin, 2017 a, b; Quezada-Euan, 2018; Mateus et al., 2019; Singh & Khan, 2019; Grüter, 2020; Ngalimat et al., 2020; Tang et al., 2021; Veiga et al., 2022; Rasmussen & Dollin, 2022).

Pesquisas observacionais e experimentais têm sido realizadas para compreender o comportamento das rainhas fecundadas, alguns sobre as princesas e operárias de várias espécies de *Melipona*, mas são poucas as realizadas com os machos em especial na região amazônica (Wille, 1983; Van Veen et al., 1997; Koedam et al., 1999; Balestieri, 2001; Bustamante, 2006; Veiga et al., 2018; Quezada-Euan, 2018; Imperatriz-Fonseca & Alves, 2020; Grüter, 2020; Bustamante et al., 2022). Os estudos com machos de Meliponini tem revelado que, além do processo de sair em revoada para a fertilização das princesas, forragear em flores, coletar pólen, resina e própolis, dentro das colmeias ou colônias, estes produzem cera, trabalham com cerume, desidratam néctar, incubam células de cria, ajudam na defesa do ninho, seguem pistas de odor, entre outras [Drory, 1876; Kerr & Nogueira-Neto (como citado em Nogueira-Neto, 1951); Cortopassi-Laurino, 1978, 1979; Roubik, 1983; Capps e Souza, 1995; Van Veen et al., 1997; Imperatriz-Fonseca, 1973; Imperatriz-Fonseca & Oliveira 1976; Balestieri, 2001; Velthuis et al., 2005; Boongird & Michener, 2010; Veiga et al., 2018; Grüter, 2020].

Das espécies da Amazônia que se tem pouco ou nenhum conhecimento sobre a biologia e etologia dos machos aqui tratamos destes nas espécies *M. eburnea* Friese, 1900 que é popularmente conhecida como “uruçu-beiço” (pela entrada do ninho ser parecida com o contorno da boca humana) e *M. s. merrillae* Cockerell, 1920 nomeada de “jandaira alaranjada da Amazônia” ou “uruçu-boca-de-renda” (pela entrada do ninho se parecer com um tecido delicado feito de fio ou linha em um padrão aberto em forma de teia) (Moure & Kerr, 1950; Nogueira-Neto, 1997; Correia & Peruquetti, 2017). A distribuição geográfica de *M. eburnea* abrange Bolívia, Colômbia, Equador, Peru, Venezuela e Brasil (Camargo & Pedro, 2013; Pedro, 2014; Correia, 2016; Ascher & Pickering, 2020; Delgado et al., 2020; Costa et al., 2021); enquanto que *M. s. merrillae* tem sido reportada nos estados de Acre (AC), Amazonas (AM), Maranhão (MA), Mato grosso (MT), Pará (PA), Rondônia (RO), Roraima (RR) e Tocantins (TO) (Imperatriz-Fonseca & Alves, 2020; Ascher & Pickering, 2020). No Amazonas, *M. s. merrillae* está circunscrita ao norte e sul de Manaus até Paricatuba no baixo Rio Purus, seguindo o Rio Negro, Camanaú e Curiaú e no Acre até Rio Branco (Moure & Kerr, 1950; Aguilera-Peralta, 1999; Pedro, 2014; Demeterco et al., 2019).

As duas espécies participantes deste estudo têm sido classificadas no subgênero *Michmelia* (Moure, 1975; Camargo & Pedro, 2013; Pedro, 2014; Imperatriz-Fonseca & Alves, 2020; Ascher & Pickering, 2020; SBBR, 2022) e, atualmente, estão sendo criadas na região amazônica e apreciadas pelo seu fácil manejo e produção (Cortopassi-Laurino et al., 2006; Magalhães & Venturieri, 2010; Carvalho-Zilse & Nunes-Silva, 2012; Costa et al., 2012; Pedro, 2014; Correia, 2016; Instituto Peabiru, 2016; Demeterco et al., 2019; Costa et al., 2021). Com o objetivo de contribuir no conhecimento sobre a biologia e etologia de machos dessas duas espécies, neste estudo observacional pesquisamos, sob condições de laboratório, algumas dessas características, tornando-se este estudo, até onde vai o nosso conhecimento, pioneiro sobre machos dessas espécies.

2 Material e Métodos

2.1 Local de Estudo

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

2.2 Informações climáticas

As condições climáticas na época de chuva (de abril a julho de 2003) em que as observações foram realizadas para *M. s. merrillae* foram: precipitação mensal acumulada variou de 188-51 mm; temperatura média de 24,6-30,3 °C. Já na estação de chuva (de fevereiro a maio do 2005) para *M. eburnea* foram: precipitação mensal acumulada variou de 333-177 mm; temperatura média de 24,5-30,3 °C (Infoclimat.fr, 2022).

2.3 Origem do material biológico

A colônia de *M. eburnea* foi obtida de um meliponário estabelecido no município de Benjamin Constant (4° 22' 58" S 70° 01' 51" W), no estado do Amazonas, e transportadas por barco até Manaus. Já a colônia de *M. s. merrillae* foi obtida do meliponário localizado no INPA/GPA, Manaus. As colônias foram transferidas das caixas de madeira originais em que estavam para as caixas de observação e assim iniciar a pesquisa no laboratório do GPA-INPA, Manaus-AM, Brasil.

2.4 Acondicionamento e marcação de machos

O estudo dos ethos (comportamentos) dos machos das espécies acima mencionadas foi realizado pelo protocolo seguinte (Bustamante, 2006): as colônias das duas espécies foram colocadas para se adaptarem em caixas horizontais de observação feitas de madeira (40x30x14 cm, largura, comprimento x altura). Cada caixa foi colocada dentro de uma caixa maior (54x44x22 cm), chamada de "caixa abrigo", ficando uma área ou camada de ar entre as duas caixas, contribuindo assim para manter a temperatura. A colônia de *M. eburnea* tinha aproximadamente 500 indivíduos adultos e a de *M. s. merrillae* com cerca de 300 indivíduos. Antes do período de adaptação das colônias, de aproximadamente 5 dias, um disco de cria nascente foi retirado de cada colônia e colocado em vasilhames fechados [dissecadores ou caixa de plástico contendo solução saturada de KCl (Cloreto de potássio, para manutenção da umidade relativa em torno de 80%). Esses discos foram mantidos em estufa sob condições controladas de temperatura (± 32 °C) à espera do nascimento dos machos.

Imediatamente após o nascimento, sete machos de *M. eburnea* e quatro de *M. s. merrillae* foram marcados 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), os machos foram introduzidos nas colônias colocando-os no topo dos novos discos de cria (Ceccato, 1970), para serem naturalmente aceitos pelas outras abelhas. As observações dos machos de *M. s. merrillae* ocorreram no período de abril a julho de 2003 e de *M. eburnea* de fevereiro a maio de 2005. Todas as observações foram executadas no período da manhã, entre 07:00 - 09:00 h, e 10:00 - 12:00 h.

2.5 Análise dos dados

Este foi um estudo observacional no qual foram coletados dados qualitativos-quantitativos e nas análises utilizou-se estatísticas descritivas, curvas de sobrevivência e etogramas (%) (Cortopassi-Laurino, 1978, 1979; Van Veen et al., 1997; Sakagami & Fukuda, 1968; Balestieri, 2001; Ploger & Yakusawa, 2003; Leary, 2003; Sommeijer et al., 2003a; Dawkins, 2007; Pagano, 2009; Gravetter & Wallnau, 2011; Veiga et al., 2018; Zimble-DeLorenzo & Margulis, 2021).

3 Resultados e Discussão

3.1 Tempo de permanência na colônia

3.1.1 Longevidade e sobrevivência

A longevidade ou permanência dos machos de *M. eburnea* dentro da colônia foi de 18 dias, enquanto que para *M. s. merrillae* foi de 23 dias. A sobrevivência para as duas espécies variou de 15 a 23 dias (Tabela 1). Van Veen et al. (1997) registraram que os machos de *M. beecheii* deixaram a colônia no 18º dia. Balestieri (2001) em machos de *M. favosa orbigny* constatou que estes ficaram, dentro da colônia, no máximo até o 13º dia. Abreu et al. (como citado em Kerr, 1996) verificaram que os machos de *M. scutellaris* foram expulsos da colônia entre o 9º e o 11º dias. Autores como Cortopassi-Laurino (1979) e Van Veen et al. (1997) corroborados por Velthuis et al. (2005), reportaram que em *Plebeia droryana*, *M. beecheii* e *M. favosa* os machos ficaram dentro da colônia cerca de 2-3 semanas.

Tabela 1 - Estatísticas descritivas para a sobrevivência dos machos das espécies *Melipona eburnea* e *M. seminigra merrillae* em condições de laboratório durante a estação chuvosa, Manaus, Amazonas, Brasil.

Espécies	n	\bar{X}	DP	CV	Min-Max	Q1	Md	Q3
<i>Melipona eburnea</i>	7	16,0	1,0	6,3	15-18	15,0	16,0	16,0
<i>M. seminigra merrillae</i>	4	21,3	1,5	7,1	20-23	20,0	22,8	23,0

Legendas: **n** = número de indivíduos. *Medidas de localização* (\bar{X} = média; **Md** = mediana). *Medidas de variabilidade* (**DP** = desvio padrão; **CV** = coeficiente de variação; **Min-Max** = mínimo-máximo; **Q1** = quartil inferior; **Q3** = quartil superior). Fonte: Adaptada de Bustamante (2006) por Hurtado-Guerrero, J. C. (2022)

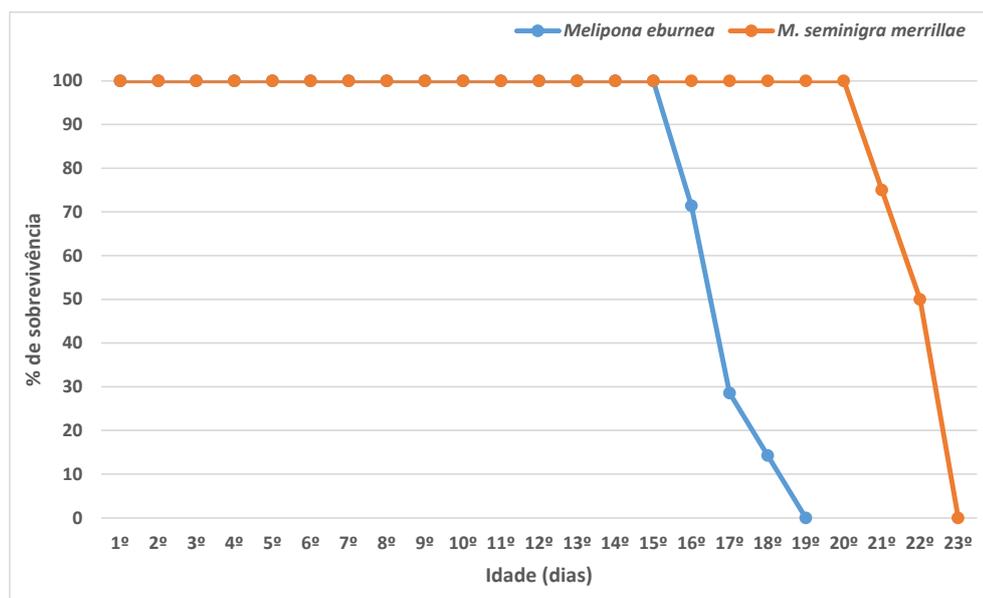
A sobrevivência em *M. eburnea* foi constante até o 15º dia, já para *M. s. merrillae* até o 20º dia (Figura 1). As curvas de sobrevivência das duas espécies foram do tipo convexa, as quais segundo Sakagami e Fakuda (1968) são encontradas em espécies que mostram uma baixa porcentagem de mortalidade durante os primeiros dias de vida. Também notamos durante observações extras que após os machos deixarem a colônia, não voltaram, fato observado em outras espécies (Van Veen et al., 1997; Sommeijer et al., 2003 b, c; Velthuis et al., 2005).

3.2 Etograma

3.2.1 Ethos observados

Os ethos observados nos machos de ambas as espécies foram registrados em seis categorias: limpeza corporal, imobilidade, incubação, trofalaxis com as operárias e corte à rainha. Observou-se somente um macho de *M. s. merrillae* fazendo o trabalho com cerume, compondo assim sete ethos para esta espécie.

Figura 1 - Curvas de sobrevivência (%) de machos de *Melipona eburnea* e *M. seminigra merrillae*, na estação chuvosa, em colônias mantidas em condições de laboratório no GPA-INPA, Manaus – Amazonas, durante o período entre fevereiro e maio de 2005.



Legendas: % = (porcentagem). Os números ordinais [do primeiro (1º) até o vigésimo terceiro (23º)] indicam os dias de observação. Fonte: Adaptada de Bustamante (2006) por Hurtado-Guerrero, J. C. (2022).

Esse número de ethos foi inferior em quantidade aos nove relatados por Van Veen et al. (1997) em machos de *M. beecheii* e *M. favosa* (patrulha, autolimpeza, trofalaxia, imobilidade, antenação, bombeamento, vibração, empurrões e desidratação de néctar) e semelhantes aos sete classificados por Balestieri (2001) em machos de *M. f. orbignyi* (imobilidade, autolimpeza, locomoção, trofalaxia, trofalaxia com a rainha, submissão e secreção de cera).

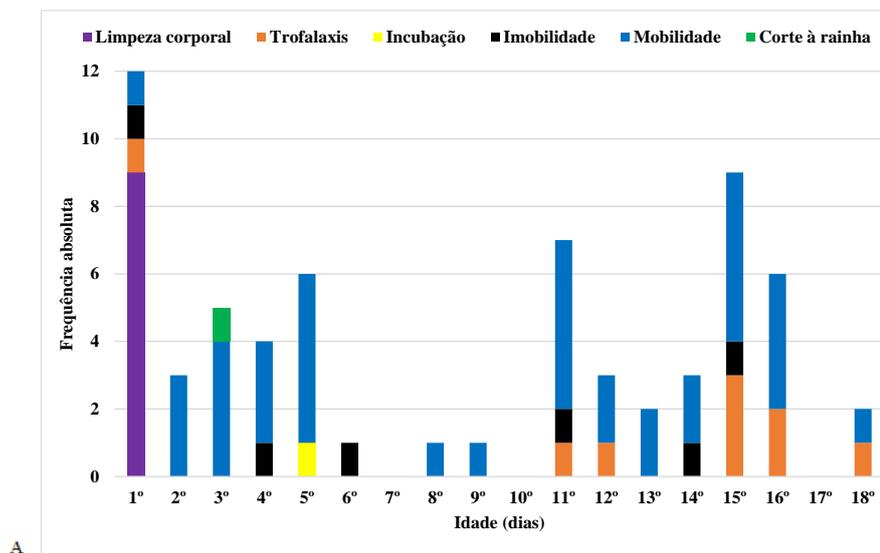
Porém, a desidratação de néctar reportada por Imperatriz-Fonseca (1973) em *S. quadripunctata*, *M. scutellaris*, *M. rufiventris*; por Van Veen et al. (1997) em espécies de *M. favosa* e *M. beecheii*; por Roubik (1983) em *M. marginata*; por Cortopassi-Laurino (1978, 1979) em *P. droryana*; e por Imperatriz-Fonseca e Oliveira (1976) em *P. saiqui*, não foi observada nas duas espécies aqui estudadas. Talvez a ausência desse etho possa ser explicada pelas seguintes hipóteses: 1) não o realizam em absoluto, 2) não foi realizado devido à época do ano e breve período de observação, e 3) pela curta longevidade dos machos dentro da colônia (Balestieri, 2001).

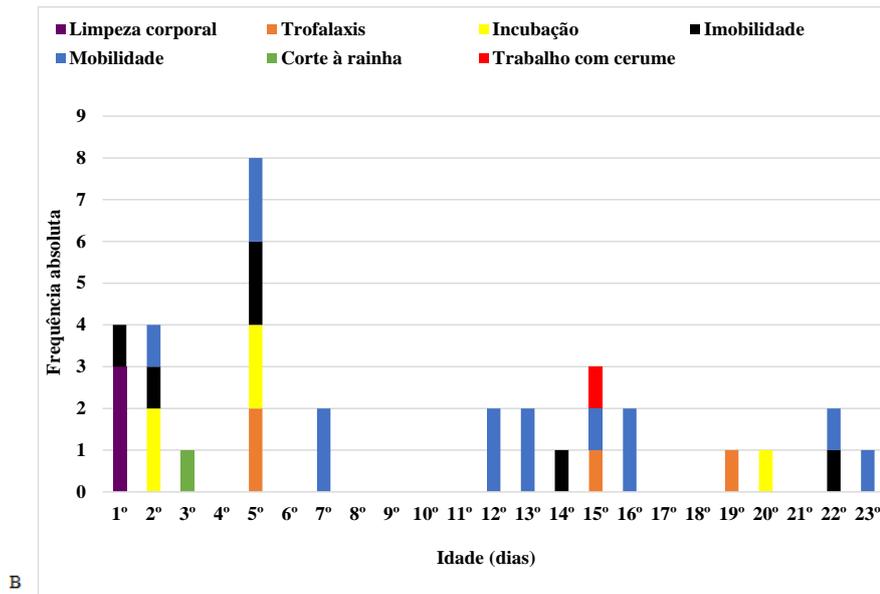
3.2.2 Descrição e cronologia dos ethos

3.2.2.1 Limpeza corporal

Os machos de ambas espécies foram observados retirando o casulo que permanecia preso ao corpo no primeiro dia após o nascimento. Observou-se que a limpeza do corpo foi realizada por machos das duas espécies somente no 1º dia de vida (Figura 2A, B). Em *M. eburnea* esse etho de autolimpeza configurou 13,8% (n=9), já em *M. s. merrillae* 8,8% (n=3) (Figura 3).

Figura 2 - Frequência absoluta dos ethos diários observados e registrados nos machos de *Melipona eburnea* (A) e *M. seminigra merrillae* (B), na estação chuvosa, em colônias mantidas em condições de laboratório (GPA-INPA, Manaus – Amazonas) durante o período entre fevereiro e maio de 2005.

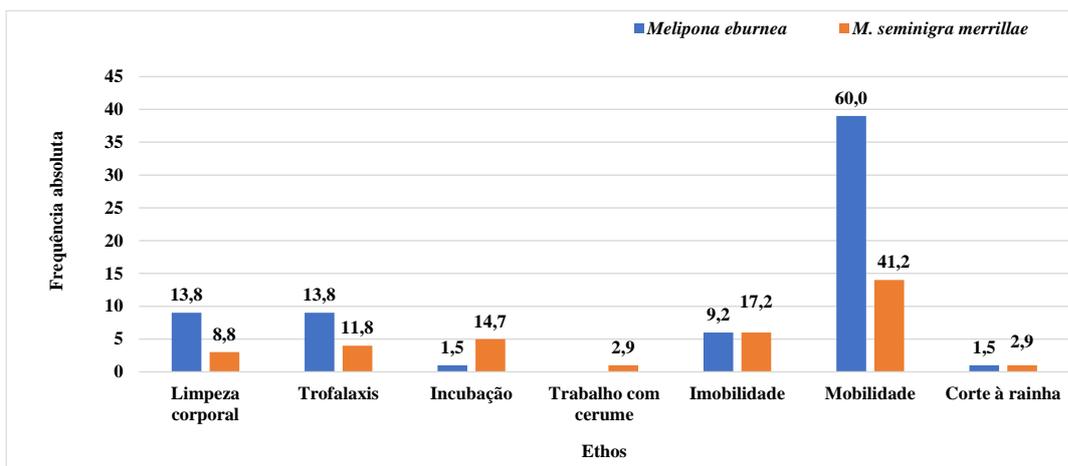




Legendas: % = (porcentagem). Os números ordinais [do primeiro (1º) até o vigésimo terceiro (23º)] indicam os dias de observação. *Frequência absoluta* = [número de vezes em que os machos foram observados repetindo os ethos (comportamentos)]. Fonte: Adaptada de Bustamante (2006) por Hurtado-Guerrero, J. C. (2022)

Balestieri (2001) em machos de *M. f. orbignyi* observou que a autolimpeza representou 27,9% (n=24) e foi realizada praticamente durante toda a permanência desses na colônia, com um pico no 2º dia. Van Veen et al. (1997) reportaram 17,5% para machos de *M. beecheii* e 7,8% para *M. favosa*. A realização deste etho é compulsória devido à indispensabilidade de se livrarem dos restos do casulo (Van Veen et al., 1997; Balestieri (2001).

Figura 3 - Frequência absoluta e percentagens (%) dos ethos diários observados e registrados nos machos de *Melipona eburnea* e *M. seminigra merrillae*, na estação chuvosa, em colônias mantidas em condições de laboratório (GPA-INPA, Manaus – Amazonas) durante o período entre fevereiro e maio de 2005.



Legendas: *Frequência absoluta* = [número de vezes em que os machos foram observados repetindo os ethos (comportamentos)]. *Nota* = [os números no topo das barras são percentagens (%)]. Fonte: Adaptada de Bustamante (2006) por Hurtado-Guerrero, J. C. (2022).

3.2.2.2 Imobilidade

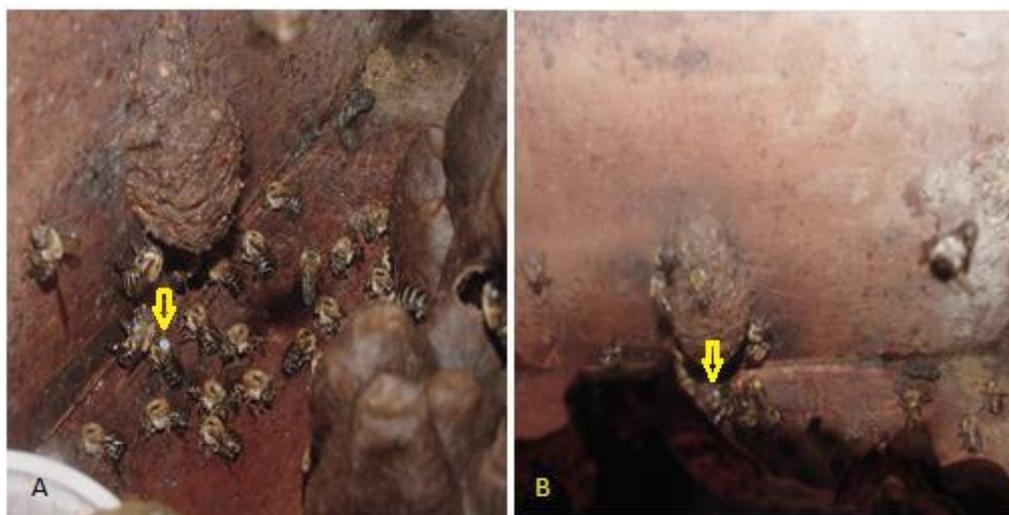
Os machos ficavam em diferentes pontos da colmeia sem função aparente (Figura 4A, B), parados no assoalho da colmeia, nos discos de cria novos, no invólucro e nas paredes da colônia, sem desempenhar nenhuma função. Este etho em *M.*

eburnea ocorreu do 1º ao 15º dia, mas em *M. s. merrillae* foi registrado do 1º ao 22º dia (Figura 2A, B). Os machos de *M. s. merrillae*, apesar da sua maior longevidade, foram mais inativos 17,2% (n=6) que aqueles de *M. eburnea* 9,2% (n=6) (Figura 3). Entretanto, ambas as porcentagens de imobilidade foram inferiores àquelas relatadas por Balestieri (2001) em *M. f. orbignyi* (45,4%) e por Van Veen et al. (1997) em *M. favosa* (64,8%) e *M. beecheii* (30,3%).

3.2.2.3 Mobilidade

Neste etho, os machos se movimentavam por diferentes pontos da colônia. Em *M. eburnea* aconteceu do 1º ao 18º dia e em *M. s. merrillae* do 2º ao 23º dia (Figura 2A, B). Mobilidade foi o etho mais frequentemente realizado por *M. eburnea* 60,0% (n=39) e também por *M. s. merrillae* 41,2% (n=14) (Figura 3). Van Veen et al. (1997) observaram que os machos de *M. favosa* passaram 16,5% de seu tempo fazendo esse etho enquanto que em *M. beecheii* significou 28,0% de patrulha ou movimento dentro da colônia. Balestieri (2001) para *M. f. orbignyi* indicou 9,3% (n=8).

Figura 4 - Machos de *Melipona eburnea* (A e B) parados (imobilidade) no assoalho da colônia junto à outras abelhas em colônia mantida em condições de laboratório (GPA-INPA, Manaus – Amazonas) durante o período de chuva entre fevereiro e maio de 2005.



Legenda: As setas em cor amarelo indicam a posição de machos marcados de *Melipona eburnea* parados no assoalho da colônia.
Fonte: Bustamante (2006).

3.2.2.4 Trabalho com cerume

O cerume é o constituinte mais importante de uma colônia, compondo-se da mistura de resina coletada das árvores com a cera produzidas pelas glândulas cerígenas, que nos meliponíneos ficam localizadas na parte dorsal do abdome. Apenas um macho de *M. s. merrillae* trabalhou com cerume no invólucro (lamelas de cerume que ajudam a manter a temperatura dos discos de cria novos) no 15º dia de vida (Figura 2B) e equivaliu a 2,9% (n=1) (Figura 3). Ethos semelhantes foram observados por Imperatriz-Fonseca (1973) em machos de *Schwarziana quadripunctata* e Cortopassi-Laurino (1978, 1979) em *P. droryana* e corroborados por Velthuis et al. (2005). Nogueira-Neto (1997) narrou que essa é uma atividade esporádica realizada pelos machos.

3.2.2.5 Incubação

Os machos ficavam parados encostando o abdome nos discos de cria novos, possivelmente para ajudar a manter a temperatura. Este etho foi observado em *M. eburnea* somente no 5º dia de vida e em *M. s. merrillae* entre o 2º e 20º dias

(Figura 2A, B). A incubação em *M. eburnea* aparentou 1,5% (n=1) e em *M. s. merrillae* 14,7% (n=5) (Figura 3). Kerr (1990) relatou que os machos das suas espécies observadas incubavam as células de cria e seguiam os rastros de odor. Já Nogueira-Neto (1997) salientou que algumas dessas atividades observadas nos machos eram esporádicas.

3.2.2.6 Trofalaxis

Os machos solicitavam alimentação para duas ou mais operárias, estendiam a língua ou glossa em direção às mandíbulas das outras abelhas.

Este etho foi realizado por *M. eburnea* entre o 1º e 18º dia e por *M. s. merrillae* entre o 5º e 19º dia (Figura 2A, B). A trofalaxis evidenciou em *M. eburnea* 13,8% (n=9) e em *M. s. merrillae* 11,8% (n=4) (Figura 3). Balestieri (2001) observou a realização desta atividade em *M. f. orbignyi* do 2º ao 13º dia, significando 12,8% (n=11). Essas percentagens foram bastante diferentes às reportadas por Van Veen et al. (1997) em machos de *M. favosa* (0,6%) e de *M. beecheii* (4,6%). Já Cortopassi-Laurino (1978, 1979) mencionou que machos de *P. droryana* realizaram essa trofalaxis durante a vida toda. Neste trabalho, trofalaxis foi o segundo etho mais frequente nas espécies analisadas.

3.2.2.7 Corte à rainha

Este etho, caracterizado por um contato maior com a rainha durante os primeiros dias de vida, foi observado para ambas espécies no 3º dia (Figura 2A, B) figurando em *M. eburnea* 1,5% (n=1) e em *M. s. merrillae* 2,9% (n=1) (Figura 3). Este etho também foi reportado em operárias de várias espécies (Balestieri, 2001; Hebling et al., 1964; Bustamante, 2006). Nas operárias quiçá sua função seja estabelecer um maior contato com a rainha para difusão mais rápida de seu feromônio dentro da colônia. No caso dos machos das duas espécies aqui estudadas, é preciso a realização de outros estudos específicos e detalhados para poder hipotetizar sobre a função do mesmo.

4. Conclusões

A permanência registrada dentro da colônia para machos de *M. eburnea* e *M. s. merrillae* não foi muito diferente do observado para outras espécies de abelhas-sem-ferrão. A curva de sobrevivência, para ambas espécies, foi do tipo convexa, comum para espécies com baixa mortalidade durante os primeiros dias de vida. Registrou-se que, os machos, uma vez que saíram da colônia, por expulsão ou por outro motivo, nunca mais voltaram. Os ethos observados foram classificados em sete categorias: limpeza corporal, imobilidade, mobilidade, trabalho com cerume (exclusivo de *M. s. merrillae*), incubação, trofalaxis com as operárias e corte à rainha, destes, o mais representativo foi mobilidade, seguido da trofalaxis. Na fase inicial deste estudo, aconteceram alguns percalços metodológicos relacionados com a aceitação dos machos pelos outros membros das colônias após manipulação, marcação e introdução, especialmente com *M. s. merrillae*. Portanto, sugerimos que, se em pesquisas futuras, acontecer rejeição, utilizar a metodologia de Ceccato (1970): colocando-os sobre os novos discos de cria.

Agradecimentos

A publicação deste estudo é uma homenagem *In Memoriam* do saudoso Warwick Estevam Kerr (qepd; “Requiescat in pace”, RIP), cuja contribuição de descobertas e conhecimento sobre as abelhas foi, é e será insubstituível, por haver orientado esta pesquisa inédita; 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. O presente trabalho foi realizado com apoio do CNPq e SUFRAMA, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Grupo de Pesquisas em Abelhas (GPA), Universidade Federal do Amazonas (UFAM), do PPG Entomologia (INPA), da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível

Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) - POSGRAD.

Referências

- Aguilera-Peralta, F. J. (1999). *Preservação e exploração racional de abelhas melíferas sem ferrão (Apidae: Meliponinae) da Amazônia Central*. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, INPA/UFAM, Manaus, AM, 144p.
- Alvarez-Suarez, J. M. (ed.). (2017). *Bee Products - Chemical and Biological Properties*. Switzerland: Springer: International Publishing AG, 306p. <http://doi.org/10.1007/978-3-319-59689-1>
- Ascher, J. S. (2020). Catalogue of Life. <https://www.catalogueoflife.org/data/browse?taxonKey=3ZJ88>
- Ascher, J. S., & Pickering, J. 01 February, (2020). 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/>
- Bonoan, R. E., & Starks, P. T. (2020). Western Honey Bee (*Apis mellifera*). In: Starr, C. (ed.). *Encyclopedia of Social Insects*. Springer Nature Switzerland AG. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90306-4_181-1
- Boongird, S., & Michener, C. D. (2010). Pollen and propolis collecting by male stingless bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 83(1), 47-50. <https://doi.org/10.2317/JKES0810.20.1>
- Bustamante, N. C. R.; Hurtado-Guerrero, J. C.; Kerr, W. E., & Carvalho-Zilse, G. A. (2022). Primeiro registro sobre aspectos biológicos e comportamentais de rainhas virgens de *Melipona (Michmelia) eburnea* Friese 1900 (Meliponini: Apidae: Hymenoptera). *Research, Society and Development*, 11(11), 1-8, e2411133160. <http://dx.doi.org/10.33448/rsd-v11i11.33160>
- Bustamante, N. C. R. (2006). *Divisão de Trabalho em Três Espécies de Abelhas do Gênero Melipona (Hymenoptera, Apidae) na Amazônia, Brasileira*. Instituto de Nacional de Pesquisas da Amazonia – INPA e Universidade Federal do Amazonas - UFAM, Manaus, AM, Brasil, 166p. <https://livros01.livrosgratis.com.br/cp018650.pdf>
- Camargo, J. M. F., & Pedro, S. R. M. (2013). Meliponini Lepeletier, 1836. In: Moure, J. S., & Urban, D., Melo, G. A. R. (Orgs). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>
- Cappas e Sousa, J. P. (1995). Conhecer as rainhas (IV parte), (machos com corbícula). *O Apicultor*, 3(10), 2-4.
- Carvalho-Zilse, G. A., & Nunes-Silva, C. A. (2012). Threats to the stingless bees in the Brazilian Amazon: how to deal with scarce biological data and an increasing rate of destruction. In: Florio, R.M. (Org). *Bees*, Nova Science Publishers, Inc., p.147-168. <https://repositorio.inpa.gov.br/handle/1/19918>
- Ceccato, S. (1970). *Divisão de Trabalho entre Operárias de Melipona rufiventris flavolineata Friese (Hymenoptera, Apodea)*. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 30p. <https://repositorio.usp.br/item/000724046>
- Correia, F. C. da S. (2016). *Polen 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., & Peruquetti, R. C. (2017). *Nicho Polínico da Abelha Uruçu Beijo: Pólen Coletado por Melipona eburnea (Apidae, Meliponina) em Rio Branco - Acre*. Novas Edições Acadêmicas, 72p. <https://www.livreriauniversitaria.it/nicho-polinico-abelha-urucu-beico/book/9783330>
- Cortopassi-Laurino, M.; Imperatriz-Fonseca, V. L.; Roubik, D. W.; Dollin, A.; Heard, T., & Aguilar, I. (2006). Global meliponiculture: challenges and opportunities. *Apidologie*, 37, 275-292. <http://doi.org/10.1051/apido:2006027>
- Cortopassi-Laurino, M. (1979). Observações sobre atividades de machos de *Plebeia droryana* Friese (Apidae, Meliponinae). *Rev. Bras. Entomol.*, 24, 177–191.
- Cortopassi-Laurino, M. (1978). *Contribuição para o Conhecimento dos Machos de Plebeia droryana Friese*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências Universidade de São Paulo, 58p. <https://repositorio.usp.br/item/000723754>
- Costa, G. B. da; Ferreira, M. A. C.; Sousa e Silva, L. de J., & Meneghetti, G. A. (2021). Meliponicultura no Amazonas: desafios para a manutenção dos serviços ambientais, sustentabilidade e bem-estar das comunidades rurais. *59º Congresso da Sociedade Brasileira de Economia, Administração e Sociologia Rural – SOBER e 6º Encontro Brasileiro de Pesquisadores em Cooperativismo – EBPC.*, 02-06 agosto. <http://doi.org/10.29327/soberebpc2021.343077>
- Costa, C. C. A., & Oliveira, F. L. (2014). Polinização: serviços ecossistêmicos e o seu uso na agricultura. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*, 8(3), 1-10. <https://www.gvaa.com.br/revista/index.php/RVADS/article/view/2598>
- Costa, T. V.; Farias, C. A. G., & Brandão, C. dos S. (2012). Meliponicultura em comunidades tradicionais do Amazonas. *Rev. Bras. de Agroecologia*, 7(3), 106-115. <https://revistas.aba-agroecologia.org.br/rbagroecologia/article/view/12818>
- D’Avila, M., & Marchini, L. C. (2005). Polinização realizada por abelhas em culturas de importância econômica no Brasil. *B. Industr.anim.*, N. Odessa, 62(1), 79-90. <http://www.iz.agricultura.sp.gov.br/bia/index.php/bia/article/view/1319>

- Dawkins, M. S. (2007). *Observing Animal Behaviour. Design and Analysis of Quantitative Data*. Oxford University Press, 1st ed., 168p. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198569350.001.0001>
- 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. <http://doi.org/10.1590/0103-8478cr20190697>
- Demeterco, C. A.; Ronchi-Teles, B.; Steward, A. M., & Carvalho-Zilse, G. A. (2019). Características da meliponicultura em Maraã e Boa Vista do Ramos, Amazonas. *Revista Brasileira de Agroecologia*, 14(3), 55p. <https://doi.org/10.33240/rba.v14i3.22921>
- Dolezal, A. G. (2019). Caste Determination in Arthropods. In: Choe, J. C. (Ed.). *Encyclopedia of Animal Behavior*, (2nd ed.). vol. 4: 691–698. Elsevier, Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.20815-7>
- Dollin, A. (2017a). *Behaviour of Australian Stingless Bees*. 3rd ed. Ebook pdf. 17p. <https://www.aussiebee.com.au/ebook3.html>
- Dollin, A. (2017b). *How to Recognize the Different Types of Australian Stingless Bees*. 3rd ed. Ebook pdf. 40p. <https://www.aussiebee.com.au/ebook4.html>
- Drory, E. (1872). Einige Beobachtungen on *Melipona scutellaris*. *Bienen Zeitg.*, 28, 157-159; 171-174; 187-190; 203-206.
- 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, Heidelberg: Springer Verlag, 265p. https://doi.org/10.1007/978-3-642-74490-7_9
- Giannini, T. C.; Boff, S.; Cordeiro, G. D.; Cartolano Jr., E. A.; Veiga, A. K.; Imperatriz-Fonseca, V. L., & Saraiva, A. M. (2015). Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. *Apidologie*, 46, 209–223. <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0316-z>
- Gravetter, F. J., & Wallnau, L. B. (2011). *Essential of Statistics for the Behavioral Sciences*. Cengage Learning, 7th ed., 1606p.
- Grüter, C.; Kärcher, M. H., & Ratnieks, F. L. W. (2011). The natural history of nest defence in a stingless bee, *Tetragonisca angustula* (Latreille) (Hymenoptera: Apidae), with two distinct types of entrance guards. *Neotrop Entomol.*, 40, 55–61. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2011000100008>
- Grüter, C.; Menezes, C.; Imperatriz-Fonseca V. L., & Ratnieks F. L. (2012). A morphologically specialized soldier caste improves colony defense in a neotropical eusocial bee. *Proc Natl Acad Sci.*, 109:1182-1186. <https://doi.org/10.1073/pnas.1113398109>
- Grüter, C. (2020). *Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution*. Springer Nature, 385p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-60090-7>
- Hebling, N. J.; Kerr, W. E., & Kerr, S. F. (1964). Divisão de trabalho entre operárias de *Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha* Moure. *Papéis Avulso do Departamento de Zoologia*, 16(13), 115-127. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591997000100020>
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (2009). *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. W. Norton & Company, Inc, N.Y. 522p. <https://s3.amazonaws.com/arena-attachments/600990/b755d438a9c620ddcfea4d82799b77e0.pdf>
- 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., & Oliveira, M. A. C. (1976). Observations on a queenless colony of *Plebeia saiqui*. *Bolm. Zool., Univ. S. Paulo*, 1, 299-312. <https://doi.org/10.11606/issn.2526-3358.bolzoo.1976.121586>
- Imperatriz-Fonseca, V. L. (ed.); Saraiva, A. M. (ed.), & Jong, D. de (ed.). (2006). *Bees as Pollinators in Brazil: Assessing the Status and Suggesting Best Practices*. Ribeirão Preto: Holos Editora, 112p. https://www.conservation.org/docs/default-source/brasil/bees_pollinators.pdf
- 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> ou <https://www.researchgate.net/publication/341549865>
- Infoclimat.fr. (2022). Climatologie de l'année 2003 et 2005 Manaus Aeroporto (BR). <https://www.infoclimat.fr/climatologie/annee/2003/manaus-aeroporto/valeurs/82332.html> <https://www.infoclimat.fr/climatologie/annee/2005/manaus-aeroporto/valeurs/82332.html>
- Instituto Peabiru. (2016). Criação de abelhas nativas (meliponicultura) pela agricultura familiar da Amazônia - Meliponicultura legal: Campanha para o licenciamento simplificado da meliponicultura na Amazônia. https://institutopeabiru.files.wordpress.com/2016/11/campanha_autorizacao_meliponicultura.pdf
- ITIS. (2022). The Integrated Taxonomic Information System. In: O. Bánki, O.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). <https://doi.org/10.48580/dfpz-4ky>
- Kerr, W. E. (1951). Estudos sobre a genética de populações de himenópteros em geral e dos apíneos sociais em particular. Tese para livre docência. *Ann. Esc. Sup. de Agric. L. de Queiroz*, 8, 219-354.
- Kerr, W. E. (1990). Why are workers in social Hymenoptera not males? *Rev. Bras. Genét.* 13, 133–136. <https://biblat.unam.mx/en/revista/revista-brasileira-de-genetica/24>
- Kerr, W. E. (1996). *Biologia e Manejo da Tiúba: Abelha do Maranhão*. EDUFMA, São Luis. 156p. <https://repositorio.inpa.gov.br>

- Kerr, W. E.; Carvalho, G. A., & Nascimento, V. A. (1996). *Abelha Uruçu: Biologia, Manejo e Conservação*. Coleção Manejo da Vida Silvestre. Belo Horizonte, Fundação Acangauá, 144p. <https://repositorio.inpa.gov.br/handle/1/35985> ou <http://berigan.com/ambiente/assets/abelha-uruçu-warwick-estevam-kerr.pdf>
- Koedam, D.; Contrera, F. A. L., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (1999). Clustered male production by workers in stingless bee *M. subnitida* Duke (Apidae: Meliponinae). *Insects Soc.*, 46, 387-391. <https://doi.org/10.1007/s000400050161>
- Leary, M. R. (2003). *Introduction to Behavioral Research Methods*. Allyn & Bacon, 3th ed., 441p. <https://www.ascdegrecollege.ac.in/wp-content/uploads/2020/12/Introduction-to-Behavioral-Research-Methods.pdf>
- Lo, N.; Beekman, M., & Oldroyd, B. P. (2019). Caste in Social Insects: Genetic Influences Over Caste Determination. *Encyclopedia of Animal Behavior*, 274-281. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.20759-0>
- Luna-Lucena, D.; Rabico, F., & Simoes, Z. L. P. (2019). Reproductive capacity and castes in eusocial stingless bees (Hymenoptera: Apidae). *Current Opinion in Insect Science*, 31, 20-28. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.06.006>
- Magalhães, T. L. de., & Venturieri, G. (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>
- Mateus, S., Ferreira-Caliman, M. J., Menezes, C., & Grüter, C. (2019). Beyond temporal-polyethism: division of labor in the eusocial bee *Melipona marginata*. *Insectes Sociaux*, 66, 317-328. <https://doi.org/10.1007/s00040-019-00691-2>
- Michener, C. D. (1969). Comparative Social Behavior of Bees. *Annual Review of Entomology*, 14, 299-342. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.001503>
- Michener, C. D. (2007). *The Bees of the World*. The Johns Hopkins University Press, 2nd ed., 953p. <https://archive.org/details/bees2007>
- 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. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/280021>
- Moure, J. S., & Kerr, W. E. (1950). Sugestões para modificação da sistemática do gênero *Melipona* (Hymen-Apoidea). Trabalho apresentado na *II Semana de Genética* realizada em Piracicaba, São Paulo, p.106-129.
- Ngalimat, M. S.; Rahman, R. N. Z. R. A.; Yusof, M. T.; Hamzah, A. S. A.; Zawawi, N., & Sabri, S. A. (2020). Review on the Association of Bacteria with Stingless Bees (Suatu Ulasan tentang Perkaitan Bakteria dengan Kelulut). *Sains Malaysiana*, 49(8), 1853-1863. <http://dx.doi.org/10.17576/jsm-2020-4908-08>
- Nocelli, R.; Socolowski, P. C.; Roat, T. C., & Ferreira, R. A. C. (eds.). (2014). Pollination Services for Sustainable Agricultura. In: Roubik, D.W. *Pollinator Safety in Agriculture*. GEF/FAO/ONU. Field Manuals. 1st ed., 3, 21-48. https://www.researchgate.net/publication/272510984_Pollinator_Safety_in_Agriculture
- Nogueira-Neto, P. (1951). Stingless bees and their study. *Bee World*, 32(10), 73-76. <https://doi.org/10.1080/0005772X.1951.11094692>
- Nogueira-Neto, P. (1997). *Vida e Criação de Abelhas Indígenas sem Ferrão*. São Paulo. Ed. Nogueirapis São Paulo, 446p. http://acaic.com.br/site/pdf/livro_pnn.pdf
- Noll, F. B.; da Silva, M.; Oliveira, L. A., & Mateus, S. (2020). Caste: Social Wasps. In: Starr, C. (eds). *Encyclopedia of Social Insects*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90306-4_140-1
- O'Donnell, S. (2020). Caste, Social Insects. In: Starr, C. (eds). *Encyclopedia of Social Insects*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90306-4_188-1
- Pagano, R. R. (2009). *Understanding Statistics in the Behavioral Sciences*. Cengage Learning; 9th ed., 599p.
- Pedro, S. R. M. (2014). The stingless bee fauna in Brazil (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology*, 61(4), 348-354. DOI:10.13102/sociobiology.v61i4.348-354
- Ploger, B. J., & Yasukawa, K. (ed.) (2003). *Exploring Animal Behavior in Laboratory and Field. An Hypothesis-testing Approach to the Development, Causation, Function, and Evolution of Animal Behavior*. Academic Press, Elsevier Science (USA), 472p.
- Quezada-Euan, J. J. G. (2018). *Stingless bees of Mexico. The Biology, Management and Conservation of an Ancient Heritage*. Springer, 1st ed., 294p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-77785-6>
- Rasmussen, C., & Dollin, A. (2022). Informação pessoal: "About three castes in stingless bees". Mensagens recebidas por jhocamhur@gmail.com, 17 e 18 de Agosto de 2022.
- Roubik, D. W. (1989). *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, New York, 514p. <https://doi.org/10.1126/science.248.4958.1026>
- Roubik, D. W. (1983). Nest and colony characteristics of stingless bees from Panama (Hymenoptera: Apidae). *J Kans Entomol Soc.*, 56(3), 327-355. <https://www.jstor.org/stable/25084419>
- Roisin, Y. (2020). Caste: Termites. In: Starr, C. (eds). *Encyclopedia of Social Insects*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90306-4_141-1
- Sakagami, S. F., & Fukuda, H. (1968). Life tables for worker honeybee. *Res. Popul. Ecol.*, 10, 127-139. <https://doi.org/10.1007/BF02510869>
- Segers, F. H. I. D.; Menezes, C.; Vollet-Neto, A.; Lambert, D.; & Grüter, C. (2015). Soldier production in stingless bee depends on rearing location and nurse behaviour. *Behav Ecol Sociobiol*, 69, 613-623. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1872-6>

- SBBR - Sistema de Informação sobre a Biodiversidade Brasileira. (2022). https://sibbr.gov.br/?lang=pt_BR
- Singh, P., & Khan, M. S. (2019). Morphometric characterization of the stingless bees, *Tetragonula iridipennis* Smith (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 7(5), 852-859. <https://www.entomoljournal.com/archives/2019/vol7issue5/PartN/7-4-256-196.pdf>
- Slaa, E. J.; Sánchez Chaves, L. A.; Malagodi-Braga, K. S., & Hofstede, F. E. (2006). Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie*, Springer Verlag, 37(2), 293-315. <https://doi.org/10.1051/apido:2006022>
- Sommeijer, M. J.; Bruijn, L. L. M. de; Meeuwsen, F. J. A. J., & Martens, E. P. (2003a). Natural patterns of caste and sex allocation in the stingless bees *Melipona favosa* and *M. trinitatis* related to worker behaviour. *Insectes Soc.*, 50, 38-44. <https://doi.org/10.1007/s000400300006>
- Sommeijer, M. J.; Bruijn, L. L. M. de., & Meeuwsen, F. J. A. J. (2003b). Reproductive behaviour of stingless bees: solitary gynes of *Melipona favosa* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini) can penetrate existing nests. *Entomologische Berichten*, 63(2), 31-35. <https://www.researchgate.net/publication/46637156>
- Sommeijer, M. J.; Bruijn, L. L. M. de; Meeuwsen, F. J. A. J., & Slaa, E. J. (2003c). 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>
- Starr, C. K. (2020). Eusociality. In: Starr, C. (eds). *Encyclopedia of Social Insects*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-90306-4_43-1
- Tang, Q.-H.; Miao, C.-H.; Chen, Y.-F.; Dong, Z.-X.; Cao, Z.; Liao, S.-Q.; Wang, J.-X.; Wang, Z.-W., & Guo, J. (2021). The composition of bacteria in gut and bee bread of stingless bees (Apidae: Meliponini) from tropics Yunnan, China. *Antonie van Leeuwenhoek* (online) (Springer), 13p. <https://doi.org/10.1007/s10482-021-01602-x>
- Tautz, J. (2008). *The Buzz About Bees. Biology of a Superorganism*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1st ed., 284p. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-78729-7>
- Vamshikrishna, N.; Jamunarani, G. S., & Amruta, M. B. (2020). Caste system and nesting behavior of stingless bees. *Biotica Research Today*, 2(12), 1252-1254. <https://biospub.com/index.php/bioretoday/article/view/605/467>
- Van Veen, J. W.; Sommeijer, M. J., & Meeuwsen, F. (1997). Behavior of drones in *Melipona* (Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux*, 44, 435-447. <https://doi.org/10.1007/s000400050063>
- Van Veen, J. W.; 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>
- Veiga, J. C.; Ruiz, G. R. S., Carvalho-Zilse, G. A.; Menezes, C., & Contrera, F. A. L. (2022). Queens remate despite traumatic mating in stingless bees. *Current Zoology*, 68(1), 81-92. <https://doi.org/10.1093/cz/zoab019>
- Velthuis, H. H. W.; Koedam, D., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2005). The males of *Melipona* and other stingless bees, and their mothers. *Apidologie* 36, 169-185. <https://doi.org/10.1051/apido:2005014>
- Wille, A. (1983). Biology of the stingless bees. *Ann. Rev. Entomol*, 28, 41-64. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.000353>
- Wilson, E. O. (1990). *The Insect Societies*. Cambridge, MA: Harvard University Press, New ed., 560p.
- Wilson, E. O., & Hölldobler, B. (2005). «Eusociality: Origin and Consequences». *PNAS*, 102(38), 13367-13371. <https://doi.org/10.1073/pnas.0505858102>
- Wolowski, M.; Agostini, K.; Rech, A. R.; Varassin, I. G.; Maués, M.; Freitas, L.; Carneiro, L. T.; Bueno, R de O.; Consolaro, H.; Carvalheiro, L.; Saraiva, A. M., & Silva, C. I. da. (2019). *Relatório temático sobre polinização, polinizadores e produção de alimentos no Brasil* [livro eletrônico]. São Carlos, SP: Editora Cubo, 93p. <https://doi.org/10.4322/978-85-60064-83-0>
- Woyke, J. (1997). Expression of body and hair color in three adult castes of the red honeybee *Apis koschevnikovi* von Buttel-Reepen, 1906 in Sabah, Borneo. *Apidologie*, 28, 275-286. <https://doi.org/10.1051/apido:19970504>
- Yadav, S.; Kumar, Y., & Jat, B. L. (2017). Honeybee: Diversity, Castes and Life Cycle. In: Omkar (ed.). *Industrial Entomology*. Springer Nature Singapore Pte Ltd., 1th ed., 5-34. https://doi.org/10.1007/978-981-10-3304-9_2
- Zimble-DeLorenzo, H., & Margulis, S. W. (Eds.). (2021). *Exploring Animal Behavior in Laboratory and Field*. Academic Press, 2nd ed., 494p. <https://doi.org/10.1016/C2019-0-03126-3>