

**INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA DE SÃO
PAULO – CAMPUS BARRETOS**

VITOR GIRARDI DE ASSIS

**REVISÃO BIBLIOGRÁFICA SOBRE INTERAÇÕES ECOLÓGICAS
DE MELIPONÍNEOS (APIDAE: MELIPONINI) DO BRASIL**

BARRETOS

2022

VITOR GIRARDI DE ASSIS

**REVISÃO BIBLIOGRÁFICA SOBRE INTERAÇÕES ECOLÓGICAS DE
MELIPONÍNEOS (APIDAE: MELIPONINI) DO BRASIL**

Trabalho de conclusão de curso,
apresentado como requisito parcial para
obtenção do grau de Licenciado em
Ciências Biológicas, pelo Instituto Federal
de São Paulo – campus Barretos.

Orientadora: Profa. Me. Alessandra Kapp

**BARRETOS
2022**

A848r Assis, Vitor Girardi de
Revisão bibliográfica sobre interações ecológicas de meliponíneos
(Apidae: Meliponini) do Brasil / Vitor Girardi de Assis. – 2022.
46 f. : il. ; 30 cm

Trabalho de conclusão de curso (Licenciatura em Ciências
Biológicas) - Instituto Federal de São Paulo - Campus Barretos,
2022.

Orientação: Profa. Me. Alessandra Kapp

1.Meliponíneos. 2.Ecologia. 3.Interações. I. Título.

658

CDD:

Ficha Catalográfica elaborada pela bibliotecária Juliana Alpino de Sales CRB 8/8764,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

AGRADECIMENTOS

Dedico este trabalho aos meus professores, heróis da nossa história. Aos alunos, amigos e companheiros de toda caminhada. Aos servidores, sempre prontos e gentis na convivência. E à minha família, que me deu o mais importante para que pudesse chegar até aqui, o amor.

RESUMO

Os estudos a respeito da ecologia de meliponíneos tem se mostrado incipiente em todo o mundo. No Brasil, possuímos a maior biodiversidade desse grupo com mais de 300 espécies. O trabalho em questão procura investigar, sintetizar e discutir com base em publicações científicas da área, o conhecimento acerca das interações ecológicas de meliponíneos de ocorrência no Brasil. Afim também de identificar lacunas no conhecimento, propor novos temas de pesquisas e orientar práticas da meliponicultura com base no conhecimento ecológico. As publicações selecionadas foram analisadas com base em 11 critérios em formas de perguntas, visando alcançar o proposto nos objetivos. Por fim, o trabalho foi capaz de sintetizar e discutir os principais casos e aspectos que envolvem a ecologia de meliponíneos neotropicais do Brasil, além de criar um panorama geral dos organismos à eles associados.

Palavras-chaves: Meliponíneos, Ecologia, Interações.

Lista de Ilustrações

Figura 1. Ilustração mostrando a quantidade de gêneros de meliponíneos atualmente descritos e sua distribuição entre áreas de ocorrência	24
Figura 2. Arquiteturas de entrada de diferentes espécies de abelhas-sem-ferrão.....	26
Figura 3. Asa de Jataí (<i>Tetragonisca angustula</i>) e <i>Apis mellifera</i> , onde pode-se observar diferenças na venação	27
Figura 4. Comparação entre pernas traseiras de apini e meliponini, mostrando a ausência de aurícula em meliponíneos.....	28
Figura 5. Possíveis filogenias das abelhas corbiculadas	29
Figura 6. Filogenia da família Apidae com destaque para o clado das abelhas corbiculadas..	30
Figura 7. Besouro da espécie <i>Scotocryptus sp</i> agarrado em cerdas da abelha-sem-ferrão <i>Melipona interrupta triplaris</i>	42
Figura 8. Famílias e gêneros de plantas visitadas por meliponíneos neotropicais	47

Lista de Tabelas

Tabela 1. Acervo de Revisão composto por publicações relacionadas com tema: “Interações Ecológicas de Meliponíneos Neotropicais do Brasil” e sua aplicação no texto.....	16
Tabela 2. Publicações adicionais, seus resumos e áreas de aplicação.	21

Comentado [U1]: Faltam muitas informações... Nas tabelas e gráficos não se colocam legendas e sim títulos que vão acima do material.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	9
2. OBJETIVOS.....	13
2.1 OBJETIVO GERAL.....	13
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	13
3. MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
4. RESULTADOS.....	16
4.1 ACERVO DE REVISÃO.....	16
4.2 CONTEXTUALIZAÇÃO.....	12
4.2.1 MELIPONÍNEOS.....	12
4.2.2 MELIPONÍNEOS NEOTROPICAIS DO BRASIL.....	13
4.2.3 CARACTERÍSTICAS DE GRUPO.....	14
4.2.4 FILOGENIA, EVOLUÇÃO E BIOGEOGRAFIA DE MELIPONÍNEOS NEOTROPICAIS.....	17
4.2.5 AMEAÇAS.....	19
4.2.6 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS DE MELIPONÍNEOS.....	21
4.3 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS – MELIPONÍNEO-ARTRÓPODE.....	29
4.3.1 ABELHAS.....	29
4.3.2 ÁCAROS.....	35
4.3.3 BESOUROS.....	37
4.3.4 FORÍDEOS.....	40
4.3.5 FORMIGAS.....	40
4.3.6 OUTROS ARTRÓPODES.....	41
4.4 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS – MELIPONÍNEO-PLANTA.....	42
4.5 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS – MELIPONÍNEO-MICRO-ORGANISMOS.....	43
5. DISCUSSÃO.....	45
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	50
7. BIBLIOGRAFIA.....	52

Comentado [U2]: Geralmente os objetivos aparecem logo antes dos materiais e métodos. Talvez valha a pena dar sequência à introdução com a contextualização e só depois apresentar os objetivos.
Seria tb bacana vc colocar os subtópicos dos objetivos, já que eles aparecem no texto!

Comentado [U3]: Sugiro que vc funda a discussão aos resultados e que divida este grande tópico em subtópicos.

1. INTRODUÇÃO

As abelhas (Hymenoptera: Apoidea) compõem um grupo animal bastante diverso e abundante, especialmente nos neotrópicos, onde cerca de metade das espécies de abelhas-sem-ferrão (Apidae: Meliponini) estão presentes (GRÜTER, 2020). A tribo Meliponini, que envolve as abelhas nativas do Brasil, tem recebido crescente interesse da ciência, devido às ameaças antrópicas e naturais que sofrem, aos serviços ecossistêmicos que prestam em diferentes biomas e sua ecologia em grande parte desconhecida (GRÜTER, 2020)

Meliponíneos são abelhas eussociais, ou seja, que convivem em sociedades complexas com divisão de trabalho e castas. Uma colônia pode ter sua população dividida em três castas com divisões de tarefas entre elas (MATEUS *et al.*, 2019). Rainhas correspondem à força reprodutiva da colônia, fêmeas grávidas que realizam a postura dos ovos fertilizados (GRÜTER, 2020). Princesas são rainhas ainda virgens, que podem ocupar o lugar de uma rainha já existente ou encontrar outro local para iniciar uma nova colônia (ROUBIK, 2006). As operárias formam a casta com maior divisão de tarefas, sendo a principal e maior força de trabalho da colônia. Atuam em todos os arranjos e reparos da colônia, além de alimentarem as larvas, armazenarem o mel e o pólen e manterem a colônia limpa (MATEUS *et al.*, 2019). As campeiras são operárias mais velhas que cumprem a função de buscar recursos (nectar, pólen e resina) nas plantas (GRÜTER, 2020). Dentre as campeiras, existem as abelhas guardas, cuja função é proteger, sobretudo, a entrada da colônia (ROUBIK, 2006). Abelhas nutrizas acompanham a rainha durante a postura dos ovos, fornecendo o alimento larval para as crias (MATEUS *et al.*, 2019). Por fim, os zangões são os machos, que possuem apenas a função reprodutiva. Não contribuem com a coleta de recursos (forrageio), proteção ou qualquer trabalho dentro da colônia. Alimentam-se diretamente de néctar e são desprovidos de corbículas (ROUBIK, 2006; GRÜTER, 2020) Apesar disso, apresentam um importante papel na genética da colônia.

Desde o nascimento até a morte, as abelhas operárias cumprem diferentes funções dentro da colônia, que variam em função da idade: começam a vida com trabalhos internos e por fim, trabalhos que envolvem estar fora da colônia. A esse fenômeno é dado o nome de polietismo etário (MATEUS *et al.*, 2019).

Além da divisão de trabalho, as interações entre abelhas de uma mesma colônia também contribuem para um alto grau de complexidade social. Esses organismos também estabelecem e mantêm interações com uma grande variedade de organismos dentro e fora das colônias, entre eles plantas, fungos, bactérias, vírus, ácaros, colêmbolos, formigas, outras abelhas, aracnídeos, dípteros, entre outros artrópodes e vertebrados (ROUBIK, 2006). Apesar de toda essa

Comentado [U4]: Todas?

Comentado [U5]: Talvez essa não seja a melhor palavra a ser usada aqui... Talvez importância seja um termo mais adequado.

importância, estudos sobre a ecologia dos meliponíneos ainda se demonstram pouco desenvolvidos no Brasil e no mundo; a primeira obra relevante e realmente aprofundada no assunto é de Paulo Nogueira-Neto, *Vida e Criação de Abelhas Indígenas Sem Ferrão* (1997). Segundo Grüter (2020), apesar de os meliponíneos representarem 70% de todas as abelhas, apenas 6% das pesquisas científicas se concentram nelas. Uma busca rápida em alguns dos mais comuns bancos de dados, evidencia esse cenário. Quando usadas as palavras “Ecology” e “Meliponini”, associadas ao operador “AND”, para os últimos 50 anos, no site do IBICT (Instituto Brasileiro de Informação em Ciência e Tecnologia), encontramos apenas 22 trabalhos.

Indo para outros bancos de dados mais abrangentes, como o portal de periódicos CAPES, utilizando o mesmo operador (AND), com as mesmas palavras-chave (Ecology e Meliponini), para trabalhos publicados nos últimos 20 anos, encontramos 664 publicações. A fim de investigar nichos de publicações mais específicos da área, procuramos por publicações sobre *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811) (Jataí), uma das abelhas neotropicais mais comuns no Brasil, no site do Sistema de Informação Científica Sobre Abelhas Neotropicais, que reúne trabalhos científicos de diferentes bancos de dados para cada espécie de abelha neotropical. Nessa busca encontramos um total de 178 trabalhos relacionados a essa espécie, não necessariamente voltados à sua ecologia.

Por fim, quando analisamos publicações da mesma natureza no Google Acadêmico, encontramos um total de 5.150 publicações. Esses números nos mostram que no melhor dos cenários, a pesquisa científica que ao menos citou ecologia de meliponíneos, sem necessariamente se voltar para ela como tema central, conseguiu produzir 103 trabalhos por ano nos últimos 50 anos. Porém, essas buscas não analisaram os resumos pontualmente, a fim de delimitar quais e quantos trabalhos se voltaram para o tema “Ecologia de Meliponíneos” e seu nível de relevância na área. Caso essa filtragem fosse feita, provavelmente o número de publicações reduziria consideravelmente.

As razões pelo crescente, porém, pouco desenvolvido interesse pelos meliponíneos, tanto no campo da ciência como do mercado, são discutíveis. Cabe a reflexão que, as abelhas do gênero *Apis* foram inicialmente mais estudadas, devido sua capacidade e facilidade de suprirem demandas mercadológicas e econômicas com maior velocidade, considerando a produção anual de seus derivados, como mel, pólen, propolis e rainhas para formação de novas colônias. O que em certa medida, concentrou a atenção nas espécies do gênero.

Por outro lado, em termos de diversidade, os meliponíneos compõem um grupo dezenas de vezes maior do que abelhas da tribo Apini, que exigem diferentes tipos de manejos para diferentes espécies, além dessa prática ser menos padronizada do que para *Apis*. Consequentemente

Comentado [U6]:

Comentado [U7R6]: Seria bem interessante vcs apresentarem algumas das razões para este dado super interessante! Os interesses econômicos e médicos certamente entram nessa métrica, se *Apis mellifera* for a espécie mais estudada...

Comentado [U8]: Faltou o nome do autor e data de descrição

afastando-as da possibilidade de cria-las regionalmente, a fim de fornecerem ou atenderem as demandas mercadológicas e econômicas como as que se impõem para *Apis*.

Definitivamente os meliponíneos estão inseridos em um mercado de produtos apícolas, porém, na visão que me foi possível construir durante esse estudo, ele difere em muitos pontos do comércio apícola, dando características únicas que o faz um comércio “melipônico”, que envolve interesses e demandas exclusivas do grupo. A saber, alguns exemplos que podem ilustrar esse mercado

Apesar de Apini e Meliponini constituírem em grupos de abelhas sociais que produzem e armazenam mel, há uma notável e expressiva diferença entre os meles de meliponíneos e abelhas *Apis*, que vai desde de suas características organolépticas (aroma e sabor), qualidades químicas e medicinais de cada um e a quantidade, sendo que abelhas *Apis* superam os meliponíneos nesse último quesito. O mesmo se aplica para o pólen e o própolis, que apesar de serem semelhantes, possuem profundas diferenças. Aqui chamo a atenção para uma particularidade das abelhas *Apis*. Existe um mercado bastante consolidado de compra e venda de rainhas para formação de novas colônias, onde essas são inceminadas artificialmente. No entanto, essa prática ainda não foi desenvolvida em meliponíneos, isso por que uma característica única do grupo, não permite a inseminação artificial, sendo necessário a presença do macho (zangão) para que a fecundação seja possível.

Outra característica que difere os mercados apícola e melipônico, são os serviços ecossistêmicos prestados pelas abelhas. Apesar de ambos os grupos, Apini e Meliponini, serem essenciais para polinização da maioria das culturas alimentares, existem plantas que são melhor polinizadas por meliponíneos. Por isso, o mercado de polinização que inicialmente se concentrava em *Apis*, recentemente tem se aplicado aos meliponíneos, a fim de aproveitar de seus serviços ecossistêmicos específicos.

O fato de meliponíneos não possuírem ferrão e serem mais, porém não totalmente, inofensivas para o ser humano, devido o comportamento defensivo de algumas espécies, esses são criados como animais de estimação em casas, apartamentos e fazendas, sem qualquer preocupação com acidentes como os observados em *Apis*. Essa prática faz movimentar um comércio de compra e venda de colônias, e conseqüentemente o interesse popular pelas abelhas.

Essas características citadas acima, refletem o interesse científico sobre o grupo, que tem se desenvolvido mais recentemente do que o observado em *Apis*.

Apesar da ciência carecer de trabalhos voltados para a ecologia de meliponíneos, é preciso lembrar da importância ambiental, econômica, cultural e ecológica das abelhas. Conhecer mais profundamente essas interações é sem dúvidas a principal ferramenta que se pode usar para

protegê-las frente a todas as ameaças que vêm sofrendo.

Nesta revisão, focou-se em três principais tipos de interações ecológicas: 1) meliponíneos e plantas, 2) meliponíneos e micro-organismos e 3) meliponíneos e outros artrópodes. Para cada uma dessas categorias, foram selecionados trabalhos que abordavam a ecologia de forma geral e/ou específica.

Sobre interação meliponíneo-planta, o trabalho de Imperatriz-Fonseca (2011) *Checklist de Abelhas e Plantas Melitófilas do Estado de São Paulo, Brasil* - e a revisão dos autores Ramalho, Kleinert-Giovannini e Imperatriz-Fonseca (1990) intitulado *Important bee plants for stingless bees (Melipona e Trigonini) and Africanized honeybee (Apis mellifera, Linnaneus) in neotropical habitats: a review*, foram orientadores, oferecendo informações gerais e referências específicas no assunto.

A respeito das interações meliponíneos-micro-organismos, os trabalhos de Morais, Calaça, Rosa (2013) e De Paula *et al.*, (2020), *Microorganisms Associated with Stingless Bees* e *Stingless bees and microbial interactions*, respectivamente, foram as principais referências, tratando o assunto com abrangência e objetividade.

Quanto à interação meliponíneos-artrópodes, essa sem dúvidas possui o acervo mais extenso dos três. Meliponíneos estão intimamente relacionados à dípteros, formigas, ácaros, besouros, aracnídeos, colêmbolos e outras abelhas (ROUBIK, 2006). É possível citar uma grande variedade dessas interações. A começar pelo parasitismo de princesas de *Melipona scutellaris* (Latreille, 1811) (uruçu nordestina) (WENSELEERS *et al.*, 2011) que invadem colônias da mesma espécie, assumindo a função de rainhas quando expulsas de suas colônias originais. O cleptoparasitismo (pilhagem/roubo de recursos de outras abelhas) de abelhas-limão (*Lestrimellita limao*, Smith, 1863) (BREED; COOK; KRASNEC, 2012) e o parasitismo de forídeos (Diptera), que depositam seus ovos nos potes de pólen e nas células de cria, são exemplos de interações problemáticas para meliponíneos neotropicais (PERUQUETTI; SILVA; DRUMOND, 2012). Ácaros também são comumente associados a meliponíneos, que apesar de contribuírem e se recompensarem com as interações que estabelecem, em alguns casos podem oferecer perigo às colônias (MENEZES *et al.*, 2009).

Além de todo potencial que a melhor compreensão sobre as interações ecológicas dos meliponíneos oferece para a prática da meliponicultura e conservação das espécies, o trabalho aqui apresentado pretende fornecer uma discussão que levante dúvidas, hipóteses e oportunidades de pesquisa para os estudos futuros sobre Ecologia de Meliponíneos Neotropicais.

Motivado por essa demanda, a revisão aqui apresentada se faz importante por ser capaz de incluir diferentes autores em um diálogo mediado pelo tema central de revisão. Fazendo com que

Comentado [U9]: Esse início ficou um pouco estranho pq é a primeira vez na introdução que vc diz ao leitor/a que o trabalho se trata de uma revisão. O restante deste parágrafo e os parágrafos seguintes também estão um pco fora de lugar... Já têm até mesmo cara de resultado...

Comentado [U10]: Autor, data

Comentado [U11]: idem

o conhecimento produzido por cada pesquisador seja posto em discussão de forma sistematizada. A revisão bibliográfica é capaz de instigar as dúvidas, verificar a posição de diferentes autores sobre um mesmo assunto, re-orientar metodologias, propor novos problemas e atualizar o conhecimento, analisando o que foi produzido ao longo do tempo. Por isso, contradições, inovações e descobertas, que são facilmente isoladas, podem ser evidenciadas pelo trabalho do revisor, que pode verificar essas possibilidades e reuni-las em um único documento, facilitando a compreensão e o acesso (ECHER, 2001).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Sintetizar e discutir o conhecimento acerca das interações ecológicas da tribo Meliponini (Hymenoptera: Apidae) de ocorrência no Brasil, oriundo das mais relevantes publicações e contribuições científicas disponíveis.

2.2 Objetivos específicos

- Contextualizar o conhecimento atual sobre meliponíneos;
- Construir um panorama geral do conhecimento atual sobre interações ecológicas dos meliponíneos neotropicais de ocorrência no Brasil;
- Identificar as lacunas nas pesquisas científicas dentro do tema abordado;
- Propor novas linhas de pesquisa e expor dúvidas e hipóteses, que ainda são correntes dentro do assunto “interações ecológicas de meliponíneos neotropicais do Brasil”;
- Relacionar o conhecimento sobre interações ecológicas de meliponíneos e aplicação na meliponicultura.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

A revisão aqui apresentada é de caráter qualitativa e seguiu critérios de seleção de trabalhos e bancos de dados que oferecessem alcance ao tema investigado.

Quatro bancos de dados foram preferencialmente utilizados para alcançar publicações que se dedicavam à “Ecologia de Meliponíneos Neotropicais do Brasil”, e mais especificamente às “Interações Ecológicas de Meliponíneos Neotropicais do Brasil”. Deve-se destacar que esta revisão se ateu às interações ecológicas de meliponíneos neotropicais do Brasil com artrópodes, micro-organismos e plantas apenas, sem incluir vertebrados. As interações entre meliponíneos e

Comentado [U12]: Sua contextualização faz parte dos objetivos, de forma que o tópico inteiro deve pertencer ao tópico dos resultados.

Comentado [U13]: senti falta de vc dizer se delimitou a questão temporal ou não

vertebrados são pouco investigadas e praticamente inexistentes para meliponíneos neotropicais do Brasil.

O banco de dados foi escolhido com base na facilidade de acesso e abrangência para o tema. Ou seja, procurou-se aquele que fosse de acesso público e que indexasse o maior número de revistas científicas das áreas de Ecologia, Entomologia, Zoologia, Evolução e Apidologia.

Em ordem de relevância, considerando o que mais forneceu publicações ou dados que se incluíram nesta revisão, os bancos de dados foram: Periódicos CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), Sistema de Informação Científica Sobre Abelhas Neotropicais, Google Acadêmico e IBICT (Instituto Brasileiro de Informação em Ciência e Tecnologia).

Em todas as buscas por publicações hospedadas nos referidos bancos de dados, foram utilizados os seguintes termos e operadores: Ecology AND Meliponini; Ecology AND Meliponinae; Ecology Interaction AND Meliponini; Ecology Association AND Meliponini; Meliponini AND Microorganism; Meliponini AND Plants; Meliponini AND Arthropods; Meliponini Enemies; Meliponini AND Diseases. Não delimitou-se um período amostral para as publicações, pois o objetivo foi criar um panorama geral dos conhecimentos acerca das interações ecológicas de meliponíneos do Brasil. Portanto, impor essa limitação poderia excluir trabalhos antigos, porém igualmente relevantes para o tema.

Três trabalhos forneceram praticamente toda a base teórica fundamental para aprofundamento no tema. São eles: “Stingless bee nesting biology” (ROUBIK, 2006), “Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution” (GRUTER, 2020) e “Vida e Criação de Abelhas Indígenas Sem Ferrão” (NOGUEIRA-NETO, 1997).

Primeiramente, as três publicações supracitadas foram consultadas a fim de responder às seguintes perguntas: (1) “Quem são as abelhas sem ferrão/meliponíneos/tribo meliponini?”, (2) “Quão diverso é o grupo?”, (3) “Quem são as abelhas neotropicais/meliponíneos do Brasil?”, (4) “Quais suas características morfológicas individuais e de grupo?”, (5) “Qual sua história evolutiva e filogenética?”, (6) “Qual sua origem biogeográfica?”, (7) “Quais as principais ameaças ao grupo?”, (8) “Quais grupos de organismos e tipos de interações estão associadas aos meliponíneos?”. Essas perguntas foram condutoras na construção da contextualização do trabalho, com intuito de oferecer ao leitor uma ideia resumida do que falamos quando nos referimos aos meliponíneos ou abelhas sem ferrão.

O trabalho de Roubik (2006) contribuiu mais precisamente para responder à primeira pergunta, trazendo noções mais superficiais para todas as outras sete. Grüter (2020), pela extensão de seu trabalho, contribuiu de forma mais profunda para todas as questões, sem que se prolongasse muito,

ou fosse muito específico, ao falar de organismos associados aos meliponíneos. Nogueira-Neto (1997), por sua vez, também teve aproveitamento em todos os capítulos, ainda que sua obra não fosse tão atualizada como a de seus colegas.

As questões 5 e 8 necessitaram especialmente de contribuições externas, para que, ao menos, um panorama geral fosse criado. Quanto à diversidade de meliponíneos do Brasil, “The Stingless Bee Fauna In Brazil (Hymenoptera: Apidae)” (PEDRO, 2014) e o Sistema de Informação Científica Sobre Abelhas Neotropicais (2014) forneceram informações importantes, para atingir uma estimativa do número de espécies e gêneros encontrados no Brasil, ou ainda não identificados. Ambas fontes apresentaram pouca ou quase nenhuma divergência de dados, tendo sido úteis neste trabalho. Isso porque, ambos materiais que aqui serviram como fontes de consulta para identificar se uma espécie ocorria ou não no território Brasileiro, utilizaram de metodologias diferentes. Enquanto Pedro (2004) se baseou nos registros da Coleção Entomológica do Prof. JMF Camargo - RPSP (do Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP) e também no Catálogo Moure para espécies de abelhas neotropicais (plataforma digital que incorpora registros de diferentes pesquisadores da área desde 2007 a 2011), o Sistema De Informação Científica Sobre Abelhas Neotropicais indexa não somente as fontes utilizadas por Pedro (2004), como também registros de outras coleções entomológicas do Brasil e das Américas, além de registros independentes de outros bancos dados que estão incorporados à plataforma.

Durante as consultas, as divergências se restringiram a abrangência da área de ocorrência de algumas espécies. Porém, não houve nenhum caso onde uma fonte apontasse para espécie ocorrendo em território nacional, que a outra confrontasse.

A seleção de cada publicação baseou-se em três critérios em formas de perguntas. Sendo que a resposta deveria ser “sim” para todas elas, para se enquadrar no acervo de revisão. São elas: (1) A publicação teve como tema central as interações ecológicas de meliponíneos do Brasil ou apresentou informações relevantes sobre o assunto? (2) A publicação oferece informações importantes que possam ser utilizadas para discutir sobre interações ecológicas de meliponíneos do Brasil, ainda que não os tenham como tema central? (3) A publicação se concentra em pelo menos uma espécie de meliponíneo de ocorrência no Brasil?

Na maioria dos trabalhos analisados a leitura do resumo foi suficiente para responder às três perguntas. O acervo de revisão foi montado tanto com publicações encontradas nos bancos de dados supracitados, como de referências dos trabalhos de Roubik (2006) e Grüter (2020), devido à abrangência de suas publicações e às diferentes fontes que possibilitam com autores importantes da área. Cada publicação passou por um processo de fichamento, que consistiu na leitura e anotação das informações, que contribuíssem de alguma forma para a sintetização do tema de revisão, ou

posterior discussão. Por isso, todo conteúdo deste trabalho, em especial os resultados e discussões, advém das anotações, transcrições, comentários e discussões que compuseram os fichamentos.

4. RESULTADOS

4.1 ACERVO DE REVISÃO

O acervo de revisão totalizou 25 trabalhos que estão apresentado na Tabela 1 com uma explicação da contribuição fornecida para essa revisão.

Tabela 1: Acervo de Revisão composto por publicações relacionadas com tema: “Interações Ecológicas de Meliponíneos Neotropicais do Brasil” e sua aplicação no texto.

Obra	Resumo/Aplicação
ROUBIK, David W. Stingless bee nesting biology. 2006.	Obra de visão geral sobre biologia de meliponíneos, aproveitada em muitos elementos da narrativa. Principalmente na introdução e contextualização. Além de fornecer referências importantes para a formação do acervo de revisão do assunto específico (interações ecológicas).
GRÜTER, Christoph. Stingless Bees. 2020.	Livro bastante utilizado para compor diferentes elementos da narrativa, desde a biologia dos meliponíneos até a história evolutiva e biogeográfica do grupo. Fornecendo também, importantes referências que compuseram o acervo de revisão.
BEZERRA, José Maurício Dias; PERUQUETTI, Rui Carlos; KERR, Warwick Estevam. Adaptive behavior of <i>Scotocryptus melitophilus</i> Reitter (Coleoptera, Leiodidae) to live with its host <i>Melipona quadrifasciata</i> Lepeletier (Hymenoptera, Apidae), 2000.	Trabalho focado no comportamento da espécie <i>Scotocryptus melitophilus</i> (Coleoptera) dentro das colônias de <i>Melipona quadrifasciata</i> (Lepeletier, 1836) e os tipos de associações estabelecidas. Contribuiu principalmente para formação do tópico sobre besouros e meliponíneos.
EICKWORT, George C. Associations of	Publicação voltada para interações entre

mites with social insects, 1990.	ácaros e insetos sociais, entre eles meliponíneos. Contribuiu para definição de algumas interações e forneceu exemplos de alguns casos observados.
BREED, Michael D.; COOK, Chelsea; KRASNEC, Michelle O. Cleptobiosis in social insects, 2012.	Obra importante para definir e fundamentar a cleptobiose, e principalmente, o cleptoparasitismo em insetos sociais. Serviu de base para discutir casos como as interações estabelecidas entre <i>Lestrimellita limao</i> e outros meliponíneos.
SAKAGAMI, Shoichi F.; ROUBIK, David Ward; ZUCCHI, Ronaldo. Ethology of the robber stingless bee, <i>Lestrimellita limao</i> (Hymenoptera: Apidae), 1993.	Principal publicação sobre o hábito cleptoparasita de <i>L. limao</i> . Trazendo grande riqueza de detalhes sobre o comportamento dos alvos e dos agressores antes, durante e depois do ataques. Forneceu importantes informações para discussão sobre manejo de espécies susceptíveis a <i>L. limao</i> .
GRÜTER, C. <i>et al.</i> Warfare in stingless bees. Insectes Sociaux , 2016.	Trabalho que trata sobre interações entre abelhas, tanto meliponíneo-meliponíneo como meliponíneo- <i>Apis</i> . Foi importante para compor a maior parte do tópico sobre interações entre abelhas (resultados). Também forneceu fundamentação para discutir como organismos associados as abelhas podem usa-las como vetores durante as interações. Exemplo: <i>L. limao</i> pode servir de vetor pra algum organismo durante os ataques?
MENEZES, C. <i>et al.</i> Infestation by <i>Pyemotes tritici</i> (Acari, Pyemotidae) causes death of stingless bee colonies (Hymenoptera: Meliponina), 2009.	Publicação que relata o caso de infestação e consequente extermínio de colônias de meliponíneos, causada pela espécie de ácaro, <i>Pyemotes tritici</i> (Lagrèze-Fossat and Montané, 1851). Forneceu importante fundamentação para discussão sobre translocação de colônias, organismos potencialmente perigosos e interações com ácaros.

<p>PERUQUETTI, Rui Carlos; BEZERRA, José Maurício Dias. Inquilinos de abelhas-sem-ferrão (Hymenoptera: Apidae): aspectos da biologia de <i>Scotocryptus melitophilus</i> Reitter, 1881 (Coleoptera: Leiodidae), 2003.</p>	<p>Associado ao trabalho de BEZERRA, José Maurício Dias; PERUQUETTI, Rui Carlos; KERR, Warwick Estevam. Adaptive behavior of <i>Scotocryptus melitophilus</i> Reitter (Coleoptera, Leiodidae) to live with its host <i>Melipona quadrifasciata</i>, ajudou a compor importante parte do tópico que se se dedicou a interação com besouros.</p>
<p>DELFINADO-BAKER, M.; BAKER, Edward W.; FLECHTMANN, C. H. W. <i>Acari domum Meliponinarum brasiliensium</i> habitantes. V. Two new genera and species of Laelapidae (Mesostigmata: Acari) from stingless bee nests, 1984.</p>	<p>Trabalho que relata a descoberta da presença de novas espécies de ácaros residentes de colônias de meliponíneos. Compôs parte do tópico sobre interações com besouros.</p>
<p>KOEDAM, Dirk; APONTE, Olga I. Cepeda; IMPERATRIZ-FONSECA, Vera L. Egg laying and oophagy by reproductive workers in the polygynous stingless bee <i>Melipona bicolor</i> (Hymenoptera, Meliponini). 2007.</p>	<p>Trabalho que descreve a competição entre rainhas e operárias de <i>Melipona bicolor</i> (Lepeletier, 1836). Forneceu importante contexto para construção do capítulo sobre interações com abelhas. Além de fundamentar a discussão sobre o mesmo assunto, comparando-o com o comportamento observado em outras espécies.</p>
<p>SERRA, Raissa Santana. Aspectos morfométricos e comportamentais da oviposição de rainhas e operárias em duas espécies de <i>Scaptotrigona</i> (Hymenoptera, Apidae, Meliponini), 2016.</p>	<p>Dissertação que destaca a competição entre rainhas e operárias de <i>Scaptotrigonas</i>. Juntamente com o trabalho “KOEDAM, Dirk; APONTE, Olga I. Cepeda; IMPERATRIZ-FONSECA, Vera L. Egg laying and oophagy by reproductive workers in the polygynous stingless bee <i>Melipona bicolor</i> (Hymenoptera, Meliponini). 2007.”, ofereceu muitas informações para discussão sobre o assunto, além de compor o tópico sobre interações com abelhas.</p>

ROUBIK, David W.; WHEELER, Quentin D. Flightless beetles and stingless bees: phoresy of scotocryptine beetles (Leiodidae) on their meliponine hosts (Apidae), 1982.	Artigo que trata sobre a o comportamento forético do besouros do gênero <i>Scotocryptus</i> , dialogando diretamente os demais trabalhos que tratam do assunto das associações entre meliponíneos e besouros.
HALCROFT, Megan; SPOONER-HART, Robert; NEUMANN, Peter. Behavioral defense strategies of the stingless bee, <i>Austroplebeia australis</i> , against the small hive beetle, <i>Aethina tumida</i> , 2011.	Artigo que trata do comportamento defensivo do meliponíneo australiano, <i>Austroplebeia australis</i> (Friese, 1898) contra o besouro <i>Aethina tumida</i> (Murray, 1867). Apesar de não se tratar de um meliponíneo neotropical do Brasil, forneceu dados importantes para discussão sobre o perigo oferecido por <i>A. tumida</i> aos nossos meliponíneos, e como lidar com uma possível interação/infestação.
AL TOUFAILIA, Hasan <i>et al.</i> First record of small hive beetle, <i>Aethina tumida</i> Murray, in South America, 2017	Trabalho relatando a primeira aparição de <i>A. tumida</i> na América do Sul. Esse artigo foi importante para recriar a linha temporal de avanço do parasita em nosso território.
BREED, Michael D.; PAGE, Robert E. Intra-and interspecific nestmate recognition in <i>Melipona</i> workers (Hymenoptera: Apidae), 1991.	Publicação que trata sobre interações entre operárias de meliponas. Aplicado no tópico sobre interações com abelhas.
WENSELEERS, Tom <i>et al.</i> Intraspecific queen parasitism in a highly eusocial bee, 2011.	Artigo que trata do comportamento parasita de princesas de <i>Melipona scutellaris</i> , que invadem colônias não orfãs da mesma espécie para se tornarem rainhas. Contribuiu com o tópico sobre interações com abelhas.
CEPEDA-APONTE, Olga Inés; IMPERATRIZ-FONSECA, Vera Lucia; VELTHUIS, Hayo HW. Lesser wax moth <i>Achroia grisella</i> (Fabricius, 1794): first report for stingless bees and new capture method, 2002.	Obra que trata sobre o primeiro relato de larvas de mariposa da espécie <i>Achroia grisella</i> paritando colônias de meliponíneos. Contribuiu para formação da discussão acerca de organismos exóticos e potencialmente perigosos para

	meliponíneos, análogo ao que foi comentado sobre <i>Aethina tumida</i> .
ROUBIK, David W. <i>et al.</i> Sporadic food competition with the African honey bee: projected impact on neotropical social bees, 1986.	Artigo que trata sobre competição de meliponíneos e abelhas exóticas do gênero <i>Apis</i> . O trabalho contribuiu para construção da discussão sobre o assunto, com a principal preocupação que era “quais os impactos possíveis para população de meliponíneos em função do tempo?”
CAMARGO, João MF; PEDRO, Silvia RM. Mutualistic Association between a Tiny Amazonian Stingless Bee and a Wax-Producing Scale Insect1, 2002.	Artigo que fala da interação mutualística entre meliponíneo e uma espécie de hemiptera. Contribuiu para discussão sobre a influência dessa interação sob o mel, o pólen e a microbiota da colônia como todo.
NOGUEIRA NETO, Paulo. Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão, 1997.	Obra de referência em assuntos gerais dos meliponíneos do Brasil.
RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Important bee plants for stingless bees (<i>Melipona</i> and <i>Trigonini</i>) and Africanized honeybees (<i>Apis mellifera</i>) in neotropical habitats: a review, 1990	Obra de principal referência sobre interações de meliponíneos e plantas. Contribuiu para construção da maior parte do tópico das interações meliponíneo-planta.
BROWN, J. Christopher; ALBRECHT, Christian. The effect of tropical deforestation on stingless bees of the genus <i>Melipona</i> (Insecta: Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in central Rondonia, Brazil, 2001.	Artigo que trata dos efeitos do desmatamento sob os meliponíneos, mais especificamente sob <i>Meliponas</i> . Estudo realizado em Rondonia, Brasil. Forneceu dados importantes para discussão sobre ameaças antropicas e como o desflorestamento pode abrir espaço para que meliponíneos possam vir a ter contato com organismos exóticos como <i>Achroria grisella</i> e <i>Aethina tumida</i> .
MORAIS, Paula B.; CALAÇA, Paula S. São Thiago; ROSA, Carlos Augusto.	Obra de principal referência juntamente com “DE PAULA, Gabriela Toninato <i>et al.</i>

Microorganisms associated with stingless bees, 2013.	Stingless bees and microbial interactions, 2020.” sobre interações de microorganismos e meliponíneos.
DE PAULA, Gabriela Toninato <i>et al.</i> Stingless bees and microbial interactions, 2020.	Obra de principal referência juntamente com MORAIS, Paula B.; CALAÇA, Paula S. São Thiago; ROSA, Carlos Augusto. Microorganisms associated with stingless bees, 2013. Onde ambos forneceram referências importantes sobre doenças virais que acometem meliponíneos.

O acervo foi capaz de fornecer à revisão conteúdo suficiente para o que se propôs. Porém, ao longo das análises, observou-se que em muitos pontos seria necessário procurar em outras publicações informações complementares, que tratassem com mais profundidade a questão das interações ecológicas. Com isso, o acervo final de revisão se manteve com 41 publicações, como mostra as adições seguintes na tabela 2.

Comentado [U14]: Isso aqui tb faz parte dos resultados.

Tabela 2: Publicações adicionais, seus resumos e áreas de aplicação.

Obra	Resumo/Aplicação
ALMEIDA, Luciana de Oliveira. Infecção viral em <i>Apis mellifera</i> : detecção molecular, expressão de AmToll-1 e proteoma diferencial, 2011.	Trabalho que trata de doenças virais, que acometem <i>Apis mellifera</i> (e meliponíneos, segundo Grüter, 2020; Moraes, Calaça, Rosa, 2013 e De paula 2020, e suas formas de detecção. Contribuiu para o aprofundamento de duas doenças virais. Vírus da Paralisia Aguda (na sigla em inglês ABVP) e o Vírus da Asa Deformada (DWV).
BONNING, Bryony C. The Dicistroviridae: An emerging family of invertebrate viruses, 2009.	Artigo de caracter complementar ao que se referiu como doenças virais de <i>Apis</i> e meliponíneos. Forneceu dados complementares sobre as características de vírus da família Dicistriviridae, hospedeira de

Comentado [U15]: Mesmas considerações que na 1.

Comentado [U16]: Faltam muitas informações... Nas tabelas e gráficos não se colocam legendas e sim títulos que vão acima do material.

	invertebrados.
BOWEN-WALKER, P. L.; MARTIN, S. J.; GUNN, A. The Transmission of Deformed Wing Virus between Honeybees (<i>Apis mellifera</i> L.) by the Ectoparasitic Mite <i>Varroa jacobsoni</i> Oud, 1999.	Obra que trata dos vetores e meios transmissão do Vírus da Asa Deformada (na sigla em ingles DWV). Contribuiu para complementar o tópico que trata das interações de meliponíneos e micro-organismos, especialmente doenças.
CAMARGO, João MF; PEDRO, Silvia RM. Meliponini neotropicais: o gênero <i>Ptilotrigona</i> Moure (Hymenoptera, Apidae, Apinae), 2004.	Publicação acerca dos hábitos, área de ocorrência e morfologia do gênero <i>Ptilotrigona</i> . Contribuiu com dados da associação do gênero com leveduras do gênero <i>Candida</i> .
CARDINAL, Sophie; DANFORTH, Bryan N. The antiquity and evolutionary history of social behavior in bees, 2011.	Trabalho com foco na história evolutiva das abelhas e seu comportamento social. Forneceu dados importantes para composição do tópico sobre evolução, filogenia e biogeografia de meliponíneos.
CHAGAS, Domitila B. <i>et al.</i> Black queen cell virus and <i>Nosema ceranae</i> coinfection in Africanized honey bees from southern Brazil, 2021.	Artigo que trata a infecção de <i>Apis mellifera</i> pelo Vírus da Realeira Negra. Contribuiu para aprofundamento do tema no tópico sobre esse mesmo assunto (doenças virais).
CONTRERA, FAL; VENTURIERI, G. C. Revisão das interações entre forídeos (Diptera: Phoridae) e abelhas indígenas sem ferrão (Apidae: Meliponini), e técnicas de controle, 2008.	Trabalho sobre uma das mais importantes e preocupantes interações de meliponíneos. O hábito parasita de Forídeos da família Phoridae. Contribuiu com o tópico sobre forídeos no capítulo dos resultados.
DE MIRANDA, Joachim R.; CORDONI, Guido; BUDGE, Giles. The acute bee paralysis virus–Kashmir bee virus–Israeli	Artigo que trata da biologia do Vírus da Paralisia Aguda, que acomete <i>Apis mellifera</i> . Contribuiu no aprofundamento do assunto,

acute paralysis virus complex, 2010.	que se trata também de um doença de meliponíneos.
KLIMOV, P. <i>et al.</i> Bee mite ID: Bee-associated mite genera of the world, 2016.	Plataforma digital que lista as principais espécies e gêneros de ácaros associados a meliponíneos. Serviu de fonte de comparação com outros trabalhos que se dedicavam ao mesmo assunto.
MATEUS, S. <i>et al.</i> Beyond temporal-polyethism: division of labor in the eusocial bee <i>Melipona marginata</i> , 2019.	Artigo que trata da divisão de trabalhos e castas dentro da colônia em função da genética e idade. Serviu para construir a narrativa em cima da história natural do grupo.
NEUMANN, Peter; PETTIS, Jeff S.; SCHÄFER, Marc O. Quo vadis <i>Aethina tumida</i> ? Biology and control of small hive beetles, 2016.	Publicação que trata da biologia e controle de <i>Aethina tumida</i> em <i>Apis mellifera</i> . Contribuiu para discussão sobre organismos potencialmente perigosos para meliponíneos.
NOLL, Fernando B. Behavioral phylogeny of corbiculate Apidae (Hymenoptera; Apinae), with special reference to social behavior, 2002.	Artigo que trata da filogenia de abelhas corbiculadas, das quais os meliponíneos participam. Serviu para fundamentar o tópico sobre evolução e filogenia do grupo.
VIJAYAKUMAR, K.; MUTHURAMAN, M.; JAYARAJ, R. Infestation of <i>Carpoglyphus lactis</i> (Linnaeus) (Acari: Carpglyphidae) on <i>Trigona iridipennis</i> (Apidae: Meliponinae) from India, 2013.	Artigo que relata a relação do ácaro <i>Carpoglyphus lactis</i> (Linnaeus, 1767) e <i>Trigona iridipennis</i> (Smith, 1854). Serviu como base para fundamentar a discussão sobre doenças naturais de <i>Apis</i> que infectam meliponíneos.
VON ZUBEN, L. G. <i>et al.</i> Interspecific chemical communication in raids of the robber bee <i>Lestrimelitta limao</i> , 2016.	Trabalho que trata da comunicação química de <i>Lestrimelitta limao</i> , e como esse fator influência os ataques por elas cometidos. Contribuiu para aprofundamento sobre as interações de meliponíneos e abelhas

sua distribuição entre áreas de ocorrência.

Fonte: Grüter (2020).

4.2.2. MELIPONÍNEOS NEOTROPICAIS DO BRASIL

Dentre todos os países das Américas, o Brasil possui a maior biodiversidade de Abelhas-sem-ferrão. Das 426 espécies neotropicais mencionadas por Grüter (2020), 244 ocorrem no Brasil e mais 89 ainda permanecem sem descrição (PEDRO, 2014).

De modo geral, os neotrópicos concentram cerca de 77% de todas as espécies de meliponíneos do mundo (GRÜTER, 2020). Esses números podem variar, sem muita expressividade, quando comparamos diferentes fontes. Para Grüter (2020), há pelo menos 31 gêneros e 426 espécies de meliponíneos neotropicais. Desse total, Pedro (2014) sustenta que 244 ocorrem no Brasil, já o Sistema de Informação Científica Sobre Abelhas Neotropicais (A.B.E.L.H.A, 2014), que utiliza dados do Catálogo de Abelhas Moure, aponta 219 espécies. Essa diferença se dá devido à metodologia aplicada por cada autor. Enquanto Grüter (2020) e Pedro (2014) baseiam seus dados na revisão de registros de outros autores, o Sistema de Informação Científica Sobre Abelhas Neotropicais compila dados de diferentes bancos de dados, coleções entomológicas e também registros independentes de pesquisadores, meliponicultores e amadores.

Portanto, podemos estimar que os meliponíneos que ocorrem no Brasil correspondem a 51% a 57% de todos os meliponíneos neotropicais, e 39% a 49% do mundo (GRÜTER, 2020; PEDRO, 2014; A.B.E.L.H.A, 2014).

4.2.3. CARACTERÍSTICAS DE GRUPO

As características (sinapomorfias) que unem os meliponíneos em um único grupo (Meliponini), podem ser classificadas em comportamentais, anátomo-morfológicas, reprodutivas, ecológicas e evolutivas.

Dentro das características comportamentais está o fato das colônias de meliponíneos serem perenes. Portanto, não migram ou realizam voos de abandono como as abelhas do gênero *Apis* (NOGUEIRA-NETO, 1997). A cera que compõe praticamente toda a arquitetura da colônia é elaborada com resina vegetal. Além disso, resfriam seus ninhos apenas com o bater das asas, sem usar água (ROUBIK, 2006). As entradas, assim como toda a arquitetura das colônias, podem variar muito entre as espécies, influenciadas por condições ambientais e genéticas. As figuras 2 e 3 representam essas diferenças arquitetônicas das entradas.

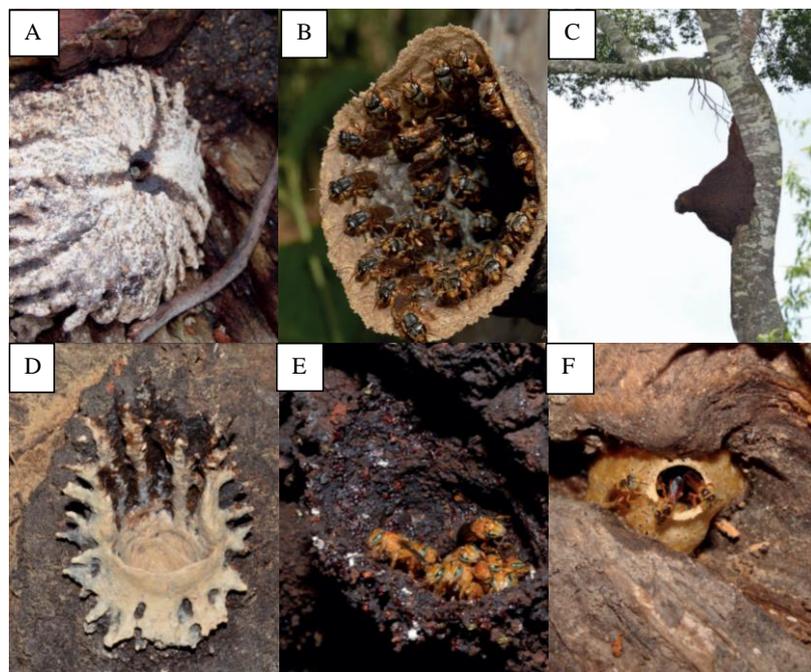


Figura 2. Arquiteturas de entrada de diferentes espécies de abelhas-sem-ferrão: A) Tiúba – *Melipona amazonica*; B) Abelha Canudo – *Scaptotrigona xanthotricha* (Moure, 1950); C) Irapuá, Xupé - *Trigona amazonensis* (Ducke, 1916; D) Cupira – *Partamona gregaria* (Pedro & Camargo, 2003); E) Cupira-Amarela - *Partamona vicina* (Camargo, 1980); F) Jataí – *Tetragonisca angustula*.

Fonte: Costa (2019).

Diferente das abelhas *Apis*, os meliponíneos não possuem ferrão, além de terem uma redução na venação das asas, como mostra a Figura 3. Essa característica está possivelmente associada a uma característica herdada de ancestrais, que possuem tamanhos reduzidos (GRÜTER, 2020).

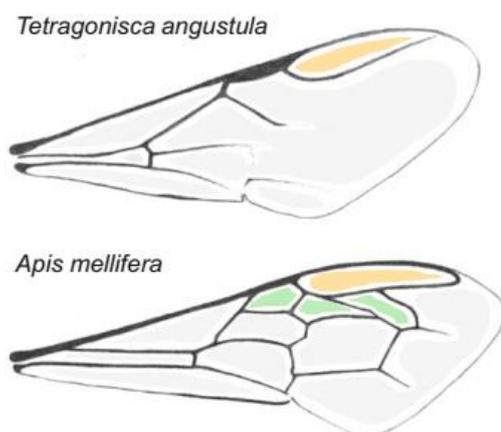


Figura 3. Asa de Jataí (*Tetragonisca angustula*) e *Apis mellifera*, onde pode-se observar diferenças na venação.

Fonte: GRÜTER, 2020.

Cada espécie possui um comportamento de guarda (vigília), que está intimamente relacionado com o formato da entrada da colônia. Por exemplo, a espécie *Scaptotrigona xanthotricha* (Canudo – Figura 2-B) possui um orifício de entrada maior quando comparado com o gênero *Melipona*. (Figura 2-A), o que faz com que um maior número de abelhas vigie e proteja a entrada da colônia.

Dentro das colônias, apesar de haver uma grande variedade arquitetônica, em geral os meliponíneos possuem pelo menos quatro compartimentos (galerias) importantes. São eles: ninho, potes de alimentos (melgueiras), lixeira e entrada (GRÜTER, 2020). Cada uma dessas partes é caracterizada por suas funções dentro das colônias. O ninho está envolto pelo invólucro. O invólucro consiste numa camada de cerume (mistura de cera de abelha e resina vegetal), que protege e climatiza os discos de cria, e alguns potes de alimento reservados para as abelhas jovens, ainda no estágio de ovo e pupa. As melgueiras armazenam todo o alimento de provisão, ou seja, o mel e o pólen excedente, utilizado para alimentar a colônia durante épocas de estiagem, como outono e inverno. A lixeira é um compartimento não muito bem definido em relação a sua localização dentro da colônia. No entanto, costumam ser pequenas e armazenam praticamente todo tipo de excretas das abelhas, além dos resíduos internos da colônia, como por exemplo, abelhas mortas e fezes. Esses resíduos são periodicamente levados para fora pelas operárias.

Como vimos na Figura 2, a entrada é um compartimento muito característico de cada espécie.

Além da parte que fica exposta, a entrada ainda se estende até próximo ao ninho com diversas

galerias, que ajudam na proteção da colônia contra invasores (NOGUEIRA-NETO, 1997).

Quanto às características anátomo-morfológicas, além de não possuírem ferrão funcional e terem a venação das asas reduzida, as rainhas de meliponíneos são incapazes de voar. A esse fenômeno é dado o nome de fisogastría. Após serem fecundadas por um zangão (macho), os ovários se desenvolvem, fazendo com que o abdome fique notavelmente maior e mais pesado, impossibilitando o voo, ainda que possuam asas (ROUBIK, 2006).

Nas operárias, sobretudo nas campeiras, é possível encontrar duas adaptações importantes nas pernas traseiras. O "penicillium" é uma delas, que se caracteriza pelo acúmulo de cerdas na base posterior da tíbia. A ausência de aurícula no basitarso é outra característica que difere os meliponíneos das demais abelhas do grupo das corbiculadas (GRÜTER, 2020). Essas estruturas estão associadas a coleta de pólen e resinas, facilitando a aderência dessas substâncias. A figura 4 mostra a diferença entre pernas traseiras de Meliponini e Apini, onde é possível observar a ausência da aurícula, que se caracteriza por uma proeminência posterior do basitarso, mais precisamente logo abaixo a articulação distal da tíbia.



Figura 4. Comparação entre pernas traseiras de apini e meliponini, mostrando a ausência de aurícula em meliponíneos.

Fonte: adaptado de Krebs (2005) e RASMUSSEN, THOMAS, ENGEL (2017).

4.2.4 FILOGENIA, EVOLUÇÃO E BIOGEOGRAFIA DE MELIPONÍNEOS NEOTROPICAIS.

A tribo Meliponini tem sua origem no Cretáceo (65 Ma) (CARDINAL, DANFORTH, 2011), próximo ao surgimento das abelhas *Bombus* (Bombini), *Apis* (Apini) e *Euglossa* (Euglossini), que juntas formam o grupo monofilético de abelhas corbiculadas (GRÜTER, 2020). No entanto, a filogenia do grupo ainda é incerta, havendo três principais possibilidades - representadas na Figura 4 - que Grüter (2020) reúne em seu livro baseado em Michener (1944) e Noll (2002).

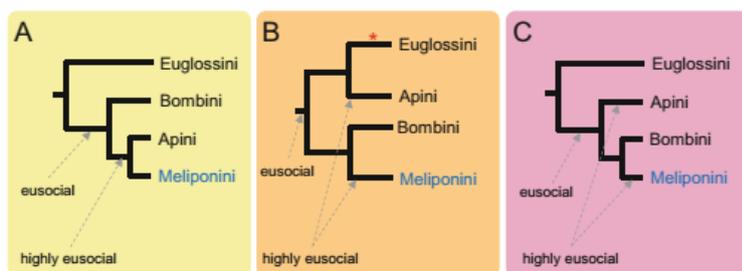


Figura 5: Possíveis filogenias das abelhas corbiculadas.

*Eusocial = Abelhas que vivem em numerosas colônias com divisão de castas (rainhas e operárias).

*highly eusocial = Abelhas altamente sociais, com divisão de castas e funções, colônias perenes ou migratórias, mas obrigatoriamente gregárias.

*Perda da característica social/gregária.

Fonte: Grüter (2020).

Apesar de ainda ser um assunto em debate e haver explicações para cada hipótese, há um ponto em comum. Meliponini está mais distante de Euglossini do que de qualquer outro grupo em todas as possibilidades. Isso porque os estudos que se concentram em caracteres morfológicos e comportamentais sugerem uma proximidade maior entre Meliponini e Apini, onde a característica “altamente sociável” apareceu uma única vez em seu ancestral e se preservou nos dois grupos, com sutis diferenças entre eles (Figura 4-A) (NOLL, 2002). Por outro lado, estudos filogenéticos sugerem que a característica social apareceu independentemente nos dois grupos, com diferentes origens e ancestrais (Figura 4-B,C) (CARDINAL, DANFORTH, 2011).

Segundo Grüter (2020), após análises que combinaram dados fenotípicos e moleculares, o mais provável é que a característica de alta complexidade social tenha surgido independentemente. Sendo a hipótese C (Figura 4-C) provavelmente a mais próxima da filogenia verdadeira dos

meliponíneos.

O registro fóssil mais antigo que se tem de meliponíneos é de uma operária da espécie *Cretotrigona prisca* (extinta), com idade de aproximadamente 70 Ma (GRÜTER, 2020). As características morfológicas, como o abdômen reduzido, por exemplo, indicam que essa espécie já possuía comportamento eussocial com divisões de castas, onde as abelhas rainhas provavelmente cumpriam com a maior parte da reprodução da colônia, análogo ao que vemos nas espécies atuais.

No entanto, estudos mais recentes puderam apurar que o grupo de abelhas corbiculadas, das quais os meliponíneos fazem parte, surgiu há 80 Ma (CARDINAL, DANFORTH, 2011), como ilustra a Figura 5, com a tribo Meliponini e Bombini sendo as mais recentes delas com ~70 Ma (CARDINAL, DANFORTH, 2011).

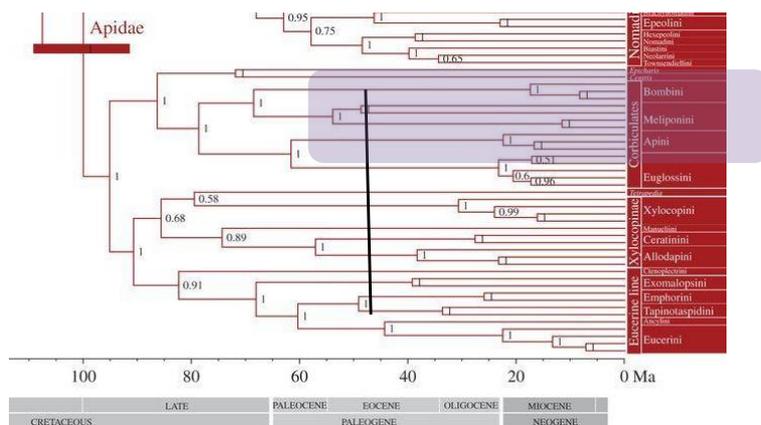


Figura 6: Filogenia da família Apidae com destaque (em roxo) para o clado das abelhas corbiculadas: o ramo que contém as tribos Bombini e Meliponini surgiu há aproximadamente 70Ma.

Fonte: adaptado de Cardinal, Danforth, 2011.

4.2.5. AMEAÇAS

Dentro das principais ameaças que impactam diretamente a sobrevivência das abelhas a nível global, estão os agrotóxicos (LIMA, ROCHA, 2012; CASTILHOS *et al.*, 2019), mudanças climáticas e a redução de seus habitats devido ao desmatamento (BROWN, ALBRECHT, 2001; GRÜTER, 2020.)

Comentado [U17]: essa imagem ficou muito pequena... Não dá para ler os eixos ou os grupos.

Comentado [U18]: Colocar em ordem cronológica

Os agrotóxicos em especial podem causar uma série de distúrbios morfológicos e neurológicos, que comprometem diferentes funções das abelhas. Neonicotinoides e fenipirozol são os agrotóxicos mais comuns que ameaçam a sobrevivência das abelhas, usados em monoculturas de larga escala. Essas classes de venenos podem causar efeitos letais ou subletais tais como comprometer a capacidade de orientação das abelhas, distúrbios comportamentais de irritabilidade, limpeza excessiva, redução na capacidade de detecção de odores, aumento ou diminuição da taxa de substituição de rainhas, distúrbios hormonais e reprodutivos, má formação, mortalidade larval aumentada, entre outros (LIMA, ROCHA, 2012).

Outra ameaça pouco discutida, porém com grande potencial de dispersão entre meliponíneos neotropicais, é o tráfico biológico, que em grande parte é causado pela ação humana (HALCROFT, SPOONER-HART, NEUMANN, 2011) principalmente com a crescente comercialização de espécies alóctones (não pertencentes ao bioma onde são introduzidas) por parte de meliponicultores ou entusiastas das abelhas nativas. Como exemplo dessa ameaça, podemos citar a dispersão de *Aethina tumida* (Coleoptera: Nitidulidae): um besouro forético parasita de abelhas do gênero *Apis*, originário da África subsariana. Ao longo dos anos, *A. tumida* começou a ser avistado em ninhos de meliponíneos na Austrália, África e América do Norte (HALCROFT, SPOONER-HART, NEUMANN, 2011; NEUMANN, PETTIS, SCHÄFER, 2016) e ficou conhecido como uma praga para apicultura. Em *Apis* sp., *A. tumida* é causador da Aethinose, uma degradação generalizada das colônias que compromete os ovos, as larvas, as abelhas adultas e todo alimento provisionado. Os besouros abrem buracos nas células de crias, esvaziando o alimento larval e conseqüentemente matando as larvas. Ao se deslocarem por dentro das colônias, defecam no mel e no pólen, que ao serem contaminados, fermentam e se tornam espumados e impróprios para o consumo das abelhas. Por fim, quando os alimentos armazenados começam a faltar, *A. tumida* pode se alimentar das larvas das abelhas. Tudo isso faz com que as colônias rapidamente executem um voo de abandono, à procura de outro lugar para nidificar. O mesmo não ocorre com meliponíneos, pois suas colônias são perenes e as rainhas incapazes de voar (NEUMANN, PETTIS, SCHÄFER, 2016).

Dentro dos trabalhos aqui analisados, não foram encontrados relatos desse besouro presente em colônias de meliponíneos no Brasil. O primeiro relato de *A. tumida* no Brasil data de março de 2015 (AL TOUFAILIA *et al.*, 2017) em colônias de *Apis mellifera* no município de Piracicaba – SP. Na ocasião, colônias de meliponíneos estavam próximas, mas não foram contaminadas. No entanto, seu histórico de adaptação a novos hospedeiros é preocupante para os meliponíneos neotropicais da América do Sul.

Estudos mostraram que a dispersão de *A. tumida*, bem como a invasão das colônias por novos

Comentado [U19]: É mesmo esse o termo que vc quis usar? Vc não está se referindo à introdução de espécies exóticas?

hospedeiros, está relacionada ao tráfico de colônias e à falta de hospedeiros naturais (HALCROFT, SPOONER-HART, NEUMANN, 2011). Colônias de *Austroplebeia australis*, meliponídeo original da Austrália, tem sido vistas parasitadas por *A. Tumida*. A espécie tem demonstrado comportamento bastante eficiente na remoção dos besouros da colônia, removendo até 97% dos besouros adultos, ovos e larvas (HALCROFT, SPOONER-HART, NEUMANN, 2011). A abelha apresenta diferentes comportamentos de acordo com o estágio de desenvolvimento dos besouros. No estágio de ovo ou larva, *A. australis* os cobre com resina. Em besouros adultos a resposta é mais agressiva, atacando-os em pequenos grupos de abelhas, colando resina e levando-os para fora da colônia. Simultaneamente, operárias fortificam as colônias fechando frestas com resina e cera, além de aumentarem o número de guardas na entrada (HALCROFT, SPOONER-HART, NEUMANN, 2011).

A exemplo do que foi citado com *A. tumida*, sobre parasitas atacam espécies que não são seus hospedeiros originais, Cepeda-Aponte, Imperatriz-Fonseca e Velthius (2002), destacam que *Galleria melonella* (Lepidoptera: Pyralidae) e *Achroia grisella* (Lepidoptera: Pyralidae) eram parasitas exclusivos de *Apis mellifera*, conhecidos desde 1938. Porém, em 1997, Nogueira-Neto (1997) relatou *G. melonella* parasitando ninhos de meliponíneos no Brasil, e as autoras, em 2002, escreveram sobre larvas e indivíduos adultos de *A. grisella*, também em colônias de meliponíneos neotropicais.

4.2.6. INTERAÇÕES ECOLÓGICAS DE MELIPONÍNEOS

Os meliponíneos estabelecem diferentes tipos de interações com outros organismos. Essas interações envolvem plantas, fungos, bactérias, vírus, ácaros, colêmbolos, formigas, outras abelhas, aracnídeos, dípteros entre outros artrópodes e vertebrados. As interações podem ser benéficas, neutras ou nocivas. Há casos de inquilinismo, forésia (forma de dispersão que usa outro organismo como vetor, comum em besouros) (PERUQUETTI, BEZERRA, 2003), predação, parasitismo (CONTRERA, VENTURIERI, 2008; BREED, COOK, KRASNEC, 2012), canibalismo (KOEDAM, APONTE, IMPERATRIZ-FONSECA, 2007) e mutualismo (CAMARGO, PEDRO, 2002).

No grupo dos micro-organismos, bactérias e fungos também estão intimamente associados aos alimentos provisionados (mel e pólen), auxiliando na maturação, fermentação e nutrição das abelhas (MORAIS, CALAÇA, ROSA, 2013; DE PAULA *et al.*, 2020). Vírus são alguns causadores de doenças, como Vírus da Paralisia Aguda (ABPV na sigla em inglês), Vírus de Deformação das Asas (DWV) e Vírus da Realeira Negra (BQCV).

Aracnídeos da família *Ricinulidae* e alguns pseudoescopiões também possuem associações com meliponíneos no Panamá (*Trigona fulviventrís*, Guérin, 1844) e na Colômbia (*Melipona* sp.) (ROUBIK, 2006; KISTNER, 1982).

Roubik (2006) relata que pelo menos três gêneros (*Paracyphoderus*, *Cyphoderus* e *Pseudocyphoderus*) de colêmbolos da família *Cyphoderidae* estão comumente associados a espécies de Meliponas e Partamonas, devido a uma relação de mutualismo, onde os colêmbolos se alimentam de fungos, além de se beneficiarem do abrigo e da oferta de alimentos, que geralmente estão associados aos resíduos fecais da colônia. Porém, segundo o que foi revisado neste contexto, essa relação é pouco investigada para espécies de meliponíneos que ocorrem no Brasil.

Mesmo o ferrão sendo uma poderosa arma de defesa, na ausência dele, surgiram outras características que serviram para proteção dos meliponíneos. Mandíbulas mais fortes que auxiliam na hora de imobilizar invasores ou predadores, secreção de ácidos e odores como é caso de *Oxytrigona tataira* (Smith, 1863), capaz de secretar ácido fórmico pelas glândulas mandibulares, o que naturalmente repele possíveis inimigos, e *Lestrimelitta limao*, capaz de exalar cheiros fortes com aroma cítrico, que afastam outras abelhas e predadores (SAKAGAMI, ROUBIK, ZUCCHI, 1993; GRÜTER *et al.*, 2016)

Por fim, podemos citar uma estratégia muito comum em *Tetragonisca angustula*, que consiste em colar resina em invasores, geralmente em uma textura muito mais pegajosa do que aquela usada para construir a colônia, imobilizando ou até impedindo a progressão deles dentro da colônia (GRÜTER, 2020).

4.3 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS MELIPONÍNEO-ARTRÓPODE

4.3.1 ABELHAS

Os neotrópicos, em especial o Brasil, reúnem a maior biodiversidade de meliponíneos do mundo. Por isso, é natural que parte das interações ecológicas se estabeleça entre espécies desse mesmo grupo. Diferentes autores relatam diferentes tipos dessas interações entre espécies de meliponíneos, mas também com abelhas do gênero *Apis*, principalmente quando relacionado à competição de recursos.

No contexto das interações entre meliponíneos, talvez a mais comum e conhecida é o comportamento cleptoparasita de Abelha Limão (*Lestrimelitta limao*). O cleptoparasitismo é caracterizado pelo roubo de recursos de uma espécie sobre outra. Roubik (2006) sugere que o comportamento cleptoparasita de *L. limao* pode agir sobre a dispersão de outros meliponíneos, de modo a limitar esse fenômeno, devido à reação que causa em outras espécies, afugentando-as com

a liberação de odores que causam irritabilidade e alerta. Colônias de *L. limao* costumam estar isoladas, devido à sinalização química que emitem, impedindo que as proximidades de suas colônias sejam nidificadas. Alinhada a essa ideia, a influência de *L. limao* sob o comportamento de nidificação de outros meliponíneos, sobretudo em áreas fragmentadas, onde recursos para instalação de novas colônias são muito limitados, pode ser ainda mais dramático, devido não só ao limite de recursos, mas de espaço. Portanto, meliponíneos tendem a evitar novas colônias em locais próximos a colônias de *L. limao*. Esse reconhecimento está provavelmente associado aos sinais químicos emitidos pelas glândulas mandibulares e labiais de *L. limao*. (SAKAGAMI, ROUBIK, ZUCCHI, 1993; ROUBIK, 2006; BREED, COOK, KRASNEC, 2012; VON ZUBEN, 2016).

Além dos roubos de *L. limao* poderem prejudicar a sobrevivência das colônias, abelhas Limão também podem cumprir com a função de vetores, transportando microorganismos e outros artrópodes entre colônias de meliponíneos (BREED, COOK, KRASNEC, 2012; GRÜTER, *et al.*, 2016). Esse comportamento pode resultar em um relevante perigo para meliponíneos e abelhas *Apis mellifera*, tendo vista que *L. limao* é bastante generalista, capaz de parasitar colônias de diferentes espécies (GRÜTER *et al.*, 2016). Conforme Sakagami, Roubik e Zucchi (1993) observaram, *L. limao* apresentou esse comportamento em pelo menos 39 espécies de meliponíneos neotropicais, divididos entre Brasil e Panamá, inclusive em colônias das mesma espécie e ninhos de *A. mellifera*. O mesmo estudo observou que em São Paulo (Ribeirão Preto), 16 espécies de meliponíneos, além de abelhas *A. mellifera*, sofrem ataques de *L. limao* durante o período de estiagem, que vai de junho a agosto para região Sudeste.

O fato dos ataques ocorrerem mais intensamente durante o outono e o inverno pode estar relacionado com uma combinação de fatores, que envolvem o enfraquecimento das colônias durante os meses mais frios do ano, devido à baixa disponibilidade de recursos (néctar e pólen), números de abelhas reduzido por causa da diapausa reprodutiva da rainha (baixa ovipostura) e melgueiras com estoques cheios da primavera e verão (SAKAGAMI, ROUBIK, ZUCCHI, 1993; GRÜTER *et al.*, 2016).

Para colônias da espécie *Plebeia droryana* (Friese, 1900), foi possível observar que atividade de saqueamento de *L. limao*, leva em média 50 min. Iniciando no fim da tarde, por volta das 16h30min, devido à menor atividade de abelhas guardas. Começa com um grande volume de abelhas saqueadoras (+70) invadindo a colônia. Durante os primeiros 20 min, os números de abelhas saqueadoras decaem exponencialmente, mantendo uma tendência de estabilidade pelos próximos 30 min, com menos de 10 abelhas permanecendo no ataque (SAKAGAMI, ROUBIK, ZUCCHI, 1993).

O estudo de Sakagami, Roubik e Zucchi (1993) também permitiu concluir que diferentes gêneros de meliponíneos respondem distintamente aos ataques de *L. limao*, sendo uns mais e outros menos tolerantes, com base na agressividade empregada pela colônia alvo, duração do ataque, danos causados e o número de abelhas que conseguiram ou não invadir as colônias. Os gêneros *Plebeia* e *Melipona* foram os que demonstraram maior tolerância ou ofereceram menos resistência aos ataques de *L. limão*, enquanto *Nannotrigona* apresentou tolerância intermediária, repelindo os ataques agressivamente, com algumas abelhas mortas. Por fim, *Scaptotrigona* foi a menos tolerante, apresentando forte resistência e matando um grande número de abelhas saqueadoras, ainda que fosse o principal alvo de *L. limao* (SAKAGAMI, ROUBIK, ZUCCHI, 1993).

De modo geral, o comportamento cleptoparasita de *L. limao* está associado ao fato dessa espécie não recolher seus recursos (pólen e néctar) das flores. Abelhas saqueadoras *Lestrimellita* sp e *Cleptotrigona* sp não possuem corbículas, sendo os únicos meliponíneos com essa característica (SAKAGAMI, ROUBIK, ZUCCHI, 1993; BREED, COOK, KRASNEC, 2012).

Ao saquear as colônias, *L. limao* procura recolher a maior quantidade de mel e pólen possível. Tudo é armazenado no papo (vesícula melífera) devido a ausência das corbículas. Outro recurso saqueado, que em certa medida é o motivo principal que leva as colônias a definharem, é o provisionamento das larvas. Esse alimento é depositado pelas operárias dentro das células de cria, junto com os ovos. Durante o ataque, operárias de *L. limao* são capazes de abrir as células e consumirem o alimento larval, além dos ovos e larvas, fazendo com que a natalidade da colônia atacada caia drasticamente (SAKAGAMI, ROUBIK, ZUCCHI, 1993; GRÜTER *et al.*, 2016).

Os trabalhos de Grüter *et al.* (2016) e Sakagami, Roubik e Zucchi (1993) contribuem para entendermos como os enxames de *L. limao* se organizam antes, durante e depois dos ataques. Precede ao ataque uma ronda realizada por operárias, também chamadas de drones, envolta das colônias alvos. Pouco se sabe sobre a verdadeira função dessa primeira aproximação, mas propõe-se que pode ter relação com a identificação de condições para seguirem com o ataque ou mesmo de dispersar as abelhas guardas que vigiam a entrada da colônia. Em seguida, um pequeno grupo inicia a invasão, abrindo espaço para uma forte massa de abelhas soldados e batedores (abelhas operárias especializadas em pilhagem e confronto corpo-a-corpo). Curiosamente, as operárias de *L. limao* podem construir rapidamente uma nova entrada para a colônia atacada, assumindo a função de guardas até o fim do saque, impedindo que as abelhas campeiras que estão voltando para colônia se unam à força de resistência. A comunicação que coordena o ataque provavelmente é mediada por sinais químicos (feromônios) secretados pelas glândulas mandibulares e labiais de *L. limao*, que emitem forte odor cítrico. Essa estratégia pode estar relacionada com a interrupção

da comunicação das abelhas atacadas, ao invés de atrair mais abelhas saqueadoras.

Em *Friesiometitta varia* (Lepelletier, 1836) foi possível observar que os feromônios secretados pelas glândulas labiais de *L. limao* impediam que respondessem agressivamente contra o ataque, enquanto que os feromônios das glândulas mandibulares não causavam o mesmo efeito.

Sobre a seleção de colônias por *Lestrimellita* sp, Grüter *et al.* (2016) explica que variáveis como meles com maior concentração de açúcares e a estação do ano (sendo mais comum no inverno) são fatores que podem favorecer o ataque de saqueadores. No entanto, o autor destaca que algumas situações podem oferecer ainda mais complexidade para entendermos como essas variáveis afetam definitivamente as escolhas de *L. limao*. No Panamá, *Scaptotrigona pectoralis* (Dalla Torre, 1896) é frequentemente atacada por *Lestrimellita danuncia* (Oliveira & Marchi, 2005), oferecendo pouca resistência. Porém, no México, a mesma espécie apresenta comportamento agressivo, conseguindo repelir os ataques eventualmente.

Ao selecionar a colônia a ser pilhada, *Lestrimellita* sp., tem basicamente duas opções: colônias fortes (6 mil a 11 mil operárias) ou colônias fracas (4 mil a 10 mil operárias). Estudos mostraram que há uma sutil preferência por saquear colônias fortes, ainda que o risco seja maior para os saqueadores (GRÜTER *et al.*, 2016). Essa diferença pode estar relacionada com quantidade e qualidade do alimento armazenado. Colônias maiores provisionam maiores quantidades de alimento durante a primavera e o verão. Tornando os ataques no outono e inverno mais frequentes.

Partamona ferreirai (Camargo & Pedro, 2003) apresenta um comportamento bastante interessante quando atacada por *Lestrimellita rufa* (Friese, 1903). A fim de impedir a chegada dos saqueadores no ninho, *P. ferreirai* é capaz de desviar os invasores para um falso ninho, modificando as galerias internas, enquanto selam as entradas dos discos de cria e as melgueiras. Essa estratégia não é capaz de evitar completamente o ataque, mas sim de mitigar os danos (GRÜTER *et al.*, 2016).

Algumas espécies possuem diferentes estratégias para repelir ou resistir aos ataques de *Lestrimellita* sp. Meliponas foram vistas utilizando bolas de barro e resinas para bloquearem as entradas. *Tetragonisca angustula* e *Friesiometitta varia* utilizam resinas pegajosas próprias para defesa da colônia. Essas espécies colam a resina no corpo dos invasores, impedindo a progressão dentro da colônia ou a entrada (GRÜTER, 2020)

As abelhas guardas também utilizam feromônios de alerta para mobilizarem mais abelhas a protegerem a entrada da colônia (GRÜTER *et al.*, 2016). Em regiões onde há endemismo de *Lestrimellita*, as abelhas guardas são produzidas em maior número, o que significa uma pressão seletiva agindo sob a prole de outras espécies (GRÜTER *et al.*, 2016).

Todas as espécies dos gêneros *Lestrimellita* (22 espécies) e *Cleptotrigona* (1 espécie):

Cleptotrigona cubiceps, Friese, 1912) apresentam comportamento cleptoparasita obrigatório, tendo todas as adaptações morfológicas e comportamentais para esse tipo de hábito (GRÜTER *et al.*, 2016). No entanto, algumas outras espécies também podem apresentar comportamento cleptoparasita facultativo (GRÜTER *et al.*, 2016). Ainda que as condições e fatores que as levam a apresentar esse comportamento estejam completamente elucidados, é sabido que Meliponas, Scapotrigonas, Oxitrigonas, *Trigona hyalinata* (Lepeletier, 1836), *Tetragonula hockingsi* (Cockerell, 1929) e *Tetragonisca angustula* podem apresentar comportamentos cleptoparasitas em condições específicas (GRÜTER *et al.*, 2016).

Grüter *et al.* (2016) observou a relação entre o tamanho da espécie e os ataques sofridos ou deferidos. Segundo o autor, pelo menos 61% dos ataques correspondiam a abelhas menores atacando colônias de abelhas maiores. Por exemplo, *L. limao* saqueando *Melipona rufiventris* (Lepeletier, 1836) e *Apis mellifera*, ou *Tetragonisca angustula* saqueando *Melipona eburnea* (Friese, 1900). No entanto, as espécies saqueadoras facultativas parecem não causar os mesmos danos que *Lestrimellita* sp., sendo os ataques de menor proporção, duração e não afetam a prole.

As interações de *Lestrimellita* sp., e outros meliponíneos configuram casos de relação interespecífica. Koedam, Aponte e Imperatriz-Fonseca (2007) observaram o conflito reprodutivo entre rainhas e operárias de *Melipona bicolor*, um exemplo de relação intraespecífica. Segundo os autores, há uma competição entre rainhas e operárias, que se caracteriza pela seleção de ovos por meio de oofagia ou larvofagia (formas de canibalismo). As operárias depositam seus ovos, haplóides, que dão origem aos zangões (machos) nas mesmas células escolhidas pela rainha e em alguns casos comem os ovos da rainha e trocam pelos seus. Porém, as operárias também realizam a troca dos ovos de outras operárias. Segundo os autores, esse comportamento pode beneficiar a colônia, pois se o canibalismo fosse prevalente para os ovos da rainha, a proporção de machos poderia ser maior do que de fêmeas, o que significaria o enfraquecimento da colônia, visto que machos não cumprem com as mesmas funções que as operárias.

Para *M. bicolor* de 27% a 87% dos machos são filhos de operárias, enquanto que toda a prole fêmea é de origem da rainha, ou seja, poucos ovos postos pela rainha são não fecundados (KOEDAM; APONTE; IMPERATRIZ-FONSECA, 2007).

Koedam, Aponte e Imperatriz-Fonseca (2007), ainda destaca que o conflito entre operárias e rainhas se dá devido a seleção de parentesco. Enquanto operárias preferem preservar seus filhos e sobrinhas, ao invés de irmãos, as rainhas investem mais nos filhos do que nos netos. A seleção é realizada principalmente por oofagia, porém, menos de 1% dos casos corresponderam a larvofagia de operárias contra larvas de ovos da rainha.

Similar ao que foi visto em *M. bicolor*, em *Scaptotrigona postica* (Latreille, 1807) e *S.*

xanthotricha o conflito entre operárias e rainhas marcada pela seleção de parentesco possui algumas diferenças. Por exemplo, o hábito larvofágico em *Scaptotrigona* sp., é predominante, enquanto que em *M. bicolor* prevalece a oofagia, além dos machos de *Scaptotrigonas* descenderam da rainha ao invés das operárias (SERRA, 2016).

Wenseleers *et al* (2011) descreve outro curioso o comportamento parasita intraespecífico em princesas de *Melipona scutellaris*. A enxameação é o único mecanismo de dispersão de novas colônias de meliponíneos. Consiste na liberação de uma princesa (rainha não fecundada) e algumas operárias, que ao encontrarem um novo local para construírem a colônia, iniciam os primeiros trabalhos de inspeção e construção das galerias. Iniciando pela entrada da colônia (ROUBIK, 2006; NOGUEIRA-NETO, 1997; GRÜTER, 2020). No entanto, algumas espécies de *Meliponas* liberam suas princesas e ao invés de encontrarem um novo local para nidificar, invadem outras colônias da mesma espécie com rainhas funcionais, assumindo também a função de rainhas após serem fecundadas (WENSELEERS *et al.*, 2011). Esse comportamento pode estar relacionado com o fato de as rainhas de *Meliponas* serem produzidas por determinação genética, sendo que 5% a 25% da prole é de princesas viáveis (GRÜTER, 2020; WENSELEERS *et al.*, 2011). Devido a alta produção de rainhas, dificilmente todas as princesas fundam novas colônias, o que, além do hábito parasita, faz com que colônias de *Meliponas* possam ter até três rainhas funcionais, sendo uma sempre mais ativa do que a outra (WENSELEERS *et al.*, 2011). Segundo Wenseleers *et al* (2011), o parasitismo social de princesas de *M. scutellaris* ocorreu em 25% das colônias observadas, o que demonstra um comportamento bastante consolidado na espécie.

O meliponíneos também possuem interações com *Apis*, introduzidas no Brasil em 1839 (NOGUEIRA-NETO, 1997). Roubik *et al.* (1986) apontou haver uma sobreposição do forrageio de *Apis mellifera* sobre meliponíneos neotropicais, trazendo dificuldades para que essas últimas consigam ter acesso à qualidade e quantidades necessárias de recursos. No estudo, o autor demonstra que pelo menos 12 espécies de meliponíneos neotropicais, sendo quatro de ocorrência no Brasil, *Trigona dorsalis* (Cockerell, 1915), *Melipona compressipes* (Fabricius, 1804), *Melipona fuliginosa* (Lepelletier, 1836) e *Trigona testaseicornis* (Schwarz, 1938) (PEDRO, 2014; A.B.E.L.H.A., 2014) tiveram redução na atividade de forrageio, obtendo menos recursos quando havia a presença de *A. mellifera*. A capacidade de obter pólen e néctar chegou a ser 200x maior para *A. mellifera* do que para as nativas, pois eram capazes de transportar 3x mais do que uma nativa de tamanho similar.

No entanto, quando meliponíneos disputam recursos, como acontece com o caso da interferência de *A. mellifera*, procuram por outras espécies menos visitadas ou prediletas, além de ampliar sua zona de forrageio, mesmo que *A. mellifera* possa forragear áreas dez vezes mais

amplas (ROUBIK *et al.*, 1986).

Roubik *et al.* (1986) afirma que, nos estudos citados, apesar da competição imposta por *A. Mellifera*, as colônias eram capazes de manter seus níveis de saúde estáveis, ainda que esse não tenha sido o foco do experimento. Porém, se considerarmos locais mais fragmentados, degradados ou com baixa diversidade de espécies melitófilas, as consequências podem ser mais severas.

4.3.2 ÁCAROS

Ácaros estão entre os artrópodes mais comuns encontrados em colônias de meliponíneos. Apresentam diferentes tipos de interações, podendo ser mutualísticas, comensais, de predação ou parasíticas. Pelo menos 28 gêneros de ácaros estão obrigatoriamente associados a meliponíneos (EICKWORT, 1990). Quanto aos meliponíneos neotropicais, em grande parte, os ácaros são micófagos (alimentam-se de fungos), estabelecendo interações de mutualismo e comensalismo, tais como *Neotydeolus*, *Macrocheles*, *Tyrophagus*, *Trigonholaspis* e *Hemileius*. Enquanto outros, aparentemente menos numerosos, alimentam-se de pólen, como *Pyemotes*, *Lasioseius*, *Glycyphagus*, *Neocypholaelaps* e *Tyroglyphus* (ROUBIK, 2006). No entanto, há relatos de infestações de *Pyemotes tritici* (Arachnida: Acari) agindo como parasitas ou predadores, se alimentado de hemolinfa das abelhas em colônias de *Tetragonisca angustula* e *Friesiomelitta varia* (MENEZES *et al.*, 2009),

Segundo Eickwort (1990), os estudos a respeito das interações estabelecidas entre ácaros e meliponíneos evoluíram de formas diferentes em relação a meliponíneos neotropicais, afrotropicais e indo-malaios/austro-tropicais. A maioria das publicações a respeito dessa associação possuem lacunas no conhecimento, principalmente no que diz respeito ao risco oferecido pela presença dos ácaros, o tipo de interação estabelecida e o ciclo de vida dos ácaros (DELFINADO-BAKER *et al.*, 1984; EICKWORT, 1990; MENEZES *et al.*, 2009; KLIMOV *et al.*, 2016).

Infestações de *Carpoglyphus lactis* (Acari: Astigmata) causaram a destruição de diversas colônias de *Apis* e pelo menos uma colônia de meliponíneo na Índia (KLIMOV *et al.*, 2016; VIJAYAKUMAR, MUTHURAMAN, JAYARAJ, 2013). Nas abelhas *Apis*, *C. lactis* agiu principalmente no provisionamento das larvas, consumindo o alimento (pólen e mel) e destruindo as células da cria, o que fez com que as colônias definhassem em poucos dias (KLIMOV *et al.*, 2016).

Em meliponíneos asiáticos, apenas uma colônia de *Tetragonula iridipennis* foi atacada e definiu dentro de um mês após a infestação generalizada de *C. lactis*. A proliferação iniciou no

provisionamento das larvas, similar ao ocorrido em *Apis*, espalhando rapidamente para células de cria. Uma vez que o alimento larval foi consumido pelos ácaros, a rainha mudou seu local de postura. No entanto, ainda que houvessem operárias e a rainha fisogástrica, a colônia veio a definhar provavelmente de fome e baixa natalidade (VIJAYAKUMAR, MUTHURAMAN, JAYARAJ, 2013).

Apesar do relato de infestação de *C. lactis* em colônia de *T. iridipennis* não se trata de uma associação envolvendo meliponíneo neotropical de ocorrência no Brasil, serve de exemplo para destacar que, muitos organismos associados à meliponíneos e abelhas em geral, demonstram uma ampla plasticidade de comportamentos e interações. O que lhes confere vantagens de dispersão e reprodução, oferecendo riscos para as demais espécies de meliponíneos.

Diferente do que ocorre com *P. tritici* e *C. lactis*, o gênero *Spadiseius* (Acari: Melicharidae) está exclusivamente associado à meliponíneos neotropicais, mas não aos seus ninhos. Isso porque, a interação de *Spadiseius* sp., com abelhas, besouros e até morcegos, se resume em forésia. Ou seja, as abelhas apenas os auxiliam na dispersão, servindo de “carona” para os ácaros se deslocarem por distâncias maiores (KLIMOV *et al.*, 2016). No entanto, ainda não está claro em que situação ou estágio da vida esses ácaros entram em contato com os animais que os dispersam.

Klimov *et al.* (2006) relata que os ácaros do gênero *Bisternalis* (Mesostigmata: Laelapidae) e *Eumellitiphis* (Mesostigmata: Laelapidae) estão presentes de forma permanente em colônias neotropicais de *Lestrimelitta*, *Trigona*, *Melipona* e *Partamona*. Esse relato é restrito a respeito da dispersão ou do tipo de interação estabelecida com meliponíneos, indicando apenas que as formas adultas e imaturas estão presentes nas colônias.

Em *Melipona fasciculata* é possível encontrar *Hunteria brasiliensis* (Baker and Flechtmann, 1984) (Mesostigmata: Laelapidae) estabelecendo interações de comensalismo e mutualismo, alimentando-se de pequenos artrópodes, resíduos fecais e abelhas mortas. Todos os estágios estão presentes dentro das colônias, apesar de não haver registros sobre seu modo de dispersão (KLIMOV *et al.*, 2016).

Hypoaspis sp., (Mesostigmata: Laelapidae) é outro gênero encontrado em ninhos de meliponíneos neotropicais, que possui informações inconclusivas sobre sua biologia. Klimov *et al.* (2016) sugere apenas que, em colônias de meliponíneos, esses ácaros provavelmente se alimentam de outros artrópodes e que fêmeas adultas se dispersam por forésia.

Por fim, Klimov *et al.* (2016), descreve que *Neohypoaspis ampliseta* (Delfinado-Baker, Baker & Roubik, 1983) (Mesostigmata: Laelapidae) está associado a colônias de *Trigona hypogea* (Silvestri, 1902) e *Trigona fulviventris*, se alimentando de outros ácaros e pequenos artrópodes, além de *Melittiphisoides apiarium* (Delfinado-Baker, Baker & Flechtmann, 1844) e *Hunteria*

brasiliensis (Delfinado-Baker, Baker & Flechtmann, 1844) como prováveis mutualistas ou comensais de *Melipona scutellaris* e *Melipona compressipes*, respectivamente. Porém, nesses relatos não trazem detalhes sobre os tipos de interações e adaptações comportamentais ou morfológicas que possibilitam essa aproximação.

Menezes *et al.* (2009) relata a infestação e morte de colônias de abelhas nativas, sendo quatro de *Tetragonisca angustula* e uma de *Friesiometlitta varia*, causadas por *Pyemotes tritici*, ácaro parasita de meliponíneos que se alimenta de mel, pólen e hemolinfa (KLIMOV *et al.*, 2016). O autor explica que a infestação teria progredido levando as colônias à morte, depois de três colônias de *T. angustula* serem transferidas de Araguari (MG) até Uberlândia (MG). Manchas brancas arredondadas, espalhadas pelas colônias e sob as abelhas mortas no fundo das caixas, foram os principais indícios da infestação, que depois teve o material recolhido e identificado em laboratório. As colônias definharam uma em seguida da outra, apresentando os mesmos indícios. Ainda que *P. tritici* seja um ácaro forético (BRUCE, LECATO, 1980), Menezes *et al.* (2009) sugere que a contaminação e dispersão dos ácaros pelas colônias ocorreu principalmente pelas mãos de quem realizava o manejo. A infestação e a dispersão só podem ser controladas quando se separaram as colônias infestadas das demais colônias saudáveis. Também foi possível observar a grande prevalência de ácaros fêmeas e que cada indivíduo levava até quatro dias para atingir a fase adulta. Klimov *et al.* (2016) classifica *Pyemotes tritici* como uma ameaça para meliponíneos neotropicais, ainda que em baixa densidade esse ácaro aparenta agir mais como comensal do que predador ou parasita, não afetando as colônias de forma significativa quando mantido sob controle.

4.3.3 BESOUROS

Besouros (Coleoptera) são organismos comumente encontrados em algum tipo de associação com meliponíneos neotropicais, na mesma ordem de ácaros e abelhas. A literatura consultada indica que besouros da família Leiodidae (Coleoptera) são praticamente os únicos associados à meliponíneos, sendo frequentemente encontrados nas colônias, especialmente de Meliponas, Cephalotriognas e Partamonas (ROUBIK, 2006; BEZERRA, PERUQUETTI, KERR, 2000). Estão geralmente associados aos resíduos fecais, mel, pólen, fungos e própolis (BEZERRA, PERUQUETTI, KERR, 2000). As interações entre meliponíneos e besouros podem ser de mutualismo, predação, parasitismo e comensalismo (ROUBIK, 2006; BEZERRA, PERUQUETTI, KERR, 2000). Grande parte desses besouros se alimentam de fungos, que crescem nos resíduos fecais das abelhas, o que os tornam essenciais na limpeza da colônia. Esse pode ser o exemplo mais significativo de mutualismo entre meliponíneo-besouro, pois ambos recebem

algum benefício dessa interação. As abelhas se beneficiam da limpeza de micro-organismos que podem causar doenças, como fungos e ácaros, e os besouros, ao passo que mantêm a colônia limpa, têm oferta de alimentos e abrigo (BEZERRA, PERUQUETTI, KERR, 2000).

De modo geral, os besouros associados a meliponíneos são foréticos. Forésia é um tipo de comensalismo, onde a dispersão de um organismo depende de outro de espécie diferente, sem prejudicá-lo (ROUBIK, QUENTIN, WHELEER, 1982). Os besouros adultos, em período reprodutivo, se agarram com suas mandíbulas nas pernas traseiras das abelhas campeiras, quando estas saem da colônia para coletar recursos (ROUBIK, 2006; BEZERRA, PERUQUETTI, KERR, 2000; ROUBIK, QUENTIN, WHELEER, 1982). A Figura 6 mostra o momento em que um besouro do gênero *Scotocryptus* sp., se agarra nas cerdas que recobrem as corbículas de *Melipona interrupta*.

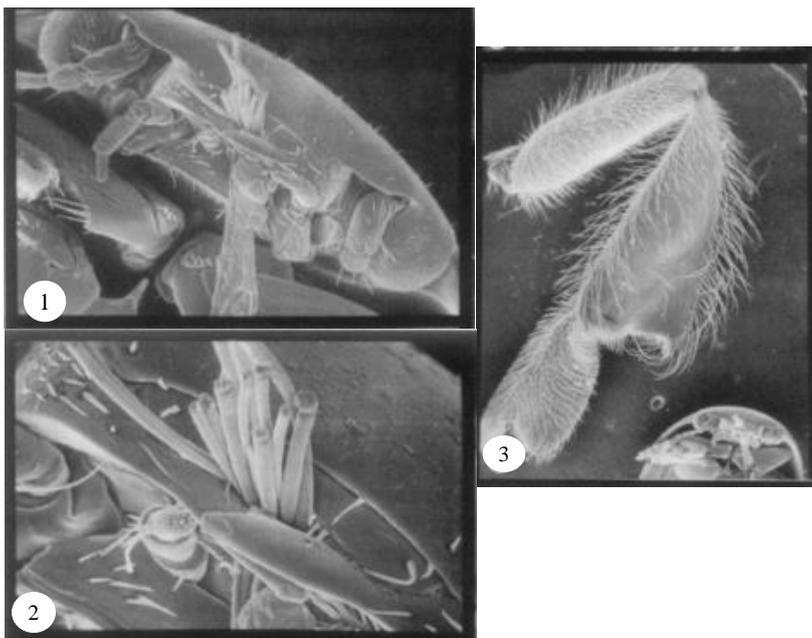


Figura 7: Besouro da espécie *Scotocryptus* sp., agarrado em cerdas da abelha-sem-ferrão *Melipona interrupta triplaridis*. 1. Visão frontal da cabeça do besouro, mostrando ao centro as mandíbulas apertadas nas cerdas; 2. Ampliação da Imagem 1, onde se observa com mais facilidade as cerdas comprimidas na mandíbula; 3. Comparação de tamanho de *Scotocryptus* (no canto inferior direito) e perna traseira de *Melipona interrupta triplaridis*.

Fonte: Adaptado de Roubik, Wheeler, 1982.

Comentado [U21]: faltaram os números das imagens

O gênero *Scotocryptus* sp., (Coleptera: Leiodidae) possui pelo menos quatro espécies que habitam colônias de Meliponas neotropicais (BEZERRA, PERUQUETTI, KERR, 2000). Esses besouros apresentam adaptações muito particulares que os diferenciam de todos os outros de sua família (Leiodidae). São cegos (NOGUEIRA-NETO, 1997), não voam e suas mandíbulas possuem profundos sulcos que os auxiliam a agarrar nas pernas traseiras das abelhas campeiras (BEZERRA, PERUQUETTI, KERR, 2000; ROUBIK, WHEELER, 1982).

Bezerra, Peruquetti e Kerr (2000) também enfatizam que mesmo no estágio larval, *Scotocryptus* apresenta adaptações importantes para o inquilinismo. A mais relevante delas é provavelmente o fato de todos os segmentos dorso-ventrais serem cobertos por fortes cerdas, que se aderem à cera presente nos resíduos das abelhas. Essa característica evita e/ou dificulta que sejam removidas junto com o lixo levado para fora. Todas essas características demonstram uma íntima relação de *Scotocryptus* e meliponíneos, sendo que o hábito de inquilinismo e comensalismo é obrigatório para reprodução, dispersão e alimentação dos besouros (GRÜTER, 2020; ROUBIK 2006; BEZERRA, PERUQUETTI, KERR, 2000; ROUBIK, WHEELER, 1982).

Bezerra, Peruquetti e Kerr (2000) relatam ainda que, em condições experimentais, *Scotocryptus melitophilus* (Reitter, 1881) apresentou comportamentos agressivos em ninhos de *Melipona quadrifasciata* (Mandaçaia). Porém, em geral, as abelhas não correspondiam agressivamente, exceto quando os besouros persistiam por muito tempo, agarrando suas pernas, abdome e asas. Nesses casos foi possível observar operárias de *M. quadrifasciata* secretando um líquido transparente, que matava os besouros instantaneamente. A natureza dessa substância é desconhecida pelos autores.

S. melitophilus também demonstrou preferência de casta, idade, sexo e local de atracar das abelhas. Abelhas operárias e zangões com 19 dias ou mais são preferidos do que princesas (rainhas virgens). Durante a dispersão, os besouros podem se agarrar em diferentes partes do corpo das abelhas, como cabeça, tórax, abdome, asas e pernas. No entanto, é possível dizer que segundo as observações de Bezerra, Peruquetti e Kerr (2000), as corbículas (estrutura das pernas traseiras) são as mais utilizadas, provavelmente por atração química, como sugerem os autores.

Entre os meliponíneos neotropicais, é conhecido que pelo menos três espécies do gênero *Lestrimelitta* não tolera besouros *Scotocryptus* sp., em suas colônias sendo esses mais comuns em colônias de Meliponas (ROUBIK, WHEELER, 1982).

Roubik e Wheeler (1982) questionaram como seria possível besouros cegos, que não voam, se dispersarem de uma colônia para outra. Uma de suas hipóteses é que *Scotocryptus* sp., utiliza o barro coletado por Meliponas, usado na construção das entradas de suas colônias, como veículo

intermediário. Ou seja, ao agarrarem suas pernas traseiras, os besouros acompanham as abelhas até o solo, e nesse ambiente seria possível trocar de abelha e invadir colônias diferentes.

4.3.4 FORÍDEOS

Forídeos são dípteros dos gêneros *Pseudohyocera*, *Aphiochaeta*, *Melitophora* e *Melaloncha*, sendo o primeiro mais comum no Brasil, conhecido por todos meliponicultores por representarem um dos riscos mais severos à meliponíneos neotropicais. Esses parasitas e parasitóides causam grandes danos em colônias atacadas, podendo levá-las à morte. O indivíduo adulto não oferece tantos riscos quanto às larvas, pois sua função dentro das colônias se resume em se alimentar e ovipositar, sendo que a cópula ocorre, na maioria das vezes, durante o voo fora das colônias (NOGUEIRA-NETO, 1997). Enquanto que as larvas consomem todo o alimento, principalmente o pólen onde são ovipositadas, e quando em grandes infestações, devoram as larvas dos meliponíneos presentes nas células de cria (CONTRERA, VENTURIERI, 2008). Forídeos neotropicais do gênero *Melaloncha* apresentam hábito parasitóide, ovipositando seus ovos na cabeça de operárias e zangões durante o voo (CONTRERA, VENTURIERI, 2008). No entanto, esse último é menos comum no Brasil, enquanto que o primeiro é endêmico em todas as regiões.

Conforme Contrera e Venturieri (2008) explicam que *Pseudohyocera kerteszi* (Enderlein, 1912), espécie mais abundante de forídeo no Brasil, é a principal responsável pelos danos a meliponíneos neotropicais em geral. Iniciam seus ataques se comportando como cleptoparasitas, consumindo o pólen fermentado nas colônias, progredindo diariamente as infestações. Com a diminuição do recurso primário (pólen), as fêmeas começam a ovipositar seus ovos nas células de cria das abelhas, onde as larvas consomem o alimento larval e depois devoram as larvas das abelhas, caracterizando um hábito predatório e parasita.

4.3.5 FORMIGAS

Formigas são um dos inimigos mais frequentes em colônias de meliponíneos neotropicais. Agem como predadores e cleptoparasitas de mel e larvas de abelhas (NOGUEIRA-NETO, 1997; GRÜTER, 2020). Em gêneros como *Paratrigona*, *Partamona* e *Scaura*, é possível encontramos relatos do aproveitamento de formigueiros abandonados para construção de colônias (CAMARGO, PEDRO, 2003; GRÜTER, 2020; NOGUEIRA-NETO, 1997).

No entanto, em algumas espécies pode haver relações igualmente estreitas que mais se assemelham ao comensalismo e inquilinismo, como é caso relatado por Nogueira-Neto (1997),

que afirmou encontrar com frequência, câmaras associadas às colônias de *Namotrigona testaseicornis*, onde ninhos de formigas *Camponatus* sp eram mantidas. Ainda que o autor tenha sugerido que essa associação poderia ser de benefício mútuo, não apresentou argumentos para justificar sua visão.

4.3.6 OUTROS ARTRÓPODES

Como já foi destacado, os meliponíneos estabelecem interações com uma vasta diversidade de organismos, que em sua grande parte ainda não recebeu atenção merecida pelo meio científico e muito passa despercebido pelos meliponicultores. Forídeos, besouros, formigas, ácaros e abelhas, são até agora os que mais chamam atenção dos pesquisadores. No entanto, com o crescimento do interesse na ecologia de meliponíneos, outros organismos têm sido observados e investigados.

Um exemplo disso é a associação entre meliponíneos e cupins (Blattodea: Isoptera). Espécies dos gêneros *Aparatrigona*, *Paratrigona*, *Partamona*, *Plebeia*, *Scaura*, *Schwarzula*, *Trigona*, comumente aproveitam cupinzeiros abandonados para fundarem novas colônias (ROUBIK, 2006). *Partamonas* é sem dúvida o gênero mais comumente associado aos cupins, devido ao hábito de nidificar em cupinzeiros, enquanto *Paratrigonas* utilizam formigueiros abandonados (NOGUEIRA-NETO, 1997; CAMARGO, PEDRO, 2003). Porém, esses relatos se restringem em relacionar o hábito de nidificação com os ninhos desses outros insetos, sem informar mais detalhes e até onde cada organismo pode se beneficiar ou se prejudicar. Essa interação ainda é pouco investigada, mas pode ser entendida como um inquilinismo por parte das abelhas. Porém, ainda é preciso entender se o aproveitamento está relacionado apenas ao aproveitamento das estruturas e cavidades deixadas pelos cupins, ou se essa relação também envolve outros tipos de interações.

Hemípteros também são encontrados em associação com meliponíneos neotropicais. Camargo e Pedro (2002) relatam ter observado casos de mutualismo com cochonilhas (Hemiptera: Coccidae). A espécie *Schwarzula timida* (Silvestri, 1902) parece abrigar cochonilhas do gênero *Cryptostigma* em suas colônias, enquanto que “em troca” recebem cera secretados pelos hemípteros, que utilizam na estruturação da colônia, e açúcares secretados pela abertura anal das cochonilhas, usando-os na composição do mel. O gênero *Cryptostigma* ocorre casualmente dentro das colônias, aparentando não serem inquilinos definitivos e obrigatórios. Sua dispersão se dá por forésia, porém, ainda não está claro em que momento, ou qual estratégia usam para entrarem nas

colônias.

Lepidópteros também são conhecidos organismos que interagem com meliponíneos. Há poucos casos conhecidos, *Achroia grisella* (Lepidoptera: Pyralidae) talvez seja o caso mais estudado. Larvas dessa mariposa oferecem sérios riscos de sobrevivência para colônias parasitadas, devido ao seu comportamento de abrirem galerias nas células de cria, além de se alimentar de mel, pólen, cera e eventualmente larvas de abelhas (CEPEDA-APONTE, IMPERATRIZ-FONSECA, VELTHUIS, 2002). É casualmente encontrada em colônias fracas de meliponíneos, especialmente Meliponas, como *Melipona bicolor* e *Melipona quadrifasciata*.

Nogueira-Neto (1997) relatou ter avistado baratas (Blattodea) da espécie *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758) e silvestres, além de traças (*Thysanura*) em colônias de meliponíneos em *Paratrigona subnuda* (Schwarz, 1938). Esses insetos, parecem ser raros em colônias saudáveis e populosas, estando presentes apenas em colônias fracas e com poucas operárias. No entanto, apesar de causarem certo espanto ao serem vistas junto às abelhas, Nogueira-Neto (1997) propõe que elas servem mais como sinais, para algo que não está bem na colônia, do que como ameaça. Esses relatos trazem poucas informações sobre os detalhes dessas relações, sem deixar claro qual tipo de interação aproxima os dois organismos.

Relatos de vespas e meliponíneos são raros, o único estudo aqui revisado que menciona essa relação é de Nogueira-Neto (1997), em que descreve ter visto vespas da espécie *Polybia ignobilis* (Haliday, 1836) atacando e matando campeiras de *Melipona quadrifasciata*, *Melipona compressipes*, *Tetragonisca angustula* e *Partamona helleri* (Friese, 1900), próximas à suas colônias e flores de *Calliandra* (Fabaceae). No entanto, por se tratar de uma observação muito pontual é difícil definir o tipo de interação. É possível que se trate de um exemplo de predação ou luta por recursos, exigindo mais investigações.

4.4 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS MELIPONÍNEO-PLANTA

A interação estabelecida por abelhas (Hymenoptera: Anthophila) mais antiga a ser investigada é a relação que estabelecem com as plantas, sobretudo angiospermas. A polinização cruzada, realizada por diversos organismos, mas principalmente por abelhas, é talvez o exemplo mais comum de mutualismo. Enquanto as abelhas se beneficiam do néctar, pólen, resinas e óleos florais das flores, transportam grãos de pólen, que ao entrarem em contato com os estigmas das flores, fecundam o(s) óvulo(s), dando origem ao fruto e depois à semente, o que viabiliza a reprodução das plantas.

As abelhas correspondem a 48% da polinização das culturas alimentares do Brasil

(WOLOWSKI *et al.*, 2019). Quanto aos meliponíneos, estes apresentam uma relevância ainda maior, sendo responsáveis por aproximadamente 70% das visitas em flores de espécies nativas da mata atlântica, em comparação com todos outros polinizadores dessas plantas (GRÜTER, 2020).

Dentre todos os recursos aproveitados e buscados pelos meliponíneos nas plantas, o que está mais diretamente associado à proteção contra predadores, parasitas e controle de micro-organismos, são os diferentes tipos de resinas. Essa relação já foi observada e documentada por diferentes autores como Roubik (1983), Nogueira-Neto (1997), De Sousa (2021) e Grüter (2020).

Também associado à proteção, outro recurso essencial para a instalação das colônias, são vazios, ou ocos em troncos de árvores. Apesar de algumas poucas espécies formarem ninhos externos, como é caso de *Tetragonisca weyrauchi* (Schwarz, 1943) (Jataí Acreana) e *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793) (Arapuá), o comportamento de nidificar em ocos naturais está provavelmente associado ao isolamento térmico e luminoso, além de oferecer proteção contra possíveis invasores.

Grüter (2020) reuniu evidências que apontam pelo menos 18 famílias e gêneros de plantas, que correspondem às mais visitadas por meliponíneos. Estas famílias estão representadas na Figura 7. Todas de ocorrência no Brasil e neotrópicos.

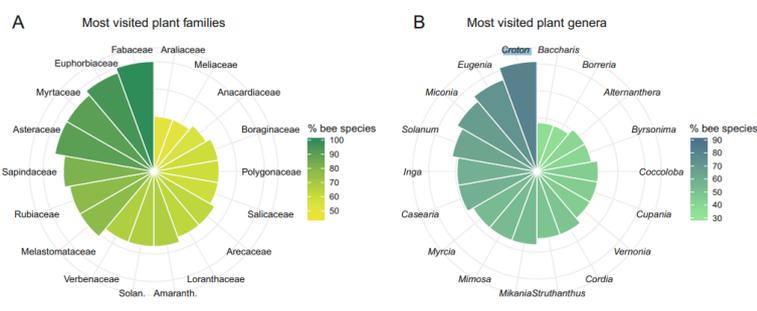


Figura 8: Famílias e gêneros de plantas visitadas por meliponíneos neotropicais.

Fonte: adaptado de Grüter (2020).

4.5 INTERAÇÕES ECOLÓGICAS MELIPONÍNEO-MICRO-ORGANISMOS

Meliponíneos estão intimamente ligados a uma grande variedade de micro-organismos, principalmente fungos, bactérias e vírus (GRÜTER, 2020; DE PAULA *et al.*, 2020). Dentro das abelhas corbiculadas (Apini, Bombini, Euglosini e Meliponini), os meliponíneos são os que

possuem maior riqueza de micro-organismos associados às suas colônias, sendo os gêneros *Gilliamella*, *Bifidobacterium*, *Bacillus* e *Lactobacillus* muito comuns entre as corbiculadas, e *Acetobacter* específica para meliponíneos (DE PAULA *et al.*, 2020). O gênero *Bacillus* é descrito como sendo o mais comum micro-organismo associado aos potes de pólen da prole jovem (ovos e larvas) (ROUBIK, 2006), relacionados com o armazenamento e digestão de proteínas, síntese de antibióticos e ácidos graxos (GILLIAM *et al.*, 1990).

Em grande parte, os micro-organismos estão associados aos meliponíneos ainda no estágio larval, provendo substâncias essenciais para o desenvolvimento da prole, como precursores de esteróides, proteínas e antibióticos, além de vitaminas, carboidratos e ácidos graxos (MORAIS, CALAÇA, ROSA, 2013).

Melipona scutellaris parece ser especialmente beneficiada por bactérias das espécies *Paenibacillus polymyxa* (Prazmowski, 1880), *Streptomyces* e *Micromonospora*. (MENEGATTI *et al.* 2018) Segundo De Paula *et al.* (2020), essas bactérias são capazes de fornecer antibióticos durante o desenvolvimento larval das abelhas, tornando-as resistentes a *Paenibacillus larvae*, bactéria responsável pela cria pútrida em *A. mellifera*, doença que afeta as larvas causando a morte de grande parte da prole.

No grupo dos fungos é comum encontrar espécies de *Starmerella sp* associadas ao pólen, mel, detritos e até em abelhas adultas. Sua função dentro das colônias está provavelmente associada com a fermentação do mel e do pólen.

Zygosaccharomyces também é um gênero bastante abundante em colônias de *Apis sp* e meliponíneos, porém, com funções aparentemente distintas. Em *Apis cerana* (Fabricius, 1793) *Z. siamensis* (Jaitrong, 2016) está associado à fermentação do mel, enquanto que em *Tetragonisca angustula*, é encontrado em depósitos de detritos no fundo das colônias (DE PAULA *et al.*, 2020). Para *Scaptotrigona depilis*, *Zygosaccharomyces* é ainda mais importante, estando presente no alimento larval da prole, fornecendo essenciais sinalizadores químicos hormonais e nutricionais, que promovem ecdise e metamorfose (DE PAULA *et al.*, 2020). O controle de *Zygosaccharomyces* é mantido por dois fungos associados à cera que reveste os discos de cria, *Candida* e *Monascus ruber*. Enquanto *Candida*, fornece compostos voláteis como etanol e álcool isoamílico estimulando o crescimento de *Zygosaccharomyces*, *M. ruber* inibe o crescimento de ambos com o uso de esteróides.

Também foi observado por Camargo e Pedro (2004) ao descreverem a espécie *Ptilotrigona lurida*, que algumas leveduras (*Candida*) podem agir no provisionamento de pólen, desidratado e consequentemente tornando a colônia menos atrativa ou suscetível a ataques de abelhas saqueadoras (por exemplo, *Lestrimelitta limao*) e forídeos.

Vírus são os micro-organismos mais negligenciados e pouco investigados em meliponíneos. De Paula *et al.* (2020) cita três doenças virais mais recorrentes em meliponíneos neotropicais, que são: Vírus da Paralisia Aguda (ABPV na sigla em inglês), Vírus de Deformação das Asas (DWV) e Vírus da Realeira Negra (BQCV).

ABVP é um vírus de simples fita de RNA da família Dicistroviridae, que tem como hospedeiro original *Apis mellifera*. A doença progride atacando o cérebro e as glândulas hipofaríngeas, causando tremores e conseqüentemente a paralisia do indivíduo, incapacitando o vôo ou qualquer outra atividade, levando-o a morte (DE MIRANDA, CORDONI, BUDGE, 2010). O contágio pode se dar por diferentes vias de transmissão, como durante a trofalaxia (troca de alimentos pela boca), nas fezes, no mel e pólen contaminados, e também em sêmem de zangões (DE MIRANDA, CORDONI, BUDGE, 2010).

O vírus DWV (Vírus da Deformação das Asas) é um dos principais motivos de declínio das colônias em *Apis mellifera*, porém também tem sido reportado em meliponíneos. DWV é um vírus de RNA transmitido pelo ácaro *Varroa destructor*. Quando *V. destructor* está ausente, o patógeno pode ser transmitido pela saliva de operárias e rainhas, ou pelo contato com fezes e alimento contaminado (mel e pólen) (ALMEIDA *et al.*, 2011). A doença causa a atrofia das asas, além do encurtamento do abdome e tórax, podendo levar à paralisia das pernas e asas (BOWEN-WALKER, MARTIN, GUNN, 1999).

Por fim, o Vírus da Realeira Negra, também mais prevalente em *Apis sp.*, do que em meliponíneos, é da mesma família do Vírus da Paralisia Aguda (Dicistroviridae), se tratando de um vírus de RNA transmitido pela via oral-fecal (CHAGAS *et al.*, 2021). Seu primeiro sintoma é o aparecimento de manchas negras pelo corpo de rainhas, que apesar de manterem a ovipostura, a prole não é capaz de sobreviver, causando assim um declínio severo na taxa de natalidade, resultando no enfraquecimento e conseqüente morte da colônia (BONNING, 2009).

5. DISCUSSÃO

O estudo acerca das Interações Ecológicas de Meliponíneos Neotropicais do Brasil revelou que este é um conhecimento em grande parte incipiente, porém promissor para diferentes linhas de pesquisas, que podem ou não estar relacionadas à ecologia desse grupo e com a de outros animais também.

Portanto, ao longo dessa revisão, procurou-se selecionar algumas dessas lacunas, e não só discuti-las, como também propor direcionamentos, que possam, em certa medida, auxiliar futuros pesquisadores a se dedicarem aos questionamentos seguintes. Além de criar um espaço de diálogo

entre os autores e suas publicações.

Quanto à microbiota das colônias de meliponíneos neotropicais, é notável que ainda se trata de um assunto com muito a se investigar, devido à diversidade e à abundância de micro-organismos que estão associados às abelhas, muitas vezes cumprindo funções essenciais dentro das colônias (DE PAULA, 2021; MORAIS, CALAÇA, ROSA, 2013).

Nesse contexto, o trabalho de Camargo e Pedro (2002) mostra que os melipolíneos *Schwarzula* sp., e *Scaura latitarsis* estabelecem uma relação mutualística com cochonilhas (Hemiptera) do gênero *Cryptostigma* (Coccidae): as abelhas coletam tanto o líquido açucarado que escorre pelo orifício anal desses artrópodes como também a cera secretada pelos pequenos hemípteros. Em contrapartida, as cochonilhas são aceitas no espaço protegido e aquecido da colônia. No entanto, os autores não concluem se esse líquido vem a compor o mel, o pólen ou outros provisionamentos alimentares da colônia. Tendo em vista que meliponíneos em geral possuem o comportamento de trofalaxia, é razoável questionar se essas secreções alteram, e como, a microbiota da colônia, já que os próprios autores relatam que essa é uma associação facultativa entre hemípteros e meliponíneos.

Ainda em relação às interações entre meliponíneos e micro-organismos, é possível encontrarmos diferentes autores que relatam o comportamento cleptoparasita, tanto de espécies exclusivamente cleptoparasitas como *L. limao* e *Cleptotrigona* sp., como de espécies cleptobiontes facultativas, como é caso de *Tetragonisca angustula*, *Melipona scutellaris*, *Oxitrigona tataíra*, *Melipona quadrifasciata*, *Melipona fuliginosa* e também *Apis mellifera* (GRÜTER et al., 2016; SAKAGAMI, ROUBIK, ZUCCHI, 1993). Tendo em vista esse cenário, que provavelmente é mais frequente e comum do que os estudos podem apontar, é importante nos perguntarmos qual a dimensão da translocação de bactérias, fungos e vírus, que são introduzidos em diferentes biomas do Brasil, entrando em contato com espécies não adaptadas a presença desses organismos, impulsionado pelo tráfico biológico de espécies aloctônes. Por exemplo, é de grande preocupação, que espécies silvestres venham se infectar de patógenos de espécies exóticas. Exemplo disso é o Vírus da Paralisia Aguda (ABVP), que tem como hospedeiro original *Apis mellifera* (DE MIRANDA, CORDONI, BUDGE, 2010), mas que segundo De Paula *et al.* (2020) tem acometido meliponíneos neotropicais também. Grüter *et al.* (2016) relata haver pelo menos uma referência de *A. mellifera* atacando colônia de *M. scutellaris*. Ainda que não estivesse claro se houve ou não saqueamento, é importante pensarmos que não só as próprias abelhas podem sustentar uma cadeia de transmissão entre elas, como o próprio ser humano pode atuar como vetor desses micro-organismos durante o manejo das colônias. Nesse contexto é razoável propor que comecemos a desenvolver pesquisas na área de epidemiologia viral de meliponíneos neotropicais do Brasil.

Comentado [U22]: ver comentário anterior sobre esse termo

Não obstante do que foi falado sobre micro-organismos e meliponíneos, o observado por Grüter *et al.* (2016) e Sakagami, Roubik, Zucchi (1993) também dialoga com Menezes *et al.* (2009) e Bezerra, Peruquetti, Kerr (2000): o primeiro relata uma infestação relativamente rápida de *Pyemotes tritici* (Acari) em quatro colônias de *Tetragonisca angustula* e uma *Friesiometlitta varia* após serem transportadas de Araguari - MG à Uberlândia - MG, que as levaram a morte. Bezerra, Peruquetti, Kerr (2000) descrevem o comportamento de *Scotocryptus melitophilus* (Coleoptera) um besouro comensal de meliponíneos, que se dispersa por forésia, assim como *Pyemotes tritici*. Nesse contexto, é razoável propor que esses besouros e ácaros também estão se dispersando durante os saques, sendo *Lestrimellita* sp., talvez a principal espécie vetora desses artrópodes, se é que as espécies de *Lestrimellita* de fato também estão associadas à eles. Como relata Bezerra, Peruquetti, Kerr (2000), apesar de *Scotocryptus* apresentar preferência pelas corbículas para se agarrarem ao deixar as colônias, os autores também relatam que o besouro utilizou a cabeça, abdome e as asas das abelhas, o que provavelmente faz com que o fato de *L. limao* não possuir corbículas, não seja um impeditivo para os besouros.

Os relatos envolvendo o gênero *Apis* não são incomuns quando procuramos por ecologia de meliponíneos. Nesta revisão, dois casos em particular chamaram a atenção: o primeiro está relacionado à disputa de recursos entre *Apis* sp., e meliponíneos (ROUBIK *et al.*, 1986) e o segundo referente a doenças originalmente documentadas primeiro em abelhas exóticas e depois em meliponíneos (CEPEDA-APONTE, IMPERATRIZ-FONSECA, VELTHUIS, 2002).

Roubik *et al.* (1986) aponta para uma diminuição da atividade de forrageio de meliponíneos e a procura de fontes alternativas na presença de *Apis* sp. Paralelo a esse dado, temos o que Brown, Albrecht (2001), Castilhos *et al.*, (2019) e Lima, Rocha (2012) trazem sobre desflorestamento e uso de agrotóxicos, como os principais agentes na diminuição da biodiversidade e da apifauna. Enquanto, a presença de *Apis* pode oferecer algum impacto nutricional para meliponíneos, ainda não mensurados, temos a redução de habitats e a contaminação por agrotóxicos de fragmentos de vegetação utilizados em áreas de monocultura adjacentes. Estudos que possam compreender a dimensão da ameaça causada pela sinergia desses três fatores, podem servir de instrumento orientador, tanto para o monitoramento de espécies e áreas, como para elaboração de estratégias de contingenciamento dos danos.

Não distante de problemas ambientais, climáticos e antropológicos, está o fato de meliponíneos estarem cada vez mais próximos e expostos a doenças virais e parasitas que não os têm como hospedeiros originais. Análogo ao que foi discutido sobre os diferentes vírus de *Apis* sp., infectar meliponíneos, artrópodes parasitas originários de *Apis mellifera* também oferecem riscos aos meliponíneos neotropicais. *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) e *Achroia grisella*

(Lepidoptera: Pyralidae) são parasitas conhecidos de *Apis mellifera* desde 1938, sendo que só em 2002 o primeiro relato de *A. grisella* parasitando meliponíneos neotropicais foi documentado por Cepeda-Aponte, Imperatriz-Fonseca e Velthius (2002). Portanto, os impactos nas populações de meliponíneos podem estar em andamento, sem que tenhamos ideia da dimensão ou que possamos aplicar estratégias de contingenciamento.

Aethina tumida (Coleoptera) é também um parasita que causa danos de grandes proporções em colônias de *Apis mellifera*. Porém, ainda não foi documentado em colônias de meliponíneos neotropicais, mas sim em *Austroplebeia australis*, meliponíneo originário da Austrália (HALCROFT, SPOONER-HART, NEUMANN, 2011). Felizmente, a espécie apresenta alta intolerância ao besouro, devido a seu complexo e organizado comportamento de remoção de larvas e adultos, eliminando até 98% dos indivíduos da colônia e aparentemente não sofrendo os mesmos danos que *A. mellifera* (HALCROFT, SPOONER-HART, NEUMANN, 2011). Porém, é necessário que tomemos como exemplo o ocorrido com *G. mellonella* e *A. grisella*, para que o mesmo não ocorra com *A. tumida*: Qual seria a real probabilidade de um salto de hospedeiro de *A. tumida* de *A. mellifera* para alguma espécie de meliponíneo neotropical? Caso ocorra, como proceder e quais as chances de cada espécie frente a nova ameaça? Biologicamente é possível que alguma espécie de meliponíneo neotropical apresente resistência como *A. australis*?

De modo geral, é compreensível que tenhamos cuidados adicionais, para evitar que abelhas nativas possam ter contato com organismos que originalmente não estão associados a eles. Além de elaborarmos com antecedência planos de contingenciamento e protocolos de vigilância sanitária de meliponários e apiários.

Associado às ameaças que organismos exóticos podem oferecer para meliponíneos, está a prática de criação de espécies alóctones (criação de espécies fora da área de ocorrência natural). Algumas espécies estão harmonicamente adaptadas a seus locais de ocorrência, tanto em aspectos ambientais como ecológicos. A translocação dessas espécies para locais onde, por exemplo, o clima ou a micro e mesofauna não são as mesmas de seu local de origem, pode afetar significativamente não só a espécie deslocada, como as endêmicas do local de recebimento. Como vimos, junto às colônias está uma grande diversidade de organismos associados, que podem se dispersar e interagir com espécies que não estão adaptadas à sua presença.

Para isso, basta lembrarmos do que foi relatado por Menezes *et al.* (2009), quando as colônias foram transportadas de Araguari - MG para Uberaba - MG, em pouco tempo começaram a definhir devido às infestações de *Pyemotes tritici* (Acari), que vieram se dispersar para pelo menos mais um enxame que já estava no meliponário. Para esse exemplo, é possível que os ácaros já estivessem presentes nas colônias de Araguari - MG, onde viviam sob condições ambientais de controle.

Porém, com a mudança, essas condições se alteraram, favorecendo a reprodução dos ácaros.

Ainda dentro desse contexto, imagine uma colônia de *Melipona fasciculata* (Tiuba) ou *Melipona subnitida* (Jandaíra), meliponíneos originários do norte e nordeste do Brasil, onde o clima amazônico, caatinga e cerrado prevalecem, sendo criadas nos pampas do sul. Ou ao contrário, uma colônia de *Plebeia wittmanni*, originária do Paraguai e Rio Grande do Sul, sendo criada racionalmente no norte ou nordeste. Com a ajuda de diversas técnicas de manejo e aparatos, seria possível oferecer condições para uma espécie ou outra se aclimatar aos diferentes biomas. No entanto, também é preciso pensar em toda biologia que uma colônia de abelhas carrega e que esta está diretamente associada aos fatores bióticos e abióticos do seu local de origem.

Ainda que não haja estudos nesse sentido, investigar as influências que espécies alóctones oferecem para autóctones é de interesse e importância da meliponicultura.

Partindo para questionamentos que estão associados à prática da meliponicultura, temos que os estudos das interações ecológicas podem oferecer muitas informações relevantes para o meliponicultor, a fim de agir de acordo com a natureza dessas interações. Neste contexto, Grüter *et al.*, (2016) concorda com Sakagami, Roubik e Zucchi (1993), quanto a *Scaptotrigona* serem mais atacadas por *Lestrimellita limao* que, no entanto, também são as que apresentam a resposta mais agressiva contra os ataques. Dentro desse panorama, Camargo e Pedro (2003) observaram que *Partamona vicina* possui o comportamento de produzir falsos ninhos, com posturas velhas, alguns potes de mel e lâminas de cera, para atrair e atrasar os ataques de *L. limao*, desviando-as do ninho verdadeiro e do restante da colônia. Por isso, pensar em design de caixas racionais que possam utilizar essas estratégias, com câmaras adicionais que simulem falsos ninhos para enxames de *Scaptotrigona* sp., talvez seja uma alternativa para auxiliar as colônias durante os ataques.

A criação e manejo racional de meliponíneos ainda é algo com ajustes a se fazer, principalmente pelo fato da grande diversidade de espécies que podem ser exploradas. Dito isso, chamo atenção para a alimentação artificial, considerando Grüter *et al.* (2016) e Sakagami, Roubik e Zucchi (1993), quanto a concentração de açúcares dos xaropes oferecidos, principalmente durante o outono e inverno, ou para colônias enfraquecidas (NOGUEIRA-NETO, 1997). Os autores supracitados propõem uma relação direta entre a concentração de açúcares do mel e a probabilidade de ataques de *Lestrimellita* sp., Os ataques acontecem predominantemente na estação outono e inverno e as colônias que estocam mel com maiores concentrações de açúcar são alvos prediletos. Portanto, investigar a relação entre a alimentação artificial energética (xarope de água e açúcar na proporção 1:1) e a suscetibilidade a ataques de *Lestrimellitas*, pode ser um passo na direção de oferecer opções de manejo no sentido de evitar os saques, principalmente em colônias que dependem do reforço alimentar.

Comentado [U23]: Dá para afirmar isso?

Ainda considerando Grüter *et al.* (2016), é observado que além da concentração de açúcares ser um fator determinante para *Lestrimellita* sp., determinar seus alvos, o tamanho dos estoques também é importante, optando por aquelas colônias que possuem maior quantidade de alimentos. Dito isso, é razoável que, principalmente a colheita do mel, ocorra rigorosamente antes do período de saques de *Lestrimellitas*, que corresponde ao outono e inverno. Em regiões onde a florada invernal é abundante o suficiente para que as abelhas façam mel dessa estação, deve-se tomar cuidado adicional. Esse último cenário é pouco discutido, de modo geral porque a produção invernal é pequena e rara no Brasil.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O conhecimento sobre as interações ecológicas de meliponíneos neotropicais do Brasil produzido até agora é, em sua grande parte incipiente, porém promissor em muitas dúvidas, que se limitam e também ultrapassam o tema. Nesta revisão foi apresentado apenas uma fração desse conhecimento, bem como das dúvidas que pairam sobre ele.

Diferente do apontado por Roubik (2006) e Grüter (2020), para Colêmbolos (Arthropoda: Hexapoda) e Aracnídeos quelicerados (Araneae) não foram encontradas publicações que se concentrasse nas interações entre esses organismos e meliponíneos. O que pode se entender como um assunto de pouco interesse na área e, conseqüentemente, que necessita de mais investigação.

Similar ao que foi observado para publicações de colêmbolos e aranhas, os estudos acerca de ácaros associados a meliponíneos se mostraram inconclusivos e muitos apresentavam apenas constatações observacionais, que não oferecem evidências do tipo de interação que de fato era estabelecida. Klimov *et al.* (2016) foi a principal fonte dentro desse contexto, relatando diferentes tipos de interações entre ácaros e meliponíneos, mas também apresentando lacunas nesse assunto.

Em Nogueira-Neto (1997), para organismos associados a meliponíneos, foi possível observar que a narrativa está mais apoiada na constatação de organismos associados às colônias e às abelhas, do que de fato voltada à explicação da natureza dessa associação, e o tipo de interação que decorre dela.

Grüter (2020) se mostrou mais atualizado e amplo de todos os autores revisados, oferecendo conteúdo para todos os grupos de meliponíneos. Quando não foi possível encontrar nele as informações que completavam o assunto sobre uma determinada interação, era possível encontrar referências que levavam até elas. Conseqüentemente, a maioria dos trabalhos adicionados

posteriormente, que compuseram o acervo de revisão final, veio de referências do seu texto.

A ausência de relatos envolvendo interações com abelhas solitárias, também chama atenção. Enquanto meliponíneos estão associados em algum nível com grupos próximos, como formigas, vespas e abelhas da tribo Apini, aparentemente Euglossini, Bombini, ou ainda outros grupos de abelhas solitárias não estabelecem qualquer tipo de interação.

De modo geral, a revisão sobre interações ecológicas de meliponíneos neotropicais do Brasil possibilitou que se alcançasse o contato desejado com o tema. Evidenciando suas lacunas e potenciais, sintetizando o conhecimento da área, além de contribuir sugerindo novas linhas de pesquisas, reflexões sobre o manejo de abelhas nativas e a prática da meliponicultura com foco nas interações ecológicas. Essa última, se mostrou um campo com muita contribuição a receber. Principalmente em relação à criação de espécies alóctones, transferência de enxames de seus locais de origem e protocolos sanitários de manejo e vigilância.

Por fim, apesar da revisão aqui apresentada ter conseguido identificar lacunas, propor caminhos e dúvidas, deve-se destacar que a análise qualitativa do tema é capaz de, em partes, representar o cenário científico e literário que o cerca. Por isso, trabalhos que também se aprofundem na análise quantitativa podem ajudar a complementar a visão sobre esse cenário, orientando futuros pesquisadores.

7. BIBLIOGRAFIA

(A.B.E.L.H.A), Associação Brasileira de Estudos das Abelhas (org.). **Sistema de Informação Científica Sobre Abelhas Neotropicais**. 2014. Disponível em: <http://abelha.cria.org.br/>. Acesso em: 06 dez. 2021.

AL TOUFAILIA, Hasan *et al.* First record of small hive beetle, *Aethina tumida* Murray, in South America. **Journal of Apicultural Research**, v. 56, n. 1, p. 76-80, 2017.

ALMEIDA, Luciana de Oliveira. Infecção viral em *Apis mellifera*: detecção molecular, expressão de AmToll-1 e proteoma diferencial. 2011. 123 f. **Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal de Uberlândia**, Uberlândia, 2011.

BEZERRA, José Maurício Dias; PERUQUETTI, Rui Carlos; KERR, Warwick Estevam. Adaptive behavior of *Scotocryptus melitophilus* Reitter (Coleoptera, Leiodidae) to live with its host *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, n. 1, p. 199-203, 2000.

BONNING, Bryony C. The Dicistroviridae: An emerging family of invertebrate viruses. **Virologica sinica**, v. 24, n. 5, p. 415-427, 2009.

BOWEN-WALKER, P. L.; MARTIN, S. J.; GUNN, A. The Transmission of Deformed Wing Virus between Honeybees (*Apis mellifera* L.) by the Ectoparasitic Mite *Varroa*

jacobsoni Oud. **Journal of invertebrate pathology**, v. 73, n. 1, p. 101-106, 1999.

BREED, Michael D.; COOK, Chelsea; KRASNEC, Michelle O. Cleptobiosis in social insects. **Psyche**, 2012.

BROWN, J. Christopher; ALBRECHT, Christian. The effect of tropical deforestation on stingless bees of the genus *Melipona* (Insecta: Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in central Rondonia, Brazil. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 5, p. 623-634, 2001.

BRUCE, W. A.; LECATO, G. L. *Pyemotes tritici*: a potential new agent for biological control of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Acari: Pyemotidae). **International Journal of Acarology**, v. 6, n. 4, p. 271-274, 1980.

CAMARGO, João MF; PEDRO, Silvia RM. Mutualistic Association between a Tiny Amazonian Stingless Bee and a Wax-Producing Scale Insect1. **Biotropica**, v. 34, n. 3, p. 446-451, 2002.

CAMARGO, João MF; PEDRO, Silvia RM. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae)-bionomia e biogeografia. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, p. 311-372, 2003.

CAMARGO, João MF; PEDRO, Silvia RM. Meliponini neotropicais: o gênero *Ptilotrigona* Moure (Hymenoptera, Apidae, Apinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 48, n. 3, p. 353-377, 2004.

CARDINAL, Sophie; DANFORTH, Bryan N. The antiquity and evolutionary history of social behavior in bees. **PLOS one**, v. 6, n. 6, p. e21086, 2011.

CASTILHOS, Dayson *et al.* Bee colony losses in Brazil: a 5-year online survey. **Apidologie**, v. 50, n. 3, p. 263-272, 2019.

CEPEDA-APONTE, Olga Inés; IMPERATRIZ-FONSECA, Vera Lucia; VELTHUIS, Hayo HW. Lesser wax moth *Achroia grisella*: first report for stingless bees and new capture method. **Journal of apicultural research**, v. 41, n. 3-4, p. 107-108, 2002.

CHAGAS, Domitila B. *et al.* Black queen cell virus and *Nosema ceranae* coinfection in Africanized honey bees from southern Brazil. **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 40, p. 892-897, 2021.

CONTRERA, FAL; VENTURIERI, G. C. Revisão das interações entre forídeos (Diptera: Phoridae) e abelhas indígenas sem ferrão (Apidae: Meliponini), e técnicas de controle. In: **Embrapa Amazônia Oriental-Artigo em anais de congresso (ALICE)**. In: ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 8., 2008, Ribeirão Preto. Biodiversidade e uso sustentado de abelhas: anais. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2008.

COSTA, L. Guia Fotográfico de Identificação de Abelhas Sem Ferrão, para resgate em áreas de supressão florestal. **Instituto Tecnológico Vale**, Belém, 2019.

DE MIRANDA, Joachim R.; CORDONI, Guido; BUDGE, Giles. The acute bee paralysis virus–Kashmir bee virus–Israeli acute paralysis virus complex. **Journal of invertebrate pathology**, v. 103, p. S30-S47, 2010.

DE PAULA, Gabriela Toninato *et al.* Stingless bees and microbial interactions. **Current Opinion in Insect Science**, 2020.

DE SOUSA, Leandro Pio. Bacterial communities of indoor surface of stingless bee nests. **PloS one**, v. 16, n. 7, p. e0252933, 2021.

DELFINADO-BAKER, M.; BAKER, Edward W.; FLECHTMANN, C. H. W. Acari domum Meliponinarum brasiliensium habitantes. V. Two new genera and species of Laelapidae (Mesostigmata: Acari) from stingless bee nests. **International journal of acarology**, v. 10, n. 1, p. 3-10, 1984.

ECHER, Isabel Cristina. A revisão de literatura na construção do trabalho científico. **Revista gaúcha de enfermagem**. Porto Alegre. Vol. 22, n. 2 (jul. 2001), p. 5-20, 2001.

EICKWORT, George C. Associations of mites with social insects. **Annual review of entomology**, v. 35, n. 1, p. 469-488, 1990.

GILLIAM, M.; ROUBIK, D. W.; LORENZ, B. J. Microorganisms associated with pollen, honey, and brood provisions in the nest of a stingless bee, *Melipona fasciata*. **Apidologie**, v. 21, n. 2, p. 89-97, 1990.

GRÜTER, C. *et al.* Warfare in stingless bees. **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 2, p. 223-236, 2016.

GRÜTER, Christoph. *Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution*. **Springer Nature**, 2020.

HALCROFT, Megan; SPOONER-HART, Robert; NEUMANN, Peter. Behavioral defense strategies of the stingless bee, *Austroplebeia australis*, against the small hive beetle, *Aethina tumida*. **Insectes sociaux**, v. 58, n. 2, p. 245-253, 2011.

IMPERATRIZ-FONSECA, Vera Lúcia *et al.* Checklist das abelhas e plantas melitófilas no Estado de São Paulo, Brasil. **Biota neotropica**, v. 11, p. 631-655, 2011.

KISTNER, David H. The social insects' bestiary. **Social insects**, v. 3, p. 1-244, 1982.

KLIMOV, P. *et al.* Bee mite ID: Bee-associated mite genera of the world. **USDA APHIS Identification Technology Program (ITP)**, v. 1, n. 2016, p. 350, 2016. [data de acesso: 04/11/2021] <http://idtools.org/id/mites/beemites/index.php>

KOEDAM, Dirk; APONTE, Olga I. Cepeda; IMPERATRIZ-FONSECA, Vera L. Egg laying and oophagy by reproductive workers in the polygynous stingless bee *Melipona bicolor* (Hymenoptera, Meliponini). **Apidologie**, v. 38, n. 1, p. 55-66, 2007.

LIMA, Maria Cecília de; ROCHA, Sá de Alencar. Efeitos dos agrotóxicos sobre as abelhas silvestres no Brasil. **Brasília: Ibama**, 2012.

MATEUS, S. *et al.* Beyond temporal-polyethism: division of labor in the eusocial bee *Melipona marginata*. **Insectes Sociaux**, v. 66, n. 2, p. 317-328, 2019.

MENEGATTI, Carla *et al.* *Paenibacillus polymyxa* associated with the stingless bee *Melipona*

scutellaris produces antimicrobial compounds against entomopathogens. **Journal of chemical ecology**, v. 44, n. 12, p. 1158-1169, 2018.

MENEZES, C. *et al.* Infestation by *Pyemotes tritici* (Acari, Pyemotidae) causes death of stingless bee colonies (Hymenoptera: Meliponina). **Genetics and Molecular Research**, v.8, n.2, p.630-634, June 2009.

MICHENER, Charles Duncan *et al.* Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). **Bulletin of the AMNH**; v. 82, article 6. 1944.

MORAIS, Paula B.; CALAÇA, Paula S. São Thiago; ROSA, Carlos Augusto. Microorganisms associated with stingless bees. In: **Pot-Honey**. Springer, New York, NY, 2013. p. 173-186.

NEUMANN, Peter; PETTIS, Jeff S.; SCHÄFER, Marc O. Quo vadis *Aethina tumida*? Biology and control of small hive beetles. **Apidologie**, v. 47, n. 3, p. 427-466, 2016.

NOGUEIRA NETO, Paulo. **Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão**. Nogueirapis, 1997.

NOLL, Fernando B. Behavioral phylogeny of corbiculate Apidae (Hymenoptera; Apinae), with special reference to social behavior. **Cladistics**, v. 18, n. 2, p. 137-153, 2002.

PEDRO, Silvia RM. The stingless bee fauna in Brazil (Hymenoptera: Apidae). **Sociobiology**, v. 61, n. 4, p. 348-354, 2014.

PERUQUETTI, Rui Carlos; BEZERRA, José Maurício Dias. Inquilinos de abelhas-sem-ferrão (Hymenoptera: Apidae): aspectos da biologia de *Scotocryptus melitophilus* Reitter, 1881 (Coleoptera: Leiodidae). **Entomotrópica: Revista internacional para el estudio de la entomología tropical**, v. 18, n. 3, p. 215-218, 2003.

RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigonini*) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. **Apidologie**, v. 21, n. 5, p. 469-488, 1990.

- ROUBIK, David W. Stingless bee nesting biology. **Apidologie**, v. 37, n. 2, p. 124-143, 2006.
- ROUBIK, David W. *et al.* Sporadic food competition with the African honey bee: projected impact on neotropical social bees. **Journal of Tropical Ecology**, v. 2, n. 2, p. 97-111, 1986.
- ROUBIK, David W.; WHEELER, Quentin D. Flightless beetles and stingless bees: phoresy of scotocryptine beetles (Leiodidae) on their meliponine hosts (Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, p. 125-135, 1982.
- SAKAGAMI, Shoichi F.; ROUBIK, David Ward; ZUCCHI, Ronaldo. Ethology of the robber stingless bee, *Lestrimelitta limao* (Hymenoptera: Apidae). **Sociobiology**, 1993.
- SERRA, Raissa S. Aspectos morfológicos e comportamentais da oviposição de rainhas e operárias em duas espécies de *Scaptotrigona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). 2016. 39 f. **Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Viçosa**, Viçosa. 2016.
- VIJAYAKUMAR, K.; MUTHURAMAN, M.; JAYARAJ, R. Infestation of *Carpoglyphus lactis* (Linnaeus)(Acari: Carpglyphidae) on *Trigona iridipennis* (Apidae: Meliponinae) from India. **Scholarly Journal of Agricultural Science**, v. 3, n. 1, p. 25-28, 2013.
- VON ZUBEN, L. G. *et al.* Interspecific chemical communication in raids of the robber bee *Lestrimelitta limao*. **Insectes sociaux**, v. 63, n. 2, p. 339-347, 2016.
- WENSELEERS, Tom *et al.* Intraspecific queen parasitism in a highly eusocial bee. **Biology Letters**, v. 7, n. 2, p. 173-176, 2011.
- WOLOWSKI, M. *et al.* Relatório temático sobre polinização, polinizadores e produção de alimentos no Brasil. **Editora Cubo**, São Carlos, 2019.