



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE
E BIOTECNOLOGIA - REDE BIONORTE



FIDELIDADE FLORAL, PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL E
FORRAGEAMENTO INDIVIDUAL DA ABELHA SEM FERRÃO
Melipona (Melikerria) fasciculata SMITH, 1854

ALBEANE GUIMARÃES SILVA ALMEIDA

São Luís – MA

Junho/ 2022

ALBEANE GUIMARÃES SILVA ALMEIDA

**FIDELIDADE FLORAL, PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL E
FORRAGEAMENTO INDIVIDUAL DA ABELHA SEM FERRÃO**
Melipona (Melikerria) fasciculata SMITH, 1854

Tese de doutorado apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biotecnologia - Rede BIONORTE, na Universidade Federal do Maranhão, como requisito para a obtenção do Título de Doutor em Biodiversidade e Biotecnologia.

Orientadora: Márcia Maria Corrêa Rêgo

Coorientador: Michael Hrnčíř

São Luís – MA

Junho/ 2022

Ficha gerada por meio do SIGAA/Biblioteca com dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Diretoria Integrada de Bibliotecas/UFMA

Guimaraes Silva Almeida, Albeane.

Fidelidade floral, plasticidade comportamental e forrageamento individual da abelha sem ferrão *Melipona Melikerria fasciculata* Smith, 1854 / Albeane Guimaraes Silva Almeida. - 2022.

196 f.

Coorientador(a): Michael Hrncir.

Orientador(a): Marcia Maria Corrêa Rêgo.

Tese (Doutorado) - Programa de Pós-graduação em Rede - Rede de Biodiversidade e Biotecnologia da Amazônia Legal/ccbs, Universidade Federal do Maranhão, São Luís, 2022.

1. Abelha sem ferrão. 2. Especialização. 3. Grãos de pólen. 4. Preferências Nutricionais. 5. Recursos florais. I. Corrêa Rêgo, Marcia Maria. II. Hrncir, Michael. III. Título.

ALBEANE GUIMARÃES SILVA ALMEIDA

**FIDELIDADE FLORAL, PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL E
FORRAGEAMENTO INDIVIDUAL DA ABELHA SEM FERRÃO**

***Melipona (Melikerria) fasciculata* SMITH, 1854**

Tese de doutorado apresentada ao Curso de
Doutorado do Programa de Pós-Graduação
em Biodiversidade e Biotecnologia - Rede
BIONORTE, na Universidade Federal do
Maranhão, como requisito para a obtenção
do Título de Doutor em Biodiversidade e
Biotecnologia.

Data: 30/ 06/ 2022

Banca examinadora

Prof. (a) Dr. (a) Márcia Maria Correa Rêgo (Orientadora)
Universidade Federal do Maranhão

Prof. (a) Dr. (a) Michael Hrnair (Coorientador)
Universidade de São Paulo

Prof. (a) Dr. (a) Eduardo Bezerra Almeida Jr.
Universidade Federal do Maranhão

Prof. (a) Dr. (a) Carlos Alfredo Lopes de Carvalho
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia

Prof. (a) Dr. (a) Vera Lúcia Imperatriz-Fonseca
Universidade de São Paulo

Prof. (a) Dr. (a) Francisco Soares Santos Filho
Universidade Estadual do Piauí

Dedico essa tese ao amor da minha vida, Miguel Guimarães Silva Almeida, meu filho, que ainda nem nasceu, mas já me ensina que preciso sempre dar o melhor de mim, pois seu futuro depende das minhas escolhas do presente.

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Rede BIONORTE (Biodiversidade e Biotecnologia) pelos ensinamentos, e a oportunidade do crescimento profissional na carreira e aprofundamento nos conhecimentos conquistados durante esses anos.

À FAPEMA, por ter me concedido não apenas o financiamento do meu projeto de pesquisa, mas por acreditar que pesquisadores em formação, assim como eu, tem a capacidade de administrar um projeto financiado. Pela bolsa de estágio internacional, que foi uma das experiências mais incríveis da minha carreira, pois pude conhecer pesquisadores renomados, e aprender junto com eles, técnicas inovadoras para o meu trabalho. E, além disso, agradeço imensamente à FAPEMA juntamente com a Capes pela concessão da bolsa de estudos.

À minha orientadora Prof. Dra. Márcia Rêgo que está comigo desde a graduação, e sempre me deixou o mais a vontade possível para realizar os trabalhos, sempre me apoiando e confiando em minhas capacidades.

Ao meu co-orientador o Prof. Dr. Michael Hrnčíř que me auxiliou desde a decisão do projeto, por sua dedicação e esforço que não me fizeram desistir do meu ultimo artigo.

À Dra. Leticia Estevinho que me orientou durante o estágio em Portugal, e nos recebeu de uma forma maravilhosa, nos deixando super à vontade para aprender as metodologias e a utilizar todos os equipamentos.

À Vanessa Paula (técnica do laboratório de microbiologia do Instituto Politécnico de Bragança/ PT) que me ensinou tudo do laboratório, agradeço por ter dedicado seu tempo.

Ao Prof. Dra. Patricia Maia Correia de Albuquerque, por além de ser amiga e companheira de laboratório da minha orientadora, estar sempre conosco nos incentivando durante as dificuldades.

Ao Prof. Dr. Eduardo Bezerra Almeida Jr, pelos conselhos e principalmente pelo incentivo em toda a minha trajetória desde a graduação. São profissionais como você que me fazem querer continuar seguindo.

À Jesse James Fernandes e Naize dos Reis que toparam me auxiliar nas coletas das plantas.

Ao Rafael Pinto pela amizade infinita de sempre, e por nunca soltar a minha mão desde a graduação. Quando eu pensava que tudo ia desmoronar, ele sempre estava me apoiando, mesmo que distante. Por dividir momentos super importantes em nossas vidas, como foi o estágio internacional. Obrigada por existir.

Aos amigos Kayck, Isabela e Ricardo que nos acolheram em durante o estagio em Portugal, vocês foram muito importantes nessa caminhada.

Aos colegas de laboratório, Maira Diniz, Harysson Barros, Carlos Neves Jr., Luana e Luciano, pelas conversas produtivas, e das boas risadas nos momentos de descontração. Com destaque a Maira, Harysson e Carlos pelas noites de trabalho no laboratório.

Ao Sr. Jean e ao Sr. Mário, por concederem as caixas de abelhas para realização das observações no laboratório.

Aos meus pais, Eunice e Albino, pelo amor incondicional e pelo incentivo aos estudos, e mesmo não tendo conquistado nem o ensino médio, por precisarem trabalhar, sempre me ensinaram a lutar pelos meus sonhos.

A minha filhotinha de quatro patas, Lanna, por todo o amor e carinho durante os momentos mais difíceis dessa jornada.

Ao meu amor Natal Oliveira Almeida (hoje meu esposo), por ter me esperado durante tantos anos, até dizermos o nosso sim, pelo cuidado, amor e principalmente pela enorme paciência comigo nos momentos de estresse provocados pelo trabalho.

Finalmente gostaria de agradecer, ao causador de eu chegar onde cheguei, e por ter me proporcionado encontrar tanta gente incrível durante essa jornada que não foi nada fácil, DEUS. Por me guiar e me amparar em cada obstáculo que enfrentei durante toda minha vida.

Agradeço imensamente do fundo de meu coração a todas as pessoas que auxiliaram, direta ou indiretamente, com a realização desse trabalho.

"Eu tentei 99 vezes e falhei, mas na centésima tentativa eu consegui, nunca desista de seus objetivos mesmo que esses pareçam impossíveis, a próxima tentativa pode ser a vitoriosa".

Albert Einstein

RESUMO

SILVA-ALMEIDA, Albeane Guimarães. **Fidelidade Floral, Plasticidade Comportamental e Forrageamento Individual da Abelha Sem Ferrão *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854.** 2022. 216 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade e Biotecnologia) - Universidade Federal do Maranhão, Maranhão, MA - Brasil, 2022.

A eficiência de abelhas sem ferrão na polinização provavelmente está relacionada à dependência dos recursos florais desde a fase larval até a adulta, sendo o pólen a fonte protéica e o néctar a fonte de carboidrato. Estas abelhas podem apresentar preferências florais, que visam otimizar o custo-benefício do forrageio. Porém, pouco se sabe sobre como abelhas individualmente se especializam na coleta de seus recursos, tais como preferência por determinadas plantas, ou por um recurso específico. O objetivo deste trabalho é avaliar o comportamento individual de forrageiras de *Melipona fasciculata*, verificando também a existência de fidelidade floral em relação à distribuição dos recursos e qualidade nutricional do mesmo. Foi realizado um levantamento da composição florística e a fenologia da floração das plantas no Campus Bacanga da UFMA e arredores, verificando a influência da sazonalidade na distribuição dos recursos florais disponibilizados por abelhas, no período de julho de 2018 a junho de 2019. Quase 70% das espécies de plantas observadas na região são polinizadas por abelhas, com recursos florais distribuídos o ano todo. No período seco, o néctar é o recurso mais ofertado, enquanto que no período chuvoso, o pólen é o recurso floral mais disponibilizado (Capítulo 1). No Capítulo 2, foi avaliado o teor de fenóis e flavonoides totais, a atividade antioxidante e a composição de ácidos graxos do pólen monofloral coletado por *M. fasciculata* nos períodos de Agosto a Outubro de 2018 (período seco) e de Março a Junho 2019 (período chuvoso). Os grãos de pólen de *Leucaena leucocephala*, *Mimosa caesalpiniiifolia* e *Mimosa pudica* apresentaram os maiores teores de fenóis totais; já *Senna siamea*, maiores concentrações de flavonóides totais. O pólen que as abelhas coletaram de *L. leucocephala* apresentou a maior atividade antioxidante. Das oito espécies analisadas para os ácidos graxos foram quantificados vinte e sete tipos de ácidos graxos, sendo o mais representativo o ácido α -linolênico, seguido do ácido linoleico e do ácido palmítico importante para a geração de energia para contração muscular durante o voo das forrageiras. No Capítulo 3, foi verificado o comportamento de fidelidade floral e troca de fonte floral por forrageiras marcadas de *M. fasciculata*, e se estes comportamentos estão relacionados ao valor nutricional (proteínas e aminoácidos) do pólen coletadas por elas. De modo geral, abelhas

coletam grãos de pólen com maiores concentrações de proteínas e aminoácidos com maior frequência. Plantas do gênero *Mimosa* podem ser consideradas as mais indicadas em uma dieta para *M. fasciculata*, pois apresentam os aminoácidos essenciais para as abelhas, valores acima do mínimo necessário. Algumas abelhas que trocam de fonte durante a vida de forrageira costumam trocar por fonte de qualidade inferior a fonte inicial. Por exemplo, *S. siamea*, planta com valor nutricional menor que outras coletadas, foi a fonte mais utilizada nessas trocas, porém essa possui adaptações especiais nas anteras (anteras poricidas), que restringe a coleta de grãos de pólen à abelhas que realizam a vibração das anteras, diminuindo a competição interespecífica. A coleta de pólen em diferentes fontes garante uma dieta completa, pois um determinado tipo de pólen pode suprir a deficiência nutricional do outro.

Palavras-chave: Abelha sem ferrão; Especialização; Recursos florais; Grãos de pólen; Preferências Nutricionais.

ABSTRACT

SILVA-ALMEIDA, Albeane Guimarães. **Floral Fidelity, Behavioral Plasticity and Individual Foraging of the Stingless Bee *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854.** 2022. 216 f. Thesis (PhD in Biodiversity and Biotechnology) - Federal University of Maranhão, Maranhão, MA-Brazil, 2022.

The efficiency of stingless bees in pollination is probably related to their dependence on floral resources from the larval to the adult stage, pollen being the protein source and nectar the carbohydrate source. These bees may exhibit floral preferences, which aim to optimize the cost-benefit of foraging. However, little is known about how individual bees specialize in collecting their resources, such as preference for certain plants, or for a specific resource. The objective of this work is to evaluate the individual foraging behavior of *Melipona fasciculata*, also verifying the existence of floral fidelity in relation to the distribution of resources and nutritional quality of the same. A survey of the floristic composition and the flowering phenology of plants in and around the Bacanga Campus of UFMA was conducted, verifying the influence of seasonality on the distribution of floral resources made available by bees, in the period from July 2018 to June 2019. Almost 70% of the plant species observed in the region are pollinated by bees, with floral resources distributed throughout the year. In the dry season, nectar is the most offered resource, while in the rainy season, pollen is the most available floral resource (Chapter 1). In Chapter 2, the content of total phenols and flavonoids, antioxidant activity and fatty acid composition of monofloral pollen collected by *M. fasciculata* in the periods from August to October 2018 (dry period) and from March to June 2019 (rainy period) were evaluated. The pollen grains of *Leucaena leucocephala*, *Mimosa caesalpiniiifolia* and *Mimosa pudica* had the highest levels of total phenols, while *Senna siamea* had the highest concentrations of total flavonoids. The pollen that the bees collected from *L. leucocephala* showed the highest antioxidant activity. From the eight species analyzed for fatty acids, twenty-seven types of fatty acids were quantified, the most representative being α -linolenic acid, followed by linoleic acid and palmitic acid, which is important for the generation of energy for muscle contraction during the flight of the forage bees. In Chapter 3, the behavior of floral fidelity and floral source switching by marked foraging bees of *M. fasciculata* was verified, and whether these behaviors are related to the nutritional value (proteins and amino acids) of the pollen collected by them. In general, bees collected pollen grains with higher concentrations of proteins and amino acids more frequently. Plants of the genus *Mimosa* can be considered the most suitable in a diet for *M. fasciculata*, because they

have the essential amino acids for bees, values above the minimum necessary. Some bees that switch sources during their foraging life usually switch to a source of lower quality than the initial source. For example, *S. siamea*, a plant with lower nutritional value than others collected, was the most used source in these exchanges, but it has special adaptations in the anthers (poricidal anthers), which restricts the collection of pollen grains to bees that vibrate the anthers, reducing interspecific competition. The collection of pollen from different sources ensures a complete diet, because a particular type of pollen can supply the nutritional deficiency of another.

Keywords: Stingless bee; Specialization; Floral resources; Pollen grains; Nutritional Preferences.

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	iii
1. INTRODUÇÃO GERAL	11
1.1 Objetivo Geral	13
1.2 Objetivos específicos	13
2. REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1 Distribuição, classificação e diversidade das abelhas	14
2.2 Abelhas sem ferrão	14
2.3 Relação Planta - Abelha	15
2.4.1 Néctar	18
2.4.2 Pólen	19
2.5 Fidelidade ou Constância floral	22
2.6 Forrageamento individual e Plasticidade comportamental de forrageiras	24
2.7 Importância do conhecimento botânico para conservação de abelhas e da flora nativa	25
Capítulo 1	29
Temporal Distribution of floral Resources for bees in an urban environment in Northeastern Brazil*	29
Capítulo 2	85
Phenolic content, antioxidant activity, and lipid profile of monofloral pollen collected by <i>Melipona fasciculata</i> (Apidae: Meliponini)	85
Capítulo 3	122
Fidelidade floral no forrageamento de pólen por <i>Melipona fasciculata</i> (Apidae: Meliponini): por que operárias trocam de fonte floral?	122
4. CONCLUSÕES GERAIS	164
5. REFERÊNCIAS	166
ANEXOS	181

1. INTRODUÇÃO GERAL

As abelhas desempenham um papel importante nas comunidades biológicas como polinizadores (MICHENER, 2007), e tem imensa contribuição no cenário econômico e ecológico (MORSE e CALDERONE, 2000). A relação mutualística abelha-flor, tem evoluído há cerca de 70 milhões de anos (CREPET et al., 1991), garantido sua alimentação através dos recursos oferecidos, assim como a polinização das plantas visitadas.

Muitos insetos polinizadores demonstram uma preferência para visitar flores de apenas uma espécie vegetal durante uma viagem de forrageamento (FREE, 1963; KÄMPER et. al., 2016). Esta “fidelidade” ou “constância” floral provavelmente beneficia plantas, porque o pólen terá mais chance de ser depositado sobre os estigmas da mesma espécie (GRÜTER et. al., 2011). No entanto, não é tão claro como insetos ignoram flores alternativas gratificantes.

De acordo com Darwin (1876) o comportamento das abelhas de retornar para o mesmo tipo de flor, repetindo a mesma tarefa, permite a abelhas visitarem fontes de alimento mais rapidamente do que eles fariam se estivessem alternando entre tipos florais, sugerindo assim que este tipo de fidelidade floral, pode ser uma adaptação para explorar flores de forma eficiente.

As forrageiras de abelhas sem ferrão podem também apresentar fidelidade a uma mesma fonte durante várias viagens, eventualmente, durante dias (WHITE et al., 2001). A fidelidade floral de uma abelha teria três causas básicas: necessidade, preferência ou restrição inata (FAEGRI e VAN DER PIJL, 2013). A primeira e a segunda não têm relação verdadeira com a “fidelidade floral”, pois, no caso da necessidade da abelha, o ambiente não oferece oportunidade de escolha e, no caso da preferência pelo recurso, a escolha é limitada por restrições morfofisiológicas (KLEINERT et al., 2009).

Diversos trabalhos têm relatado as estratégias de forrageio a respeito da coleta de néctar, onde forrageiras coletam esse recurso com maiores concentrações de carboidratos, a fim de garantir mais energia para realizarem suas atividades (ROUBIK e BUCHMANN, 1984; BIESMEIJER et al., 1999). Já o pólen, por sua vez, fornece todos os aminoácidos essenciais necessários para o desenvolvimento, a saúde e a longevidade das abelhas (GROOT, 1953; ALAUX et al., 2010), no entanto, não é bem compreendido se existe estratégias de exploração por pólen com maior concentração de proteínas. O pólen ofertado pelas plantas apresenta variação na composição nutritiva e proteica entre espécies de plantas, e também sofre a influência da idade, da condição nutricional da planta e das condições ambientais

durante o desenvolvimento do pólen (HERBERT JR. e SHIMANUKI, 1978). Tudo isso influencia na qualidade do recurso explorado pelos insetos visitantes.

O conhecimento das fontes florais utilizadas na alimentação das abelhas sem ferrão, e a distribuição espaço-temporal desses recursos no ambiente tem grande importância ecológica e econômica nesse grupo de abelhas (ALEIXO et. al., 2014; 2017). Estudos sobre as fontes de recursos florais utilizados por *Melipona fasciculata* no Maranhão, foram realizados na região da Baixada Maranhense, no entanto foram caracterizadas as principais espécies vegetais a nível colonial (MARTINS et al., 2011; ALBUQUERQUE et. al., 2013; CARVALHO et. al., 2016; GOSTINSKI et. al., 2018), ainda sendo escasso o conhecimento sobre o comportamento de forrageamento individual dessa espécie, e as estratégias utilizadas de sobrevivência desses indivíduos diante da distribuição dos recursos apresentados no ambiente.

O entendimento do comportamento de forrageamento individual permite estimar o espectro de fontes florais em um dado período ou hábitat (RAMALHO et. al., 1991; IMPERATRIZ-FONSECA et. al., 1993). Através do conhecimento das fontes alimentares, e como estas estão distribuídas no tempo e no espaço, é possível traçar estratégias de exploração racional dos recursos naturais (NOGUEIRA e AUGUSTO, 2007; ALEIXO et. al., 2014; 2017), além do manejo e conservação das abelhas nativas.

Com intuito de suprir essas lacunas de conhecimento, este trabalho analisou o comportamento individual de forrageiras de *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854, verificando também a existência de fidelidade floral em relação a distribuição recursos e qualidade nutricional do mesmo. Além disso, essa tese produziu informações sobre a busca por recurso, e a relação de coexistência com as espécies vegetais, através da distribuição dos recursos florais na região.

Desde modo, no **Capítulo 1** realizamos um levantamento das espécies vegetais existentes na região estudada, e a distribuição dos seus recursos ao longo do ano. Esse estudo também auxiliou na identificação dos grãos de pólen coletados por *M. fasciculata* trabalhados nos capítulos subsequentes. Isso somente foi possível devido a identificação das espécies da região e a construção de uma palinoteca de referência região.

No **Capítulo 2** avaliamos o teor total de de fenóis e flavonóides, a atividade antioxidante, e a composição de ácidos graxos presente nos grãos de pólen monofloral coletados por *M. fasciculata*.

Já no **Capítulo 3** abordamos se a preferência floral de *M. fasciculata*, seja por fidelidade floral ou pela troca de recursos, pode estar relacionada à sua composição nutricional. Pois entender os comportamentos de fidelidade floral ou de trocas dos recursos

florais é crucial para garantir suprimento constante às colônias de abelhas sociais. Forrageiras marcadas individualmente de *Melipona fasciculata* foram monitoradas para investigar a especialização individual para diferentes recursos alimentares, e para verificar se a troca está relacionada a fatores nutricionais. No período seco, a maioria das forrageiras marcadas se especializou na coleta de néctar, enquanto no período chuvoso foi para a coleta de pólen.

1.1 Objetivo Geral

Avaliar o comportamento individual de forrageiras de *Melipona* (*Melikerria*) *fasciculata* Smith, 1854, verificando também a existência de fidelidade floral em relação a distribuição recursos e qualidade nutricional do mesmo.

1.2 Objetivos específicos

- ❖ Realizar levantamento florístico e estudo fenológico dos recursos utilizados por abelhas na região da Universidade Federal do Maranhão e entorno;
- ❖ Verificar a influência dos fatores abióticos (temperatura, precipitação e umidade) na distribuição dos recursos ofertados na região da Universidade Federal do Maranhão e entorno;
- ❖ Identificar os recursos florais coletados por forrageiras individuais de *Melipona fasciculata*;
- ❖ Avaliar o teor de Fenóis e flavonóide totais, a atividade antioxidante, e a composição em ácidos graxos do pólen monofloral colhido manualmente das corbículas de *M. fasciculata*;
- ❖ Avaliar se forrageiras de *M. fasciculata* mantêm uma fidelidade floral ao longo de toda sua vida;
- ❖ Avaliar se a seletividade de forrageamento é estabelecida logo no início da vida das forrageiras;
- ❖ Verificar se a preferência de forrageamento individual persiste ao longo da vida;
- ❖ Avaliar se indivíduos que possuem fidelidade floral apresentam preferência por plantas com pólen de maiores concentrações proteicas;
- ❖ Avaliar a concentração de proteína em diferentes tipos polínicos utilizadas por *M. fasciculata*, e analisar qual a influência do valor nutricional na fidelidade floral.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Distribuição, classificação e diversidade das abelhas

As abelhas estão amplamente distribuídas em todo o mundo, podendo ser encontradas desde áreas muito frias, secas e quentes, florestas tropicais úmidas até ilhas oceânicas (LINSLEY, 1958; HEITHAUS, 1979a; FRANKIE et al., 1983). Esses insetos estão classificados na Ordem Hymenoptera, sendo agrupados na superfamília Apoidea, que por sua vez está subdividida em sete famílias biológicas existentes: Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, Megachilidae, Melittidae e Stenotritidae, apresentando uma diversidade de aproximadamente 20.000 espécies descritas (MICHENER, 2007).

No Brasil são encontrados representantes de apenas cinco famílias: Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae e Megachilidae (SILVEIRA et al., 2002). Apidae é uma das famílias de abelhas mais diversas e comum (SILVEIRA et al., 2002; MICHENER, 2007), com ampla distribuição em todos os continentes (SILVEIRA et al. 2002). Abelhas da família Apidae possuem biologia altamente diversificada, que variam desde comportamento solitário, ou altamente social com castas diferenciadas, ou ainda parasitas sociais e cleptoparasitas.

Apidae está dividida em três subfamílias: Apinae, Xylocopinae e Nomadinae. Na subfamília Apinae, abrange 19 tribos, em que pode-se destacar as tribos Apini e Meliponini devido à importância ecológica que possuem, e seu alto nível de organização social (MICHENER, 1974; SAKAGAMI, 1982).

2.2 Abelhas sem ferrão

As abelhas sociais sem ferrão (Apinae: Meliponini), também denominadas de meliponíneos, ocorrem em regiões tropicais do mundo (MICHENER, 2007), com mais de 300 espécies reconhecidas (CAMARGO e PEDRO, 2007). Em muitas áreas da América tropical, abelhas da tribo Meliponini são as mais comuns e, conseqüentemente, são responsáveis pela polinização de muitas espécies vegetais nativas (MICHENER, 2007; BUENO et al., 2021) e cultivadas (HEARD, 1999; BISPO DOS SANTOS, 2009; MALAGODI-BRAGA, 2002; CRUZ et al., 2005; ROSELINO et al., 2009; ROSELINO et al., 2010; CAUICH et al., 2004; DEL SARTO et al., 2005; BARTELLI et al., 2014), sendo capazes de polinizar 30% a 90% da polinização da flora nativa (KERR, 1996).

Abelhas da tribo Meliponini são geralmente encontradas em colônias perenes que variam de algumas dezenas a 100.000 ou mais trabalhadores, e possuem diferenças morfológicas e comportamentais separando-as em castas femininas, rainha e operárias (MICHENER, 2007).

A organização de insetos sociais se destaca pelo nível de organização da divisão de trabalho da casta não reprodutiva (WILSON, 1971; OSTER e WILSON, 1978). O trabalho entre operárias de abelhas em ferrão varia de acordo com a idade (KERR et. al., 1996; MICHENER, 2007). Inicialmente elas realizam a limpeza corporal e permanecem sobre os favos de cria produzindo cera, cuidam da cria, constroem células de cria e auxiliam as atividades de postura da rainha. A partir do primeiro terço de vida passam a exercer atividades como limpeza e manipulação de alimento, no entanto não deixam de realizar as atividades anteriores. Posteriormente iniciam a atividade de guarda, onde protegem a entrada do túnel que dá acesso para o ninho. Na última etapa, elas iniciam suas atividades no meio externo, e a partir desse momento essas abelhas são chamadas de campeiras, pois saem em busca de pólen, néctar, barro, resina (própolis) e água no campo (KERR e SANTOS NETO, 1956; SOMMEIJER, 1984; SOMMEIJER, 1987; KERR et al., 1996; GIANNINI, 1997).

As abelhas sem ferrão depositam pólen e néctar em vasos ovais feitos de cera e resina dentro do ninho (KERR, 1986; MICHENER, 1974; KERR et al., 1996; ROUBIK, 1989; ROUBIK 2006; MAIA-SILVA et. al., 2018), para garantir um fornecimento constante de seus recursos alimentares, aumentando assim as chances de sobrevivência da colônia durante eventos de escassez de recursos (ROUBIK, 1982; MAIA-SILVA et al., 2015; VOLLET-NETO et. al., 2017; MAIA-SILVA et. al., 2018).

Dentro da tribo Meliponini, o gênero *Melipona* Illiger, 1806 possui o maior número de espécies presentes em toda a região neotropical, apresentando cerca de 65 espécies conhecidas (CAMARGO e PEDRO, 2007), além disso é considerado o mais diversificado na bacia amazônica (SILVEIRA et al., 2002; PEDRO e CAMARGO, 2012).

O gênero *Melipona* é o mais distinto dentre todas as espécies de meliponíneos, pois consiste em abelhas robustas que variam de 8 a 15 mm de comprimento (MICHENER, 2007). Os ninhos da maioria das espécies de *Melipona* são tipicamente feitos em cavidades de árvores (SILVEIRA et al., 2002; MICHENER, 2007).

No Maranhão, a espécie *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854, também conhecida como “tiúba”, é a abelha mais comum no estado (KERR et. al., 1996) e tem um importante papel econômico, pois representa uma das principais fontes de renda para várias famílias no interior do estado (BEZERRA, 2002), que utilizam a produção do seu mel para a comercialização.

2.3 Relação Planta - Abelha

Há pelo menos 430 milhões de anos os insetos surgiram na Terra, e seu primeiro

contato com as plantas que já habitavam o planeta foi como consumidores de esporos e pólen (IMPERATRIZ-FONSECA et. al., 1993; DEL-CLARO e TOREZAN-SILINGARDI, 2012). Essa oferta de recursos alimentares foi tentadora para insetos e outros animais, e assim tornou essa relação mais estreita. A partir desse evento, insetos iniciaram sua radiação adaptativa, favorecendo assim sua diversificação juntamente com as angiospermas (DEL-CLARO e TOREZAN-SILINGARDI, 2012).

A polinização da maioria das espécies de árvores de florestas tropicais do mundo é realizada por insetos, sendo a mais significativa delas, a realizada pelas abelhas (BAWA, 1990; BUCHMANN e NABLAN, 1996). As abelhas são essenciais para a manutenção de populações de plantas nativas e para a produção de alimento (KLEIN et al., 2006; IMPERATRIZ-FONSECA e NUNES-SILVA, 2010; SANTOS, 2010). Além disso, algumas espécies de abelhas sociais são consideradas importantes, pois podem favorecer o homem com seus produtos (mel, cera, própolis e pólen), no entanto sua principal importância está ligada a polinização das plantas (MICHENER, 2007).

A polinização realizada por abelhas é considerada um serviço ecossistêmico regulatório, tendo em vista que flores bem polinizadas produzem frutos e sementes de alta qualidade (BUCHMANN e NABLAN, 1996; KLEIN et al., 2006). Na agricultura, esse serviço prestado pelas abelhas é visto positivamente, já que uma boa polinização além de melhorar a qualidade dos frutos e sementes, contribui com o aumento do peso, tamanho e número de frutos e sementes produzidos (IMPERATRIZ-FONSECA e NUNES-SILVA, 2010).

Ao longo da evolução, as plantas desenvolveram estratégias que atraem grande quantidade de visitantes florais com alta qualidade nos serviços de polinização, e com isso polinizadores tendem a maximizar o ganho energético durante o seu forrageamento (STOUT, 2000). As características das flores que atraem os polinizadores são classificadas como recompensas e sinais (FAEGRI e VAN DER PIJL, 1979, PROCTOR et al., 1996). A maioria das plantas emitem sinais de alerta aos polinizadores avisando que a recompensa (pólen e/ou néctar) está disponível, e em troca, quando eles as visitam transferem o pólen, permitindo o transporte deste à outra flor (RECH et al., 2014).

Os sinais de aviso emitidos aos visitantes e polinizadores variam de acordo com a espécie, estes podem ser visuais (forma, tamanho, cor, textura, etc.) e olfatórios (odores) (KEVAN e BAKER, 1983; CHITTKA e MENZEL, 1992; DAFNI e GIURFA, 1998). É muito comum que uma mesma flor possa apresentar mais de um tipo de sinalização, e recursos para a atração dos visitantes florais (RECH et al., 2014).

Abelhas e plantas com flores mantêm uma relação baseada na troca de recompensas alimentares, onde a planta oferece seus recursos e as abelhas realizam o serviço da polinização (MORGADO et. al., 2002). Essa relação contribui com a estruturação das comunidades vegetais, influenciando na distribuição espacial das angiospermas, na riqueza e abundância dessas espécies em um ecossistema (BAWA et. al., 1985). A dinâmica populacional dos visitantes florais, em especial as abelhas, está diretamente relacionada a quantidade e a qualidade dos recursos existentes e disponíveis para elas em um ecossistema (WILLIAMS et. al., 1999).

A distribuição dos recursos ocorre de forma imprevisível no tempo e no espaço, pois como se observa, espécies de plantas individuais abrem suas flores em diferentes momentos do dia e florescem em diferentes épocas do ano (MOORE e RANKIN, 1983). E, para aumentar as dificuldades na exploração desses recursos, garantindo assim a polinização, muitas espécies de plantas escondem suas recompensas florais dentro de flores complexas, de modo que apenas visitantes com uma morfologia apropriada possam alcançar o nectário, e aprender a lidar com essas flores leva tempo (GOULSON, 2000). De acordo com Menzel et. al. (1993), abelhas são capazes de aprender e memorizar os sinais de alerta para coleta dos recursos florais, podendo ou não apresentar preferências por determinadas espécies de plantas, dentro de uma escala espaço-temporal.

A maioria das espécies de abelhas necessitam, quase que exclusivamente, dos recursos florais ofertados pelas plantas, e estes são fundamentais para a sua sobrevivência (MICHENER 1977; MINCKELY e ROULSTON, 2006). O pólen e o néctar são os alimentos mais explorados pelas abelhas (ROUBIK, 1989; MICHENER, 2007; VIT et. al., 2018), que utilizam esses recursos florais, para alimentação dos adultos, na alimentação da sua cria e construção de seus ninhos (ZUCCHI et al., 1969; WILLE e MICHENER, 1973; VOGEL, 1974; NEFF e SIMPSON, 1981; SIMPSON e NEFF 1987; BUCHMANN, 1987; LOKVAM e BRADDOCK, 1999; (AUGUSTO e GARÓFALO, 2003; MINCLEY e ROULSTON, 2006).

Em algumas plantas, o pólen é a principal recompensa para os visitantes, nesses casos ele possui duas funções: a reprodução das plantas e a recompensa aos visitantes florais (SCHLINDWEIN et. al., 2005). Neste último caso, o pólen se torna uma recompensa muito cara para a planta, tanto em termos de nutrientes nele investidos, quanto em termos de perda direta de material genético toda vez que é consumido (WILLMER, 2011). No entanto, quando os visitantes florais são abelhas, este pólen é perdido para polinização imediata, mas indiretamente beneficia a polinização, uma vez que serve para alimentar futuros polinizadores (SCHLINDWEIN et al., 2005).

2.4 Recursos Florais

Os recursos florais mais procurados por visitantes florais são: néctar, pólen, óleos, resinas, tecidos florais e compostos aromáticos (RECH et al., 2014). Esses recursos podem ser classificados como nutritivos (polén, néctar e óleo) utilizados para a alimentação, ou não nutritivos (resinas, tecidos florais e compostos aromáticos), utilizados na construção dos ninhos, revestimento das células de cria e em casos específicos utilizados pelos machos machos na atração de fêmeas durante a corte (DODSON, 1966; NOGUEIRA-NETO, 1970; MICHENER, 1974; EICKWORT e GINSBERG, 1980; DRESSLER, 1982; SAKAGAMI, 1982; WILLIAMS e WHITTEN, 1983; SCHEMSKE e LANDE, 1984; STERN, 1991; ELTZ et al., 1999; PERUQUETTI, 2000; GAGLIANONE, 2000; RAMALHO e SILVA, 2002; RECH et al. 2014).

2.4.1 Néctar

O néctar floral é produzido pelas glândulas nectárias, que normalmente estão situadas na base das flores (WILLMER, 2011). Trata-se de uma solução aquosa, rica em açúcar, com a qual as flores atraem e recompensam os seus visitantes, que realizam a transferência do pólen de uma flor para outra (BRANDENBURG et al., 2009), garantindo-lhe a reprodução.

O néctar é composto por três açúcares principais: sacarose, glicose e frutose (WYKES, 1952; PERCIVAL, 1961). Além desses, podemos encontrar aminoácidos, proteínas, lipídios, íons inorgânicos, compostos orgânicos voláteis e vários compostos secundários (BAKER e BAKER, 1982; BAKER e BAKER, 1983a; BAKER e BAKER, 1983b; NICOLSON e THORNBURG 2007; ROY et al., 2017). Os componentes menores do néctar podem desempenhar um papel na manipulação do comportamento dos polinizadores, impedindo o roubo de néctar, evitando a deterioração microbiana do néctar e defendendo as plantas de patógenos (BAKER, 1977; CARTER e THORNBURG, 2004; HEIL, 2011; NEPI et al., 2012). Para os visitantes florais, e/ou polinizadores efetivos, a importância do néctar nas dietas se deve principalmente à energia que é fornecida por essas plantas em forma de açúcares, que podem ser usados para alimentar o voo, produzir cera e incubar a ninhada (ALFORD, 1975; NICOLSON, 2007).

O néctar é geralmente secretado por um período mais longo do dia, e em flores pequenas, a concentração de néctar pode aumentar gradualmente ao longo do dia por evaporação, e/ ou adição de mais açúcares pela planta (ROUBIK et al., 1995; NICOLSON e THORNBURG, 2007). Este aumento na qualidade do néctar é refletido no néctar que é

coletado por forrageiras de diferentes espécies de abelhas sem ferrão (ROUBIK e BUCHMANN, 1984; INOUE et al., 1985). No entanto, néctares com um alto teor de açúcar são menos facilmente absorvidos (ROUBIK e BUCHMANN, 1984).

O néctar é a principal fonte de carboidrato utilizado pelas abelhas (CANE, 2001; MINCLEY e ROULSTON, 2006). Ele é o recurso alimentar utilizado pelos adultos como fonte de energia, e quando misturado ao pólen ele serve de alimento para as larvas (HUMAN e NICOLSON, 2006; BRODSCHNEIDER e CRAILSHEIM, 2010; NICOLSON, 2011; HUMAN et. al., 2013). Embora a produção de néctar floral represente um gasto energético muito alto para a planta (SOUTHWICK, 1984; PYKE, 1991), a existência dele garante maior possibilidade no sucesso reprodutivo, garantindo, portanto, a produção de frutos e sementes para a perpetuação da espécie (NEILAND e WILCOCK, 1998).

2.4.2 Pólen

O pólen é composto por proteínas, aminoácidos, carboidratos, lipídios e ácidos graxos, compostos fenólicos, enzimas e coenzimas, bem como vitaminas e bioelementos (ALMEIDA-MURADIAN et al., 2005; CAMPOS et al., 2008; KRELL, 1996; MICHENER, 1974; ROULSTON e CANE, 2000; WILLMER, 2011; CONTI et al., 2016), e pode diferir fortemente na composição química de acordo com sua origem botânica (TODD e BRETHERICK, 1942; HERBERT e SHIMANUKI, 1978; DAY et al., 1990; SERRA-BONVEHI e ESCOLÀ JORDÀ, 1997; ROULSTON et al., 2000; ROGALA e SZYMAS, 2004; SOMERVILLE e NICOL, 2006; SZCZÊSNA, 2006; TASEI e AUPINEL, 2008; MARTINS et al., 2011; MĂRGĂOAN, et al., 2012; NICOLSON e HUMAN, 2013). No entanto, pouco se sabe a respeito dos fatores que determinam as preferências das abelhas por diferentes tipos de polínicos (PERCIVAL, 1955; FREE 1963, 1964; NYE e MACKENSEN, 1965; HANLEY et al., 2008; PERNAL e CURRIE, 2002; ARENAS e KOHLMAIER, 2019).

A preferência das abelhas por um determinado tipo de pólen pode estar diretamente relacionada à sua composição nutricional, tendo em vista que a seleção entre diferentes tipos polínicos também pode ser afetada pela capacidade de resposta gustativa das forrageiras, de modo semelhante como ocorre na escolha das fontes de néctar de concentrações de açúcar diferentes (ARENAS e KOHLMAIER, 2019).

Pesquisas relacionadas ao valor nutricional do pólen vêm sendo bastante investigada com a espécie *Apis mellifera* (por exemplo: BOGDANOV, 2004; CAMPOS et al., 2008; HERBERT e SHIMANUKI, 1978; HUMAN e NICOLSON, 2006; SERRA-BONVEHI e ESCOLÀ-JORDÀ 1997), e a maioria delas enfatizando a importância do pólen na

suplementação para a dieta humana, devido seu alto valor nutricional (ALMEIDA-MURADIAN et al. 2005, CAMPOS et al., 2008, SERRA-BONVEHI e ESCOLÀJORDÀ, 1997).

Trabalhos relacionados à composição nutricional dos pólenes coletados por abelhas sem ferrão, com ênfase na sua origem botânica, ainda são insipientes, e os que existem foram realizados utilizando pólenes coletados diretamente nos potes de armazenamento de alimento no interior das colônias (SILVA et. al., 2006, 2009, 2014; VIT et al., 2018 [ver Tabela A]). Essa metodologia é empregada devido à inexistência de uma armadilha capaz de coletar as pelotas de pólen das abelhas sem ferrão logo na entrada da colônia, como é feito com abelhas *Apis mellifera*. Além disso, análises realizadas para avaliar os nutrientes contidos no pólen requerem volumes altos de material, o que inviabiliza a obtenção de pólenes de apenas uma espécie vegetal. No entanto, esse método de extração direto dos potes de alimento, dificulta uma análise mais refinada, tendo em vista que nesses potes estão acondicionados tipos polínicos de diversas espécies vegetais.

Assim, a maioria dos trabalhos realizados até o momento tem verificado a composição de espécies anemófilas, que liberam pólenes em grande quantidade, ou coletando o pólen direto dos potes de pólen, ou ainda alguns utilizando-se as pelotas de pólen recuperadas da corbícula das forrageiras que voltam do campo através de armadilhas específicas (STANLEY e LINSKENS, 1974; COLIN e JONES, 1980; SOLBERG e REMEDIOS, 1980; ROULSTON e CANE, 2000).

A composição polínica de pólenes coletados da carga corbicular em abelhas é como a “impressão digital” de seus hábitos de forrageamento e, a partir da qualidade do conteúdo polínico encontrado nas corbículas podemos inferir se preferências relacionadas à qualidade desse pólen (WITTMANN e SCHLINDWEIN, 1995).

Avaliar a qualidade das pelotas de pólen fornecem pistas para os táxons botânicos, tendo em vista que, quando há um único táxon botânico, essas pelotas são chamadas de monofloral, mantendo, portanto, as mesmas propriedades organolépticas e bioquímicas que a planta original, enquanto o sedimento heterofloral possui propriedades variáveis (STANLEY e LINSKENS, 1974). Essa amostra heterofloral ocorre caso não haja oferta suficiente do recurso, abelhas visitarão flores de outras espécies de plantas e, poderão misturar ao pólen anteriormente coletado.

Tabela A: Lista de trabalhos que analisaram a composição nutricional do pólen coletado por abelhas, com ênfase para a origem botânica e o método de coleta do pólen.

Abelha	Compostos avaliados	Origem Botânica	Método	Referências
<i>Apis mellifera</i>	Teor de Lipídeos e água	<i>Pinus contorta</i> , <i>Centaurea solstitialis</i> , <i>Silybum marianum</i> , <i>Taraxaeum vulgare</i> , <i>Brassica campestris</i> , <i>B. kaber</i> , <i>B. nigra</i> , <i>Hypericum perforatum</i> , Fabaceae sp., <i>Eucalyptus globulus</i> , <i>Olea europaea</i> , <i>Calandrinia ciliata</i> , <i>Ceanothus crassifolius</i> , <i>C. integerrimus</i> , <i>Chamaebatia foliolosa</i> , <i>Prunus communis</i> , <i>P. pérsica</i> , <i>Salix nigra</i> , <i>Salix sp.</i> , <i>Phoenix dactylifera</i> , <i>Asparagus officinalis</i> e <i>Cynodon dactylon</i>	Armadilha de pólen na entrada da colônia / sub-amostras dependentes de cor	Todd e Bretherick, 1942
<i>Apis mellifera</i>	Teor de Proteínas, aminoácidos, lipídeos, ácidos graxos, carboidratos e carotenóides	<i>Cistus ladanifer</i> , <i>Echium</i> , <i>Achillea</i> , <i>Compositae</i> , <i>Vicia</i> , <i>Quercus ilex</i> , <i>Quercus r.</i> , <i>Rubus</i> , <i>Pinaceae</i> , <i>Filipendula</i> , <i>Trifolium incarnatum</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>Prunus</i> , <i>Pyrus</i> , <i>Malus</i> e <i>Oxalis</i> .	Armadilha de pólen na entrada da colônia / sub-amostras dependentes de cor	Gardana et. al., 2018
<i>Apis mellifera</i>	Teor de Lipídeos	<i>Lomatium grayei</i> , <i>Agoseris glauca</i> , <i>Cichorium intybus</i> , <i>Grindelia squarrosa</i> , <i>Taraxaeum officinale</i> , <i>Salsola kali</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Melilotus sp.</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Polygonum sp.</i> , <i>Ranunculus arvensis</i> , <i>Malus pumila</i> , <i>Prunus serotina</i> , <i>Populus fremontii</i> e <i>Zea mays</i> .	Armadilha de pólen na entrada da colônia / sub-amostras dependentes de cor	Standifer, 1966
<i>Apis mellifera</i>	Teor de Proteínas, lipídeos, vitaminas, umidade....	<i>Eucalyptus marginata</i> e <i>Eucalyptus calophylla</i>	Armadilha de pólen na entrada da colônia	Bell et.al., 1983
<i>Apis mellifera</i>	Aminoácidos essenciais	<i>Brassica napus L.</i> e <i>Vicia faba L.</i>	Armadilha de pólen na entrada da colônia/ pólen coletado em lavoura	Cook et. al. 2003
<i>Apis mellifera</i>	umidade, cinzas, lipídios, proteínas, carotenóides totais, beta-caroteno, vitamina C	Arecaceae, Asteraceae e Myrtaceae	Armadilha de pólen na entrada da colônia / sub-amostras dependentes de cor	Almeida-Muradian et. al., 2005
<i>Apis mellifera</i>	Teor de proteína	<i>Acaena spp.</i> , <i>Adesmia spp.</i> , <i>Astereae</i> , <i>Berberis microphylla</i> , <i>Brassicaceae</i> , <i>Carduus spp.</i> , <i>Cirsium vulgare</i> , <i>Colliguaja integerrima</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Cupressus spp.</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Leucheria achillaeifolia</i> , <i>Medicago sativa</i> , <i>Melilotus spp.</i> , <i>Mulguraea-Junellia type</i> , <i>Oenothera spp.</i> , <i>Pinus spp.</i> , <i>Plantago spp.</i> , <i>Populus spp.</i> , <i>Rosaceae</i> , <i>Salix spp.</i> , <i>Schinus marchandii</i> , <i>Senecio spp.</i> , <i>Sisyrinchium spp.</i> , <i>Taraxacum officinale</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>Trifolium spp.</i> , <i>Typha</i>	Armadilha de pólen na entrada da colônia / sub-amostras dependentes de cor	Forcone et. al., 2011

		<i>subulata</i> , <i>Ulmus spp.</i> , <i>Valeriana clarionifolia</i>		
<i>Apis mellifera</i>	Teores de umidade, proteína, gordura, carboidrato e cinzas, ácidos graxos, além de determinações microbiológicas.	<i>Boraginaceae</i> , <i>Fagaceae</i> , <i>Ericaceae</i> , <i>Cistaceae</i> , <i>Myrtaceae</i> , <i>Rosaceae</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Mimosaceae</i> , <i>Lamiaceae</i> e <i>Fabaceae</i> .	Armadilha de pólen na entrada da colônia / subamostras dependentes de cor	Estevinho et. al., 2012
<i>Apis mellifera</i>	conteúdo fenólico, flavonóides e as propriedades antioxidantes	<i>Cecropia</i> , <i>Eucalyptus</i> , <i>Elaeis</i> , <i>Mimosa pudica</i> , <i>Eupatorium</i> e <i>Scoparia</i> .	Direto da colônia	Freire et. al. 2012
<i>Apis mellifera</i>	teor de umidade, proteína bruta, gordura bruta, cinza bruta, fibra bruta e extrato livre de nitrogênio, aminoácidos, ácidos graxos e minerais	<i>Quercus</i> sp. (Família: <i>Fagaceae</i>) e <i>Actinidia arguta</i> (Família: <i>Actinidiaceae</i>)	Armadilha de pólen na entrada da colônia/ sub-amostras dependentes de cor	Ghosh e Jung, 2017
<i>Melipona rufiventris</i>	compostos fenólicos isolados	<i>Scoparia dulcis</i> e <i>Senna obtusifolia</i>	Análise do pote de pólen	Silva et. al., 2009
<i>Melipona subnitida</i>	compostos fenólicos isolados e atividade antioxidante	<i>Mimosaceae</i> , <i>Fabaceae</i> (4 tipos), <i>Mimosa gemmulata</i> ; <i>Mimosa verrucada</i> , <i>Scrophulariaceae</i> , 3 tipos não identificados.	Análise do pote de pólen/ sub-amostras dependentes de cor	Silva et. al. 2006
<i>Melipona subnitida</i>	Açúcares, aminoácidos e minerais	<i>Senna sp.</i> , <i>Chamaecrista sp.</i> e <i>Mimosa tenuiflora</i>	Análise do pote de pólen	Da Silva et. al. 2014
<i>Melipona aff. eburnea</i> , <i>Scaptotrigona cf. ochrotricha</i>	Teor de Umidade, Cinza, Gordura, Proteínas e Carboidratos	<i>Fabaceae</i> <i>Papilionoideae</i> , <i>Malpighiaceae</i> <i>Apocinaceae</i> , <i>Arecaceae</i> , <i>Bixaceae</i> , <i>Euphorbiaceae</i> , <i>Fabaceae</i> <i>Mimosoideae</i> , <i>Lamiaceae</i> , <i>Malvaceae</i> , <i>Myrtaceae</i> e <i>Poaceae</i>	Análise do pote de pólen	Vit et. al., 2016
<i>Tetragonula laeviceps</i> , <i>Tetragonula testaceitarsis</i> , <i>Lepidotrigona terminata</i> , <i>Lepidotrigona flavibasis</i>	Teor de umidade, cinza, gordura e proteína bruta. Lipídios, ácidos graxos, aminoácidos,	<i>Acacia</i> sp., <i>Cocos nucifera</i> , <i>Tapirira</i> sp. e <i>Trema micranta</i>	Análise do pote de pólen	Chuttong et. al., 2018
<i>Melipona scutellaris</i>	Umidade, cinza, lipídio total, proteína, carboidrato total, pH	<i>Cocos nucifera</i> , <i>Spondias</i> , <i>Tapirira</i> , <i>Bidens</i> , <i>Vernonia</i> , <i>Protium</i> , <i>Terminalia</i> , <i>Erythroxylum</i> , <i>Acalypha</i> , <i>Croton</i> , <i>Acacia</i> , <i>Caesalpinia</i> , <i>Centrosema</i> , <i>Chamaecrista</i> , <i>Desmodium</i> , <i>Leucaena</i> , <i>Macroptilium</i> , <i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> , <i>Mimosa pudica</i> , <i>Mimosa quadrivalvis</i> , <i>Mimosa tenuiflora</i>	Análise do pote de pólen	Oliveira et al., 2021

2.5 Fidelidade ou Constância floral

A maioria dos polinizadores são generalistas na busca por recursos, mas de certa forma demonstram alguma preferência floral ao longo de sua vida, incluindo flores com recursos mais

vantajosos em sua lista de forrageamento, em escalas de tempo relativamente rápidas. Logo, a fidelidade floral dos polinizadores pode ser definida como uma resposta às alterações na distribuição dos recursos florais locais, à medida que as espécies de plantas competidoras são perdidas ou adicionadas a um sistema (MICHENER, 2007).

A especialização individual de forrageiras a curto prazo em determinadas espécies de plantas, também conhecida por “fidelidade floral”, é uma dimensão de especialização ecológica dinâmica com importantes implicações para as plantas e os polinizadores (MICHENER, 2007). Para as plantas, a fidelidade floral é importante, pois facilita a transferência de pólen para um coespecífico, garantindo sucesso no processo de polinização.

As abelhas são consideradas importantes polinizadoras pelo modo como visitam as flores, pelo seu número na natureza e pela fidelidade floral que apresentam (MICHENER et. al., 2007). Uma maior fidelidade floral implica em maior frequência de visitas realizadas, e, conseqüentemente, maior probabilidade das flores visitadas serem polinizadas (FREITAS e PAXTON, 1998). E, embora algumas espécies de abelhas sejam consideradas generalistas, provavelmente forrageiras individualmente podem exibir o comportamento de “constância ou fidelidade floral”, pois podem forragear de forma mais eficiente, obtendo um ganho maior de tempo em um tipo floral familiar, do que em uma alta diversidade de tipos vegetais, cada um dos quais com diferentes maneiras de ser manipulado (MICHENER, 2007).

Para os polinizadores, a fidelidade floral pode estar associada a maiores retornos energéticos em relação ao forrageio menos especializado. De acordo com Darwin (1876), uma abelha que apresenta um forrageio constante, poderia trabalhar mais rapidamente que uma inconstante, tendo em vista que ela já teria aprendido o método de coleta do recurso em uma flor, e as técnicas adquiridas nas primeiras visitas seriam suficientes para facilitar o forrageio em todas as outras flores da mesma espécie. Para Plateu (1901), além da vantagem na economia de tempo, abelhas podem diminuir também a fadiga muscular durante o forrageio e transporte de cargas de pólen em espécies de plantas já conhecidas.

As abelhas sem ferrão são consideradas generalistas (ABSY et al., 1984; KERR et. al., 1986; ANTONINI et. al., 2006; BUENO et al., 2021), pois coletam néctar e pólen de uma vasta gama de plantas (HEITHAUS, 1979a,b; ROUBIK, 1989; RAMALHO et al., 1990; BIESMEIJER et al., 2005). Alguns autores relatam que uma única espécie de abelha pode coletar recompensas florais de até 100 espécies de plantas anualmente (HEITHAUS, 1979b; CORTOPASSI-LAURINO, 1982). No entanto, os indivíduos dentro de uma mesma colônia tendem a se especializar em uma única espécie floral por um determinado período de tempo, um traço comportamental comumente conhecido por constância de flor (SLAA, 2003; SLAA

et al., 2003b).

A constância floral é importante, pois garante uma polinização mais eficiente (DARWIN, 1876; THOMSON, 1983; CAMPBELL e MONTEN, 1985), tendo em vista que menos pólen é desperdiçado devido à transferência seletiva dentro de uma espécie, e menos pólen inespecífico atinge o estigma, impedindo a competição de pólen e o entupimento do estigma (GRANT, 1950; WASER, 1983). O fato de as abelhas sem ferrão serem generalistas no nível da colônia, mas especialistas no nível individual as tornam teoricamente boas polinizadoras.

Observações mostram que uma vez que um recurso floral começa a diminuir, abelhas mudam prontamente para outros recursos mais vantajosos (HEINRICH, 1983; BRONSTEIN, 1995; WAGNER et al., 2013). Essa habilidade em mudar entre as espécies vegetais floridas em uma determinada região demonstra que as abelhas possuem um mecanismo evolutivo codificado para aprender a utilizar novas espécies, quando fontes alimentares atuais são escassas. Logo, fidelidade floral pode ser considerada instável, sendo definida em resposta a percepção do declínio das recompensas florais anteriormente recompensadoras (GOULSON, 2003).

2.6 Forrageamento individual e Plasticidade comportamental de forrageiras

As colônias de insetos sociais possuem dois níveis interdependentes de organização, o individual e o colonial (BIESMEIJER e TÓTH, 1998). O comportamento individual é regulado pelas necessidades da colônia, no entanto operárias podem individualmente reagir ao estado interno do ninho (BIESMEIJER e TOTH 1998; ARENAS e KOHLMAIER, 2019), de acordo com as necessidades, podendo iniciar o forrageamento em idade mais jovem, ou aumentar sua atividade quando as reservas alimentares são baixas (FEWELL e WINSTON, 1992).

Os padrões de resposta coletiva de insetos sociais resultam em decisões tomadas por operárias que, individualmente, respondem às alterações no ambiente dentro de suas restrições comportamentais (BIESMEIJER e TÓTH, 1998). Ao observar forrageiras que se especializam em diferentes tarefas de forrageio de acordo com diferenças em sua sensibilidade, pode-se inferir que a informação disponível no local de forrageamento e a necessidade imposta pela colônia é essencial para integrar a plasticidade comportamental dos indivíduos em uma resposta social (ARENAS e KOHLMAIER, 2019).

Para as abelhas, a coleta eficiente dos recursos, garante a sobrevivência da colônia, e isso é conseguido pela divisão do trabalho entre forrageiras de pólen e néctar (PAGE et. al.,

2006). A regulação dessa divisão ainda não é bem compreendida, porém existem evidências de que forrageiras especialistas de pólen e néctar diferem em como elas percebem as recompensas. A predisposição para o forrageamento de néctar ou pólen pode ser determinada geneticamente (ROBINSON e PAGE, 1989; PAGE, et al. 1995, 1998), ou através de uma maior sensibilidade a estímulos gustativos como sacarose ou ácidos graxos, permitindo às abelhas avaliarem adequadamente um recurso de pólen (ARENAS e FARINA 2012, 2014). Entretanto, abelhas que tiverem menor sensibilidade a esses estímulos podem ser prejudicadas durante suas viagens de forrageamento (ARENAS e KOHLMAIER, 2019).

Durante a busca por recursos observa-se que parte das forrageiras de uma colônia se especializa em um determinado recurso (pólen ou néctar), porém, algumas também são capazes de alternar entres dois recursos diferentes (INOUE et. al., 1985; SOMMEIJER et. al., 1983; BIESMEIJER e TÓTH, 1988). Essa plasticidade comportamental e os fatores que a controlam ainda são pouco entendidos. No entanto, alternar entre recursos pode ser uma resposta adaptativa das abelhas, permitindo que elas reajam a alterações no local de forrageamento (DORNHAUS e CHITTKA, 2004; ARENAS e KOHLMAIER, 2019), ou em resposta à diminuição ou aumento da lucratividade das fontes de pólen versus néctar. Essas alterações no ambiente podem estar ligadas a mudanças nos fatores abióticos, como temperatura, umidade, radiação solar e vento (HEARD e HENDRIKZ, 1993; HILÁRIO et al., 2012; OLIVEIRA et. al., 2012; POLATTO et. al., 2014). Além desses, outro fator que pode influenciar a atividade de forrageamento das abelhas são as variações na disponibilidade temporal dos recursos dependendo da época do ano (FERREIRA et. al., 2010; FIGUEIREDO-MECCA et. al., 2013). De acordo com Arenas e Kohlmaier (2019) os padrões de resposta de forrageamento são modulados principalmente pelo ambiente, enquanto variações nos esforços individuais são induzidas principalmente pelas necessidades nutricionais da colônia.

2.7 Importância do conhecimento botânico para conservação de abelhas e da flora nativa

O conhecimento da vegetação de uma determinada região é de fundamental importância para entender as causas e efeitos ecológicos desse local, tendo em vista que a flora é resultado da ação de fatores climáticos, propriedades do solo, da disponibilidade de água, além de fatores bióticos e antrópicos (MATTEUCCI e COLMA, 1982; BENEVITES e CARVALHO, 2009). Logo, conhecer a composição florística deve ser um dos primeiros passos para analisar áreas que são objeto de pesquisa, de modo que a partir deste sejam realizados estudos adicionais.

A identificação dos recursos florais utilizados pelas abelhas é uma ferramenta importante para definir estratégias de conservação, e entender os efeitos potenciais da perda de polinizadores e a manutenção dos serviços ecossistêmicos associados à polinização (MARQUES-SOUZA et al., 2002; SILVA, 2009). Para caracterizar completamente os nichos ocupados por abelhas e as necessidades de seus recursos alimentares, maiores esforços de amostragens de plantas devem ser despendidos (AGUILAR et al., 2013), pois conhecer as plantas que fornecem recursos alimentares à fauna visitante e/ou polinizadora é de relevante importância para o estabelecimento de programas de conservação, uma vez que os polinizadores possuem importante papel no sucesso reprodutivo e fluxo gênico de diversas espécies de plantas (CARVALHO et al., 1999; VIEIRA et al., 2008).

A conservação de muitos habitats depende da preservação das populações de abelhas, tendo em vista que se estas desaparecessem, a reprodução de uma vasta gama de vegetais poderia ser severamente limitada (GOULSON et al., 2008). No entanto, com o aumento crescente da agricultura e habitação tem levado à perda do habitat natural, e, conseqüentemente, ao declínio de diversos polinizadores, especialmente espécies de abelhas nativas, que dependem de árvores para sua nidificação (REGO et al., 2008; MCINTYRE, 2000; POTTS et al., 2010). Diferenças na disponibilidade de recursos entre paisagens naturais e alteradas afetam fortemente os padrões de forrageamento e, portanto, a ingestão de recursos em abelhas sociais.

A urbanização é geralmente considerada como um causador de perturbação, fragmentação e diminuição dos habitats disponíveis para populações de plantas e animais selvagens (MCINTYRE, 2000). Contudo, áreas urbanas também podem fornecer recursos alimentares constantes ao longo do ano devido à presença de muitas espécies de plantas nativas e exóticas nos jardins das cidades (LORAM et al., 2008; ROULSTON e GOODELL, 2011). De acordo com alguns autores, ambientes urbanos podem apresentar recursos abundantes para os polinizadores locais, com alta biodiversidade local fornecendo mais néctar e pólen nesses locais, do que em áreas naturais circundantes (KALUZA et al., 2016; SOMME et al., 2016; DONKERSLEY et al., 2017).

No Brasil, trabalhos realizados com intuito de identificar a composição florística em áreas urbana vem sendo levantado em diversas regiões do país, com maior concentração na região sudeste (Tabela B). Contudo, estudos que avaliam a disponibilidade dos recursos florais, e a utilização deles por abelhas em paisagens urbanas, ainda são pouco estudados (AGOSTINI e SAZIMA, 2003; ALEIXO et al., 2014).

Estudos sobre a utilização dos recursos florais por abelhas são de grande importância

na manutenção e preservação de abelhas, especialmente em habitats urbanos (ZANETTE et al., 2005; ANTONINI, et. al. 2006). O crescimento urbano promove redução na cobertura vegetal, introdução de espécies exóticas e tem sérias implicações na conservação biológica.

A identificação da fonte de alimento das abelhas é realizada por meio de observações das forrageiras em visitas às plantas floridas, ou pela análise polínica do alimento transportado para ninhos (néctar e pólen) permitindo um melhor conhecimento da relação da abelha com a flor (IMPERATRIZ-FONSECA et al., 1993; JONES e JONES, 2001; RIBEIRO et al., 2008; CARVALHO et al., 2016). Através da identificação do pólen coletado pelas abelhas, e os que ficam presentes no mel, pode-se saber quais são as fontes alimentares preferenciais das diversas espécies de abelhas, além das fontes alternativas e ocasionais (IMPERATRIZ-FONSECA et al., 1993). Conhecer a biodiversidade remanescente em fragmentos de vegetação de uma cidade é um passo importante para embasar políticas de conservação e justificar a criação de novas Unidades de Conservação (MORO et al., 2011).

Tabela B: Lista de alguns trabalhos botânicos em áreas urbanas realizados no Brasil.

Objetivo	Ambiente	Nº de spp	Região	Referencia
Levantamento florístico e fitossociológico	Fragmento florestal urbano	105	Sul	Troian et al., 2011
Levantamento florístico e fitossociológico	Fragmento florestal urbano	105	Sudeste	Cielo Filho e Santin, 2002
Levantamento florístico	Praça	98	Sudeste	Kramer e Krupek, 2012
Levantamento florístico	Vias públicas	66	Nordeste	dos Santos et al., 2019
Levantamento florístico e fenológico de plantas ornamentais	Universidade	46	Sudeste	Agostini e Sazima, 2003*
Levantamento florístico e fenologia dos recursos florais	Universidade	n289	Sudeste	Aleixo et al., 2014*
Levantamento florístico de plantas ornamentais	Universidade	110	Sudeste	Eisenlohr et al., 2015
Levantamento florístico de plantas ornamentais	Universidade	70	Nordeste	Costa et al., 2017
Levantamento florístico e fenologia dos recursos florais	Universidade	210	Nordeste	Silva-Almeida et al., 2022**

*Estudos sobre fenologia de floração de plantas utilizadas por abelhas realizados em Universidades

** Trabalho produto desta tese

A hipótese de limitação de memória sugere que o benefício principal deriva da fidelidade do polinizador a uma única espécie de planta, ou várias com morfologia semelhante, é representado em economia na manipulação de vezes (Darwin 1876). Este parâmetro pode ser crítico porque as abelhas exploram o recurso em um padrão que consiste em várias visitas consecutivas, chegando a centenas de visitas por dia. As abelhas então se beneficiam no que é aparentemente um sistema dispendioso de energia, pois permanecem com as mesmas espécies de flores evitando um custo cognitivo na formação da memória de novos tipos de flores, o qual é conhecido por ser energeticamente dispendiosa.

Pouco se sabe sobre a fidelidade floral, plasticidade individual e valor nutritivo dos recursos utilizados por abelhas sem ferrão. Portanto, o conhecimento da atividade de forrageamento individual e as fontes alimentares usadas abelhas sem ferrão avaliadas neste trabalho fechará lacunas ainda desconhecidas no forrageamento desses animais.

Além da nutrição das abelhas, o pólen coletado nas colmeias pode ser utilizado como complemento alimentar na nutrição humana, pois é uma importante fonte de proteínas. Assim o conhecimento de sua composição e concentração proteica, torna-se importante, no sentido de verificar as diferentes plantas responsáveis por essa nutrição. De acordo Ziska (2016), essas concentrações de proteína de pólen estão reduzindo devido o aumento de CO₂, sendo esse declínio considerado responsável de afetar negativamente a saúde das abelhas e na sobrevivência. A composição nutritiva e proteica do pólen varia entre as espécies de plantas, sendo importante o conhecimento das espécies florais com maiores concentrações desses nutrientes para a manutenção e sobrevivência das espécies.

A abelha *M. fasciculata* é uma espécie nativa, que atua como um polinizador potencial nos ecossistemas naturais do Maranhão, sendo esta muito utilizada na meliponicultura regional gerando renda para a população local (Carvalho et al., 2016). Tal atividade pode chegar a ser a segunda maior fonte de renda para diversas famílias do interior do Estado (Bezerra, 2004).

Conhecer aspectos relacionados a biologia e ecologia da espécie *M. fasciculata*, além dos recursos utilizados por ela em área urbana fornecerá estratégias conservacionista dos habitats e das populações naturais de abelhas nativas, bem como o incremento da meliponicultura no estado.

Capítulo 1

Temporal Distribution of floral Resources for bees in an urban environment in
Northeastern Brazil*



ARTIGO PUBLICADO NA REVISTA PESQUISAS BOTÂNICA (ISBN2525-7412)

TEMPORAL DISTRIBUTION OF FLORAL RESOURCES FOR BEES IN AN URBAN ENVIRONMENT IN NORTHEASTERN BRAZIL

Albeane Guimaraes Silva^{1,2*}, Maira Rodrigues Diniz^{1,2}, Naíze dos Reis Ribeiro², Jesse James Fernandes Sousa Filho², Michael Hrnčíř³, Marcia Maria Correa Rêgo²

ABSTRACT

The decline of pollinators has generated a global concern due to their negative effects on pollination. Declining floral resources due to habitat loss and degradation has been suggested as one of the key factors of this decline. Knowing the flora and distribution of floral resources in a given environment can help maintain these populations of pollinators. Therefore, the objectives of this study were to determine the floristic composition and to describe the patterns of temporal distribution of floral resources used by bees in different vegetation extracts in an urban environment in northeast Brazil. We found 210 plant species that were distributed in 54 families, among which, Fabaceae was the most representative. Plants classified as melitophilous, most of which, natives, represented 84% of the plant community. The study of their floral phenology pointed that these species presented flowers throughout the year. Plants providing nectar and/or pollen were more common and had a seasonal distribution despite the low concentration (r). Herbaceous plants showed greater richness and number of individuals with nectar and/or pollen flowers, showing a seasonal distribution for both resources. However, this can be a worrying factor, considering that it is precisely this extract that suffers most in urban areas, mainly due to the pruning of plants.

Keywords: Phenology, Nectar, Pollen.

RESUMO

O declínio dos polinizadores tem gerado uma preocupação global devido aos seus efeitos negativos na polinização. A diminuição dos recursos florais devido à perda e degradação do habitat tem sido sugerida como um dos fatores-chave deste declínio. O conhecimento da flora e distribuição dos recursos florais num determinado ambiente pode ajudar a manter estas populações de polinizadores. Portanto, os objetivos deste estudo foram determinar a composição florística e descrever os padrões de distribuição temporal dos recursos florais utilizados por abelhas em diferentes extratos de vegetação em um ambiente urbano no nordeste brasileiro. Encontramos 210 espécies de plantas que foram distribuídas em 54 famílias, entre as quais, Fabaceae foi a mais representativa. As plantas classificadas como melitófilas, a maioria das quais, nativas, representavam 84% da comunidade vegetal. O estudo da sua fenologia floral apontou que estas espécies apresentaram flores ao longo do ano. As plantas que forneciam néctar e/ou pólen eram mais comuns e tinham uma distribuição sazonal, apesar da baixa concentração (r). As plantas herbáceas mostraram a maior riqueza e número de indivíduos com flores de néctar e/ou pólen, mostrando uma distribuição sazonal para ambos os recursos. Contudo, isto pode ser um fator preocupante, considerando que é precisamente este estrato que mais sofre nas zonas urbanas, principalmente devido à poda das plantas.

Palavras-chave: Fenologia, Néctar, Pólen.

1. Introduction

Floral resources play an important role in regulating animal activity and population dynamics (Raubenheimer et al., 2009). For pollinators who rely heavily, or entirely, on food obtained from flowering plants, the availability of floral resources in the environment is a measure of the dynamic processes of the population (Roulston & Goodell, 2011) and energetic demands (Heinrich, 1975), which together shape the spatial distribution, abundance, and quality of ecosystem services for pollination.

Pollinators are environmental service providers and mainly include insects, birds, and bats. They visit the flowers in search of resources, and during the visits, they transfer the pollen grains among conspecific flowers (Willmer, 2011). Bees are among the most important pollinators in the tropics (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988; Bawa, 1990; Renner & Feil, 1993; Rincón et al., 1999; Giannini et al., 2020). In Brazil, more than 60% of crops depend on or benefit from pollination provided by bees (Giannini et al., 2015; Wolowski et al., 2019). This intrinsic relationship between plants and most bees is mainly caused by the fact that their brood diets originate from flowers, and consequently, there is a dependence on nectar and pollen for future generations of bees (Roubik, 1989; Proctor et al., 1996; Michener, 2007).

The loss of floral resources is one of the main factors responsible for the decline of bees (Scheper et al., 2014) and the provision of adequate floral resources (pollen, nectar, and oil) is considered to be decisive for successful habitat management for native bees (Alves-dos-Santos et al., 2007; Dicks et al., 2010; Scheper et al., 2014).

Urbanization has caused the fragmentation of habitats and loss of natural areas (McDonald et al., 2019). This fragmentation reduces the availability of food as well as nesting sites, especially for bees that are fodder insects (Kremen et al., 2007). In urban environments, botanical species with different flowering periods are normally used in gardening, which favors the supply of resources for pollinators throughout the year (Mouga et al., 2015). Therefore, an increase in plant diversity and abundance, consequently, an increase in floral resources is essential to mitigate the loss of pollinator diversity and the supply associated with pollination functions in urban environments (Hülsmann et al., 2015; Sutter et al., 2017; Kaluza et al., 2018).

The climatic seasonality influences the patterns of floral phenology, and consequently the distribution of floral resources offered in a community, influencing the reproduction and growth of plants (Bawa, 1983; Morellato et al., 2000; Morellato

et al., 2010). In tropical regions, in areas with well-defined dry and rainy seasons, precipitation is considered the main factor influencing the phenology of species (Morellato, 2003; Morellato et al., 2010). However, climate change in urban environments has changed the phenological patterns of some plants species (Mommott et al., 2007; Zhou et al., 2016).

Changes in the temporal distribution of resources used by bees help to determine their dependence on certain plant species over a year, within a specific season, or even during a day (Feinsinger, 1983; Taura & Laroca, 2001). Therefore, evaluating the variation in phenological patterns of plant populations and their association with abiotic factors (temperature, humidity, and rainfall) helps to understand the adaptive responses of plants to climate change (Bencke & Morellato, 2002; Morellato et al., 2010; Rubim et al., 2010).

Plants from different vegetation strata often complementarily provide floral resources for urban pollinators (Aleixo et al., 2014). Trees are known to provide important floral resources for pollinators in urban areas because of the greater availability of nectar (Maruyama et al., 2019; Wenzel et al., 2020), and herbs and shrubs can support a large number of pollinators at different times of the year (Nascimento et al., 2020). However, few studies have been conducted to elucidate the complementarity or relative importance of the distribution of floral resources of vegetation strata in urban areas.

Evaluating the temporal distribution of floral resources is one of the first steps to understanding the relationships between the composition of the plant community and the use of floral resources by the urban bee fauna (Aleixo et al., 2014). Therefore, the objective of this study was to evaluate the floral phenology and the temporal distribution patterns of the floral resources used by bees, in different vegetation strata; and their relationships with three environmental variables (temperature, average rainfall, and relative humidity) in an urban environment in Northeast Brazil.

2. Material and Methods

2.1 Study area

The study was covered between August 2018 and July 2019 in a 1000 m radius around an experimental meliponary of Laboratory of Bee Studies (LEA / UFMA [2°33'07.7"S, 44°18'22.8"W]) located at the Dom Delgado University Campus/Universidade Federal do Maranhão, in São Luís, Maranhão, Brazil.

The climate of São Luís is tropical hot and humid - Aw (Köppen 1948) with a predominantly rainy season, from January to June, and a dry season, from July to December. The rainfall index varies from 1,250 to 2,000 mm. Temperatures are high throughout the year (26 °C, on average), with small annual variation (INMET, 2019). The months with the highest average rainfall are March and April, whereas the lowest are October and November (Fig. 1).

The island of São Luís was covered by a latifoliate forest, babaçual (*Attalea speciosa* Mart.) and mangrove forest (Gottsberger et al., 1988); however, in the last few decades, with the increase of urban area and the constant deforestation, the local vegetation has completely changed. Currently, capoeiras predominate, with the presence of some babaçus and savannah spots, and on the coast, there are pioneer formations (field and restinga), in addition to mangroves (Bezerra, 1990). The study area, for example, is composed of a large number of herbaceous plants, arboreal plants, ornamental plants, and fragments of mangroves that are inserted along the banks of the Bacanga River. This vegetation is distributed near buildings, houses, streets, avenues, squares, gardens and small patches of vegetation.

2.2 Floristic composition and distribution of pollination systems in vertical stratification

The floristic composition was studied in an area represented by a radius of 1,000 m. Within this area, the plant species were sampled in all vertical strata, and classified according to their habit: arboreal, shrubby, herbaceous, and liana, as suggested by Silva et al. (2012).

The floristic composition was identified through random sampling across the experimental area with vegetation. Fertile branches were collected (with flowers and/or fruits), and their characteristics were noted in a field notebook. Later, this material was herborized according to the usual techniques of Peixoto & Maia (2013). The botanical material was sent to the Herbarium of Maranhão, in the Department of Biology of the Universidade Federal do Maranhão (Herbarium MAR) for identification where they were deposited.

The syndrome for each species was designated according to the pollinating agent: bees, birds, beetles, butterflies, moths, bats, flies, wasps, and wind. This characterization was performed through consultation with the literature on aspects of floral biology, reproductive biology, floral visitors, and defined pollination syndromes

for each specie (full species references list see Supplementary Material – Table S1). For plants that had not yet been classified regarding these aspects, we used field observations, and in some cases, we followed the method proposed by Faegri & Pijl (1979), which considers floral characteristics such as size, shape, symmetry, color, anthesis, and odor to determine floral syndrome.

Additionally, all plants were further classified as native, cultivated, and naturalized. For this, the site 'Flora do Brasil' and specialized literature (Richardson et al., 2000; Zenni & Ziller, 2011; Souza & Lorenzi, 2012) were consulted. The classification system adopted was APG IV (2016), and the revision and updates of the species names were completed with the database made available by International Plant Names Index (www.ipni.org).

2.3 Flowering phenology and temporal distribution of attractive floral resources for bees

Data on the phenology of blooming were also collected in the same area. The sample area was visited every month, for 3-5 consecutive days between August 2018 and July 2019, and the number of all flowering individuals per species was registered to estimate the availability of floral resources. To differentiate individuals in the herbaceous stratum, we verified the number of stems or rosettes was counted (Pereira et al., 2004), because the delimitation of individuals in this stratum is often difficult, given that several species are clonal and occur in aggregations.

We collected flowers and took them to the laboratory in order to verify floral nectaries as well as oil glands (elaiophores). In addition, to obtain additional information about the floral biology of your sampled species, we reviewed the literature that had already been conducted.

The spatial (strata: habit) and temporal (months) distribution of floral resources were analyzed only species used by bees. The classification of plant species according to their main available resource was based on nutritive resources (Pollen [Po], Nectar [Ne], and Oil [OI]). Plants that provided two resources (**Ne + Po**) in the same flower were analyzed separately from those that provided only Po, Ne, or OI resources (Aleixo et al., 2014, with modifications).

2.4 Statisical analysis

To evaluate the distribution of attractive floral resources for bees throughout the

year, and consequently, the seasonality of flowering, we used the number of flowering individuals and performed a Rayleigh test of uniformity (Z) for circular distribution (Zar, 1999), with a significance level of 5% ($p < 0.05$). Additionally, we assessed the seasonability of flowering events for each functional group of flowering plants, according to the resources it provides and the strata it belongs. For this, we calculated the “r” index following Morellato et al., (2000). Values of “r” vary from 0 to 1, in which low values (closer to 0) indicates an even distribution of flowering events throughout the year, whereas high values (closer to 1) indicates a seasonal pattern. Circular statistics were performed using Oriana - Circular Statistics version 4 (Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK).

To verify if the number of blooming individuals who provided floral resources (pollen, nectar, pollen + nectar, and floral oil) has changed over time in relation to abiotic factors (temperature, humidity, and average rainfall), Pearson's linear correlation (R) was used. These correlation analyses were performed using R 4.0.2 (R Development Core Team, 2020).

3. Results

3.1 Floristic composition

We identified 210 plant species distributed in 170 genera and 54 families (Table S1). The most representative families that contributed to flowering species in the area were Fabaceae (49), Asteraceae (20), and Malvaceae (15). In the other families, 126 species are distributed, 21 of which had only one species (Table S1).

In general, plants pollinated by bees predominated (71.30%), followed by those pollinated by wind (5.26%), butterflies (4.78%), birds (2.39%), bats (1.4%), beetles, and wasps with less than 1% each (0.95% and 0.48%, respectively). Mixed pollination, performed by more than one pollinator, was second in the order of representativeness with 13.39% of plants, and in most, bees were also possible pollinating agents. Therefore, in the present study, approximately 84% of the plant species in the region used the ecosystem services of bees ($n = 175$), adding plants pollinated only by bees and plants with mixed pollination with the participation of bees. Of the 175 species of used by bees plants found in the region, 81.14% were native plants, 10.28% naturalized, and 8.57% cultivated.

3.2 Distribution of resources used by bees

Of the 175 species of melitophile plants, 44% provided nectar as a floral resource, 20,57% provided pollen, 32,57% provided both resources (nectar and pollen), and 8,85% provided oil. In general, the floral resources used by bees in the region were available throughout the observation period (Fig. 2). Plants that provided only nectar showed peak flowering in the dry season (September), and also presented a seasonal distribution ($Z = 517.977$; $p < 0.0001$; $r = 0.674$) (Fig. 2B). The flowering of plants that provided only pollen showed a significant peak ($Z = 201.762$; $p < 0.0001$) in April, revealing a seasonal pattern ($r = 0.608$) (Fig. 2B). Plants that offered both resources (nectar and pollen) showed seasonality tendency, with a significant average date in September ($Z = 91.854$; $p < 0.0001$), but with a low concentration ($r = 0.292$) (Fig. 2C). Regarding floral oil, it obtained peak availability in April and was available in almost every month, except February. The average date of the individuals supplying floral oil was significant and corresponded to July ($Z = 10.189$; $p < 0.001$; $r = 0.499$) (Fig. 2D).

Throughout the year, we observed a greater richness of species in the flowering in the herbaceous stratum, with peak flowering during the transition between the dry and rainy periods (June and July) (Fig. 3). According to the analysis of the distribution of floral resources in relation to vertical stratification, it was observed that the most common floral resources made available to bees were pollen and nectar (Table 1). Herbaceous species presented a higher number of blooming individuals, followed by the arboreal, shrub, and liana strata (Table 1). All strata presented a seasonal distribution in all studied resources (pollen, nectar, nectar + pollen, and oil), except for the shrub stratum in plants that provided nectar and pollen (Fig. 4). The herbaceous stratum showed a higher number of individuals with flowers that provided only nectar ($n = 3212$), only pollen ($n = 1702$), or both resources ($n = 2409$) throughout the study period, presenting a seasonal distribution ($Z = 401.603$, $p < 0.0001$; $Z = 325.941$, $p < 0.0001$ and $Z = 246.928$, $p < 0.001$, respectively) (Fig. 4). *Mimosa pudica* L., *Borreria verticillata* (L.) G.Mey., *Turnera subulata* Sm., *Tridax procumbens* L., and *Crotalaria retusa* L. Colla were the main nectar and/or pollen supplying species during the peak blooming period in this stratum (Table S1).

Floral oil was available in all the strata studied, but for only five species in total, with the tree stratum represented by two species (*Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth and *Malpighia glabra* L., both from the Malpighiaceae family), the other strata were

represented by only one species (herbaceous: *Cipura paludosa* Aubl; Liana: *Momordica charantia* L.; Shrub: *Niedenzuella multiglandulosa* (A.Juss.) W.R.Anderson).

Although most extracts showed seasonal distribution in the floral resources studied (Tab. 1), plants with nectar and pollen showed low concentrations in the herbaceous ($r = 0.32$), arboreal ($r = 0.166$), and shrubby ($r = 0.137$) strata, showing the uniform distribution of these resources throughout the year.

The number of blooming individuals providing only nectar was negatively correlated with humidity and rainfall ($R = -0.61$; $p = 0.033$; $R = -0.58$; $p = 0.046$, respectively), and those providing only pollen was positively correlated with humidity and rainfall ($R = 0.72$; $p = 0.008$ and $R = 0.66$; $p = 0.02$, respectively) (Tab. 2). Temperature was not correlated with any of the floral resources studied.

4. Discussion

We verified that most of the plants that were found in the Dom Delgado Campus and surroundings have traits related to pollination by bees, that is, they depend on the bees for reproduction. Bees are responsible for approximately 84% of the pollination of plants that occur in the area, and although it is an urban location with a high rate of anthropization, it still hosts abundant resources for pollinators, with high local biodiversity providing more nectar and pollen throughout the year, than natural environments (Kaluza et al., 2016; Somme et al., 2016) as was verified by Aleixo et al., (2014) in an urban area.

Of the 84% of the melitophyllous plants in the region, 81.13% are native, which shows that the urban growth in this region and the consequent increase in plant richness in cities does not always happen through the introduction of exotic plant species (Acar et al., 2007; McKinney, 2008; Aleixo et al., 2014). In some cases, exotic plants can be considered attractive to generalist native bees due to the ability of some to produce mass flowering, other excessive nectar production, and often appear in high density or dominate the flower community in disturbed environments (Bjerknes et al., 2007; Stout & Morales, 2009). However, this mass flowering and dominance of a certain area can increase competition for pollinators (Stout & Morales, 2009), thus reducing some species of plants native to the environment.

Among the floral resources studied, nectar was the most frequent resource among individuals of plants on the Campus and surroundings, which is a common

characteristic verified in several studies (e.g., Silberbauer-Gottsberger and Gottsberger, 1988; Machado & Lopes, 2004; Quirino & Machado, 2014). According to Faegri & van der Pijl (1979), nectar is considered a primary attraction because it serves as an energetic food for many animals that visit the flowers repeatedly, allowing the pollination of these plants.

The herbaceous stratum showed the greater richness of flowering species throughout the year, with peak flowering in the transition between the dry and rainy periods (June and July). However, these months did not show a peak in the abundance of any of the studied resources, demonstrating that in this period, there were many species with a reduced number of blooming individuals. In this stratum, the predominance of short-lived annual species makes the floristic composition more dynamic, because to maintain the herbaceous flowers throughout the year, the species must be constantly added, removed, and replaced (Aleixo et al., 2014). Moreover, because it was an urban area, this stratum was periodically pruned, which made it impossible to monitor the flowering of these species, making it difficult to determine the real period of flowering, as was observed during this study.

Few studies have evaluated the reproductive phenology of the herbaceous stratum in Angiosperm, and consequently, the resources offered by it (Batalha & Mantovani, 2000; Munhoz & Felfili, 2005; Silva et al., 2012; Aleixo et al., 2014). This is because of the difficulties in observing herbaceous species in the period when they are not in bloom, making it very difficult to observe possible survival strategies. According to Rathcke & Lacey (1985), herbaceous plants that need more resources for reproduction, only begin flowering after a period of accumulation of carbohydrates; therefore, these should produce flowers later and for a shorter period. In this stratum, the species *M. pudica*, *Borreria verticillata* (L.) G. Mey, *Turnera subulata* Sm., *Tridax procumbens* L., *C. retusa*, and *Priva bahiensis* A. DC, which are considered important representatives in the maintenance of the apicultural pasture in the region because of the large number of flowering individuals during the year.

The arboreal strata were also well represented, offering resources throughout the study period. The species *S. siamea*, *L. leucocephala*, *M. caesalpinifolia*, *Terminalia catappa* L., *A. mangium*, and *Clitoria fairchildiana* R.A.Howard were in bloom during the entire year; thus, they contributed to the distribution and availability of floral resources for local bees, of these only *M. caesalpinifolia* and *C. fairchildiana* are part of the native flora of Brazil. According to Janzen (1980), arboreal species

present two adaptive strategies depending on the need for cross-pollination and the distance between the plants. The first is seasonal flowering, in which there is an abundant production of flowers for short periods, attracting non-specialized insects. The second is continuous flowering, in which the arboreal plant species produce few flowers daily for long periods, attracting specialized pollinators. This last strategy seems to be the one used by *S. siamea*, *L. leucocephala*, *Terminalia catappa* L. and *A. mangium*, as most of the arboreal individuals of these blooms throughout the year. However, although *M. caesalpiniiifolia* and *C. fairchildiana* blossom practically all year round, it was observed that a greater number of *M. caesalpiniiifolia* individuals bloomed in the rainy season, and *C. fairchildiana* in the dry season. However, in contrast to the herbaceous plants that suffer periodically because of being pruned, trees were kept in urban areas mainly for the need to maintain shading and decrease thermal sensations.

The heterogeneous distribution in the availability of floral resources used by pollinators in different vertical strata of vegetation can generate a vertical mosaic (Silva et al., 2012), in which one stratum complements the resource distribution of the others. Although herbaceous plants showed greater richness and abundance of flowering species, flowering trees in urban areas play an important role as a food source, as their flower density per area exceeds that of most herbaceous species (Hausmann et al., 2015; MacIvor et al., 2014), especially when they are mass flowering trees, such as *M. caesalpiniiifolia* (Maia-Silva et al., 2015), which is an important source of pollen and nectar in the region.

As verified in other studies (Talora & Morellato 2000; Morellato et al., 2000; Aleixo et al., 2014; Gostinski et al., 2018), flowering is directly linked to rainfall. These correlations are typical of tropical environments where flowering, and consequently, the availability of resources are strongly associated with seasonal variations in rainfall (van Schaik et al., 1993); however, in urban environments, these flowering peaks can be severely affected, because that part of its original vegetation has been removed (Aleixo et al., 2014).

In this study, we observed that plants that provide nectar as a floral resource, correlated negatively with humidity and rainfall, demonstrating that with the increase of precipitation and humidity, the availability of this resource decreases. On the other hand, plants that only offer pollen were positively correlated with humidity and rainfall, demonstrating that with increased rainfall and humidity, the availability of this

resource increased.

The flowering of nectariferous plants during the dry period is considered advantageous because it prevents the flowers from suffering mechanical damage and the nectar from being diluted by rainwater, which results in a highly energetic food (Aleixo et al., 2014; Lawson & Rands, 2019). Bees that pollinate flowers generally have high sugar concentrations (Pyke & Waser, 1981; Baker & Baker, 1983), and diluted nectar has been shown to discourage pollinators from visiting these flowers (Cnaani et al., 2006; Lawson & Rands, 2019); thus, diminishing the reproductive success of these plants.

The distribution of polliniferous plants in periods of higher rainfall and humidity can be explained by the fact that exposure to low relative humidity causes pollen grains to lose water and decrease in volume, causing an explosion shortly after germination (Corbet et al., 2019), making pollen grains unviable.

In arboreal plants that have deep root systems or reserve organs, they can be independent of the effects of seasonality (Sarmiento & Monasterio, 1983; Tannus et al., 2006; Oliveira, 2008), because these organs allow them to reproduce during the water shortage period, and store reserves during the rainy season to support dry season activities (Oliveira & Gibbs, 1994; Oliveira, 2008). Rain and other climatic changes work more as triggers, signaling and synchronizing the occurrence of flowering in some species (Oliveira, 2008).

Seasonality influences the distribution of floral resources in species of the herbaceous stratum, which present short life cycles and are limited by water availability, because of the presence of surface underground systems (Monasterio & Sarmiento, 1976; Sarmiento, 1983; Mantovani & Martins, 1988). In this study, rainfall and humidity were important for the distribution of plants that offered pollen or nectar, and these made their resources available during the whole year, despite presenting a decrease during the rainy period, which coincided with the weeds in this stratum.

The distribution of floral oil did not show any correlation with the abiotic factors studied (rainfall and temperature). Most studies on floral phenology of plants that offer oil as a reward show that this resource is available during the dry period (Barros, 1992; Pereira & Freitas, 2002; Benezar & Pessoni, 2006), except that of Mendes et al., (2011), who studied *Byrsonima umbellata* Mart ex A. Juss., and found that this species blooms at the beginning of the rainy season, extending into the dry season, with flowering peaks during the transition period.

Floral oil, despite being the least common resource in the region, is very important for bees of the Centridini Tribe, who use this resource as a source of food for their larvae and also to coat their brood cells (Anderson, 1979; Rêgo & Albuquerque, 1989; Vogel, 1990; Sigrist & Sazima, 2004; Rêgo & Albuquerque, 2006; Alves-dos-Santos et al., 2007). The greatest abundance of individuals who offered floral oil was observed in the arboreal stratum, and the Malpighiaceae family was the main contributor to the availability of this resource during the entire observation period. According to Vogel (1990), most Neotropical species in this family have oil glands, called elaiophores, and although oil is the main resource offered by most Neotropical species of Malpighiaceae, pollen also attracts a great diversity of visitors that can act as pollinators (Pedro, 1994).

The temperature did not correlate with the distribution of any of the studied resources (**Ne**, **Po**, **Ne + Po** and **OI**), as verified by Aleixo et al. (2014). This can be attributed to small variations in the average temperature. Even between dry and rainy periods, this variation was small. The proximity of the region to the Equator makes its variation in solar incidence small, and consequently, variations in average temperature. According to Stöckli et al. (2011), phenology is much more than a simple linear correlation with average annual temperatures. For a model to make realistic phenological predictions, it must combine several factors, such as temperature, light, and humidity.

Increasing the abundance of floral resources is not necessarily an effective strategy for achieving pollinator conservation targets, but instead, carefully identifying the resources of specific target groups is critical to the success of pollinator conservation and pollination (Sutter et al., 2017). When using only exotic plant species, generalist insect populations suffer little from these impacts; however, the same does not occur with specialist insect populations, which are strongly affected by the removal of native plants (Zanette et al., 2005; Nates -Parra et al., 2006; Frankie et al., 2009; Bergerot et al., 2010).

The high proportion of plants with flowers pollinated by bees in our study area reinforces the concerns about the potential consequences of the decline of pollinators (especially bees), for the native flora, especially in disturbed areas, where there is a decrease of areas for nesting. Variation in the flowering distribution of individual plants that supply pollen and/or nectar among strata throughout the year is important for the maintenance of bee populations, given that pollen and nectar are

essential foods for their survival. Despite the flowering peaks at different times of the year for plants that offer these resources, it was found that they are offered throughout the year, even in the case of an urban environment, in which a substantial part of the original plants was removed for urban growth. The complementarity of floral resources between different strata of vegetation and species of melitophilic importance is a crucial path for the success of measures aimed at the conservation of the diversity of bees and other pollinators.

Acknowledgements

The authors gratefully acknowledge the Prof^o Dr^o Eduardo Bezerra Almeida Jr. and the Laboratory of Botanical Studies (LEB) for identifying the plant species. The Fundação de Amparo à Pesquisa e ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Maranhão – FAPEMA (UNIVERSAL-01311/17 for financing this work, and the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001 for the concession of scholarship.

References

- ABSY, M.L.; BEZERRA, E.B. & KERR, W.E. 1980. Plantas nectaríferas utilizadas por duas espécies de *Melipona* da Amazônia. *Acta Amazonica* 10(2): 271–282.
- ACAR, C.; ACAR, H. & EROĞLU E. 2007. Evaluation of ornamental plant resources to urban biodiversity and cultural changing: A case study of residential landscapes in Trabzon city (Turkey). *Building and Environment* 42(1): 218–229.
- ALEIXO, K.P.; DE FARIA, L.B.; GROppo, M., DO NASCIMENTO CASTRO, M.M. & DA SILVA, C.I. 2014. Spatiotemporal distribution of floral resources in a Brazilian city: Implications for the maintenance of pollinators, especially bees. *Urban Forestry and Urban Greening* 13(4): 689–696.
- ALVES-DOS-SANTOS, I. 1999. Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restinga e dunas do litoral norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 43, 191–223.
- ALVES-DOS-SANTOS, I., MACHADO, I.C. & GAGLIANONE MC. 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia brasiliensis* 11(4): 544–557.
- ANDERSON WR. 1979. Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11(3): 219–223.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181, 1–20.
- BAKER, H.G. & BAKER, I. 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: Jones CE, Little RJ. (eds.) *Handbook of experimental pollination biology*. Scientific and Academic Editions, Science, New York, p. 117–141.
- BARROS, M.A.G. 1992. Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Biologia* 52(2): 343–353.
- BARRICO, L.; AZUL, A.M.; MORAIS, M.C.; COUTINHO, A.P.; FREITAS, H. & CASTRO P. 2012. Biodiversity in urban ecosystems: Plants and macromycetes as indicators for conservation planning in the city of Coimbra (Portugal). *Landscape and*

Urban Planning 106(1): 88–102.

BATALHA, M.A. & MANTOVANI, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* 60(1): 129–145.

BAWA, K.S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: Jones CE, Little RJ. (eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 394-410.

BAWA, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 21(1): 399–422.

BENCKE, C.S.C. & MORELLATO, L.P.C. 2002. Estudo comparativo da fenologia de nove espécies arbóreas em três tipos de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 25(2): 237–248.

BENEZAR, R.M.C. & PESSONI, L.A. 2006. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. *Acta amazônica* 36(2): 159–168.

BERGEROT, B.; FONTAINE, B.; RENARD, M., CADI, A. & JULLIARD, R. 2010. Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landscape and Urban Planning* 96(2): 98–107.

BEZERRA, P.E.L. 1990. Projeto de zoneamento das potencialidades dos recursos naturais da Amazônia legal. IBGE/SUDAM. Rio de Janeiro. Geologia. p 64-91.

BJERKNES, A.L., TOTLAND, Ø., HEGLAND, S. J., & NIELSEN, A. 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species?. *Biological conservation*, 138(1-2): 1-12.

BLÜTHGEN, N. 2012. Ecologia das interações Animais-Plantas: interações Planta-Animais e a importância funcional da biodiversidade. In: Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM. (eds.) *Ecologia das interações plantas-animais: Uma abordagem ecológico-evolutiva*. Rio de Janeiro, Technical Books Editora. p. 261–272.

CAMARGO, J.D. & MAZUCATO, M. 1984. Inventário da apifauna e flora apícola de

Ribeirão Preto, SP, Brasil. *Dusenía* 14(2): 55–87.

CARVALHO, G.D., ROQUE, N. & GUEDES, M.L.S. 2007. Levantamento das espécies arbóreas da Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia. *Sitientibus: Série Ciências Biológicas* 7(4): 377–387.

CNAANI, J.; THOMSON, J.D. & PAPA, D.R. 2006. Flower choice and learning in foraging bumblebees: effects of variation in nectar volume and concentration. *Ethology* 112: 278–285.

CORBET, S.A.; CHEN, F.F.; CHANG, F.F. & HUANG, S.Q. 2019. Transient dehydration of pollen carried by hot bees impedes fertilization. *Arthropod-Plant Interact.* 14: 207–214.

DICKS, L.V.; SHOWLER, D.A. & SUTHERLAND, W.J. 2010. *Bee Conservation: Evidence for the Effects of Interventions*. Exeter, Pelagic Publishing.

FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Oxford, Pergamon Press.

FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. In: Futuyma D, Slatkin M. (eds.) *Coevolution*. Sinauer, Sunderland p. 282–310.

FARIA-MUCCI, G.M.; MELO, M.A. & CAMPOS, L.A.O. 2003. A fauna de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas utilizadas como fontes de recursos florais, em um ecossistema de campos rupestres em Lavras Novas, Minas Gerais, Brasil. In: Melo GAR, Alves-dos-Santos I. (eds.) *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure*. Unesc, Criciúma, p. 241–256.

FRANKIE, G.W.; THORP, R.W.; SCHINDLER, M.; HERNANDEZ, J.; ERTTER, B. & RIZZARDI, M. 2005. Ecological patterns of bees and their host ornamental flowers in two northern California cities. *Journal of the Kansas Entomological Society* 78(3): 227–246.

FRANKIE G, THORP R, HERNANDEZ J, RIZZARDI M, ERTTER B, PAWELEK J, ET AL., 2009. Native bees are a rich natural resource in urban California gardens. *California Agricultural* 63(3): 113–120.

GIANNINI, T.C.; ALVES, D.A.; ALVES, R.; CORDEIRO, G.D.; CAMPBELL, A.J.;

AWADE, M. et al. 2020. Unveiling the contribution of bee pollinators to Brazilian crops with implications for bee management. *Apidologie* 1-16.

GIANNINI, T.C.; CORDEIRO, G.D.; FREITAS, B.M.; SARAIVA, A.M. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2015. The dependence of crops for pollinators and the economic value of pollination in Brazil. *Journal of Economic Entomology* 108: 849–857.

GONÇALVES, R.B. & MELO, G.A. 2005. A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae sl) em uma área restrita de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná: diversidade, fenologia e fontes florais de alimento. *Revista Brasileira de Entomologia* 49(4): 557–571.

GOSTINSKI, L.F.; OLIVEIRA, F.F.; CONTRERA, F.A.L. & ALBUQUERQUE, P.M.C. 2018. Nicho trófico e partição de fontes polínicas por duas espécies de *Melipona* (HYMENOPTERA, APIDAE) na Amazônia Oriental. *Oecologia Australis* 22(4): 449–462.

GOTTSBERGER, G.; CAMARGO, J.M. & SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. 1988. A bee pollinated tropical community: The beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 109(4): 469–500.

HANLEY, M.E.; FRANCO, M.; PICHON, S.; DARVILL, B. & GOULSON, D. 2008. Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants. *Functional Ecology* 22(4): 592–598.

HAUSMANN, S.L.; PETERMANN, J.S. & ROLFF, J. 2015. Wild bees as pollinators of city trees. *Insect Conservation and Diversity* 9: 97–107.

HEINRICH, B. 1975. Energetics of pollination. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 6(1): 139-170.

HÜLSMANN, M.; VON WEHRDEN, H.; KLEIN, A.M. & LEONHARDT, S.D. 2015. Plant diversity and composition compensate for negative effects of urbanization on foraging bumble bees. *Apidologie* 46(6): 760–770. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0366-x>.

INMET. 2019. Instituto Nacional de Meteorologia. <http://www.inmet.gov.br/portal/>. (accessed 27 July 2019).

JANZEN, D.H. 1980. Ecologia vegetal nos trópicos. in: Temas de biologia (Vol. 7). São Paulo, EPU/EDUSP.

KALUZA, B.F.; WALLACE, H.; HEARD, T.A.; KLEIN, A.M. & LEONHARDT, S.D. 2016. Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. *Ecology and Evolution* 6(5): 1304-1316.

KALUZA, B.F.; WALLACE, H.; HEARD, T.A.; MINDEN, V.; KLEIN, A. & LEONHARDT, S.D. 2018. Social bees are fitter in more biodiverse environments. *Scientific reports* 8(1): 1-10.

KREMEN, C.; WILLIAMS, N.M.; AIZEN, M.A.; GEMMILL-HERREN, B.; LEBUHN, G.; MINCKLEY, R.; PACKER, L.; POTT, S.G.; ROULSTON, T.; STEFFAN-DEWENTER, I.; VAZQUEZ, D.P.; WINFREE, R.; ADAMS, L.; CRONE, E.E.; GREENLEAF, S.S.; KEITT, T.H.; KLEIN, A.M.; REGETZ, J. & RICKETTS, T.H. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters* 10: 299–314.

KÖPPEN, W. 1948. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. México: Fondo de Cultura Económica (No. QC861 K6).

KOVACH, W.L. 2011. "Oriana—circular statistics for windows, ver. 4." Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.

LAGERLÖF, J. & WALLIN, H. 1993. The abundance of arthropods along two field margins with different types of vegetation composition: an experimental study. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 43(2): 141-154.

LAWSON, D.A. & RANDS, S.A. 2019. The effects of rainfall on plant–pollinator interactions. *Arthropod-Plant Interactions* 13: 561–569.

MACHADO, I.C. & LOPES, A.V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 94(3): 365–376.

MACKEY, M. 1996. *Acacia mangium*: Un árbol importante para llanuras tropicales. Arizona, Hoja Informativa FACT 96-01S.

MAIA-SILVA, C.; HRNCIR, M.; DA SILVA, C.I. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2015. Survival strategies of stingless bees (*Melipona subnitida*) in an unpredictable

environment, the Brazilian tropical dry forest. *Apidologie* 46: 631–643.

MANTOVANI, W. & MARTINS, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu. *Revista Brasileira de Botânica* 11: 101–112.

MARUYAMA, P.K.; BONIZÁRIO, C.; MARCON, A.P.; D'ANGELO, G.; DA SILVA, M. M.; DA SILVA NETO, E.N.; ... & JÚNIOR, O. M. 2019. Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biological Conservation* 230: 187–194.

MACIVOR, J.S.; CABRAL, J.M. & PACKER, L. 2014. Pollen specialization by solitary bees in an urban landscape. *Urban ecosystem* 17: 139–147.

MCDONALD, R.I.; KAREIVA, P. & FORMAN, R.T.T. 2008. The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biological Conservation* 141(6): 1695–703. pmid:WOS:000257536100023.

MCKINNEY, M.L. 2008. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban ecosystems* 11(2): 161-176.

MEMMOTT, J.; CRAZE, P.G.; WASER, N.M. & PRICE, M.V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10: 710-717.

MENDES, F.N.; RÊGO, M.M.C. & DE ALBUQUERQUE, P.M.C. 2011. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota Neotropica* 11(4): 103–115.

MICHENER, C.D. 2007. The bees of the world. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.

MONALISA-FRANCISCO, N. & RAMOS, F.N. 2019. Composition and functional diversity of the urban flora of Alfenas-MG, Brazil. *Floresta e Ambiente* 26(3).

MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3(4): 325–355.

MOUGA, D.M. & KRUG, C. 2010. Comunidade de abelhas nativas (Apidae) em floresta ombrófila densa montana em Santa Catarina. *Zoologia* 27(1). <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000100011>.

MOUGA, D.M.D.S.; FERETTI, V.; DE SENA, J.C.; WARKENTIN, M.; DOS SANTOS, A.K.G. & RIBEIRO, C.L. 2015. Ornamental bee plants as foraging resources for urban bees in Southern Brazil. *Agricultural Sciences* 6(3): 365-381.

MORELLATO, L.P.C. 2003. Características dos padrões fenológicos em florestas estacionais neotropicais. In: Claudino-Sales V. (Org.). *Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação*. 1ed.Fortaleza: Expressão Gráfica. p. 299-304.

MORELLATO, L.P.C.; TALORA, D.C.; TAKAHASHI, A.; BENCKE, C.C.; ROMERA, E.C. & ZIPPARRO, V.B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica* 32(4b): 811–823. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x>.

MORELLATO, L.P.C.; CAMARGO, M.G.G.; D'EÇA NEVES, F.; LUIZE, B.G.; MANTOVANI, A. & HUDSON, I.L. 2010. The influence of sampling method, sample size and frequency of observation on plant phenological patterns and the interpretation in Tropical Forest trees. In: Hudson IL, Keatley MR. (Eds.). *Dordrecht, Phenological Research*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_5.

MUNHOZ, C.B.R. & FELFILI, J.M. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade decampo sujo na fazenda água limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19 (4): 979–988.

MUNIZ, F.H. & BRITO, É.R. 2007. Levantamento da flora apícola do município de Itapecuru-Mirim, Maranhão. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 111–113.

NASCIMENTO, V.T.; AGOSTINI, K.; SOUZA, C.S. & MARUYAMA, P.K. 2020. Tropical urban areas support highly diverse plant-pollinator interactions: An assessment from Brazil. *Landscape and Urban Planning* 198: 103801.

NATES-PARRA, G.; PARRA, A.; RODRIGUEZ, A.; BAQUERO, P. & VELEZ, D. 2006. Wild bees (Hymenoptera: Apoidea) in urban ecosystem: Preliminary survey in the city of Bogota and its surroundings. *Revista Colombiana de Entomologia* 32(1): 77–84.

OLIVEIRA, P. & GIBBS, P. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10(4): 509–522.

OLIVEIRA PEAM. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva de espécies do Cerrado. In: Sano, S.M.; Almeida, S.P.; Ribeiro, J.F. (Eds.) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa Cerrados, Brasília, p. 273-290.

Pedro, S.R.M. 1994. Interações entre abelhas e flores em uma área de cerrado no NE do estado de São Paulo: abelhas coletoras de óleo (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). In: *Anais do I Encontro sobre Abelhas*. Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto, p. 243–255.

PEIXOTO, A.L. & MAIA, L.C. 2013. *Manual de procedimentos para herbários*. Recife, Ed. Universitária da UFPE.

PEREIRA, J.O.P. & FREITAS, B.M. 2002. Estudo da biologia floral e requerimentos de polinização do muricizeiro (*Byrsonima crassifolia* L.). *Revista Ciência Agronômica* 33(2): 5–12.

PROCTOR, M.; YEO, P. & LACK, A. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Portland.

PEREIRA, M.C.A.; CORDEIRO, S.V. & ARAUJO, D.S.D. 2004. Estrutura do estrato herbáceo na formação aberta de *Clusia* do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18 (3): 677-687.

PYKE, G.H & WASER, N.M. 1981. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. *Biotropica* 13: 260–270.

QUIRINO, Z.G.M. & MACHADO, I.C. 2014. Pollination syndromes in a Caatinga plant community in northeastern Brazil: seasonal availability of floral resources in different plant growth habits. *Brazilian Journal of Biology* 74(1): 62–71.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R foundation for statistical computing, Rio de Janeiro.

RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1990.

Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigonini*) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. *Apidologie* 21(5): 469–488.

RATHCKE, B. & LACEY, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 16(1): 179–214.

RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S.J. & MAYNTZ, D. 2009. Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. *Functional Ecology* 4–16.

RÊGO, M.M.C. & ALBUQUERQUE, P.M.C. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Boletim Museu Paraense Emilio Goeldi Série Zoologia* 5(2): 179–193.

RÊGO M, ALBUQUERQUE P. 2006. Polinização do murici. São Luís, EdUFMA.

RENNER, S.S. & FEIL, J.P. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany* 80(9): 1100–1107.

RICHARDSON, D.M.; PYSEK, P.; REJMÁNEK M.; BARBOUR, M.G.; PANETTA, F.D. & WEST, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93–107.

RINCÓN, M.; ROUBIK, D.W.; FINEGAN, B.; DELGADO, D. & ZAMORA, N. 1999. Understory bees and floral resources in logged and silviculturally treated Costa Rican rainforest plots. *Journal of the Kansas Entomological Society* 379–393.

ROUBIK, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge, Cambridge University Press.

ROULSTON, T.A.H. & GOODELL, K. 2011. The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual Review of Entomology* 56: 293–312.

RUBIM, P.; NASCIMENTO, H.E.; MORELLATO, L.P.C. 2010. Variações interanuais na fenologia de uma comunidade arbórea de floresta semidecídua no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 756–762.

SARMIENTO, G. 1983. The Ecology of Neotropical Savannas. Cambridge, Harvard University Press.

SARMIENTO, G. & MONASTERIO, M. 1983. Life forms and phenology. In: Goodall DW. (ed.) *Ecosystems of the world – tropical savannas*. Amsterdam, Elsevier, p. 79-108.

SCHEPER, J.; REEMER, M.; VAN KATS, R.; OZINGA, W.A.; VAN DER LINDEN, SCHEPER, J.; REEMER, M.; VAN KATS, R.; OZINGA, W. A.; VAN DER LINDEN, G. T.; SCHAMINÉE, J. H.; ... & KLEIJN, D. (2014). Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(49), 17552-17557.

SIGRIST, M.R. & SAZIMA, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany* 94(1): 33–41.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G. 1988. A polinização de plantas do cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 48(4): 651–663.

SILVA, C.I.; ARAÚJO, G. & OLIVEIRA, P.E.A.M. 2012. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no Triângulo Mineiro, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26(4): 748–760.

SOMME, L.; MOQUET, L.; QUINET, M.; VANDERPLANCK, M.; MICHEZ, D.; LOGNAY, G. & JACQUEMART, A.L. 2016. Food in a row: urban trees offer valuable floral resources to pollinating insects. *Urban ecosystem* 19(3): 1149–1161.

SOUZA, V.C. & LORENZI, H. 2012. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III*. 3ed. Nova Odessa, Instituto Plantarum.

STÖCKLI, R.; RUTISHAUSER, T.; BAKER, I.; LINIGER, M.A. & DENNING, A.S. (2011). A global reanalysis of vegetation phenology. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 116 (G03020).

STOUT, J.C. & MORALES, C.L. 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40(3): 388–409.

SUTTER, L.; JEANNERET, P.; BARTUAL, A.M.; BOCCI, G.; ALBRECHT, M. 2017. Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and

dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *Journal of Applied Ecology* 54(6): 1856–1864.

TALORA, D.C. & MORELLATO, P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 23 (1): 13–26.

TANNUS, J.L.; ASSIS, M.A. & MORELLATO, L.P.C. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina-SP. *Biota Neotropica* 6(3): bn02806032006.

TALORA, D.C. & MORELLATO, L.P.C. 2000. Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 23: 13–26.

TAURA, H.M. & LAROCA, S. 2001. A associação de abelhas silvestres de um biótopo urbano de Curitiba (Brasil), com comparações espaço-temporais: abundância relativa, fenologia, diversidade e exploração de recursos (Hymenoptera, Apoidea). *Acta Biológica Paranaense* 30, 35–137.

TEPEDINO, V.J.; BRADLEY, B.A. & GRISWOLD, T.L. 2008. Might flowers of invasive plants increase native bee carrying capacity? Intimations from Capitol Reef National Park, Utah. *Natural Areas Journal* 28(1): 44–50.

VAN SCHAIK, C.P.; TERBORGH, J.W. & WRIGHT, S.J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 24(1): 353–377.

VOGEL, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 55: 130–142.

WENZEL, A.; GRASS, I.; BELAVADI, V.V. & TSCHARNTKE, T. 2020. How urbanization is driving pollinator diversity and pollination—A systematic review. *Biological Conservation* 241: 108321.

WILLIAMS, N.M.; CARIVEAU, D.; WINFREE, R. & KREMEN, C. 2011. Bees in disturbed habitats use, but do not prefer, alien plants. *Basic and Applied Ecology* 12(4): 332–341.

- WILLMER, P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. New Jersey, Princeton University Press.
- WOJCIK, V.A.; FRANKIE, G.W.; THORP, R.W. & HERNANDEZ, J.L. 2008. Seasonality in bees and their floral resource plants at a constructed urban bee habitat in Berkeley, California. *Journal of the Kansas Entomological Society* 15–28.
- WOLOWSKI, M.; AGOSTINI, K.; RECH, A.R.; VARASSIN, I.G.; MAUÉS, M.; FREITAS, L.; ... & SILVA, C.D. 2019. Relatório temático sobre polinização, polinizadores e produção de alimentos no Brasil. Editora Cubo, São Carlos.
- ZANETTE, L.R.S.; MARTINS, R.P. & RIBEIRO, S.P. 2005. Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning* 71(2-4): 105–121.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. India, Pearson Education.
- ZENNI, R.D. & ZILLER, S.R. 2011. An overview of invasive plants in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 34: 431–446.
- ZHOU, D., ZHAO, S., ZHANG, L., & LIU, S. 2016. Remotely sensed assessment of urbanization effects on vegetation phenology in China's 32 major cities. *Remote Sensing of Environment*, 176, 272-281.

List of figures

Fig. 1. Temperature distribution (°C) and average monthly rainfall (mm) in São Luís - MA, Brazil, between August 2018 to July 2019. Source: INMET (<http://www.inmet.gov.br/portal/>)

Fig. 2. Circular histogram representing the distribution of floral resources available to bees, represented by the number of individual plants in bloom between August 2018 and July 2019 at the campus of Dom Delgado and surroundings, São Luís - MA, Brazil. (A) Pollen. (B) Nectar. (C) Nectar and Pollen. (D) Floral oil. The line at the top of the vector indicates the standard deviation.

Fig. 3. Distribution of the richness of plant species pollinated by bees in different vertical strata from August 2018 to July 2019 on the campus of Dom Delgado and surroundings, São Luís - MA, Brazil.

Fig. 4. Circular histogram representing the distribution of floral resources available to bees in the vertical stratification between August 2018 and July 2019 on the campus of Dom Delgado and surroundings, São Luís - MA, Brazil. (A) Pollen. (B) Nectar. (C) Nectar and Pollen. (D) Floral oil. The line at the top of the vector indicates the standard deviation.

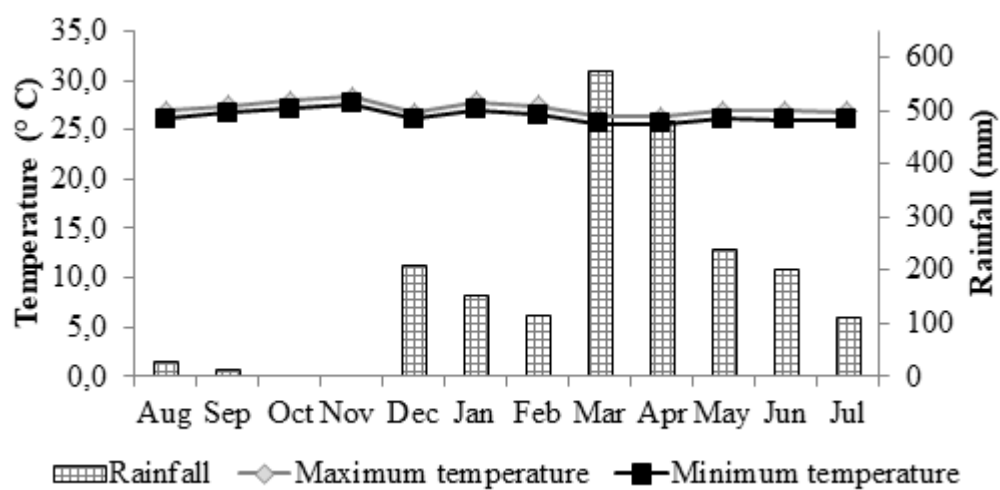


Fig. 1. Temperature distribution (°C) and average monthly rainfall (mm) in São Luís - MA, Brazil, between August 2018 to July 2019. Source: INMET (<http://www.inmet.gov.br/porta/>)

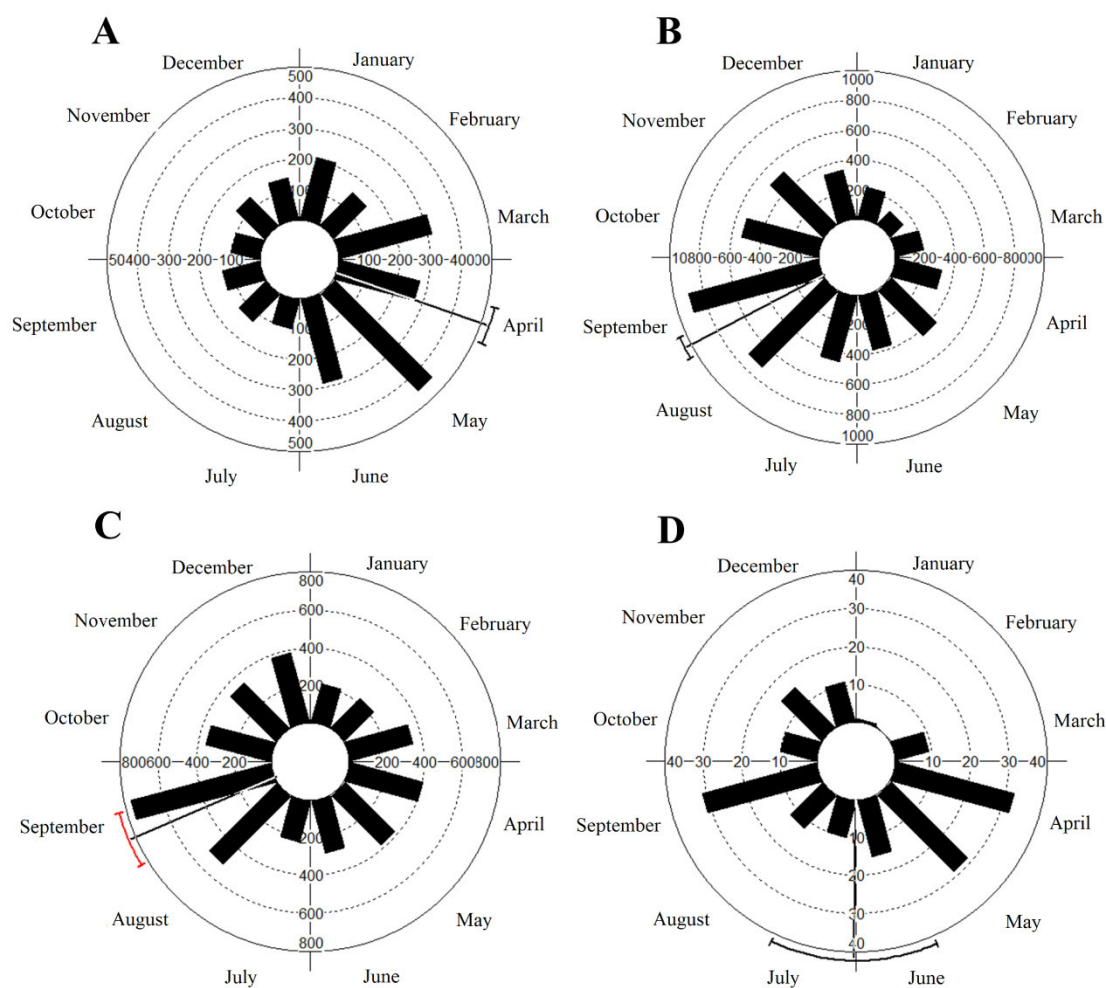


Fig. 2. Circular histogram representing the distribution of floral resources available to bees, represented by the number of individual plants in bloom between August 2018 and July 2019 at the campus of Dom Delgado and surroundings, São Luís - MA, Brazil. (A) Pollen. (B) Nectar. (C) Nectar and Pollen. (D) Floral oil. The line at the top of the vector indicates the standard deviation.

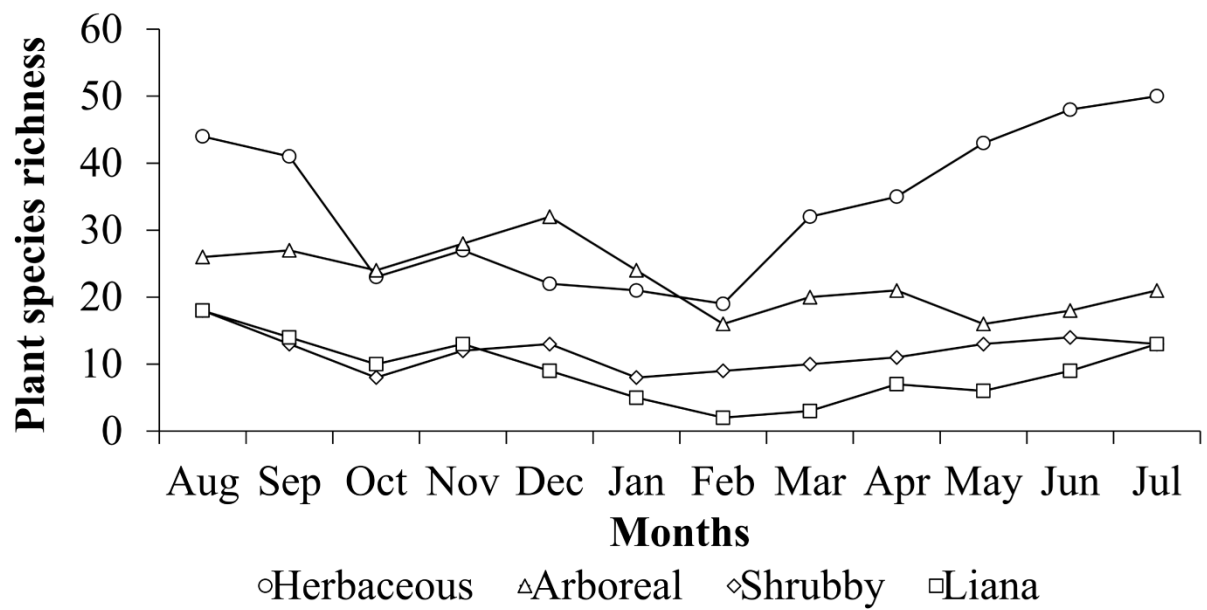


Fig. 3. Distribution of the richness of plant species pollinated by bees in different vertical strata from August 2018 to July 2019 on the campus of Dom Delgado and surroundings, São Luís - MA, Brazil.

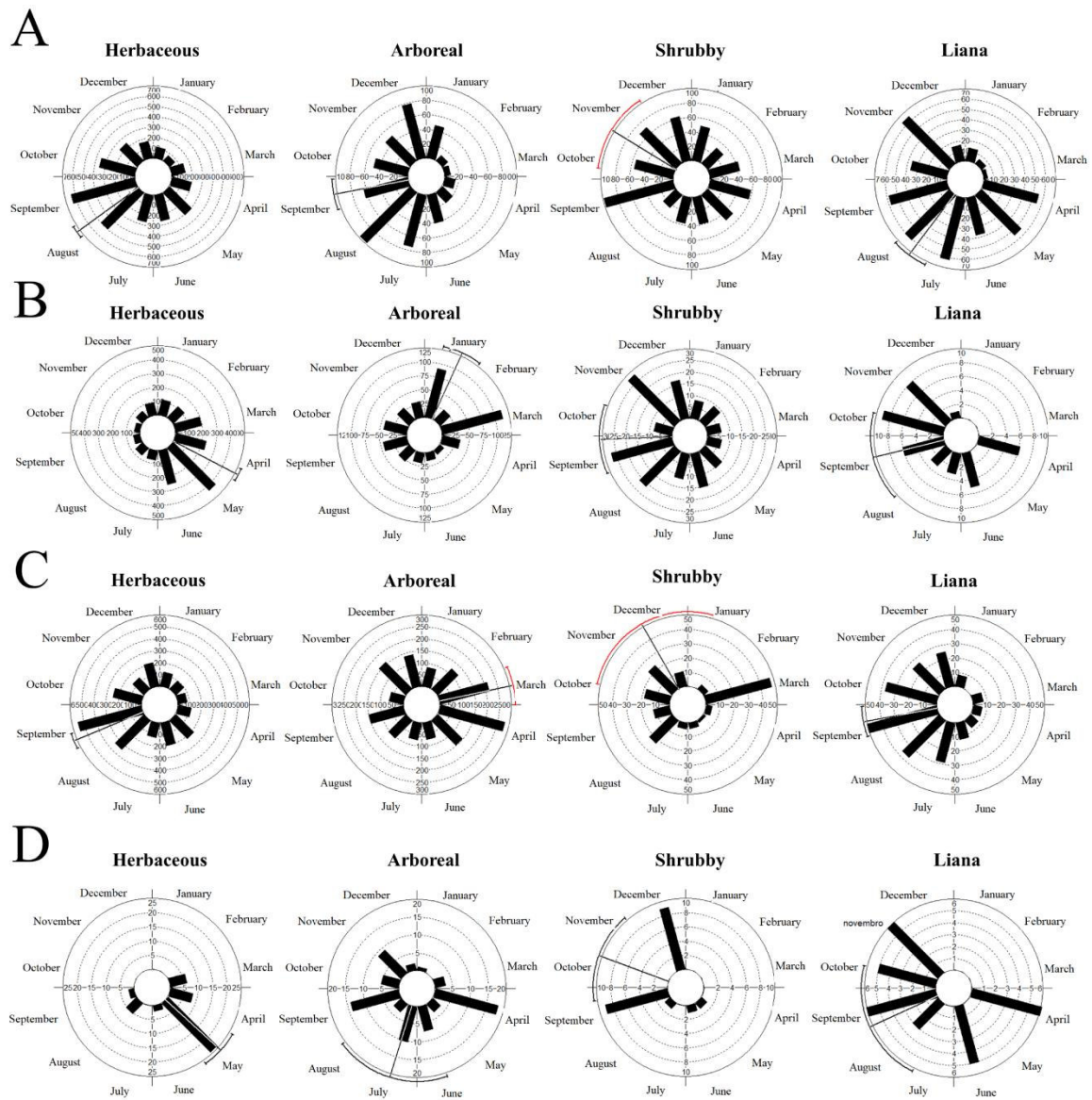


Fig. 4. Circular histogram representing the distribution of floral resources available to bees in the vertical stratification between August 2018 and July 2019 on the campus of Dom Delgado and surroundings, São Luís - MA, Brazil. (A) Pollen. (B) Nectar. (C) Nectar and Pollen. (D) Floral oil. The line at the top of the vector indicates the standard deviation.

TABLE 1

Rayleigh test of uniformity (Z) for circular distribution of floral resources available to bees in vertical climatic stratification between August 2018 and July 2019 on the campus of Dom Delgado and surroundings, São Luís - MA, Brazil.

Test		Nectar			
		Herbaceous	Arboreal	Shrubby	Liana
Number of Observations		3212	544	609	463
Average date		August	September	November	August
Concentration (r)		0,354	0,35	0,129	0,317
Rayleigh Test (Z)		401,603	66,656	10,085	46,672
Rayleigh Test (p)		p<0,0001	p<0,0001	p<0,0001	p<0,0001
		Pollen			
		Herbaceous	Arboreal	Shrubby	Liana
Number of Observations		1702	474	166	41
Average date		April	January	September	September
Concentration (r)		0,438	0,28	0,273	0,412
Rayleigh Test (Z)		325,941	37,259	12,345	6,959
Rayleigh Test (p)		p<0,0001	p<0,0001	p<0,0001	p=0,0007
		Nectar and Pollen			
		Herbaceous	Arboreal	Shrubby	Liana
Number of Observations		2409	1585	151	242
Average date		September	March	December	September
Concentration (r)		0,32	0,166	0,137	0,505
Rayleigh Test (Z)		246,928	43,687	2,82	61,807
Rayleigh Test (p)		p<0,0001	p<0,0001	0,06	p<0,0001
		Oil			
		Herbaceous	Arboreal	Shrubby	Liana
Number of Observations		47	75	21	31
Average date		May	July	October	September
Concentration (r)		0,747	0,249	0,553	0,355
Rayleigh Test (Z)		26,199	4,64	6,418	3,909
Rayleigh Test (p)		p<0,0001	p=0,01	p=0,001	p=0,019

TABLE 2

Pearson correlation between the number of individuals that provided floral resources and the climatic factors between August 2018 and July 2019 on the campus of Dom Delgado and surroundings, São Luís - MA, Brazil. * $p < 0,05$.

	Nectar		Pollen		Nectar and Pollen		Oil	
	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>R</i>
Temperature	0,423	0.25	0,139	-0.45	0.986	0.0053	0,464	-0.23
Humidity	0,033*	-0.61	0,008*	0.72	0,255	-0.36	0,681	0.13
Rainfall	0,046*	-0.58	0,0191*	0.66	0,560	-0.19	0,585	0.17

1 **Supplementary Material**

2 **Temporal distribution of floral resources used by bees in an urban environment**
3 **in northeastern Brazil**

4 Albeane Guimaraes Silva-Almeida*, Maira Rodrigues Diniz, Naíze dos Reis Ribeiro,
5 Jesse James Fernandes Sousa Filho, Michael Hrnčíř, Marcia Maria Correa Rêgo

6 *Corresponding autor: albeaneguimaraes@hotmail.com

TABLE S1

Floristic composition and phenogram of flowering plants between August 2018 and July 2019 at the Federal University of Maranhão and surroundings, located in the municipality of São Luís- MA, Brazil. Ne = nectar; Po = pollen; OI = oil. * information about bee visits to flowers, regarding field observations. ** classification of predominant pollination system based on gender. *** classification followed Faegri and Pijl (1979).

Family	Species	Habit	Resource	Flower color	Origin	Pollination	REF	ago	sept	oct	nov	Dec	jan	feb	mar	apr	may	jun	jul
Acanthaceae																			
	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	Arboreal	Ne	white	native	bee fly	1, 2												
	<i>Justicia calycina</i> (Nees) V.A.W.Graham	Herbaceous	Ne	red	native	bird	**												
	<i>Ruellia paniculata</i> L.	Herbaceous	Ne	lilac	native	bee bird	3												
Aizoaceae																			
	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.	Herbaceous	Ne	pink	native	bee butterfly	4												
Alismataceae																			
	<i>Limnocharis flava</i> (L.) Buchenau	Herbaceous	Po	yellow	native	bee	5												
Amaranthaceae																			
	<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze	Herbaceous	Ne	yellow	native	bee	6												
	<i>Alternanthera tenella</i> Colla	Herbaceous	Ne	yellow	native	bee	7												
	<i>Blutaparon vermiculare</i> (L.) Mears	Herbaceous	Ne	yellow	native	bee	*												
Anacardiaceae																			
	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Arboreal	Ne	pink cream	native	bee	6, 8												
	<i>Mangifera indica</i> L.	Arboreal	Ne+Po	cream	cultivated	bee	9												
	<i>Spondias mombin</i> L.	Arboreal	Ne+Po	cream	native	bee	**												
Apocynaceae																			
	<i>Allamanda cathartica</i> L.	Shrubby	Ne	yellow	native	bee butterfly	3												
	<i>Mandevilla hirsuta</i> (Rich) K. Schum	Liana	Ne	yellow	native	bee butterfly birds	10, 11, 12, 13												

	<i>Mandevilla scabra</i> K. Schum.	Liana	Ne	yellow	native	bee butterfly birds	**	
	<i>Nerium oleander</i> L.	Arboreal	Ne	pink	cultivated	bee	3	
	<i>Prestonia coalita</i> (Vell.) Woodson	Liana	Ne	yellow	native	bee butterfly	14	
Arecaceae								
	<i>Adonidia merrillii</i> (Becc.) Becc.	Arboreal	Po	cream	cultivated	bee	***	
	<i>Astrocaryum vulgare</i> Mart.	Arboreal	Po	cream	native	beetle	15	
	<i>Attalea speciosa</i> Mart.	Arboreal	Po	cream	native	beetle	16	
	<i>Cocos nucifera</i> L.	Arboreal	Po	cream	naturalized	bee	3	
	<i>Syagrus cocoides</i> Mart.	Arboreal	Ne	cream	native	bee beetle	**	
Asteraceae								
	<i>Centratherum punctatum</i> Cass.	herbaceous	Ne	purple	native	bee	3	
	<i>Chromolaena maximiliani</i> (Schrader DC.) R.M.King & H.Rob.	Shrubby	Ne	lilac	native	butterfly	*	
	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	herbaceous	Ne+Po	white	native	bee	3	
	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	herbaceous	Ne+Po	white	native	bee	6	
	<i>Eleutheranthera ruderalis</i> (Sw.) Sch.Bip.	herbaceous	Ne	yellow	naturalized	-	-	
	<i>Emilia fosbergii</i> Nicolson	herbaceous	Ne+Po	red	native	bee butterfly	3	
	<i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC	herbaceous	Ne+Po	lilac	native	butterfly	6, 17	
	<i>Lepidaploa remotiflora</i> (Rich.) H.Rob.	herbaceous	Ne	lilac	native	bee	18	
	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.	liana	Ne+Po	cream	native	bee	6	
	<i>Praxelis diffusa</i> (Rich.) Pruski	herbaceous	Ne+Po	lilac	native	bee butterfly	3, 19	
	<i>Pectis brevipedunculata</i> Sch.Bip.	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	*	
	<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.	herbaceous	Ne	cream	native	bee	3, 18	
	<i>Rolandra fruticosa</i> Kuntze	herbaceous	Ne	white	native	bee	18	
	<i>Solidago chilensis</i> Meyen	herbaceous	Ne	yellow	native	bee	20	

<i>Sphagneticola trilobata</i> (L.) Pruski	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	6, 21	
<i>Synedrella nodiflora</i> (L.) Gaertn.	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	3	
<i>Tagetes erecta</i> L.	herbaceous	Ne	yellow	naturalized	bee	22	
<i>Tilesia baccata</i> (L.) Pruski	Shrubby	Ne	yellow	naturalized	bee	23	
<i>Tithonia diversifolia</i> (Hemsl.) A. Gray	Shrubby	Ne+Po	yellow	naturalized	bee	6, 24	
<i>Tridax procumbens</i> L.	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	6	
Bignoniaceae							
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	Arboreal	Ne	pink	native	bee	**	
<i>Tabebuia aurea</i> Benth. & Hook.f. ex S.Moore	Arboreal	Ne	yellow	native	bee	25	
<i>Bignonia aequinoctialis</i> L.	liana	Ne	pink	native	bee	**	
Bixaceae							
<i>Bixa orellana</i> L.	Shrubby	Po	light pink	native	bee	6, 26, 27	
Boraginaceae							
<i>Euploca polyphylla</i> (Lehm.) J.I.M.Melo & Semir	herbaceous	Ne	white	native	bee	3	
<i>Varronia globosa</i> Jacq.	Shrubby	Ne	white	native	bee butterfly	3	
Caricaceae							
<i>Carica papaya</i> L.	Arboreal	Ne	white	naturalized	bee moth	6	
Chrysobalanaceae							
<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Shrubby	Ne	lilac	native	butterfly	**28	
<i>Licania tomentosa</i> Fritsch	Arboreal	Ne+Po	white	native	bee	6	
Combretaceae							
<i>Laguncularia racemosa</i> C.F.Gaertn.	Arboreal	Ne+Po	white	native	bee fly butterfly wasp	22, 29	
<i>Terminalia catappa</i> L.	Arboreal	Ne+Po	cream	naturalized	bee	6	

	<i>Terminalia lucida</i> Hoffmanns. ex Mart.	Arboreal	Ne	cream	native	bee	**	
Commelinaceae								
	<i>Commelina erecta</i> L.	herbaceous	Po	blue	native	bee	6, 30, 31	
	<i>Tradescantia pallida</i> (Rose) D.R. Hunt	herbaceous	Ne+Po	purple	cultivated	bee	6, 31	
Connaraceae								
	<i>Rourea induta</i> Planch.	Shrubby	Ne+Po	white	native	bee	32	
Convolvulaceae								
	<i>Ipomoea asarifolia</i> Roem. & Schult.	herbaceous	Ne+Po	purple	native	bee	6, 33	
	<i>Ipomoea bahiensis</i> Willd.	herbaceous	Ne+Po	lilac	native	bee	3	
	<i>Ipomoea hederifolia</i> L.	liana	Ne+Po	red	native	bee butterfly birds	3	
	<i>Ipomoea maurandoides</i> Meisn.	liana	Ne+Po	purple	native	bee	**	
	<i>Merremia aegyptia</i> (L.) Urb.	liana	Ne+Po	white	native	bee	3	
	<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier f.	liana	Ne+Po	yellow	native	bee	3	
Cucurbitaceae								
	<i>Luffa cylindrica</i> M.Roem.	liana	Ne+Po	yellow	cultivated	bee	3	
	<i>Momordica charantia</i> L.	liana	Po OI	yellow	naturalized	bee	3	
Cyperaceae								
	<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) Kunth ex C.B.Clarke	herbaceous	Po	brown		wind	***	
	<i>Cyperus</i> sp.	herbaceous	Po	greenish	native	wind	***	
	<i>Rhynchospora nervosa</i> Boeckeler	herbaceous	Po	cream	native	wind	***	
	<i>Scleria bracteata</i> Cav.	herbaceous	Po	greenish		wind	***	
Euphorbiaceae								
	<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) Arthur	herbaceous	Ne	white	native	bee butterfly birds	31, 34	

Fabaceae	<i>Dalechampia pernambucensis</i> Baill.	liana	Ne	yellow	native	bee	**	
	<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	herbaceous	Ne	white	native	bee	3	
	<i>Euphorbia hirta</i> L.	herbaceous	Ne	greenish	native	bee	3	
	<i>Euphorbia hyssopifolia</i> L.	herbaceous	Ne	white	native	bee	3	
	<i>Jatropha gossypifolia</i> L.	Shrubby	Ne+Po	red	native	bee birds	3	
	<i>Jatropha multifida</i> L.	Shrubby	Ne	red	cultivated	bee fly	35	
	<i>Ricinus communis</i> L.	Shrubby	Po	red	naturalized	bee wind	3, 36	
	<i>Acacia mangium</i> Willd.	Arboreal	Ne+Po	yellow	naturalized	bee	37	
	<i>Adenanthera pavonina</i> L.	Arboreal	Ne	yellow	naturalized	bee	3	
	<i>Albizia lebbbeck</i> (L.) Benth.	Arboreal	Ne+Po	yellow	naturalized	bee	3, 22	
	<i>Andira surinamensis</i> (Bondt) Splitg in Pulle	Arboreal	Ne	purple	native	bee	**	
	<i>Ancistrotropis peduncularis</i> (Fawc. & Rendle) A. Delgado	liana	Ne	pink	native	bee	38	
	<i>Arachis pintoi</i> Krapov. & W.C.Greg.	liana	Ne	yellow	native	bee	**	
	<i>Bauhinia monandra</i> Kurz	Arboreal	Ne+Po	white red	exotic	bee	3	
	<i>Dioclea violacea</i> Mart. ex Benth.	liana	Ne	lilac	native	bee	**	
	<i>Caesalpinia pulcherrima</i> (L.) Sw.	Arboreal	Ne	orange	naturalized	birds	6	
	<i>Calliandra brevipes</i> Benth.	Shrubby	Po	pink	native	bee	6, 39	
	<i>Calopogonium caeruleum</i> (Benth.) C.Wright	liana	Ne	lilac	native	bee	**	
	<i>Calopogonium mucunoides</i> Desv.	herbaceous	Ne	lilac	native	bee	3	
	<i>Cassia fistula</i> L.	Arboreal	Po	yellow	cultivated	bee	6, 9	
	<i>Centrolobium tomentosum</i> Guill. ex Benth.	Arboreal	Ne	yellow	native	bee	6, 40	
	<i>Centrosema brasilianum</i> (L.) Benth.	liana	Ne	purple	native	bee	3	

<i>Centrosema plumieri</i> (Turpin ex Pers.) Benth.	liana	Ne	white	native	bee	**	
<i>Centrosema pubescens</i> Benth	liana	Ne	lilac	native	bee	3	
<i>Chamaecrista diphylla</i> (L.) Greene	herbaceous	Po	yellow	native	bee	41	
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	herbaceous	Po	yellow	native	bee	**	
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	herbaceous	Ne	yellow	native	bee	3	
<i>Clitoria fairchildiana</i> R.A.Howard	Arboreal	Ne	purple	native	bee	3	
<i>Crotalaria pallida</i> Aiton	herbaceous	Ne	yellow	naturalized	bee	6	
<i>Crotalaria retusa</i> L.	herbaceous	Ne	yellow	naturalized	bee	3	
<i>Delonix regia</i> (Bojer) Raf.	Arboreal	Ne+Po	red	cultivated	birds	6	
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth	herbaceous	Ne	pink	native	bee	**	
<i>Desmodium incanum</i> (G.Mey) DC.	herbaceous	Ne	lilac	native	bee	3	
<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Arboreal	Ne	lilac	native	bee	42	
<i>Enterolobium timbouva</i> Mart.	Arboreal	Ne+Po	cream	native	bee	*	
<i>Indigofera hirsuta</i> L.	herbaceous	Ne	red	native	bee	3	
<i>Inga edulis</i> Mart.	Arboreal	Ne+Po	cream	native	bee birds	43	
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	Arboreal	Ne+Po	white	naturalized	bee	44	
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	Arboreal	Ne	yellow	native	bee	6, 45	
<i>Macroptilium atropurpureum</i> (L.) Urb.	herbaceous	Ne	red	native	bee	3	
<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth.	Arboreal	Ne+Po	white	native	bee	3	
<i>Mimosa pudica</i> L.	herbaceous	Po	pink	native	bee	3	
<i>Mimosa sensitiva</i> G. Lodd.	herbaceous	Po	pink	native	bee	3	
<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	3	
<i>Parkia platycephala</i> Benth.	Arboreal	Ne	red	native	bat	**	

<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	Arboreal	Ne	yellow	native	bee	3	
<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.	liana	Ne	yellow	native	bee	3	
<i>Samanea inopinata</i> (Harms) Barneby & J.W.Grimes	Arboreal	Ne	pink	native	bee	46	
<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.	Shrubby	Po	yellow	native	bee	**	
<i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H.S.Irwin & Barneby	Arboreal	Po	yellow	native	bee	**	
<i>Senna georgica</i> H.S.Irwin & Barneby	Shrubby	Po	yellow	native	bee	**	
<i>Senna obtusifolia</i> (L.) H.S.Irwin & Barneby	herbaceous	Po	yellow	native	bee	3	
<i>Senna pendula</i> (Humb.& Bonpl.ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby	liana	Po	yellow	native	bee	**	
<i>Senna siamea</i> (Lam) H. S. Irwin & Barneby	Arboreal	Po	yellow	naturalized	bee	3	
<i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby	Arboreal	Po	yellow	native	bee	3	
<i>Tamarindus indica</i> L.	Arboreal	Ne	white	cultivated	bee	3	
<i>Zornia reticulata</i> Sm.	herbaceous	Ne	yellow	native	bee	**	
Gentianaceae							
<i>Coutoubea spicata</i> Aubl.	herbaceous	Po	white	native	bee	47	
Heliconiaceae							
<i>Heliconia acuminata</i> A. Rich.	herbaceous	Ne	orange	native	birds	**21	
Hydroleaceae							
<i>Hydrolea spinosa</i> L.	herbaceous	Po	purple	native	bee	48, 49	
Hypericaceae							
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	Shrubby	Ne+Po	yellow	native	bee	3	
Iridaceae							
<i>Cipura paludosa</i> Aubl.	herbaceous	Po OI	blue	native	bee	3, 16	
Lamiaceae							

	<i>Gmelina arborea</i> Roxb.	Arboreal	Ne	yellow	cultivated	bee birds	35	
	<i>Hyptis atorubens</i> Poit.	herbaceous	Ne+Po	white	native	bee	3	
	<i>Marsypianthes chamaedrys</i> (Vahl) Kuntze	herbaceous	Ne+Po	lilac	native	bee	3	
	<i>Mesosphaerum suaveolens</i> (L.) Kuntze.	herbaceous	Ne	lilac	native	bee	3	
	<i>Ocimum basilicum</i> L.	herbaceous	Ne	white	native	bee	**6	
Lythraceae								
	<i>Cuphea</i> sp.	herbaceous	Ne	purple	native	bee	**6	
	<i>Punica granatum</i> L.	Shrubby	Po	orange	cultivated	bee	50	
Loganiaceae								
	<i>Spigelia anthelmia</i> L.	herbaceous	Ne+Po	lilac	native	bee	3	
Malpighiaceae								
	<i>Malpighia glabra</i> L.	Arboreal	Po OI	pink	cultivated	bee	6	
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Arboreal	Po OI	yellow	native	bee	3	
	<i>Niedenzuella multiglandulosa</i> (A.Juss.) W.R.Anderson	Shrubby	Po OI	yellow	native	bee	**	
Malvaceae								
	<i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.	Arboreal	Po	yellow	native	bee	6, 51	
	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Arboreal	Ne	white	native	bat	52	
	<i>Gossypium herbaceum</i> L.	Shrubby	Ne+Po	yellow	native	bee	**	
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam	Arboreal	Ne+Po	cream	native	bee	6, 53	
	<i>Hibiscus acetosella</i> Welw. ex Ficalho	Shrubby	Ne+Po	wine	native	bee	**	
	<i>Malachra fasciata</i> Jacq.	herbaceous	Ne	white	native	bee	*	
	<i>Melochia parvifolia</i> Kunth	Shrubby	Ne	white	native	bee	**	
	<i>Melochia pyramidata</i> L.	herbaceous	Ne+Po	purple	native	bee	3	
	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	Arboreal	Ne	green	native	bat	6	
	<i>Pavonia cancellata</i> (L.) Cav.	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	3	
	<i>Sida castanocarpa</i> Krapov.	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	**	

	<i>Sida jussiaeana</i> DC.	herbaceous	Po	yellow	native	bee	**	
	<i>Sida rhombifolia</i> L.	herbaceous	Po	yellow	native	bee	6, 21	
	<i>Sterculia striata</i> A.St.-Hil. & Naudin	Arboreal	Ne	cream	native	bee	6, 22, 45	
	<i>Waltheria indica</i> L.	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	3	
Melastomataceae								
	<i>Heterocentron elegans</i> Kuntze	herbaceous	Po	pink	cultivated	bee	*	
	<i>Miconia cf. albicans</i> (Sw.) Steud.	Shrubby	Po	white	native	bee	**	
	<i>Pterolepis trichotoma</i> (Rottb.) Cogn.	herbaceous	Po	pink	native	bee	54	
Meliaceae								
	<i>Azadirachta indica</i> A.Juss.	Arboreal	Ne+Po	white	cultivated	bee	3	
	<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	Arboreal	Ne	cream	native	bee butterfly	55	
Myrtaceae								
	<i>Eugenia biflora</i> DC.	Shrubby	Po	white	native	bee	**	
	<i>Myrcia cuprea</i> (O.Berg) Kiaersk.	Shrubby	Po	white	native	bee	**	
	<i>Psidium guajava</i> L.	Arboreal	Po	white	native	bee	3, 56	
	<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels	Arboreal	Ne+Po	cream	naturalized	bee	6, 57	
Moraceae								
	<i>Ficus benjamina</i> L.	Arboreal	Po	orange	naturalized	wasp	**58	
Moringaceae								
	<i>Moringa oleifera</i> Lam	Arboreal	Ne+Po	white	cultivated	bee	3	
Nyctaginaceae								
	<i>Bougainvillea spectabilis</i> Willd.	Shrubby	Ne	pink	native	butterfly	6	
	<i>Boerhavia coccinea</i> Mill.	herbaceous	Ne+Po	pink	naturalized	bee fly	3	
Onagraceae								
	<i>Ludwigia erecta</i> (L.) H.Hara	herbaceous	Ne+Po	yellow	native	bee	*	

<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	liana	Ne+Po	yellow	native	bee	3	
Passifloraceae							
<i>Passiflora foetida</i> L.	liana	Ne	white	native	bee	**	
<i>Passiflora glandulosa</i> Cav.	liana	Ne	red	native	bird	*	
<i>Passiflora laurifolia</i> L.	liana	Ne	purple	native	bee	**	
<i>Turnera subulata</i> Sm.	herbaceous	Ne+Po	yellow	nativa	bee	3	
Phytolaccaceae							
<i>Petiveria alliacea</i> L.	Shrubby	Ne	white	naturalized	bee	59	
Piperaceae							
<i>Peperomia pellucida</i> (L.) Kunth.	herbaceous	Po	greenish	native	wind	**18	
<i>Piper tuberculatum</i> Jacq.	Shrubby	Po	white	native	wind fly	3	
Plantaginaceae							
<i>Scoparia dulcis</i> L.	Herbaceous	Po	white	native	bee	3	
Poaceae							
<i>Cenchrus echinatus</i> L.	Herbaceous	Po	greenish	native	wind	**	
<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R.Br.in Tuckey	Herbaceous	Po	white	naturalized	wind	**	
<i>Eragrostis tenella</i> (L.) P.Beauv.	Herbaceous	Po	white	naturalized	wind	**	
<i>Paspalum ligulare</i> Nees	Herbaceous	Po	-	native	wind	**	
<i>Paspalum maritimum</i> Trin.	Herbaceous	Po	-	native	wind	**	
Polygalaceae							
<i>Asemeia ovata</i> (Poir.) J.F.B.Pastore & J.R.Abbott	Herbaceous	Ne	purple	native	bee	**	
<i>Securidaca diversifolia</i> (L.) S.F.Blake	Liana	Ne	purple	native	bee	***	
Rhizophoraceae							
<i>Rhizophora mangle</i> L.	Arboreal	Po	white	native	wind bee fly	2, 60, 61	
Rubiaceae							

	<i>Borreria latifolia</i> (Aubl.) K.Schum.	Herbaceous	Ne	white	native	bee	3	
	<i>Borreria verticillata</i> G.Mey.	Herbaceous	Ne	white	native	bee butterfly	3, 62	
	<i>Ixora coccinea</i> L.	Shrubby	Ne	red	cultivated	butterfly	6	
	<i>Guettardaangelica</i> Mart.	Shrubby	Ne	white	native	butterfly moth	**3	
	<i>Mitracarpus strigosus</i> P.L.R. Moraes, De Smedt & Hjertson	Herbaceous	Ne+Po	white	native	bee butterfly	3	
	<i>Morinda citrifolia</i> L.	Arboreal	Ne	white	cultivated	butterfly	3	
	<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schtldl.) Steud.	Herbaceous	Ne+Po	white	native	bee	3, 63	
Salicaceae								
	<i>Casearia grandiflora</i> Cambess.	Shrubby	Ne+Po	cream	native	bee fly	**	
Sapindaceae								
	<i>Talisia esculenta</i> Radlk.	Arboreal	Ne+Po	cream	native	bee	3	
Scrophulariaceae								
	<i>Capraria biflora</i> L.	Herbaceous	Ne	white	native	butterfly	64	
Solanaceae								
	<i>Solanum crinitum</i> Lam.	Shrubby	Po	purple	native	bee	**6	
	<i>Solanum jamaicense</i> Mill.	Shrubby	Po	white	native	bee	**6	
	<i>Solanum subinerme</i> Jacq.	Shrubby	Po	purple	native	bee	**6	
Talinaceae								
	<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.	Herbaceous	Ne+Po	pink	native	bee	6	
Urticaceae								
	<i>Cecropia</i> sp.	Arboreal	Po	cream	native	wind	**6	
Verbenaceae								
	<i>Duranta erecta</i> L.	Shrubby	Ne	lilac	naturalized	butterfly	6, 57	
	<i>Lantana camara</i> L.	Shrubby	Ne	orange	native	butterfly	6, 17	

Vitaceae	<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E.Br. ex Britton & P.Wilson	Herbaceous	Ne+Po	pink	native	bee	3	
	<i>Priva bahiensis</i> DC.	Herbaceous	Ne	white	native	bee	3	
	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich) Vahl	Herbaceous	Ne	lilac	native	butterfly	65	
	<i>Cissus erosa</i> Rich.	Liana	Ne	red	native	bee	18	
	<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E Jarvis	Liana	Ne	yellow	native	bee	62	

1. Nadia (2009); 2. Lemus-Jiménez and Ramírez (2003); 3. RCPol (<http://chaves.rcpol.org.br/eco>); 4. Lonard and Judd (1997); 5. Carvalho (2012); 6. Aleixo et al. (2014); 7. de Freitas Brasil and Guimarães-Brasil (2018); 8. Chouteau et al. (2005); 9. Agostini and Sazima (2003); 10. Araújo (2008); 11. Rocha-Filho et al. (2012); 12. Araújo et al. (2013); 13. Löhne et al. (2004); 14. Franco (1991); 15. Oliveira et al. (2003); 16. Santos-Filho et al. (2016); 17. Soares et al. (2012); 18. Silva et al. (2018); 19. Kinoshita et al. (2006); 20. Galetto and Bernardello (2003); 21. Santos et al. (2009); 22. Almeida et al. (2003); 23. Fonseca (2009); 24. Wester and Classen-Bockhoff (2007); 25. Silva (2010); 26. Maues et al. (1994); 27. Venturieri and Duarte (2006); 28. Arista et al. (1997); 29. Dias et al. (2015); 30. Faden (1992); 31. Maia-Silva et al. (2012); 32. Lenza et al. (2008); 33. Kiill and Ranga (2003); 34. de Araújo et al. (2012); 35. Raju and Bahadur (2012); 36. Rizzardo et al. (2012); 37. Rossi et al. (2003); 38. Delgado-Salinas et al. (2011); 39. Nogueira-Neto (2002); 40. Yamamoto et al. (2007); 41. Borges (2006); 42. Oliveira and Sigris (2008); 43. Falcão and Clement (2000); 44. Carvalho and Maeda (1997); 45. Ribeiro and Tabarelli (2002); 46. Carvalho (2007); 47. Silva (1998); 48. Tabatinga Filho (2013); 49. Parente (2016); 50. Malerbo-Souza (2011); 51. Kimmel et al. (2010); 52. Gribel et al. (1990); 53. Kinoshita et al. (2006); 54. Pinheiro (1995); 55. Maues et al. (2009); 56. Alves and Freitas (2006); 57. Tiwari et al. (2010); 58. Jansen González (2009); 59. Possamai et al. (2017); 60. Fernandes (1999); 61. Gill and Tomlinson (1971); 62. Araújo et al. (2009); 63. Cruz and Martins (2015); 64. Francis, J. K. (2004); 65. Fonseca et al. (2006).

References

1. NADIA, T.C.L. 2009. Fenologia, ecologia da polinização e reprodução de espécies de manguezal, no município de Goiana-PE.
2. LEMUS-JIMÉNEZ L.J. & RAMÍREZ, N. 2003. Polinización y polinizadores en la vegetación de la planicie costera de Paraguaná, Estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 54(2): 97-114.
3. RCPol. Rede de Catálogos Polínicos on-line. <http://chaves.rcpol.org.br/eco>
4. LONARD, R.I. & JUDD, F.W. 1997. The biological flora of coastal dunes and wetlands. *Sesuvium portulacastrum* (L.) L. *Journal of Coastal Research* 96-104.
5. CARVALHO, A.T. 2012. Interações entre *Protodiscelis* (Colletidae, Neopasiphaeinae) e plantas aquáticas e a importância de odores florais na atração de polinizadores. Tese de Doutorado, Universidade Federal da Paraíba, Brasil.
6. ALEIXO, K.P.; DE FARIA, L.B.; GROppo, M; DO NASCIMENTO CASTRO, M.M. & DA SILVA, C.I. 2014. Spatiotemporal distribution of floral resources in a Brazilian city: Implications for the maintenance of pollinators, especially bees. *Urban Forestry and Urban Greening* 13(4): 689–696. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2014.08.002>.
7. BRASIL, D.F. & GUIMARÃES-BRASIL, M.O. 2018. Principais recursos florais para as abelhas da caatinga. *Scientia Agraria Paranaensis*, 17(2): 149-156.
8. CHOUTEAU, M.; GIBERNAU, M. & BARABE, D. 2008. Relationships between floral characters, pollination mechanisms, life forms, and habitats in Araceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 29-42.
9. AGOSTINI, K. & SAZIMA, M. 2003. Plantas ornamentais e seus recursos para abelhas no campus da Universidade Estadual de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil. *Bragantia* 62 (3): 335–343.

10. ARAÚJO, L.D.A. 2008. Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies Simpátricas de Apocynaceae (*Allamanda blanchetii* A. DC. e *Mandevilla tenuifolia* JC Mikan Woodson) ocorrentes em Caatinga no Cariri Paraibano. Tese de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
11. ROCHA-FILHO, L.C.; KRUG, C.; SILVA, C.I. & GARÓFALO, C.A. 2012. Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in coastal ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche: A Journal of Entomology*, ID 934951. doi:10.1155/2012/934951.
12. ARAÚJO, F.P.; SAZIMA, M. & OLIVEIRA, P.E. 2013. The assembly of plants used as nectar sources by hummingbirds in a Cerrado area of Central Brazil. *Plant systematics and evolution* 299(6): 1119-1133.
13. LÖHNE, C.; MACHADO, I.C.; POREMBSKI, S.; ERBAR, C. & LEINS, P. 2004. Pollination biology of a *Mandevilla* species (Apocynaceae), characteristic of NE-Brazilian inselberg vegetation. *Botanische Jahrbücher* 125(2): 229-243.
14. FRANCO, A.L.M. 1991. Biologia floral de duas espécies sincronopátricas de *Prestonia* (Apocynaceae). Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
15. OLIVEIRA, M.S.P.D.; COUTURIER, G. & BESERRA, P. 2003. Biologia da polinização da palmeira tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 17 (3): 343-353.
16. SANTOS-FILHO, F.S.; SOARES, C.J.D.R.S.; DA SILVA, A.C.R.; DE QUEIROZ, Y.D.S.; HONÓRIO, S.S. & DA SILVA, F.F. 2016. Síndromes de Polinização e de Dispersão das Espécies Lenhosas nos Parques Ambientais em Teresina, Piauí, Brasil. *Revista Equador* 5(3): 360-374.
17. SOARES, G.R.; OLIVEIRA, A.A.P. & SILVA, A.R.M. 2012. Butterflies

(Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) from an urban park in Belo Horizonte, Minas Gerais State, Brazil. *Biota Neotropica* 12: 209-217.

18. SILVA, C.E.; WATANABE, M.; BRITO, R.M. & GIANNINI, T.C. 2018. Sistemas de polinização nas Cangas de Carajás. Relatório final do projeto Biodiversidade e Mineração. Belém, Brasil.

19. KINOSHITA, L.S.; TORRES, R.B.; FORNI-MARTINS, E.R.; SPINELLI, T.; AHN, Y.J. & CONSTÂNCIO, S.S. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Botânica Brasilica*. 20 (2): 313-327.

20. GALETTO, L. & BERNARDELLO, G. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter?. *Plant Systematics and Evolution*, 238(1-4): 69-86.

21. SANTOS, M.F.O.; QUEIROZ, E.P. & PIGOZZO, C.M. 2009. Síndromes de polinização em fragmento urbano de mata atlântica do 19º batalhão de caçadores, Cabula, Salvador, Bahia. *Candombá* 5: 26-39.

22. ALMEIDA, D.D.; MARCHINI, L.C.; SODRÉ, G.D.S.; D'ÁVILA, M. & ARRUDA, C.D. 2003. Plantas visitadas por abelhas e polinização. Piracicaba: Esalq-Divisão de biblioteca e documentação.

23. FONSECA, R.S. 2009. Biologia reprodutiva de *Tilesia baccata* (L.) Pruski (Heliantheae, Asteraceae): fenologia, polinização e dispersão. Tese de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Brasil.

24. WESTER, P. & CLASSEN-BOCKHOFF, R. 2007. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Annals of Botany* 100: 401-421.

25. SILVA, M.C. (2010). Diversidade genética, sistema de reprodução, estrutura

genética espacial e fluxo gênico em *Tabebuia aurea* (Silva Manso) Benth. & Hook. f. ex S. Moore no cerrado. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Brasil.

26. MAUES, M.; VENTURIERI, G. & OLIVEIRA, F.C. (1994). Ecologia da polinização de urucueiro (*Bixa orellana* L.) em Belém-PA. In: Embrapa Amazônia Oriental-Resumo em anais de congresso (ALICE). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE CORANTES NATURAIS, 2.; SIMPÓSIO BRASILEIRO DE URUCU, 2., 1994, Belém, PA. Resumos... Curitiba: Biosystems, 1994.

27. VENTURIERI, G.C. & DUARTE, R.D.S. 2006. Biologia floral do urucuzeiro (*Bixa orellana*-Bixaceae), no Estado do Pará, Brasil. In: Embrapa Amazônia Oriental-Resumo em anais de congresso (ALICE). In: ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 7., 2006, Ribeirão Preto. Anais... Ribeirão Preto: USP, 2006.

28. ARISTA, M.; OLIVEIRA, P.E.; GIBBS, P.E. & TALAVERA, S. 1997. Pollination and breeding system of two co-occurring *Hirtella* species (Chrysobalanaceae) in Central Brazil. *Botanica Acta*, 110(6): 496-502.

29. DIAS, M.C.; DA SILVA, B.H.; ZIDANES, U.L.; DE LIMA, A.C.C.; DA SILVA, J.H. & BRAZ, R.L. 2015 Caracterização anatômica macroscópica das madeiras *Rhizophora mangle* L. e *Laguncularia racemosa* (L.) CF Gaertn. Anais do I Congresso Brasileiro de Ciência e Tecnologia da Madeira.

30. FADEN, R.B. 1992. Floral attraction and floral hairs in the Commelinaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 46-52.

31. MAIA-SILVA, C.; SILVA, C.I.; HRNCIR, M., QUEIROZ, R.T.D. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2012. Guia de plantas: visitadas por abelhas na Caatinga. Fortaleza, Editora Fundação Brasil Cidadão.

32. LENZA, E.; FERREIRA, J.N.; CONSOLARO, H. & AQUINO, F.G. 2008. Biologia reprodutiva de *Rourea induta* Planch. (Connaraceae), uma espécie heterostílica de

cerrado do Brasil Central. Revista Brasileira de Botânica 31(3) 389-398.

33. KIILL, L.H.P. & RANGA, N.T. 2003. Ecologia da polinização de *Ipomoea asarifolia* (Ders.) Roem. & Schult.(Convolvulaceae) na região semi-árida de Pernambuco. Acta Botanica Brasilica 355-362.

34. DE ARAÚJO, L.D.A.; DE SOUZA LEAL, A. & QUIRINO, Z.G.M. 2012. Fenologia e biologia floral da urtiga cansação (*Cnidoscolus urens* L., Euphorbiaceae). Revista Brasileira de Biociências, 10(2): 140-146.

35. RAJU, A.J.S. & BAHADUR, B. 2012. Breeding System and Pollination in *Jatropha curcas*: An Overview. *Jatropha, Challenges for a New Energy Crop*, 27–43. doi:10.1007/978-1-4614-4915-7_3

36. RIZZARDO, R.A.; MILFONT, M.O.; SILVA, E. & FREITAS, B.M. (2012). *Apis mellifera* pollination improves agronomic productivity of anemophilous castor bean (*Ricinus communis*). Anais da Academia Brasileira de Ciências 84(4): 1137-1145.

37. ROSSI, L.M.B.; AZEVEDO, C.P. & SOUZA, C.R. 2003. *Acacia mangium* - Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental. Embrapa Amazônia Ocidental. Documentos.

38. DELGADO-SALINAS, A.; THULIN, M.; PASQUET, R.; WEEDEN, N. & LAVIN, M. 2011. *Vigna* (Leguminosae) sensu lato: The names and identities of the American segregate genera. American Journal of Botany 98(10): 1694-1715.

39. NOGUEIRA-NETO, P. 2002. Management of plants to maintain and study pollinating bee species, and also to protect vertebrate frugivorous fauna. Pollinating Bees-The Conservation Link Between Agriculture and Nature-Ministry of Environment/Brasília 21-28.

40. YAMAMOTO, L.F.; KINOSHITA, L.S. & MARTINS, F.R. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da floresta estacional semidecídua Montana, SP, Brasil. Acta Botânica Brasilica 21: 553-573.

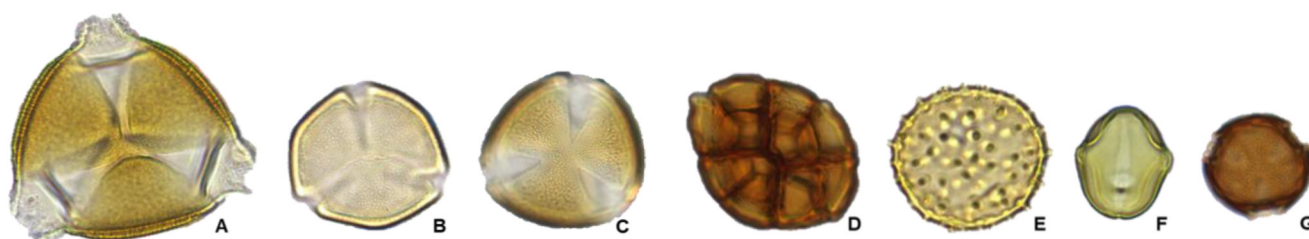
41. BORGES, H. B. N. 2006. Biologia reprodutiva de *Centrosema pubescens* Benth.(Fabaceae). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais 1: 31-38.
42. OLIVEIRA, M.I.B. & SIGRIST, M.R. 2008. Fenologia reprodutiva, polinização e reprodução de *Dipteryx alata* Vogel (Leguminosae-Papilionoideae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. Brazilian Journal of Botany 31(2): 195-207.
43. FALCAO, M.A. & CLEMENT, C.R. 2000. Fenologia e produtividade do Infá-Cipó (*Inga edulis*) na Amazônia Central. Acta Amazonica 30(2): 173-180.
44. CARVALHO, A.G. & MAEDA, J.M. 1997. Biologia floral de *Leucaena leucocephala* (Leguminosae, Mimosoideae). Floresta e Ambiente 4, 13-20.
45. RIBEIRO, L.F. & TABARELLI, M. 2002. A structural gradient in cerrado vegetation of Brazil: changes in woody plant density, species richness, life history and plant composition. Journal of Tropical Ecology 18: 775-794.
46. CARVALHO, P.E.R. 2007. Bordão-de-velho-*Samanea tubulosa*. Embrapa Florestas-Circular Técnica, Brasil.
47. SILVA, S. 1998. Recursos tróficos de abelhas *Apis mellifera* L.(Hymenoptera, Apidae) em uma área de savana do estado de Roraima: fontes de néctar e pólen. Tese de Mestrado, Universidade do Amazonas/INPA, Brasil.
48. TABATINGA FILHO, G.M. 2013. Rede de interações entre flores e abelhas em CAATINGA: Atributos florais e dinâmica da oferta de recursos. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.
49. PARENTE, R.G. 2016. Composição florística da ilha do massangano em Petrolina-PE com potencial para criação de abelhas sem ferrão.
50. MALERBO-SOUZA, D.T. 2011. Forage behavior of visitor insects on pomegranate flowers (*Punica granatum* L.). Magistra 23: 122-128.

51. KIMMEL, T.M.; DO NASCIMENTO, L.M.; PIECHOWSKI, D.; SAMPAIO, E.V.; RODAL, M.J.N. & GOTTSBERGER, G. 2010. Pollination and seed dispersal modes of woody species of 12-year-old secondary forest in the Atlantic Forest region of Pernambuco, NE Brazil. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205(8): 540-547.
52. GRIBEL, R.; SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1990. Flores pedem morcegos. *Ciência Hoje* 11:22-28.
53. KINOSHITA, L.S.; TORRES, R.B.; FORNI-MARTINS, E.R.; SPINELLI, T.; AHN, Y.J. & CONSTÂNCIO, S.S. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20: 313-327.
54. PINHEIRO, M.C.B. 1995. Biologia da reprodução de cinco espécies de Melastomataceae da restinga de Maricá-RJ. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
55. MAUES, M.M.; KANASHIRO, M.; WADT, L.H.O. & LIMA, L.M.S. 2009. Ecologia da polinização de espécies arbóreas em florestas manejadas na Amazônia. In: Embrapa Amazônia Oriental-Artigo em anais de congresso (ALICE). In: CONFERÊNCIA DO SUBPROGRAMA DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA-SPC&T FASE II/PPG7, 2008, Belém, PA. Anais... Brasília, DF, CNPq, 2009.
56. ALVES, J.E. & FREITAS, B.M. 2006. Comportamento de pastejo e eficiência de polinização de cinco espécies de abelhas em flores de goiabeira (*Psidium guajava* L.). *Revista Ciência Agronômica* 37: 216-220.
57. TIWARI, P.; TIWARI, J.K. & BALLABHA, R. 2010. Studies on Sources of Bee-forage for Rock Bee (*Apis dorsata* F.) from Garhwal Himalaya, India: A Melissopalynological Approach. *Nature and Science* 8: 5-15.

58. GONZÁLEZ, S.J. 2009. Biologia larval de *Pegoscapus tonduzi* (Chalcidoidea: Agaonidae), polinizador de *Ficus citrifolia* (Moraceae). Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Brasil.
59. POSSAMAI, B.T.; DEC, E. & MOUGA, D.M.D.S. 2017. Bee community and trophic resources in Joinville, Santa Catarina. *Acta Biológica Catarinense* 4(1): 29-41.
60. FERNANDES, M.E. 1999. Phenological patterns of *Rhizophora* L., *Avicennia* L. and *Laguncularia* Gaertn. f. in Amazonian mangrove swamps. In: *Diversity and Function in Mangrove Ecosystems*. Dordrecht, Springer, p. 53-62.
61. GILL, A.M. & TOMLINSON, P.B. 1971. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* 3(2):109-124.
62. ARAÚJO, A.C.D.; NETO, G.; DA COSTA, P.; QUIRINO, Z.G.M. & ARAÚJO J.D.L.O. 2009. Síndromes de polinização ocorrentes em uma área de Mata Atlântica, Paraíba, Brasil. *Biotemas* 22 (4): 83-94.
63. CRUZ, R.M. & MARTINS, C.F. 2015. Pollinators of *Richardia grandiflora* (Rubiaceae): an Important Ruderal Species for Bees. *Neotrop Entomol* 44: 21–29. doi:10.1007/s13744-014-0252-7.
64. FRANCIS, J.K. 2004. Wildland shrubs of the United States and its territories: Thamnic descriptions, Volume 1. Gen. Tech. Rep. IITF-GTR-26. San Juan, PR: US Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry; Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 830 p.
65. FONSECA, N.G.; KUMAGAI, A.F. & MIELKE, OH. 2006. Lepidópteros visitantes florais de *Stachytarpheta cayennensis* (Rich.) Vahl (Verbenaceae) em remanescente de Mata Atlântica, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 50(3): 399-405.

Capítulo 2

Phenolic content, antioxidant activity, and lipid profile of monofloral pollen collected by *Melipona fasciculata* (Apidae: Meliponini)



ARTIGO ENVIADO PARA A REVISTA JOURNAL OF APICULTURAL RESEARCH

**Phenolic content, antioxidant activity, and lipid profile of monofloral pollen collected by
stingless bee *Melipona fasciculata* (Apidae: Meliponini)**

Albeane G. Silva-Almeida^{*1}, Rafael S. Pinto¹, Vanessa B. Paula², Patrícia M. C. de
Albuquerque¹, Michael Hrnčíř³, Marcia M. C. Rêgo¹, Leticia M. Estevinho²

¹ *Programa de Pós-Graduação em Rede Bionorte, Universidade Federal do Maranhão,
Brasil*

² *Centro de Investigação de Montanha (CIMO), Instituto Politécnico de Bragança, Portugal*

³ *Departamento de Fisiologia (Instituto de Biociências) da Universidade de São Paulo, Brasil*

*Corresponding author: albeaneguimaraes@hotmail.com

ORCID:

Albeane G. Silva-Almeida 0000-0003-1136-6393

Rafael S. Pinto 0000-0002-4858-1057

Vanessa B. Paula 0000-0001-7281-8598

Patrícia M. C. de Albuquerque 0000-0002-4766-6091

Michael Hrnčíř 0000-0003-4931-3924

Marcia M. C. Rêgo 0000-0001-7194-5229

Leticia M. Estevinho 0000-0002-9249-1948

Abstract

The objective of this study was to evaluate the total phenolic and flavonoid contents, antioxidant activity, and fatty acid composition of monofloral pollen collected by *Melipona fasciculata*. The pollen grains of the twenty-two tested plants showed a great variability in total phenolic content between 0.43 mg GAE/g to 419.73 mg GAE/g; the highest values were observed for three species of the Fabaceae family (*Leucaena leucocephala*, *Mimosa caesalpiniiifolia*, and *Mimosa pudica*). The total flavonoids content was highest in the pollen sample of *Senna siamea* (Fabaceae) with 110.63 mg QE/g. The pollen that bees collected from *L. leucocephala* showed the highest antioxidant activity. The total phenolic content was the variable that best explained the antioxidant activity (DPPH: $r = 0.996$, $p < 0.0001$; FRAP: $r = 0.978$, $p < 0.0001$). In the pollen of eight species, twenty-seven types of fatty acids were quantified, with the most representative being C18:3n3 (α -linolenic acid), followed by C18:2n6c (linoleic acid) and C16:0 (palmitic acid). The species with the highest frequencies of α -linolenic acid were *Chamaecrista diphylla* (59.40%), and *L. leucocephala* (51.20%), while for linoleic acid were *M. caesalpiniiifolia* (66.73%) and *M. pudica* (64.45%). The levels of unsaturated fatty acids were higher than those of saturated fatty acids in all samples. Given the scarcity of information on the characteristics and biological activity of monofloral pollen collected by stingless bees, it is imperative to carry out additional studies to evaluate the potential health benefits and identify the biologically active substances of the various types of monofloral pollen.

Keywords: flavonoids; FRAP; DPPH; α -linolenic acid; *Leucaena leucocephala*; *Mimosa caesalpiniiifolia*; *Mimosa pudica*.

Introduction

For centuries, humans have collected and used bee pollen in their diet for its therapeutic benefits and as a nutritional supplement. In addition to being rich in protein, this natural product consists of carbohydrates, lipids, minerals, vitamins, and phenolic compounds, among others (Thakur & Nanda, 2020). The wide range of primary and secondary metabolites found in bee pollen confer it the potential to regulate human bodily functions (Li et al., 2018), such as antioxidant (Altiner et al., 2020), antibacterial (Arruda et al., 2020), anti-inflammatory (Lopes et al., 2019), anticarcinogenic (Wang et al., 2013), and anti-allergic activities (Jannesar et al., 2017).

Bee pollen is beneficial because it exhibits antioxidant activity and is a potential source of essential fatty acids (EFAs) such as α -linolenic (omega-3) and linoleic (omega-6) acids (Yang et al., 2013; Dong et al., 2016; Thakur & Nanda, 2020). Antioxidant activity is associated with the quantity and quality of phenolic compounds in pollen, such as flavonoids, phenolic acids, and phenolic diterpenes (Arruda et al., 2020; Barbieri et al., 2020). Antioxidants are essential because they reduce oxygen free radicals in cells and eliminate their negative effects that affect health (Bakour et al., 2022). Thus, the daily consumption of antioxidant substances may exert an effective protective action against oxidative processes that occur naturally in the body, in addition to preventing premature aging (Arruda et al., 2020). Fatty acids play essential roles in human metabolism; the outcomes may be positive, such as anti-inflammatory and neuroprotective effects, or negative, such as inflammation, necrosis, atherosclerosis (Chen & Liu, 2020).

The quality and composition of bee pollen varies according to botanical and geographical origins (Urcan et al., 2018; Salonen et al., 2021; Liolios et al., 2022). Pollen belonging to a single botanical taxon exhibits the organoleptic, biochemical, and physicochemical properties of the original plant (Urcan et al., 2018). For example, there is

some variability in the phenolic composition and antioxidant properties of pollen grains based on the plant source (Yang et al., 2013; De-Melo & Almeida-Muradian, 2017; Salonen et al., 2021). The same has been found for lipid quality, as there are differences in the proportions and profiles of polyunsaturated, saturated, and monounsaturated fatty acids (Barbara et al., 2015; Dong et al., 2016), and those considered essential (EFAs) (Thakur & Nanda, 2020).

The primary source of apicultural pollen as a product for human food is pollen collected by colonies of highly social bees, primarily honey bees (*Apis mellifera* L.). The pollen is collected by foraging bees for food their brood, and stored within nests, from where it can be collected by beekeepers (De-Melo & Almeida-Muradian, 2017). Another method of collecting apicultural pollens gathered by honey bees is through traps installed at the entrance to the nests; these consist of grids capable of removing all pollen types collected by forage bees returning from the field as they enter the nest (Campos et al., 2010).

Apicultural pollen collection in highly social bee nests typically involves heterofloral samples, making its properties variable (Oliveira et al., 2020; Mohammad et al., 2021). However, to create a database on plants with higher energy potential and properties beneficial to human health, it is important to study pollen collected directly from the plant or monofloral pollen foraged by social bees (Bakour et al., 2019). Monofloral pollen foraged by *A. mellifera* has been researched with regard to chemical composition (De-Melo et al., 2018; Estevinho et al., 2019; Asmae et al., 2021).

In tropical regions, an interesting alternative to obtaining bee pollen are stingless bees (Meliponini), a group of highly social bees with more than 520 species (Ascher & Pickering, 2020). In various parts of the world, these bees are bred for bee products and for their benefits as crop pollinators (Heard, 2016). Due to the lack of an efficient trap, because this group has a small and unique entrance to the nest, the bee pollen ends up being collected directly from the wax pots, where bees store the foraged pollen (Menezes et al., 2012), inside the colony. Due

to this, researches with the pollen of these bees ends up being made from the mixture of this stored food.

Considering that practically no studies on the chemical composition and nutritional benefits of pollen monofloral collected directly from the corbicula of stingless bee, and there is also scarcity of studies on the pollen of most Neotropical plants, this study aimed to evaluate the total phenolic and flavonoid contents, antioxidant activity, and fatty acid composition of monofloral pollen manually collected from the corbiculae of *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854. This is a bee native to Brazil and frequently found in the states of Maranhão, Mato Grosso, Pará, Piauí, and Tocantins (Pedro, 2014); it is considered one of the most managed and productive species in several traditional rural communities, and hence can be extensively used to obtain pollen for human food.

Materials and methods

Chemicals and reagents

All reagents were of analytical quality and used as purchased. The following compounds were used as standards: gallic acid (1-Hidrate) from Panreac (99%, Spain), quercetin from Sigma-Aldrich (>95%, Belgium), iron ammonium II heptahydrate ((NH₄)₂Fe(SO₄)₂·7H₂O) from Merck (99.5%, Germany) and trolox from Acros Organics (97%, Belgium). As solvents, ethanol acquired to Panreac (HPLC quality, Spain, 99.9%), methanol from Fisher Chemical (HPLC quality, Leics, >99.9%) and n-hexane were and VWR (Analytical quality, France, 97.9%).

Other reagents were concentrated hydrochloric acid from Carlo Erba (France, 37% and d = 1,18), sodium carbonate from Merck (Germany), Folin-Ciocalteu reagent from Panreac (Spain, d = 1.234), aluminium chloride from Merck (Germany), 2,4,6-tris(2-pyridyl)-s-triazine (TPTZ) from Sigma-Aldrich (>98%, Belgium), iron chloride hexahydrate

(FeCl₃·6H₂O) from Acros Organics (99%, Belgium), sodium acetate from Pronalys'AR (99,5%,England), glacial acetic acid from Merck (Germany), 2,2-diphenyl-1-picryl-hydrazyl (DPPH) from Sigma-Aldrich (97%, Belgium), potassium hydroxide (KOH) from Panreac (85%, Spain) and. sodium sulfate anhydrous (Na₂SO₄) from Panreac (99%, Spain). The deionized water used in all analytical work was of type II.

Pollen samples

Melipona fasciculata pollen samples were collected from an experimental meliponary set up in the Laboratory of Bee Studies at the Federal University of Maranhão, urban area of São Luís, Maranhão, Brazil (2°33'07.7"S, 44°18'22.8"W) in two periods: August to October 2018 (dry period) and March to June 2019 (rainy period).

The pollen loads were collected when the forage bees arrived at the colony entrance. To define the specific sample of the pollen supplying plant, each bee was captured individually, and the pollen load contained in the corbiculae was removed with the aid of a plastic bag. Subsequently, small amounts of each sample were used to identify the pollen type.

The pollen samples collected directly from the corbiculae of each bee were acetolyzed separately using the method proposed by Erdtman (1960) to facilitate observation of the pollen outer wall (exine). After acetolysis, slides were prepared using glycerinated gelatin for analysis under a light microscope. The pollen grains were identified through comparison with a pollen collection from the regional flora and with pollen grains described in the literature.

After palynological identification of the pollen grains, the samples of the same floral species were gathered in a Falcon tube and conditioned in a freezer at -20 °C. The analyses were performed at the School of Agriculture's Microbiology Laboratory in the Polytechnic Institute of Bragança, Portugal.

Preparation of extracts

Approximately 0.5 g of pollen from each plant sample was weighed and diluted in 25 mL of methanol (samples with small amounts of pollen were weighed and diluted in methanol with amounts proportional to the weight). The mixture was then magnetically stirred at 150 rpm for 24 h. After this period, filtration was performed using a filter paper (Whatman no. 4). The procedure was repeated once more. The extracts were evaporated using a rotary evaporator (IKA model RV8, Staufen, Germany) at 45 °C.

The dried pollen extract was stored at room temperature in the dark to do further experiments. All the samples were analyzed in triplicate.

Phenolic compounds

Determination of total phenolic content (TPC)

TPC was determined using microplates according to the methodology reported by Bobo-García et al. (2015). 20 µL of the diluted extract was mixed with 100 µL of 1:4 diluted Folin-Ciocalteu reagent and stirred for 60 s in a 96-well flat-bottomed microplate (NUOVA APTACA SRL, Canelli, Italy). The mixture was allowed to stand for 4 min; then, 75 µL of sodium carbonate solution (100 g/L) was added and the mixture was stirred at a continuous medium speed for 1 min. After 2 h in the dark at room temperature, the absorbance was quantified at 750 nm using a Thermo Scientific Multiskan GO microplate reader (Thermo Fisher Scientific, Finland). All samples were tested against a blank, in which the sample was replaced by water. Gallic acid (GAE), at concentrations ranging 20-250 mg/L, was used as a calibration standard. The results were expressed as mg equivalent of GAE per g of dry extract.

Determination of flavonoid content

Flavonoid content was determined by colorimetric assay with aluminum chloride (Sembiring et al., 2018) with minor modifications.

50 μ L of the extract (1 mg/mL) or standard solution was mixed with 10 μ L of aluminum chloride solution (1% w/v) and 150 μ L of 96% ethanol. Subsequently, 10 μ L of 1 M sodium acetate was added. Ethanol (96%) was used as a blank. All the mixtures were incubated for 40 min at room temperature, protected from light. The absorbance was measured at 415 nm. Quercetin (QE) at concentrations ranging 4-150 mg/L was used to construct the standard curve. The total flavonoid content was expressed as mg quercetin equivalent (QE) per g of dry extract.

Antioxidant activity

Ferric reducing-antioxidant power (FRAP) assay

The total antioxidant potential of the extracts was determined using the plasma FRAP described Bolanos de la Torre et al. (2015). Freshly prepared FRAP reagent (10 mM 2,4,6-tris(2-pyridyl)-s-triazine (TPTZ) in 40 mM HCl), 20 mM $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ solution, and 0.3 M sodium acetate-acetic acid buffer at pH 3.6 were mixed in a 1:1:10 proportion (parts by volume). The extracts were dissolved in ethanol at a concentration of 1 mg/mL. Then, 180 μ L of FRAP solution was added to a 20 μ L aliquot of the extract at different concentrations. The absorbance of the reaction mixture was measured at 590 nm in a microplate reader. Concentrations ranging 20-315 mg/L of iron ammonium II heptahydrate $(\text{NH}_4)_2\text{Fe}(\text{SO}_4)_2 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ were used to construct the calibration curve. The results were expressed as mg Fe (II) equivalent per g of dry extract.

2,2-diphenyl-1-picryl-hydrazyl (DPPH) assay

DPPH assay was performed in a microplate according to the method described by Bobo-García et al. (2015), with some modifications. 20 µL of the extract was added to 180 µL of DPPH solution (150 µmol/L) in 80% methanol and stirred for 60 s in a 96-well microplate. After incubation for 40 min in the dark at room temperature, the absorbance was measured at 515 nm in a microplate reader.

Trolox at concentrations ranging 25-150 mg/L was used to construct the calibration curve. The results were expressed in mg trolox equivalent per g of dry extract. The percentage DPPH inhibition was calculated using the following equation:

$$\% \text{ DPPH inhibition} = \left[1 - \left(\frac{Aa - Ab}{Ac - Ab} \right) \right] \times 100 \quad (1)$$

where Aa is the absorbance at 515 nm of 20 µL of extract or standard with 180 µL of DPPH solution after 40 min, Ab is the absorbance at 515 nm of 20 µL of water with 180 µL of 80% methanol after 40 min, and Ac is the absorbance at 515 nm of 20 µL of water with 180 µL of DPPH solution after 40 min.

Determination of fatty acid profile

0.2 g of each sample was extracted with 2.5 mL of n-Heptane and 0.5 mL of a solution of 2 M KOH in MeOH. The mixture was allowed to stand for 60 min at room temperature (Kaplan et al., 2016). Thereafter, a few drops of glacial acetic acid and sodium sulfate anhydrous Na₂SO₄ were added while stirring. The supernatant was carefully filtered through 0.2 µm filters.

The methyl esters were analyzed using a gas chromatograph (DANI GC 1000, Cologno Monzese, Italy) equipped with a split/splitless injector. The components were separated on a capillary column (Zebron, ZB-FAME) with 3 m length, 5 m of pre-column, an internal

diameter of 0.25 mm, and film thickness of 0.20 µm. The operating conditions were as follows: the initial temperature of the column was 100 °C, which was held for 2 min; the temperature was then increased to 140 °C with a 10 °C/min ramp, 190 °C with a 3 °C/min ramp, and 260 °C with a 30 °C/min ramp, and held for 2 min. The injector temperature was 250 °C and the detector temperature was 260 °C. The carrier gas (hydrogen) flow rate was 1.1 mL/min, measured at 100 °C; the split injector (1:50) was at 250 °C and the volume of the sample injector was 1 µL. Fatty acids were identified by comparing the relative retention times of the FAME peaks of the samples and standards. The results were recorded and processed using Clarity v.4.0.00.681 (DataApex, Prague, Czech Republic) and expressed as the relative percentage of each fatty acid. Two replicates were made for each sample.

Lipid quality indices

To evaluate the indices of lipid quality of the analyzed pollen grains, the indices of atherogenicity (AI) and thrombogenicity (TI) were calculated from the data on fatty acid composition.

The atherogenicity index (AI) indicates the ratio between the sum of the main saturated fatty acids and the main unsaturated classes. This index was calculated using the following equation (Garaffo et al., 2011):

$$AI = \frac{[(4 \times C14:0) + C16:0 + C18:0]}{[\sum MUFA + \sum PUFA - n6 + \sum PUFA - n3]} \quad (2)$$

The thrombogenicity index (TI) shows the tendency of clot formation in blood vessels. This is defined as the ratio of pro-thrombogenic (saturated fatty acids - SFAs) and antithrombogenic (monounsaturated fatty acids - MUFAs) and polyunsaturated fatty acids

(PUFAs-n6 and PUFAs-n3) fatty acids (Larqué et al. 2003), obtained using the following equation:

$$TI = (C14:0 + C16:0 + C18:0)/(0.5MUFA + 0.5PUFA - n6 + 3PUFA - n3 + PUFA - n3/PUFA - n6) \quad (3)$$

Data analysis

Means $\pm$ standard deviations were calculated for the phenolic compound assays (total phenolic and flavonoid contents) and antioxidant activity (FRAP and DPPH) analyzed in triplicate. Using the mean values of each variable, a principal component analysis (PCA) was performed to detect the most significant parameters that described the data set for the first two factors in relation to the pollen grains of each plant species investigated. This analysis was performed using Xlstat software (Paris, France) (Addinsoft, 2020).

Pearson's correlation between the various parameters (TPC, total flavonoid content, FRAP, and DPPH) was also established using Pearson's Linear Correlation coefficient (r) at the 1% ($p = 0.01$) and 5% ($p = 0.05$) levels. This analysis was performed using the R software (R Core Team, 2020).

The mean values of fatty acids were compared by the one-way ANOVA, followed by the Tukey's test, to verify minimal significant differences ($p = 0.05$). The similarity of botanical species with regard to fatty acids was verified by Cluster Analysis, represented through a Dendrogram generated using the Minitab 14 software (Minitab Inc. State College, PA, USA) (Minitab, 2003).

Results

Total Phenolic and Flavonoid Contents, Antioxidant Properties

Pollen grains from 22 plant species belonging to 13 botanical families were analyzed,

275 with the families Fabaceae (8) and Melastomataceae (3) having the most representatives
276 (Supplementary material, Figure S1). The total phenolic and flavonoid contents, and
277 antioxidant activity was analyzed in all species (Table 1).

Family	Pollen type	Total Phenolic Content mg GAE/g	Flavonoid Content mg QE/g	DPPH mg TE/g	FRAP mg Fe ²⁺ /g
Acanthaceae	<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	7.76 ± 0.32	1.91 ± 0.04	2.6 ± 0.03	15.4 ± 0.24
Anacardiaceae	<i>Anacardium occidentale</i> L.	0.43 ± 0.006	0.02 ± 0.000	0.47 ± 0.000	0.58 ± 0.006
Arecaceae	<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	15.45 ± 0.32	3.95 ± 0.02	14.94 ± 0.17	57.32 ± 1.77
Bixaceae	<i>Bixa orellana</i> L.	26.17 ± 0.43	0.48 ± 0.01	21.79 ± 0.01	132.38 ± 0.55
Combretaceae	<i>Laguncularia racemosa</i> (L.) C.F.Gaertn.	7.11 ± 0.02	1.74 ± 0.06	1.18 ± 0.07	10.9 ± 0.16
Euphorbiaceae	<i>Ricinus communis</i> L.	26.69 ± 0.48	3.15 ± 0.09	23.15 ± 0.02	106.98 ± 0.16
Dilleniaceae	Dilleniaceae type	8.51 ± 0.33	1.19 ± 0.02	6.8 ± 0.03	18.28 ± 0.06
Fabaceae	<i>Acacia mangium</i> Willd.	44.64 ± 0.20	48.27 ± 1.03	33.15 ± 0.25	83.63 ± 0.90
	<i>Adenanthera pavonina</i> L.	11.75 ± 0.45	6.65 ± 0.02	9.92 ± 0.06	24.31 ± 0.90
	<i>Chamaecrista diphylla</i> (L.) Greene	8.31 ± 0.22	9.19 ± 0.04	9.68 ± 0.05	37.75 ± 0.44
	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	419.73 ± 10.42	64.17 ± 1.2	409.86 ± 1.57	2114.97 ± 44.53
	<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i> Benth.	197.04 ± 3.16	36.77 ± 0.50	174.52 ± 1.56	782.3 ± 12.27
	<i>Mimosa pudica</i> L.	151.39 ± 5.57	16.37 ± 0.54	119.27 ± 1.26	302.89 ± 12.26
	<i>Neptunia plena</i> (L.) Benth.	19.86 ± 0.36	11.54 ± 0.18	16.37 ± 0.12	41.42 ± 0.27
	<i>Senna siamea</i> (Lam.) H.S.Irwin & Barneby	86.16 ± 2.62	110.63 ± 2.36	97.8 ± 0.29	350.14 ± 4.60
	<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	14.74 ± 0.04	8.71 ± 0.17	20.2 ± 0.19	20.2 ± 0.19
Hypericaceae					
Meslastomataceae	Melastomataceae I	20.89 ± 0.63	0.9 ± 0.02	17.05 ± 0.01	55.93 ± 1.29
	<i>Pterolepis trichotoma</i> (Rottb.) Cogn.	20.91 ± 0.24	2.07 ± 0.07	19.5 ± 0.02	-
	Melastomataceae II	13.6 ± 0.29	0.61 ± 0.02	4.03 ± 0.01	19.79 ± 0.26
Myrtaceae	<i>Eucalyptus</i>	25.26 ± 0.48	6.76 ± 0.08	20.89 ± 0.02	64.73 ± 0.11
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i> L.	22.41 ± 0.43	2.26 ± 0.14	24.76 ± 0.01	43.64 ± 0.29
Solanaceae	<i>Solanum crinitum</i> Lam.	11.53 ± 0.27	3.19 ± 0.06	3.12 ± 0.05	11.57 ± 0.14

The pollen grains of the plants studied presented a great variation in TPC (Table 1); the pollen grains of three species of the Fabaceae family exhibited the highest values - *Leucaena leucocephala* (419.73 ± 10.42 mg GAE/g), *Mimosa caesalpiniiifolia* (197.04 ± 3.16 mg GAE/g), and *Mimosa pudica* (151.39 ± 5.57 mg GAE/g). *Anacardium occidentale*, popularly known as “cashew tree”, had the lowest phenolic content (0.43 ± 0.006 mg GAE/g). The total flavonoid content ranged from 110.63 ± 2.36 mg QE/g (*S. siamea*) to 0.02 ± 0.0006 mg QE/g (*A. occidentale*) (Table 1). The Fabaceae species - *A. mangium*, *L. leucocephala*, *M. caesalpiniiifolia*, *M. pudica*, and *S. siamea* - with values higher than 15 mg QE/g of total flavonoids stood out.

The plant with the highest antioxidant activity was *L. leucocephala* (FRAP: 2114.96 ± 44.53 mg Fe²⁺/g; DPPH: 409.86 ± 1.57 mg TE/g), followed by *M. caesalpiniiifolia* (FRAP: 782.30 ± 12.27 mg Fe²⁺/g; DPPH: 174.52 ± 1.56 mg TE/g), *S. siamea* (FRAP: 350.14 ± 4.60 mg Fe²⁺/g; DPPH: 97.80 ± 0.29 mg TE/g), and *M. pudica* (FRAP: 302.89 ± 12.26 mg Fe²⁺/g; DPPH: 119.27 ± 1.26 mg TE/g). On the other hand, the lowest antioxidant activity (FRAP: 0.58 mg Fe²⁺/g; DPPH: 0.47 ± 0.0003 mg TE/g) was exhibited by *A. occidentale* (Table 1), as for the total phenolic and flavonoid contents.

The Pearson correlation showed that the variable that best explained the antioxidant activity of the plant species was TPC (FRAP: $r = 0.978$, $p < 0.0001$; DPPH: $r = 0.996$, $p < 0.0001$). Total flavonoids also correlated with antioxidant activity (FRAP: $r = 0.556$, $p < 0.001$; DPPH: $r = 0.604$, $p < 0.01$) (Supplementary material, Table S1); however, this correlation was not strong as TPC.

The PCA results showed that principal components 1 and 2 were sufficient to explain 99.24% of the total variance of the data. The first two principal component scores obtained for the results of the analyses of total phenolic and flavonoid contents and antioxidant activity (DPPH and FRAP) are presented in Figure 1. Axis 1 explained 84.95% of the variation of the

samples, and this axis correlated more with the TPC (0.96), DPPH (0.97), and FRAP (0.94), corroborating the results presented in the correlation matrix. Axis 2 was best explained by the total flavonoid content (0.49), with correlation only between the plant species *S. siamea* (0.682) and *A. mangium* (0.964).

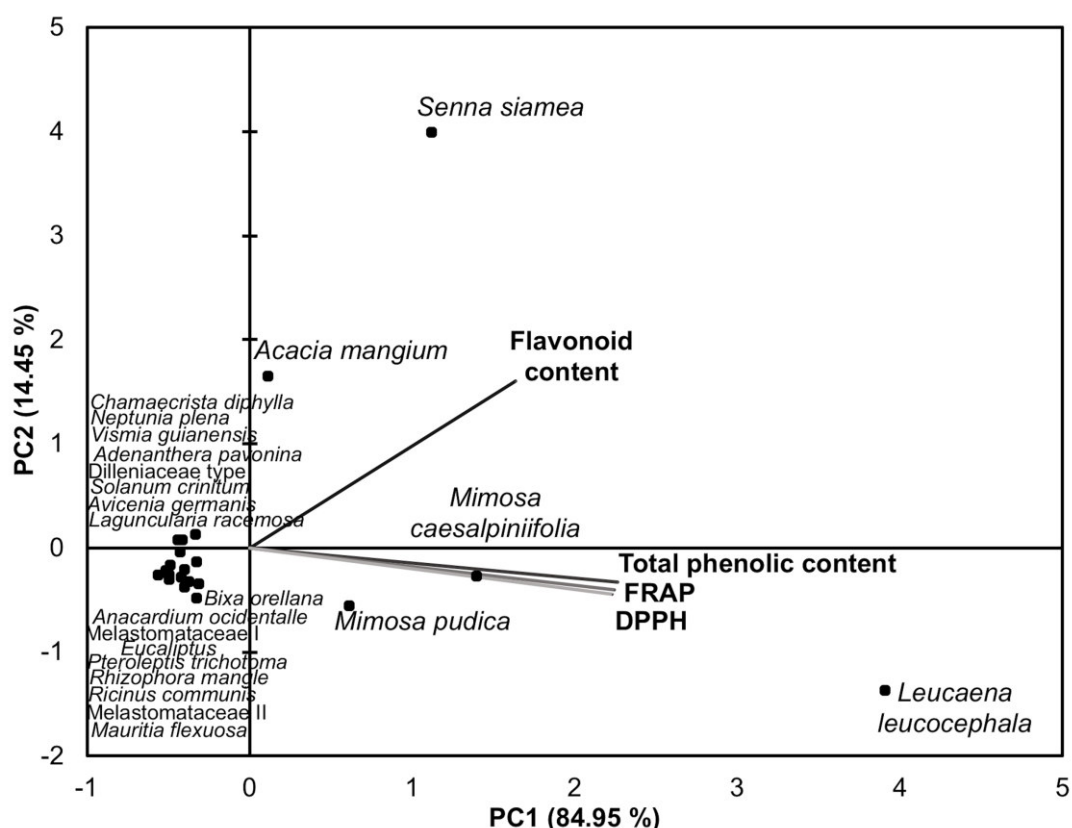


Figure 2. Ordering of principal component analysis (PCA) for monofloral pollen samples collected by *Melipona fasciculata* based on total phenolic and flavonoid contents and antioxidant activity.

Fatty acid profile

Only species (8) for which there was sufficient quantity to perform the fatty acid analysis (*A. mangium*, *C. diphylla*, *L. leucocephala*, *M. caesalpinifolia*, *M. pudica*, *R. mangle*, *S. siamea*, and *Dilleniaceae type*) were used. The fatty acid profile results are summarized in Table 2. Twenty-seven types of fatty acids were identified, of which 12 belonged to the SFA family, 6 were MUFAs, and 9 were PUFAs.

319 **Table 3.** Fatty acid profile (%), lipid ratios, atherogenicity index (AI), and thrombogenicity index (TI) of monofloral pollen samples collected by
320 *Melipona fasciculata*, according to plant source.

Fatty Acid	Nomenclature	<i>Acacia mangium</i>	<i>Chamaecrista diphylla</i>	<i>Leucaena leucocephala</i>	<i>Mimosa caesalpiniiifolia</i>	<i>Mimosa pudica</i>	<i>Rhizophora mangle</i>	<i>Senna siamea</i>	Dilleniaceae type	p-value
C4:0	Butyric acid*	0.49ab ± 0.04	0.07b	1.14a ± 0.19	0.46ab ± 0.36	0.43ab ± 0.02	0.30ab	0.09b ± 0.01	0.18b ± 0.07	0.014
C6:0	Caproic acid*	0.13a ± 0.00	0.03a	0.23a ± 0.01	0.18a ± 0.10	0.08a ± 0.01	0.11a	0.04a ± 0.01	0.10a ± 0.00	0.042
C10:0	Capric acid*	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	0.16 ± 0.05	n.d.	n.d.	n.d.	-
C11:0	Undecanoic acid*	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	1.00 ± 0.16	-
C12:0	Lauric acid*	0.24a ± 0.01	0.20a	0.74a ± 0.35	0.33a ± 0.31	0.14a ± 0.02	0.30a	0.27a ± 0.00	0.65a ± 0.20	0.208
C14:0	Myristic acid*	0.43a ± 0.08	0.10ab	0.21ab ± 0.06	0.20ab ± 0.05	0.41ab ± 0.02	0.25ab	0.09b ± 0.02	0.50a ± 0.13	0.013
C14:1	Myristoleic acid**	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	2.49 ± 0.32	-
C15:0	Pentadecanoic acid*	1.53a ± 0.08	0.06b	0.10b ± 0.03	1.42a ± 0.09	1.33a ± 0.00	n.d.	0.09b ± 0.01	0.09b ± 0.00	<0.001
C15:1	Pentadecenoic acid**	3.29 ± 0.29	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	-
C16:0	Palmitic acid*	23.32e ± 0.47	28.03cd	31.78b ± 0.10	21.58e ± 0.68	18.10f ± 0.01	26.74d	30.31bc ± 0.67	35.87a ± 0.13	<0.001
C16:1	Palmitoleic acid**	0.35b ± 0.02	0.04e	0.20d ± 0.01	0.62a ± 0.00	0.29c ± 0.00	n.d.	0.05e ± 0.01	0.19d ± 0.00	<0.001
C17:0	Heptadecanoic acid*	0.340ab ± 0.03	0.05c	0.12c ± 0.01	0.48ab ± 0.09	0.61a ± 0.00	0.11c	0.25bc ± 0.10	0.06c ± 0.01	0.001
C17:1	cis10-Heptadecanoic acid**	0.13c ± 0.00	0.48a	n.d.	n.d.	0.02e ± 0.00	0.19b	0.03c ± 0.01	0.08d ± 0.00	<0.001
C18:0	Stearic acid*	0.89a ± 0.02	0.95a	1.02a ± 0.25	1.08a ± 0.20	0.82a ± 0.23	1.27a	0.85a ± 0.20	1.06a ± 0.18	0.532
C18:1n9c	Oleic acid**	2.06ab ± 0.23	0.81b	0.76b ± 0.01	1.12b ± 0.35	3.32a ± 0.57	1.23b	0.85b ± 0.20	1.19b ± 0.36	0.003
C18:2n6t	Linolelaidic acid***	0.90 ± 0.11	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	-
C18:2n6c	Linoleic acid***	43.75d ± 0.07	8.12g	10.10g ± 0.20	66.73a ± 0.22	64.45b ± 0.80	52.97c	12.44f ± 0.07	23.14e ± 0.30	<0.001
C18:3n6	γ-Linolenic	0.50abc ± 0.01	0.05d	0.22bcd ± 0.09	0.79a ± 0.20	0.65ab ± 0.02	0.08cd	0.12cd ± 0.00	0.07cd ± 0.02	0.001

	acid***									
C18:3n3	α -Linolenic acid	19.38d $\pm$ 0.12	59.40a	51.20b $\pm$ 0.43	4.80g $\pm$ 2.03	8.86f $\pm$ 0.05	14.02e	50.92b $\pm$ 0.26	30.85c $\pm$ 0.08	<0.001
C20:0	Arachidic acid	0.12ab $\pm$ 0.02	0.18a	0.05bc $\pm$ 0.01	0.10abc $\pm$ 0.02	0.04c $\pm$ 0.00	n.d.	0.16a $\pm$ 0.00	0.17a $\pm$ 0.00	0.001
C20:1	Gadolinic acid**	0.04a $\pm$ 0.01	n.d.	n.d.	0.03a $\pm$ 0.01	0.06a $\pm$ 0.00	n.d.	n.d.	n.d.	0.170
C20:2	Eicosadienoic acid***	0.17a $\pm$ 0.00	0.04b	n.d.	0.06b $\pm$ 0.01	0.04b $\pm$ 0.01	n.d.	n.d.	n.d.	0.009
C20:3n3	Dihomo-(α -)linolenic acid***	0.14b $\pm$ 0.01	0.19b	n.d.	n.d.	0.19b $\pm$ 0.02	1.24a	1.57a $\pm$ 0.20	n.d.	0.004
C20:3n6	Dihomo- γ -linoleic acid***	0.07 $\pm$ 0.00	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	-
C20:4n6	Arachodonic acid***	n.d.	1.10a	n.d.	n.d.	n.d.	1.09a	1.72a $\pm$ 0.00	2.28a $\pm$ 0.14	0.060
C20:5n3	Eicosapentanoic acid***	1.66a	n.d.	2.14a	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	0.089
C22:0	Behenic acid*	n.d.	0.12a	n.d.	n.d.	n.d.	0.11a	0.16a $\pm$ 0.03	0.04a $\pm$ 0.01	0.112
	Σ SFA	27.543	29.781	35.386	25.846	22.123	29.189	32.309	39.717	
	Σ MUFA	5.873	1.322	0.956	1.772	3.695	1.413	0.931	3.942	
	Σ PUFA	66.584	68.896	63.658	72.383	74.182	69.398	66.760	56.341	
	Σ n6	45.225	9.267	10.317	67.517	65.091	54.141	14.274	25.488	
	Σ n3	21.187	59.589	53.341	4.805	9.052	15.257	52.486	30.854	
	PUFA/SFA	2.417	2.313	1.799	2.801	3.353	2.378	2.066	1.419	
	AI	0.357	0.418	0.521	0.316	0.264	0.410	0.466	0.646	
	TI	0.162	0.497	0.566	0.104	0.093	0.162	0.448	0.395	

321 n.d.: not detected

322 *SFA, **MUFA, ***PUFA

323 a-g: Different letters on the same line indicate significant differences in the Tukey's test in fatty acid frequency (p = 0.05)

324 *Chamaecrista diphylla* and *Rhizophora mangle* had no replicas

The analysis of variance showed that only the fatty acids C12:0, C18:0, C20:1, C20:4n6, C20:5n3 and C22:0 had no significant differences between plants ($p > 0.05$). The fatty acids C10:0, C11:0, C14:1, C15:1, C18:2n6t, C20:3n6 occurred exclusively in the pollen of one plant (Table 2). The most representative fatty acids in the samples were α -linolenic acid (C18:3n3) (33.52%), linoleic acid (C18:2n6c) (30.71%), and palmitic acid (C16:0) (27.74%). However, the percentage varied according to the pollen of each plant taxon. For example, species of the genus *Mimosa*, such as *M. caesalpiniiifolia* and *M. pudica*, showed percentages of linoleic acid (C18:2n6c) as 66.73% and 64.45%, respectively, whereas this fatty acid was found at lower levels in *L. leucocephala* (10.10%) and *C. diphylla* (8.12%) (Table 2).

Cluster analysis showed the similarity in composition and quality of fatty acids among botanical species, with the formation of seven groups in the dendrogram. The two species of the genus *Mimosa* were 99.85% similar. They formed a group close to the legume *A. mangium* and the mangrove species *R. mangle* (Rhizophoraceae), with a similarity of 99.29%. Other species of Fabaceae (*L. leucocephala*, *S. siamea*, and *C. diphylla*) formed a single group with 99.55% similarity. The sample with the most distinct fatty acid composition was Dilleniaceae type (Figure 2), probably because it was the only sample to present the SFA undecanoic acid (C11:0) and a homogeneous distribution of palmitic, α -linolenic, and linoleic acids. Pollen grains from different plants presented distinct profiles of fatty acids; in some, one or more fatty acids were characteristically dominant.

The levels of UFAs were higher than those of SFAs in all samples (Table 2). In addition, the percentage of PUFAs was higher (approximately 67.3% of total fatty acids) than that of MUFAs (2.48%) and SFAs (30.23%). The UFA/SFA ratio was 2.31 ± 0.59 . The best PUFA/SFA ratio was obtained for *M. pudica* pollen (3.35).

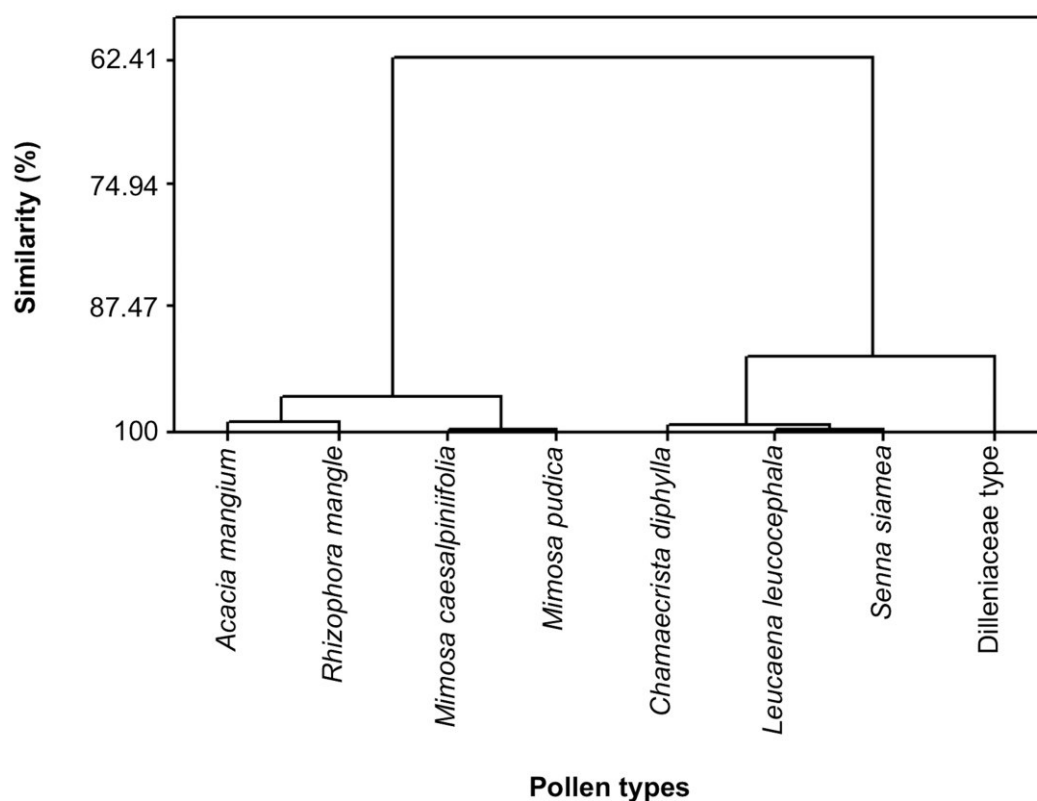


Figure 2. Similarity dendrogram of plant species in relation to fatty acid profile.

The AI of pollen extracts collected from *M. fasciculata* ranged from 0.263 to 0.645, whereas the TI ranged from 0.093 to 0.566. The pollen from *M. pudica* (AI: 0.264; TI: 0.093) and *M. caesalpiniiifolia* (AI: 0.316; TI: 0.104) had the lowest AI and TI indices.

Discussion

The results obtained in this study attest the variation in the total phenolic and flavonoid contents, antioxidant activity, and fatty acid profile of different types of pollen grains foraged by *M. fasciculata*, with a tendency of the plants to converge in chemical composition with an increase in the proximity of the taxa. This feature has been frequently observed in other studies on the monofloral pollen collected by *A. mellifera* (e.g., Urcan et al., 2018; Bakour et al., 2019; Salonen et al., 2021).

Pollen grains of *L. leucocephala*, *M. caesalpiniiifolia*, *M. pudica*, *S. siamea*, and *A.*

mangium can be considered excellent sources of natural antioxidants because they exhibit the highest TPC. High levels of phenolics and flavonoids correlate with higher antioxidant capacity of pollen (Özkök & Silici, 2017; De-Melo et al., 2018; Arruda et al., 2020) because the parts of plants that have more of these organic compounds can neutralize oxidized reactive elements, resulting in more stable and less reactive radicals (Selvaraju et al., 2019). Phenolic compounds act as antioxidants owing to their ability to donate hydrogen or electrons and the stability of their radical intermediates, which prevent the oxidation of various compounds (Cuvelier et al., 1992). The poor result for *A. occidentale* pollen seems to be a characteristic of the species because the stalk, or pseudofruit, also has low phenolic content (0.22 to 2.95 mg GAE/g) (Lopes et al., 2012), and consequently, exhibits lower antioxidant activity.

In our study, with the exception of *L. leucocephala*, *M. caesalpiniifolia*, and *M. pudica*, the pollen grains of the other plants had phenolic content identical to those reported in Brazilian bee pollen (Araújo et al., 2017; Arruda et al., 2020). However, a study of pollen in seven species of the genus *Melipona* found that the contents of pollen jars showed higher levels of total phenolics, total flavonoids, and antioxidant activity in the northern region of Brazil (Oliveira et al., 2019), and there seems to be a preference of *M. fasciculata* in exploiting pollen with high TPC, because in the pollen gathered by this bee originating from Baixada Maranhense (Oliveira et al., 2019), a region about 100 km from the study area, the mean value of 227.35 ± 3.8 mg GAE/g was close to that recorded for the Fabaceae species. It is worth considering that often, the comparison between stingless bee studies is limited by the lack of specification of the botanical origin of the pollen, and the limited number of studies describing only monofloral pollen. Our study brings relevant contributions about each particular plant.

The Fabaceae species also excelled in total flavonoid content, with values above 15

mg QE/g of total, especially *S. siamea* with 110.63 ± 2.36 mg QE/g. In general, in most of the botanical species, their levels were resembled those found in *A. mellifera* pollen, less than 15 mg QE/g (Araújo et al., 2017; Arruda et al., 2020; Asmae et al., 2021). Flavonoids are a class of phenolic compounds and the most diverse secondary compounds in the plant kingdom (Khalid et al., 2019), and these compounds also participate in the elimination of free radicals (Selvaraju et al. 2019).

Particularly, the pollen grains of the species of the Fabaceae family stood out in the all analyses. Representatives of this family are considered important sources of phenolic compounds and antioxidants, e.g., the pollen of *Robinia pseudoacacia* L. (Leja et al., 2007), *Castanea sativa* Mill. (Avşar et al., 2016), and *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. (Almaraz-Abarca et al., 2007). The emphasis on Fabaceae species was due to the natural preference of bees for plants of this family worldwide (Almaraz-Abarca et al., 2007; Avşar et al., 2016). This family of legumes have cosmopolitan distribution and rank the third largest in plant richness (Lewis et al., 2005).

Our study of monofloral pollen collected by *M. fasciculata* highlighted the importance of *L. leucocephala* as a source of compounds with biological properties for the development of bee colonies and for human consumption. Apparently, this is a characteristic of the species, because young shoots also have high phenolic content (405 ± 0.18 mg%) (Chanwitheesuk et al., 2005). This species is native to Central America and was introduced to tropical countries worldwide because it is highly resistant to drought and has several functions, such as functioning as food for ruminants, controlling soil erosion, and producing shade in cultivated areas (Shelton & Brewbaker, 1994; Garcia et al., 1996). So, it is worth considering that because *L. leucocephala* is an exotic species in Brazil, it may compete for space and resources with native plants and, therefore, should not be considered for planting. However, in places where it occurs in abundance naturally, it can be an excellent source of

414 pollen for production and consumption.

415 *Mimosa caesalpiniiifolia* is a native species that is highly exploited by *M. fasciculata*,
416 and rich in phenolic compounds with antioxidant activity. With wide distribution in
417 northeastern Brazil (Barneby, 1991), the species stands out as a source of pollen for stingless
418 bees due to its mass flowering (Maia-Silva et al., 2020). Plants with this type of flowering
419 provide huge resources in a short time, which benefits social bees by allowing them to stock
420 food for times of scarcity; and also facilitates the collection of almost monofloral, high-
421 quality pollen in a short period for consumption. This becomes possible when plant species
422 that mass-flowering, a large proportion of the foraging bees will collect pollen them. It is,
423 therefore, indicated for human consumption, freshly stored pollen in the period of mass
424 flowering of plants with high therapeutic properties, as is the case of *M. caesalpiniiifolia*.

425 Our study is the first to investigate the composition of fatty acids in monofloral pollen
426 taken directly from the corbiculae of stingless bee. Fatty acids play an essential role in the
427 reproduction, development and growth of bees (Manning, 2001). Some fatty acids (linoleic,
428 linolenic, myristic, and lauric acid) exhibit an important role in colony hygiene, as they have
429 bactericidal and antifungal properties (Manning, 2001; Mărgăoan et al., 2021). The results
430 showed the prevalence of the acids α -linolenic acid (C18:3n3), linoleic acid (C18:2n6c), and
431 palmitic acid (C16:0), with the frequency of each varying according to the species. In
432 general, there is a greater similarity between plants of closely related taxa, as observed by
433 the dendrogram. The highest values of α -linolenic acid occurred in *C. diphylla* and *L.*
434 *leucocephala*; linoleic acid in both *Mimosa* species, and palmitic acid prevailed in
435 Dilleniaceae type and *L. leucocephala*. The two main acids in the samples, linoleic acid and
436 α -linolenic acid are commonly seen in bee pollen (Estevinho et al., 2012; Barbara et al.,
437 2015; Oliveira et al., 2020).

Linoleic and α -linolenic acids are the main omega-6 and omega-3 fatty acids, respectively, and are PUFAs that cannot be synthesized by higher-order animals and need to be acquired through food (Arien et al., 2015). These fatty acids play a key role for bees and plants in the pollination system (Szczesna, 2006), and they participate in the structuring of membrane lipids in living organisms, energy generation for muscle contraction, and in general, metabolism (Arien et al., 2015; Chen & Liu, 2020). These two acids are considered key compounds for cell membranes and are associated with brain and neurotransmitter function in humans (Estevinho et al., 2012); omega-3 fatty acids are also involved in honey bee learning (Arien et al., 2015). In addition, they participate in oxygen transfer to blood plasma, hemoglobin synthesis, and cell division (Yehuda et al., 2002; Estevinho et al., 2012). Therefore, pollen may be a relevant source of these compounds, as an alternative to other traditional foods, especially for people with restrictive diets in food of animal origin.

Palmitic acid, a type of SFA, was the third most representative fatty acid in the pollens studied. It is the most abundant fatty acid in human food (Zafaryab et al., 2019). SFAs are considered harmful to human health because they raise cholesterol levels (Mancini et al., 2015). However, they are essential for the aerodynamics of bees since they are completely hydrolyzed in the wing muscles by lipases (Robinson & Nation, 1968). Moreover, a single molecule of palmitic acid can produce 108 molecules of water and 131 units of ATP, thus generating a lot of energy during foraging flight, for the functioning of the nervous system and other physiological processes (Nation, 2008).

The PUFA/SFA ratio is used to assess the impact of diet on cardiovascular health (CVH). SFAs favor the adhesion of lipids to cells of the immune and circulatory system, and UFAs (including PUFAs) inhibit plaque aggregation, decreasing LDL-C and phospholipid cholesterol levels and thus preventing the onset of coronary heart disease (Garaffo et al., 2011; Estevinho et al., 2019). The pollen grains of the eight plants analyzed had high

amounts of PUFAs, all above 1%, surpassing the proportion of SFAs. Bees tend to choose pollen with higher PUFA content probably because they are more suitable for their metabolism (Estevinho et al., 2012; Barbara et al., 2015). Therefore, pollen species can be considered good sources of supplementation of these PUFAs, especially n-3 and n-6.

The lowest indices of atherogenicity (AI) and thrombogenicity (TI) were obtained for *M. pudica* and *M. caesalpiniifolia* pollens; this suggests that they are the most suitable for a healthy diet. These indices take into account the different effects that fatty acids can have on human health and, in particular, the probability of increasing the incidence of pathogenic phenomena, such as the development of atherosclerosis and/or thrombus formation (Estevinho et al., 2019; Chen & Liu, 2020). Nevertheless, roughly speaking, all samples showed low values for both indices, matching that of other foods considered beneficial to health (Garaffo et al., 2011; Šimat et al., 2015).

Conclusions

In this work, the species *L. leucocephala*, *M. caesalpiniifolia*, and *M. pudica* stood out in total phenolic content and antioxidant activity, confirming the correlation between these two factors. On the other hand, the specie that showed the highest total flavonoid content was *S. siamea*. In the fatty acid profile, *C. diphylla* and *L. leucocephala* showed the highest frequency of α -linolenic acid, *M. caesalpiniifolia* and *M. pudica* stood out in linoleic acid concentration, while Dilleniaceae type and *L. leucocephala* for palmitic acid. The diversified collection of pollen by bees is paramount because each plant offers a particular nutritional composition, which ensures a balanced diet, wherein one pollen type can supply deficiencies found in another.

Bee pollen is a functional product with high potential for the food and pharmaceutical industries. Owing to the specialization of *M. fasciculata* in exploiting good

resources, this bee appears to be a potential supplier of high-quality pollen for consumers. To learn more about this monofloral pollen, it is imperative to evaluate its other chemical properties (proteins, amino acids, carbohydrates, minerals, vitamins, among others), identify the profile of biologically active substances, and study the mechanisms of action of these substances for human health.

Acknowledgements

This work was supported by the Fundação de Amparo à Pesquisa e ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico do Maranhão - FAPEMA for the international internship grant [Grant number: BEST-EXT-06618/18]; and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) for the concession of scholarship [Grant number: Código de Financiamento 001].

Disclosure statement

The authors report there are no competing interests to declare.

References

- Addinsoft (2020). *XLSTAT: Data Analysis and Statistics Software for Microsoft Excel*. Addinsoft, Paris.
- Almaraz-Abarca, N., Campos, M. G., Avila-Reyes, J. A., Naranjo-Jimenez, N., Corral, J. H., & Gonzalez-Valdez, L. S. (2007). Antioxidant activity of polyphenolic extract of monofloral honeybee-collected pollen from mesquite (*Prosopis juliflora*, Leguminosae). *Journal of Food Composition and Analysis*, 20(2), 119-124. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2006.08.001>
- Altiner, D. D., Altunatmaz, S. S., Sabuncu, M., Aksu, F., & Sahan, Y. (2020). In-vitro

bioaccessibility of antioxidant properties of bee pollen in Turkey. *Journal of Food Science and Technology*, 41, 133-141. <http://dx.doi.org/10.1590/fst.10220>

Araújo, J. S., Chambó, E. D., Costa, M. A. P. D. C., Silva, S. M. P. C., Carvalho, C. A. L., & Estevinho, L. (2017). Chemical composition and biological activities of mono-and heterofloral bee pollen of different geographical origins. *International Journal of Molecular Sciences*, 18(5), 921. <https://doi.org/10.3390/ijms18050921>

Arien, Y., Dag, A., Zarchin, S., Masci, T., & Shafir, S. (2015). Omega-3 deficiency impairs honey bee learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(51), 15761-15766. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517375112>

Arruda, V. A. S., Santos, A. V., Figueiredo Sampaio, D., Araújo, E. S., Peixoto, A. L. C., Estevinho, L. M., & Almeida-Muradian, L. B. (2020). Brazilian bee pollen: phenolic content, antioxidant properties and antimicrobial activity. *Journal of Apicultural Research*, 60(5), 775-783. <https://doi.org/10.1080/00218839.2020.1840854>

Ascher, J. S., & Pickering, J. (2020). *Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila)*. Retrieved September 20, 2021 from http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species

Asmae, E. G., Nawal, E. M., Bakour, M., & Lyoussi, B. (2021). Moroccan monofloral bee pollen: Botanical origin, physicochemical characterization, and antioxidant activities. *Journal of Food Quality*, 2021, 1-10. <https://doi.org/10.1155/2021/8877266>

Avşar, C., Özler, H., Berber, I., & Civek, S. (2016). Phenolic composition, antimicrobial and antioxidant activity of *Castanea sativa* Mill. pollen grains from Black Sea region of Turkey. *International Food Research Journal*, 23(4), 1711-1716.

Bakour, M., Campos, M. D. G., Imtara, H., & Lyoussi, B. (2019). Antioxidant content and identification of phenolic/flavonoid compounds in the pollen of fourteen plants using HPLC-DAD. *Journal of Apicultural Research*, 59(1), 35-41.

538 <https://doi.org/10.1080/00218839.2019.1675336>

539 Bakour, M., Laaroussi, H., Ousaaid, D., El Ghouizi, A., Es-Safi, I., Mechchate, H., &
540 Lyoussi, B. (2022). Bee bread as a promising source of bioactive molecules and
541 functional properties: An up-to-date review. *Antibiotics*, 11(2), 203.
542 <https://doi.org/10.3390/antibiotics11020203>

543 Barbara, M. S., Machado, C. S., Sodr , G. D. S., Dias, L. G., Estevinho, L. M., & De
544 Carvalho, C. A. L. (2015). Microbiological assessment, nutritional characterization
545 and phenolic compounds of bee pollen from *Melipona mandacaia* Smith,
546 1983. *Molecules* 20(7), 12525-12544. <https://doi.org/10.3390/molecules200712525>

547 Barbieri, D., Gabriele, M., Summa, M., Colosimo, R., Leonardi, D., Domenici, V., & Pucci,
548 L. (2020) Antioxidant, nutraceutical properties, and fluorescence spectral profiles of
549 bee pollen samples from different botanical origins. *Antioxidants*, 9(10), 1001.
550 <https://doi.org/10.3390/antiox9101001>

551 Barneby, R. C. (1991). *Sensitivae censitae: a description of the genus Mimosa Linnaeus*
552 *(Mimosaceae) in the New World*. The New York Botanical Garden Bronx, New York.

553 Bobo-Garc a, G., Davidov-Pardo, G., Arroqui, C., V rseda, P., Mar n-Arroyo, M. R., &
554 Navarro, M. (2015). Intra-laboratory validation of microplate methods for total
555 phenolic content and antioxidant activity on polyphenolic extracts, and comparison
556 with conventional spectrophotometric methods. *Journal of the Science of Food and*
557 *Agriculture*, 95(1), 204–209. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6706>

558 Bolanos de la Torre, A. A., Henderson, T., Nigam, P. S., & Owusu-Apenten, R. K. (2015). A
559 universally calibrated microplate ferric reducing antioxidant power (FRAP) assay for
560 foods and applications to Manuka honey. *Food Chemistry*, 174, 119–123.
561 <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.11.009>

562 Campos, M. G. R., Frigerio, C., Lopes, J., & Bogdanov, S. (2010). What is the future of bee-

563 pollen? *Journal of ApiProduct & ApiMedical Science*, 2(4), 131-144.
 564 <http://dx.doi.org/10.3896/IBRA.4.02.4.01>

565 Chanwitheesuk, A., Teerawutgulrag, A., & Rakariyatham, N. (2005). Screening of
 566 antioxidant activity and antioxidant compounds of some edible plants of Thailand.
 567 *Food Chemistry*, 92(3), 491–497. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.07.035>

568 Chen, J., & Liu, H. (2020). Nutritional indices for assessing fatty acids: A mini-
 569 review. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(16), 5695.
 570 <https://doi.org/10.3390/ijms21165695>

571 Cuvelier, M. E., Richard, H., & Berset, C. (1992). Comparison of the antioxidative activity
 572 of some acid-phenols: Structure-activity relationship. *Bioscience, Biotechnology, and*
 573 *Biochemistry*, 56(2), 324–325. <https://doi.org/10.1271/bbb.56.324>

574 De-Melo, A. A. M., & Almeida-Muradian, L. B. (2017). Health benefits and uses in
 575 medicine of bee pollen. In: Alvarez-Suarez, J. M. (ed.). *Bee Products-Chemical and*
 576 *Biological Properties*. Springer, Cham, pp 261-276. [https://doi.org/10.1007/978-3-](https://doi.org/10.1007/978-3-319-59689-1_12)
 577 [319-59689-1_12](https://doi.org/10.1007/978-3-319-59689-1_12)

578 De-Melo, A. A. M., Estevinho, L. M., Moreira, M. M., Delerue-Matos, C., Freitas, A. D. S.
 579 D., Barth, O. M., & Almeida-Muradian, L. B. D. (2018). Phenolic profile by HPLC-
 580 MS, biological potential, and nutritional value of a promising food: Monofloral bee
 581 pollen. *Journal of Food Biochemistry*, 42(5), e12536.
 582 <https://doi.org/10.1111/jfbc.12536>

583 Dong, J., Yang, Y., Wang, X., & Zhang, H. (2016). Fatty acid profiles of 20 species of
 584 monofloral bee pollen from China. *Journal of Apicultural Research*, 54(5), 503-511.
 585 <https://doi.org/10.1080/00218839.2016.1173427>

586 Erdtman, G. (1960). The acetolysis method. A revised description. *Svensk botanisk tidskrift*,
 587 54, 561–564.

588 Estevinho, L. M., Dias, T., & Anjos, O. (2019). Influence of the storage conditions (frozen
589 vs. dried) in health-related lipid indexes and antioxidants of bee pollen. *European*
590 *Journal of Lipid Science and Technology*, 121(2), 1800393.
591 <https://doi.org/10.1002/ejlt.201800393>

592 Estevinho, L. M., Rodrigues, S., Pereira, A. P., & Feás, X. (2012). Portuguese bee pollen:
593 palynological study, nutritional and microbiological evaluation. *International Journal*
594 *of Food Science & Technology*, 47(2), 429–435. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2011.02859.x)
595 [2621.2011.02859.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2011.02859.x)

596 Garaffo, M. A., Vassallo-Agius, R., Nengas, Y., Lembo, E., Rando, R., Maisano, R., Dugo,
597 G., & Giuffrida, D. (2011). Fatty acids profile, atherogenic (IA) and thrombogenic (IT)
598 health lipid indices, of raw roe of blue fin tuna (*Thunnus thynnus* L.) and their salted
599 product “Bottarga”. *Food Science & Nutrition*, 2, 736–743.
600 <https://doi.org/10.4236/fns.2011.27101>

601 Garcia, G. W., Ferguson, T. U., Neckles, F. A., & Archibald, K. A. E. (1996). The nutritive
602 value and forage productivity of *Leucaena leucocephala*. *Animal Feed Science and*
603 *Technology*, 60(1), 29–41. [https://doi.org/10.1016/0377-8401\(95\)00922-1](https://doi.org/10.1016/0377-8401(95)00922-1)

604 Heard, T. (2016). *The Australian native bee book: keeping stingless bee hives for pets,*
605 *pollination and sugarbag honey*. Sugarbag bees, Brisbane.

606 Jannesar, M., Shoushtari, M. S., Majd, A., & Pourpak, Z. (2017). Bee pollen flavonoids as a
607 therapeutic agent in allergic and immunological disorders. *Iranian Journal of Allergy,*
608 *Asthma and Immunology*, 16(3), 171-182.

609 Kaplan, M., Karaoglu, Ö., Eroglu, N., & Silici, S. (2016). Fatty acid and proximate
610 composition of bee bread. *Food Technology and Biotechnology*, 54(4), 497–504.
611 <https://doi.org/10.17113/ftb.54.04.16.4635>

612 Khalid, M., Saeed-ur-Rahman, Bilal, M., & Huang, D. F. (2019). Role of flavonoids in plant

613 interactions with the environment and against human pathogens — A review. *Journal*
 614 *of Integrative Agriculture*, 18(1), 211–230. [https://doi.org/10.1016/s2095-](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(19)62555-4)
 615 3119(19)62555-4

616 Larqué, E., Garaulet, M., Pérez-Llamas, F., Zamora, S., & Javier Tebar, F. (2003). Fatty acid
 617 composition and nutritional relevance of most widely consumed margarines in Spain.
 618 *Grasas y Aceites*. 54(1). 65–70. <https://doi.org/10.3989/gya.2003.v54.i1.279>

619 Leja, M., Mareczek, A., Wyżgolik, G., Klepacz-Baniak, J., & Czekońska, K. (2007).
 620 Antioxidative properties of bee pollen in selected plant species. *Food Chemistry*,
 621 100(1), 237-240. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.09.047>

622 Lewis, G., Schrine, B., Mackinder, B., & Lock, M. (2005). *Legumes of the world*. Royal
 623 Botanic Gardens, Kew.

624 Li, Q. Q., Wang, K., Marcucci, M. C., Sawaya, A. C. H. F., Hu, L., Xue, X. F., Wu, L. M. &
 625 Hu, F. L. (2018). Nutrient-rich bee pollen: A treasure trove of active natural
 626 metabolites. *Journal of Functional Foods*, 49, 472-484.
 627 <https://doi.org/10.1016/j.jff.2018.09.008>

628 Liolios, V., Tananaki, C., Kanelis, D., Rodopoulou, M. A., & Argena, N. (2022). Effect of
 629 geographical origin on lipid content and fatty acids composition of bee collected
 630 pollen. *Journal of Apicultural Research*, 1-9.
 631 <https://doi.org/10.1080/00218839.2022.2041224>

632 Lopes, A. J. O., Vasconcelos, C. C., Pereira, F. A. N., et al (2019). Anti-Inflammatory and
 633 antinociceptive activity of pollen extract collected by stingless bee *Melipona*
 634 *fasciculata*. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(18), 4512.
 635 <https://doi.org/10.3390/ijms20184512>

636 Lopes, M. M. A., Miranda, M. R. A., Moura, C. F. H., & Enéas Filho, J. (2012). Bioactive
 637 compounds and total antioxidant capacity of cashew apples (*Anacardium occidentale*

638 L.) during the ripening of early dwarf cashew clones. *Ciência e Agrotecnologia*, 36(3),
639 325–332. <https://doi.org/10.1590/S1413-70542012000300008>

640 Maia-Silva, C., Limão, A. A. C., Silva, C. I., Imperatriz-Fonseca, V. L., & Hrncir, M. (2020).
641 Stingless bees (*Melipona subnitida*) overcome severe drought events in the Brazilian
642 tropical dry forest by opting for high-profit food sources. *Neotropical*
643 *Entomology*, 49(4), 595-603. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00756-8>

644 Manning, R. (2001). Fatty acids in pollen: a review of their importance for honey bees. *Bee*
645 *World* 82(2). 60-75. <https://doi.org/10.1080/0005772X.2001.11099504>

646 Mancini, A., Imperlini, E., Nigro, E., Montagnese, C., Daniele, A., Orrù, S., & Buono, P.
647 (2015). Biological and nutritional properties of palm oil and palmitic acid: effects on
648 health. *Molecules* 20(9), 17339-17361. <https://doi.org/10.3390/molecules200917339>

649 Mărgăoan, R., Özkök, A., Keskin, Ş., Mayda, N., Urcan, A. C., & Cornea-Cipcigan, M.
650 (2021). Bee collected pollen as a value-added product rich in bioactive compounds
651 and unsaturated fatty acids: A comparative study from Turkey and Romania. *LWT -*
652 *Food Science and Technology*, 149, 111925. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2021.111925>

653 Menezes, C., Vollet Neto, A., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2012). A method for harvesting
654 unfermented pollen from stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Journal*
655 *of Apicultural Research*, 51(3), 240-244. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.51.3.04>

656 Minitab INC. (2003). *MINITAB User's guide 2: data analysis and quality tools*. Retrieved
657 September 22 2020.

658 Mohammad, S. M., Mahmud-Ab-Rashid, N. K., & Zawawi, N. (2021). Stingless bee-
659 collected pollen (bee bread): Chemical and microbiology properties and health
660 benefits. *Molecules*, 26(4), 957. <https://doi.org/10.3390/molecules26040957>

661 Nation, J. L. (2008). *Insect physiology and biochemistry*. CRC press, Florida.

662 Oliveira, D. D. J., Santos, D. R., Andrade, B. R. et al. (2020). Botanical origin,

microbiological quality and physicochemical composition of the *Melipona scutellaris* pot-pollen (“samburá”) from Bahia (Brazil) Region. *Journal of Apicultural Research* 60(3), 457-469. <https://doi.org/10.1080/00218839.2020.1797271>

Oliveira, R. G., Jain, S., Freitas, L. S., & Araújo E. D. (2019). Phenolic compound, nutritional and antioxidant profile of pollen collected by the genus *Melipona* in North Eastern Brazil. *Brazilian Journal of Food Technology*, 22, e2018079. <https://doi.org/10.1590/1981-6723.07918>

Özkök, D., & Silici, S. (2017) Antioxidant activities of honeybee products and their mixtures. *Food Science and Biotechnology*, 26(1), 201–206. <https://doi.org/10.1007/s10068-017-0027-0>

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

R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing. Retrieved August 02, 2020, from <https://www.R-project.org/>

Robinson, F. A., & Nation, J. L. (1968). Substances that attract caged honeybee colonies to consume pollen supplements and substitutes. *Journal of Apicultural Research*, 7(2), 83–88. <https://doi.org/10.1080/00218839.1968.11100194>

Salonen, A., Lavola, A., Virjamo, V., & Julkunen-Tiitto, R. (2021). Protein and phenolic content and antioxidant capacity of honey bee-collected unifloral pollen pellets from Finland. *Journal of Apicultural Research*, 60 (5), 744-750. <https://doi.org/10.1080/00218839.2021.1902145>

Selvaraju, K., Vikram, P., Soon, J. M., Krishnan, K. T., & Mohammed, A. (2019). Melissopalynological, physicochemical and antioxidant properties of honey from West Coast of Malaysia. *Journal of Food Science and Technology*, 56(5), 2508–2521.

688 <https://doi.org/10.1007/s13197-019-03728-3>

689 Sembiring, E. N., Elya, B., & Sauriasari, R. (2018). Phytochemical screening, total
690 flavonoid and total phenolic content and antioxidant activity of different parts of
691 *Caesalpinia bonduc* (L.) Roxb. *Pharmacognosy Journal*, 10, 123–127.
692 <https://doi.org/10.5530/pj.2018.1.22>

693 Shelton, H. M., & Brewbaker, J. L. (1994). *Leucaena leucocephala*-the most widely used
694 forage tree legume. In: Gutteridge, R. C., & Shelton, H. M. (ed.). *Forage Tree*
695 *Legumes in Tropical Agriculture*. CAB International, Wallingford, v.15.

696 Šimat, V., Bogdanović, T., Poljak, V., & Petričević, S. (2015). Changes in fatty acid
697 composition, atherogenic and thrombogenic health lipid indices and lipid stability of
698 bogue (*Boops boops* Linnaeus, 1758) during storage on ice: Effect of fish farming
699 activities. *Journal of Food Composition and Analysis*, 40, 120–125.
700 <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2014.12.026>

701 Szczesna, T. (2006). Long-chain fatty acids composition of honeybee-collected pollen.
702 *Journal of Apicultural Science*, 50(2), 65-79.

703 Thakur, M., & Nanda, V. (2020). Composition and functionality of bee pollen: A review.
704 *Trends in Food Science and Technology*, 98, 82-106.
705 <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2020.02.001>

706 Urcan, A. C., Criste, A. D., Dezmirean, D. S., Mărgăoan, R., Caeiro, A., & Campos, M. G.
707 (2018). Similarity of data from bee bread with the same taxa collected in India and
708 Romania. *Molecules*, 23(10), 2491. <https://doi.org/10.3390/molecules23102491>

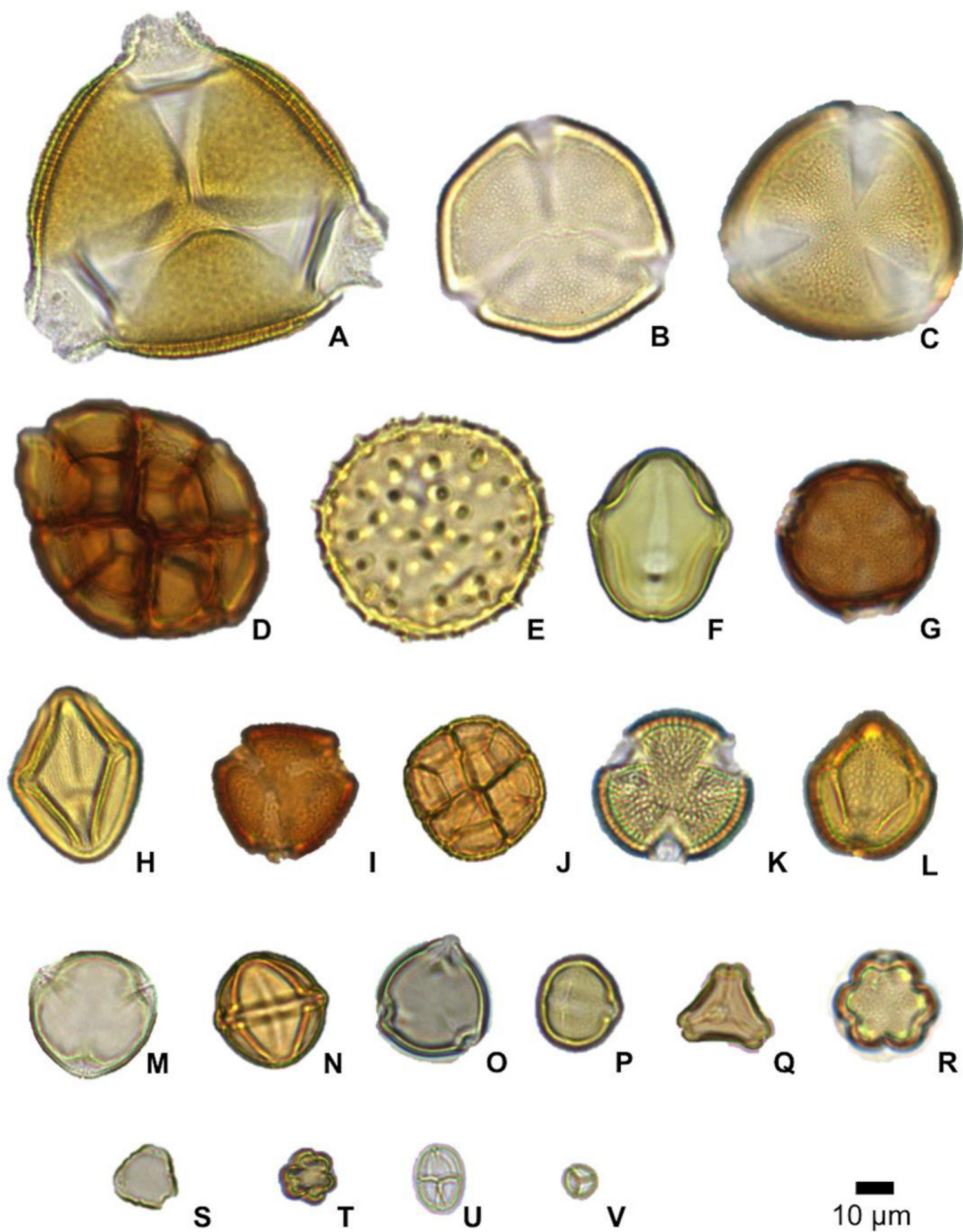
709 Wang, B., Diao, Q., Zhang, Z., Liu, Y., Gao, Q., Zhou, Y., & Li, S. (2013). Antitumor
710 activity of bee pollen polysaccharides from *Rosa rugosa*. *Molecular Medicine Reports*,
711 7, 1555-1558. <https://doi.org/10.3892/mmr.2013.1382>

712 Yang, K., Wu, D., Ye, X., & Liu, D. (2013). Characterization of chemical composition of bee

713 pollen in China. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 61, 708–718.
714 <https://doi.org/10.1021/jf304056b>

715 Yehuda, S., Rabinovitz, S., Carasso, R. L., & Mostofsky, D. I. (2002). The role of
716 polyunsaturated fatty acids in restoring the aging neuronal membrane. *Neurobiology of*
717 *Aging*, 23(5), 843–853. [https://doi.org/10.1016/s0197-4580\(02\)00074-x](https://doi.org/10.1016/s0197-4580(02)00074-x)

718 Zafaryab, M., Fakhri, K. U., Khan, M. A., Hajela, K., & Rizvi, M. M. A. (2019). *In vitro*
719 assessment of cytotoxic and apoptotic potential of palmitic acid for breast cancer
720 treatment. *International Journal of Life Sciences Research*, 7(1), 166-174.
721 <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.33419.13606>



Supplementary material, Figure S1. Photomicrograph of studied pollen grains (10 μm scale). (A) *Neptunia plena*, (B) *Senna siamea*, (C) *Leucaena leucocephala*, (D) *Adenanthera pavonina*, (E) *Mauritia flexuosa*, (F) *Chamaecrista diphylla*, (G) *Bixa orellana*, (H) *Anacardium occidentale*, (I) Dilleniaceae type, (J) *Acacia mangium*, (K) *Avicennia germinans*, (L) *Vismia guianensis*, (M) *Ricinus communis*, (N) *Solanum crinitum*, (O) *Laguncularia racemosa*, (P) *Rhizophora mangle*, (Q) *Eucaliptus*, (R) Melastomataceae I, (S) *Pterolepis trichotoma*, (T) Melastomataceae II, (U) *Mimosa caesalpiniiifolia*, (V) *Mimosa pudica*.

Supplementary material, Table S1. Pearson correlation matrix between phenolic compounds and antioxidant activity of monofloral pollen samples collected by *Melipona fasciculata*.

	Total Phenolic Content	Flavonoid Content	FRAP	DPPH
DPPH	0.996***	0.604*	0.987***	1
FRAP	0.978***	0.556**	1	
Flavonoid Content	0.574*	1		
Total Phenolic Content	1			

* p <0.01; ** p <0.001; *** p < 0.0001

Capítulo 3

Fidelidade floral no forrageamento de pólen por *Melipona fasciculata* (Apidae: Meliponini): por que operárias trocam de fonte floral?



ARTIGO A SER ENVIADO PARA A APIDOLOGIE

Fidelidade floral no forrageamento de pólen por *Melipona fasciculata*: por que operárias trocam de fonte floral?

Albeane Guimarães Silva-Almeida^{1*}, Rafael Sousa Pinto¹, Vanessa Paula², Patrícia Maia Correia de Albuquerque¹, Leticia M. Estevinho³, Michael Hrnčíř⁴, Márcia Rêgo^{1, 5}

¹ Programa de Pós Graduação em Rede Bionorte, Brasil

² Escola Superior de Ciências Agrárias, Instituto Politécnico de Bragança, Portugal

³ Centro de Investigação de Montanha (CIMO), Instituto Politécnico de Bragança, Portugal

⁴ Departamento de Fisiologia (Instituto de Biociências) da Universidade de São Paulo, Brasil

⁵ Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão, Brasil

***Corresponding author:** albeaneguimaraes@hotmail.com

Short Title: Fidelidade e Troca de fonte floral em *Melipona*

Resumo

A preferência das abelhas por um determinado tipo polínico pode estar diretamente relacionada à sua composição nutricional. Forrageiras marcadas individualmente de *Melipona fasciculata* foram monitoradas para investigar a especialização individual para diferentes recursos alimentares, e para verificar se a troca está relacionada a fatores nutricionais. No período seco, a maioria das forrageiras marcadas se especializou na coleta de néctar, enquanto no período chuvoso foi para a coleta de pólen. Forrageiras de *M. fasciculata* apresentaram o comportamento de fidelidade floral, e uma tendência em coletar grãos de pólen com maiores concentrações de proteínas e aminoácidos. Isso se confirma principalmente pela coleta da maioria das forrageiras, com fidelidade floral, se concentrar na busca por pólen de *Mimosa caesalpiniiifolia*, planta com maiores concentrações de proteína e aminoácidos essenciais. No entanto, forrageiras que apresentam atividades de troca de fonte floral, não apresentaram essa seletividade para alimentos mais ricos em proteínas e aminoácidos essenciais. Abelhas que "experimentam" uma fonte, mas voltam para a fonte inicial (troca facultativa), às vezes talvez simplesmente erram na escolha da flor. Já aquelas que trocam uma fonte por outra definitivamente (troca plena) optam por plantas com melhor custo/benefício com respeito à obtenção de recursos. Ao visitarem *S. siamea* forrageiras permanecem nesta, mesmo não ela apresentando uma composição nutricional tão alta. A coleta de recursos em diversas fontes florais garante uma dieta rica, pois um tipo polínico pode suprir a deficiência nutricional do outro, e assim o comportamento de troca pode ser considerado benéfico para a saúde da colônia.

Palavras-chave: Forrageiras; Proteínas; Aminoácidos; Preferências; Trocas plenas.

1. INTRODUÇÃO

No mundo todo ocorrem espécies de abelhas sociais com fundamental importância para a economia e meio ambiente. Entre os representantes mais conhecidos estão *Apis mellifera*, *Bombus* spp. e abelhas sem ferrão (Meliponini). O sucesso ecológico desses insetos sociais é frequentemente atribuído a longevidade das colônias e melhorias no desempenho das tarefas devido à divisão do trabalho entre os operários (Russel et al. 2017). As abelhas sociais apresentam castas especializadas, onde operárias fêmeas realizam todas as atividades de organização, defesa e manutenção do ninho, e uma rainha é responsável pela postura dos ovos (Michener 2007).

As abelhas operárias realizam diferentes tarefas conforme a idade. Nesse polietismo temporal são responsáveis, inicialmente, pela construção de estruturas do ninho e cuidado com a cria, regulação do clima da colônia, tratamento do alimento, guarda e, por fim, são responsáveis pelo forrageamento, coletando recursos até a morte (Michener 2007; Grüter 2020), tais como néctar, pólen, resina e água, e algumas espécies de abelhas sem ferrão também obtêm barro (Grüter 2020). Particularmente, o néctar tem função energética de fornecer carboidratos às abelhas adultas (Nicolson 2011), e o pólen representa a fonte de proteínas e aminoácidos para o desenvolvimento das crias (Roulston e Cane 2000; Nicolson 2011).

As abelhas promovem a polinização das espécies botânicas ao visitá-las em busca dos recursos florais (Willmer 2011). Apesar das semelhanças entre determinadas plantas, abelhas podem utilizar pistas específicas para continuar forrageando uma mesma espécie (Slaa et al. 1998; Wright e Schiestl 2009), isso reflete diretamente na quase completa ausência de transferência de pólen heteroespecífico (Slaa et al. 1998). Para as plantas, a fidelidade floral, ou constância floral, é vantajosa porque a

transferência de pólen coespecífico deve ocorrer para que a fertilização tenha êxito. Já para os polinizadores, a fidelidade floral pode estar associada a maiores retornos de energia em relação ao forrageamento menos especializado (Grüter e Ratnieks 2011), pois a especialização na coleta por recursos florais é vista como um comportamento vantajoso, pois maximiza a eficiência da tarefa (Chittka et al. 1999), podendo em certas circunstâncias, garantir uma exploração mais eficiente de um recurso valioso – pólen ou néctar (Oster e Wilson 1978).

Os custos cognitivos associados ao aprendizado e recordação das rotinas de forrageamento são considerados vantajosos para as abelhas forrageiras se especializarem em curto prazo em uma determinada espécie de planta (Chittka et al. 1999; Brosi 2016; Cecala e Rankin 2020). No entanto, a fidelidade floral parece diferir de acordo com a espécie de abelha (Slaa et al. 1998; Pangestika et al. 2017), e aparentemente abelhas de ambientes tropicais são menos constantes do que as de climas temperados, devido às diferentes estratégias de forrageamento impostas pelo ambiente (Slaa et al. 1998). Mesmo em espécies de polinizadores considerados generalistas, com preferências florais variáveis ao longo de sua vida, em algum momento podem incluir flores mais recompensadoras em seu repertório de forrageamento em escalas de tempo relativamente rápidas, caso exista a oportunidade (Gegear e Thomson 2004; Brosi e Briggs 2013). Logo, a fidelidade floral do polinizador pode responder às mudanças na recompensa floral de uma paisagem à medida que espécies concorrentes são perdidas ou adicionadas a um sistema (Brosi e Briggs 2013).

Apesar da fidelidade floral individual relatada para o forrageamento de pólen por muitas espécies de abelhas sociais, sobretudo *Apis* e *Bombus* (Grüter e Ratnieks 2011; Somme et al. 2015), têm sido verificado com alguma frequência, um comportamento de

troca entre fontes florais, onde a mudança ocorre numa mesma viagem de forrageio (Ramalho et al. 1994; Barth et al. 2018; Vossler 2019). De acordo com Kleinert et al. (2012), essa troca na mesma viagem, pode estar relacionado à mistura de pólen remanescente de viagens anteriores, impregnação da campeira com pólen da própria colônia, ou a permuta de fontes rentáveis em habitats com diversidade florística muito elevada. O comportamento de troca na coleta de pólen ainda é pouco compreendido, e existem apenas suposições sobre os motivos que levam uma operária a mudar de uma fonte botânica para outra, como a possibilidade de trocas ocorrerem com o passar do tempo e diminuição dos recursos (Ogilvie e Thomson 2016; Ogilvie e Forrest 2017).

Alternâncias entre fontes florais, ou atividades de forrageamento podem implicar altos custos temporais, cognitivos e/ou energéticos (Chittka et al. 1999). No entanto, de acordo com Weiner et al. (2010), a coleta de grão de pólen em uma maior diversidade vegetal, propicia um equilíbrio de aminoácidos, favorecendo uma dieta mais completa. A preferência das abelhas por um determinado tipo polínico pode estar diretamente relacionada à sua composição nutricional (Cook et al. 2003), tendo em vista que a seleção entre diferentes tipos polínicos também pode ser afetada pela capacidade de resposta gustativa das forrageiras, de modo semelhante como ocorre na escolha das fontes de néctar de concentrações de açúcar diferentes (Arenas e Kohlmaier 2019). Os grãos de pólen são importantes para o desenvolvimento das abelhas, possuindo em média 21,3% de proteínas (Thakur e Nanda 2020), e cerca de 10,4% de aminoácidos essenciais (Komosinska-Vassev et al. 2015). Estudos têm apontado que maiores concentrações proteicas podem influenciar na escolha e no comportamento das abelhas no forrageamento (Cook et al. 2003; Konzmann e Lunau 2014; Somme et al. 2015).

Entre abelhas sem ferrão, o gênero *Melipona* é o mais diversificado entre gênero

da subtribo Meliponina, e está restrito a países da região Neotropical, com maior ocorrência na bacia amazônica (Camargo e Pedro 1992; Silveira et al. 2010). Em geral, espécies de *Melipona* são reconhecidas como generalistas quanto ao uso de recursos florais (Absy e Kerr 1977; Absy et al. 1984; Pimentel et al. 2021), porém a fidelidade individual do pólen utilizado por essas espécies não foi investigada, sobretudo quanto às preferências em relação à fatores nutricionais do recurso. Assim, o objetivo desse trabalho foi avaliar a existência de indivíduos com comportamento de fidelidade floral na coleta de pólen desde o início da vida forrageira, e em caso de troca de uma fonte por outra, avaliar se as chances desse comportamento aumentam com o passar do tempo e se à qualidade nutricional influencia na mudança da fonte botânica. Para os testes utilizamos a espécie *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854, uma abelha endêmica do Brasil e uma das mais produtivas na meliponicultura (Kerr 1987).

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em meliponário experimental montado no laboratório de estudos sobre abelhas, na Universidade Federal do Maranhão (2°33'07.9"S; 44°18'22.5"W), São Luís, Maranhão, Brasil.

A zona urbana da região caracteriza-se por alta densidade populacional, mas fica próxima a área de manguezal, mata ciliar do Rio Bacanga e vegetação secundária do *campus* universitário. Num raio de até 1 km do meliponário são encontradas cerca de 210 plantas (incluindo herbáceas, arbustos, arbóreas e lianas), com predomínio das espécies nativas *Mimosa caesalpiniiifolia*, *Mimosa pudica*, *Rhizophora mangle*, *Laguncularia racemosa*, e plantas exóticas utilizadas na ornamentação local, como

Senna siamea, *Adenanthera pavonina*, *Acacia mangium*, *Leucaena leucocephala*, etc. que são consideradas potenciais fontes de alimento para abelhas na região (Almeida-Silva et al. 2022).

O clima é considerado tropical úmido, com temperaturas médias em torno de 26°C e pluviosidade anual de cerca de 2000 mm³, com maior concentração das chuvas entre janeiro e junho, seguido por meses mais secos de julho a dezembro (Gottsberger et al. 1988).

2.2 Marcação das operárias de *Melipona fasciculata*

Foram utilizadas seis colônias da abelha sem ferrão *M. fasciculata*, adaptadas em caixas racionais, mantidas dentro do prédio do Laboratório de Estudos sobre Abelhas. Entre a tampa e o ninho foi colocada uma placa de vidro transparente para facilitar a visualização interna da colônia, e na entrada de cada caixa racional foi posto um tubo plástico transparente de aproximadamente 15 cm conectados ao ambiente externo através de um orifício na parede, e para facilitar a identificação das atividades externas das operárias. Estes preparativos foram feitos um mês antes do início do experimento, para permitir a ambientação das operárias das colônias.

Considerando a sazonalidade pluvial na região de estudo, e a longevidade de uma operária de *M. fasciculata* de aproximadamente 80 dias (Gomes et al., 2015), 100 operárias de cada uma das seis colônias foram marcadas em dois períodos distintos: início de agosto de 2018 (período seco) e início de março de 2019 (período chuvoso), totalizando 1200 operárias marcadas. Os favos de cria mais velhos foram removidos cuidadosamente para caixas vazias, junto com partes do invólucro original da colônia. Após a emergência das operárias adultas, cada uma recebeu uma etiqueta com cor

específica ao ninho de origem (branco, azul, vermelho, amarelo, verde e rosa) e número correspondente a ordem de nascimento (1 a 100). A etiqueta foi colada na região central-dorsal do tórax da abelha com cola especial atóxica e inodora, de modo a não prejudicar o movimento das asas e consequentemente a habilidade de voar. Logo após cada marcação, as operárias foram devolvidas aos ninhos de origem, e então passaram a ser monitoradas. Assim que se iniciaram suas atividades externas foram observadas suas atividades de forrageamento, com foco especial na coleta de pólen.

2.3 Forrageamento de pólen

O acompanhamento diário na entrada das colônias começou com a atividade das operárias marcadas fora do ninho, com a observação num dia dedicado a verificar as suas atividades externas, e no dia seguinte à coleta da carga de pólen transportado nas corbículas das abelhas. Estes procedimentos foram feitos alternados e prosseguiram até que nenhuma das operárias marcadas fossem vistas forrageando por três dias consecutivos.

A observação das atividades externas foi feita entre 6:00h e 18:00h durante 5min/colônia/hora, sendo registrado o recurso coletado pelas operárias marcadas (pólen, néctar/água, resina/barro). Com base na obtenção do alimento, as abelhas foram classificadas em forrageiras de pólen, forrageiras de néctar e forrageiras mistas, aquelas que coletam ambos os recursos (Biesmeijer e Tóth, 1998).

Nos dias de amostragem do pólen, a entrada de cada colônia foi fechada durante 10 min/hora. As operárias marcadas que retornavam do campo com o recurso foram capturadas com auxílio de sacos plásticos individuais para obtenção da carga de pólen, e, posteriormente foram soltas. O material polínico foi colocado individualmente

em tubos *Eppendorff*, com identificação do espécime, dia e hora. De cada amostra foi utilizada uma pequena fração para análise do material polínico através do método de acetólise de Erdtman (1960), a fim de identificar as plantas utilizadas pelas abelhas. O material botânico de referência da região foi coletado em paralelo (ver Silva-Almeida et al. 2022).

As cargas de pólen foram consideradas monoflorais quando pelo menos 90% dos grãos de pólen foram originados de um único táxon (Barth et al. 2018). Quando tinha mais de um tipo polínico foi classificada como carga mista. Com essa identificação do pólen coletado pelas abelhas marcadas foi possível caracterizar as operárias quanto ao seu comportamento de forrageamento, em três classes:

a) Fidelidade Floral – abelha que coletou pólen de uma única espécie botânica durante seu período de forrageamento;

b) Trocas Plenas – abelha que coletou em uma ou mais fontes, inclusive com cargas mistas, e depois mudou para uma nova espécie botânica, onde coletou o pólen pelo menos duas vezes consecutivas, indicando assim, que a forrageira realmente mudou de fonte polínica;

c) Trocas Facultativas – abelha que ao mudar de fonte (única ou mista) por apenas uma observação, retornou à fonte anterior, ou quando a abelha trocou por uma fonte mista que inclui a fonte anterior. Assim essa abelha "experimentou" novas fontes sem permanecer nelas ou abandonar a planta anterior.

2.4 Qualidade Nutricional do Pólen

Após a identificação das cargas polínicas das abelhas, amostras de mesma espécie botânica foram colocadas em tubos Falcon para análises da qualidade

nutricional do pólen = teor de proteínas total e perfil dos aminoácidos livres. Essas análises foram realizadas no Laboratório de Microbiologia da Escola Superior de Agricultura do Instituto Politécnico de Bragança, Portugal.

O teor de proteínas total foi obtido a partir do azoto total (Nitrogênio), sendo este determinado pelo método de Kjeldahl (Almeida-Muradian et al. 2005). Inicialmente, 0,07 g de pólen foram pesados com auxílio de uma balança de precisão. Após, foram adicionadas duas pastilhas Kjeldahl (aproximadamente 10 g), e 12 mL de H₂SO₄. A proteína foi calculada num destilador Kjeldahl (Büchi AutoKjeldahl Unit K370) multiplicando o valor de azoto total pelo fator 6,25 ($P = N \times 6,25$). As amostras foram analisadas em duplicata.

A preparação das amostras para análise das concentrações de aminoácidos livres começou com a secagem em estufa dos grãos de pólen por 30 min a 40° C para remover o excesso de umidade. Logo após, foi pesado 2 mg de cada amostra em balança de precisão. Para extrair os aminoácidos livres, foram adicionados 200 µl de metanol com gradiente de HPLC. Em seguida, as amostras foram agitadas em vórtex por 1 minuto, depois descansaram por 10 min, e agitadas uma segunda vez no vórtex por mais 1 min. Cada amostra foi centrifugada durante 30 min a 13.000 rpm. O sobrenadante foi filtrado através de um filtro de ponta de seringa de 0,2 µm (Phenomenex, Torrance, Califórnia) para remover as partículas, e colocado em um novo tubo de microcentrifuga (Cook et al. 2003). A cromatografia líquida de alta eficiência (HPLC) foi usada para analisar as soluções de aminoácidos preparadas a partir das frações livre com base em Stabler et al. (2018). Todas as amostras foram analisadas em duplicado.

2.5 Análise dos dados

233 Como a análise da coleta do pólen pelas operárias marcadas foi realizada em
234 dois períodos (seco e chuvoso), avaliamos inicialmente pelo teste exato de Fisher se o
235 percentual de abelhas que trocaram de fontes botânicas diferiu entre os períodos. Após
236 isso, devido ao pequeno número de observações na estação seca, juntamos os dados das
237 duas estações, mas separando as operárias de acordo com seu comportamento na coleta
238 do pólen.

239 Em relação ao comportamento de forrageamento de pólen pelas operárias,
240 verificamos o número total de abelhas com fidelidade floral. Já as abelhas que
241 apresentaram comportamentos de troca foram analisadas sob diversos pontos. (1) As
242 trocas plenas e facultativas entre fontes botânicas foram demonstradas através de redes
243 Bipartite. Para analisar as conexões da rede e calcular a especificidade das trocas
244 utilizamos o ‘Índice de especificidade das espécies’ (*Species Specificity*), cujos valores
245 variam de "0" (baixa especificidade) a "1" (alta especificidade). Valores altos “ANTES”
246 da troca de plantas significam que as abelhas selecionaram poucas espécies para a troca.
247 Valores altos “DEPOIS” significam que as trocas foram provenientes de poucas plantas.
248 (2) Utilizamos uma análise de frequência de ocorrência para verificar se a troca da fonte
249 ocorreu de forma aleatória ou por preferência a determinada planta. Isto partiu da ideia
250 que se a troca ocorre de forma aleatória, a distribuição da frequência de ocorrência pós-
251 troca se apresenta de forma homogênea entre as plantas, com todas as plantas recebendo
252 a mesma porcentagem de abelhas. Utilizamos o teste Chi-Quadrado para verificar se a
253 frequência observada foi significativamente diferente dessa frequência esperada. (3)
254 Para verificar se a probabilidade da troca de fonte floral aumenta com o tempo,
255 utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLM). Para isso, criamos um
256 Modelo Linear Genaralizado (family = binomial(link = "probit"), com a variável

mudança (0;1) como variável resposta, os dias após a última mudança como variável independente, e o período em que foi realizado o trabalho, como efeito fixo. Utilizamos a função anova para calcular se os efeitos são significativos ou não. Para avaliar a significância do modelo comparamos com um modelo nulo. (4) Utilizamos o teste-t pareado para verificar se as abelhas trocam as plantas devido melhorias nutricionais (conteúdo proteico e aminoácidos livres). (5) E, para complementar, fizemos análises de regressão linear simples para verificar se o número de abelhas que coletaram determinado tipo polínico apresentou correlação com os conteúdos nutricionais avaliados (Proteínas totais, Aminoácidos Totais e Aminoácidos Essenciais Totais).

Todos os testes foram realizados utilizando o software R 4.1.2 (R Core Team, 2021). No texto, valores médios são apresentados como média aritmética $\pm$ desvio padrão. Como limiar para considerar diferenças como estatisticamente significativas utilizamos o nível α de $p \leq 0,05$.

3. RESULTADOS

3.1 Caracterização do forrageamento de pólen

A observação das atividades de voo nos dois períodos do estudo indicou diferenças nos recursos coletados e no número de forrageiras de *Melipona fasciculata* em atividade. No período seco, 251 abelhas marcadas (41,83%) foram vistas fora dos ninhos, enquanto no período chuvoso, 434 abelhas marcadas (72,33%) tiveram atividades externas. Conforme o recurso floral forrageado, a maioria das abelhas marcadas que foram vistas foi considerada especialista em um determinado tipo de recurso, pois no período seco prevaleceram forrageiras de néctar ($\Sigma = 203$, $\bar{X} = 33,83 \pm 18,28$), já no período chuvoso predominaram forrageiras de pólen ($\Sigma = 177$, $\bar{X} = 29,5 \pm$

19,07). Ainda nesse período de chuvas ocorreram muitas forrageiras mistas (forrageiras de néctar e pólen) ($\Sigma = 154$, $\bar{X} = 25,66 \pm 9,87$), sem especificidade no recurso (Figura 1).

Com destaque as forrageiras de pólen, o número de operárias que exploraram esse recurso no período chuvoso foi muito superior em relação a época seca, 243 a 17, respectivamente. Através do método de coleta das operárias na entrada do ninho para obter as amostras de grãos de pólen foi possível identificar a origem botânica do recurso e apontar o comportamento de forrageamento de pólen pelas abelhas marcadas. No período chuvoso, 140 operárias apresentaram fidelidade floral e 103 tiveram o comportamento de troca floral. No período seco, 12 mantiveram fidelidade floral e 5 mudaram em algum momento de fonte botânica (Tabela 1).

As plantas identificadas nas cargas polínicas das abelhas marcadas foram *Mauritia flexuosa* L. f., *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn., *Acacia mangium* Willd., *Adenanthera pavonina* L., *Chamaecrista diphylla* (L.) Greene, *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, *Mimosa caesalpiniiifolia* Benth., *Mimosa pudica* L., *Neptunia plena* (L.) Benth., *Senna siamea* (Lam.) H.S. Irwin & Barneby, *Rhizophora mangle* L.. Destas, *N. plena* ocorreu apenas no período chuvoso e *L. racemosa* e *M. flexuosa* foram exclusivas do período seco. As operárias com fidelidade floral exploraram no período chuvoso, principalmente, *M. caesalpiniiifolia*, seguida de *S. siamea* e *L. leucocephala*, e no período seco, *S. siamea* (Tabela 1).

3.2 Comportamento de troca floral

O comportamento de troca floral pelas operárias foi distinguido em duas classes – troca plena e troca facultativa. No período chuvoso, 58 operárias (23,87% das abelhas em atividade) apresentaram troca plena, ou seja, mudança completa de uma planta para

305 outra, e apenas 4 vezes (23,53%) no período seco. A troca facultativa foi registrada em
306 45 operárias no período chuvoso (18,51%) e em somente uma abelha marcada no
307 período seco (5,88%). Com o baixo número de registros de troca na época de estiagem,
308 comparamos se houve diferença nesse comportamento de troca entre os dois períodos, e
309 não houve diferença significativa pelo Teste exato de Fisher ($F = 0,8959885$; $p = 1$).

310 Os registros das operárias com troca plena apontam que as plantas mais
311 abandonadas pelas abelhas foram *M. caesalpiniiifolia* (aproximadamente 63% dos casos)
312 e *M. pudica* (17,74%), e as espécies botânicas mais registradas depois da mudança
313 definitiva foram *S. siamea* (40,32%) e *L. leucocephala* (24,19%) (Figura 2). A respeito
314 das abelhas que facultativamente mudavam de plantas, as operárias que exploraram *M.*
315 *caesalpiniiifolia* e *S. siamea*, 50% e 26,08%, respectivamente, coletavam pólen em outra
316 planta, mas depois retornavam a essas mesmas plantas utilizadas inicialmente.

317 Os Índice de Especificidade de Espécies (Cov) calculados para as plantas
318 mostraram que nas trocas plenas, as abelhas que abandonavam a planta “ANTES” para
319 outras “DEPOIS” apresentaram especificidade entre 0,443 a 1. A planta *M.*
320 *caesalpiniiifolia* apresentou os menores índices, foi a espécie mais trocada “ANTES”
321 (CoV = 0,443) e ao mesmo tempo foi motivo de troca de três plantas “DEPOIS” (CoV =
322 0,5), porém ocorreu em baixa frequência. Por outro lado, *S. siamea* com valor igual a 1
323 na troca plena “ANTES” mostra que ela foi trocada por somente *L. leucocephala*, e seu
324 valor moderado “DEPOIS” (CoV = 0,633) indica que ela foi motivo de troca também a
325 partir de três plantas, mas que essas trocas ocorreram em uma especificidade maior que
326 a vista para *M. caesalpiniiifolia*. Outro caso específico foi a relação de *M. flexuosa* e *L.*
327 *racemosa*, onde uma espécie foi trocada pela outra, logo as duas tiveram índices igual a
328 1 “ANTES” e “DEPOIS”, respectivamente. Em relação às trocas facultativas, *A.*
329 *mangium* quando foi motivo de troca procedeu de poucas plantas, logo com alta

especificidade (“DEPOIS; CoV= 0,852). Já *M. caesalpiniifolia* novamente apresentou os menores índices, onde muitas operárias mudaram para outras plantas, indicando baixa especificidade “ANTES” (CoV = 0,285).

A análise de frequência de ocorrência foi realizada para indicar se a troca floral pelas abelhas ocorreu por preferência ou de forma aleatória. A distribuição das frequências não foi homogênea, em torno de 12,5% para seis plantas, portanto as trocas plenas não foram todas aleatórias. As maiores frequências nas trocas plenas foram para *S. siamea* (41,27%) e *L. leucocephala* (23,80%), e *S. siamea* recebeu significativamente mais visitas do que esperado ($p < 0,0001$), indicando que as abelhas possuem certa preferência para trocar para essa fonte. Por outro lado, *A. mangium* e *L. racemosa* apresentaram significativamente menos visitas do que esperado ($p = 0.003$; $p = 0.008$, respectivamente), sendo consideradas significativamente menos selecionadas, ou seja, as abelhas não as escolhem especificamente nas trocas plenas. Nas trocas facultativas a distribuição de 4 entre 5 plantas se aproximou mais do esperado para a homogeneidade das frequências (= 20%), com exceção de *S. siamea* que apresentou significativamente menos visitas facultativas (Tabela 3).

O teste da probabilidade das abelhas trocarem uma fonte com o decorrer de tempo devido ao esgotamento do recurso indicou que não existe aumento significativo na chance de mudança, tanto para trocas plenas (GLMM $\chi^2 = 1.5353$; $p = 0,21532$), quanto para facultativas (GLMM $\chi^2 = 0.681$; $p = 0,409$).

3.3. 1 Forrageiras com cargas mistas

Nas cargas de pólen obtidas por 31 forrageiras foram registradas 45 cargas mistas, demonstrando que indivíduos numa mesma viagem de forrageamento podem coletar em mais de uma espécie botânica. As plantas mais frequentes nas cargas mistas

foram *M. caesalpiniiifolia* (71,11%), *M. pudica* (48,98%) e *S. siamea* (42,22%).

Em 27 casos de cargas mistas, as abelhas ainda foram vistas coletando posteriormente pólen monofloral. Com isso foi possível definir se essas cargas mistas seriam consideradas como troca facultativa, onde as abelhas coletaram a mesma planta antes e depois da observação da carga mista, ou se essa carga mista foi seguida por uma troca plena. Desse modo, em 13 casos (48,15%) as cargas mistas foram seguidas por trocas plenas, e em 14 casos (51,85%) ocorreram trocas facultativas. Em apenas um caso das trocas facultativas, a carga mista não conteve a planta que foi coletada antes e depois, pois a abelha coletou antes e depois em *S. siamea* e coletou uma carga mista de *L. leucocephala* e *M. caesalpiniiifolia* no meio do caminho.

Nas cargas mistas seguidas por trocas plenas, apenas duas (15,4%) contiveram plantas que as abelhas coletavam anteriormente, e quase todas (12 das 13, 92,3%) apresentavam as plantas nas quais as abelhas focaram posteriormente (troca plena). Essas ocorrências indicam que as cargas mistas mostram o momento de transição entre uma planta e outra nas trocas plenas, onde as abelhas experimentam novas fontes e, posteriormente, ficam com a opção que elas têm preferência.

3.4 Relação do forrageamento de pólen e conteúdo nutricional

As plantas utilizadas para coleta de pólen por *M. fasciculata* possuem composição do teor de proteínas totais bastante variável, tendo as maiores concentrações as espécies *Mimosa caesalpiniiifolia* (40,88%), *M. pudica* (36,25%) e *Chamaecrista diphylla* (33,75%), e a menor concentração em *Adenanthera pavonina* (21,88%). Nem todas as plantas tiveram o teor de proteínas calculado pela insuficiência de volume amostral.

No perfil dos aminoácidos foram identificados 17 aminoácidos livres em nove,

das onze plantas visitadas pelas forrageiras marcadas. Apenas *S. siamea* e *R. mangle* apresentaram 16 aminoácidos, sendo ausentes Lisina e Isoleucina, respectivamente (Tabela 4). Dos 17 aminoácidos encontrados nas amostras, nove eram da classe de aminoácidos essenciais, e oito aminoácidos não essenciais. Nas espécies *M. caesapiniifolia*, *M. pudica* e *C. diphylla* ocorreram as maiores concentrações de aminoácidos totais (63,81 g/ 100g; 65,4 g/ 100g; 54,28 g/ 100g, respectivamente). Dos aminoácidos essenciais, Valina (30,97 g/ 100g), Histidina (24,64 g/ 100g) e Fenilalanina (22,53 g/ 100g) foram os mais representativos. Fenilalanina apresentou valores mínimos exigidos para abelhas em todas as plantas (Tabela 4). Isoleucina, Lisina e Metionina tiveram valores abaixo do esperado em todas as plantas estudadas. Já entre os aminoácidos não essenciais, Tirosina (25,96 g/ 100g), Prolina (19,73 g/ 100g) e Serina (18,16 g/ 100g) foram os mais frequentes.

A análise de regressão entre o número de abelhas com concentração de proteínas indicou correlação significativa ($r^2 = 0,408$; $p = 0,046$), porém fraca. Já a análise entre o número de abelhas com a concentração dos aminoácidos totais ($r^2 = 0,290$; $p = 0,086$) e com a concentração de aminoácidos essenciais totais ($r^2 = 0,347$; $p = 0,056$) não evidenciou correlação significativa. No entanto, a partir das três análises verificamos linha de tendência positiva nas relações, muito em função do último ponto, que representa *M. caesalpiniiifolia*, a planta explorada pelo maior número de abelhas e com os melhores valores nutricionais (Figura 3).

Quanto a troca das plantas em razão da qualidade nutricional, verificamos que existe diferença significativa entre a quantidade de aminoácidos totais da primeira fonte em relação a segunda ($t = 5.0438$; $df = 113$; $p < 0,0001$), tendo resultado similar nos aminoácidos essenciais totais ($t = 5.1768$; $df = 113$; $p < 0,0001$) e no teor de proteínas totais ($t = 5.3648$; $df = 113$; $p < 0,0001$), e a maioria das trocas observadas foram para

plantas com menor concentração nutricional, com destaque para *S. siamea*. O mesmo foi verificado avaliando apenas trocas plenas, que apresentaram diferenças significativas entre a quantidade de aminoácidos totais ($t = 6.4196$; $df = 61$; $p < 0,0001$), aminoácidos essenciais ($t = 6.3173$; $df = 61$; $p < 0.0001$) e proteínas ($t = 6.3878$; $df = 61$; $p < 0.0001$), com destaque novamente para *S. siamea*. No entanto, nas trocas facultativas não observamos diferença importante entre nenhum dos nutrientes estudados (Aminoácidos totais, $t = 1.263$; $df = 51$; $p = 0.2123$; Aminoácidos essenciais, $t = 1.4838$; $df = 51$; $p = 0.144$; Teor de Proteínas, $t = 1.627$; $df = 51$; $p = 0.1099$).

4. DISCUSSÃO

O comportamento individual na coleta de pólen pelas operárias de *M. fasciculata* indicou que existe alta fidelidade na exploração da mesma espécie de planta durante o período de vida da forrageira. *M. caesalpinifolia* foi a planta preferencial na fidelidade floral, e correspondeu a hipótese de que a escolha do recurso está associada ao alto conteúdo nutricional do pólen. Porém muitas observações foram registradas de trocas entre plantas para obtenção do pólen, e não necessariamente a troca era motivada pelo conteúdo nutricional, pois muitas plantas escolhidas para mudança não tinham alto valor de proteínas e aminoácidos, e que essa troca também não ocorria devido ao fator temporal, mas de certo modo, as trocas parecem ocorrer aleatoriamente ou devido a morfologia floral que seleciona os visitantes, como o caso de *S. siamea*.

A espécie *M. fasciculata* apresenta atividade externa contínua, e à medida que as colônias vão renovando as operárias, estes indivíduos passam a exercer diferentes atividades de coleta conforme à época do ano. A diferença observada nas atividades entre o período seco e período chuvoso, certamente, sofre interferência das necessidades das colônias (Maia-Silva et al. 2015; Ghosh et al. 2020), e também da disponibilidade

de recursos no ambiente (Aleixo et al. 2017; Silva-Almeida et al. 2022), pois a depender do tipo de recurso floral ofertado pelas plantas, isto influenciará na estocagem de alimentos para enfrentar momentos de escassez (Maia-Silva et al. 2015).

Em nossas observações de voo, verificamos que houve uma clara divisão temporal no comportamento de forrageio de *M. fasciculata*. No período seco, um maior número de operárias foram especialistas na coleta de néctar, enquanto no período chuvoso mais operárias foram especialistas em pólen, isto ficou nítido também na quantidade de pólen carregado nas corbículas das abelhas comparando os dois períodos, onde mais de 93% se deu apenas na estação chuvosa. De acordo com Aleixo et al. (2017), apesar do néctar ser disponibilizado continuamente, este começa a ser armazenado no final da estação seca, quando a temperatura ambiente era mais alta. Já o pólen é o recurso floral mais ofertado durante o período chuvoso, o que certamente aumenta o número de forrageiras especialistas nesse recurso durante o período (Aleixo et al. 2017; Silva-Almeida et al. 2022).

O forrageamento de pólen por *M. fasciculata* corroborou que no nível colonial a espécie é generalista, ou seja, coleta recursos florais de diferentes plantas, assim como acontece com outros representantes de *Melipona* (Absy et al. 1984; Carvalho et al. 2016; Gostinski et al. 2018; Pimentel et al. 2021), mas apesar disso, verificamos que forrageiras de *M. fasciculata* no nível individual possuem certa preferência em manter o comportamento de fidelidade floral, em que a maioria das abelhas visitam a mesma espécie botânica em dias consecutivos, mesmo com a ampla diversidade de plantas florescendo ao mesmo tempo no local (Silva-Almeida et al. 2022). Tal comportamento também foi visto por Gegear e Thomson (2004) em mamangavas (*Bombus* sp.), por Grüter e Ratnieks, (2011) em abelhas melíferas, e por Cecala e Rankin (2020) em *Halictus ligatus*, uma espécie de abelha solitária.

As análises polínicas apontaram que a constância floral individual da maioria das forrageiras marcadas foi direcionada para coleta dos grãos de pólen de espécies da família Fabaceae, com destaque para *Mimosa caesalpiniiifolia*, uma planta notoriamente conhecida como fornecedora de pólen e néctar para abelhas sociais no nordeste brasileiro (Maia-Silva et al. 2018; Andrade et al. 2019; Barth et al. 2020), região de onde é típica (Irwin e Barneby 1982). Esse resultado coincide com a época de pico florescimento de *M. caesalpiniiifolia* no período chuvoso (Maia-Silva et al. 2018; Silva-Almeida et al. 2022), e com a estratégia reprodutiva de floração em massa da espécie, que atrai uma grande diversidade de visitantes florais, e em troca eles favorecem o sucesso na polinização (Maia-Silva et al. 2014, 2015).

Plantas com floração maciça, como *M. caesalpiniiifolia*, *M. pudica* e *L. leucocephala*, fornecem grandes quantidades de pólen e, conseqüentemente, permitem às abelhas sem ferrão estocar o recurso em abundância nos seus ninhos (Wilms et al. 1996; Maia-Silva et al. 2014, 2015), assim, essa característica reprodutiva facilita a fidelidade floral das operárias. Outro fator que influencia a constância floral pelas abelhas é o arranjo espacial das plantas, pois a aglomeração de indivíduos da mesma espécie de planta proporciona um forte atrativo para as abelhas em selecionar indivíduos próximos (Bruninga-Socular et al. 2022). No caso de *M. caesalpiniiifolia* essa distribuição aglomerada é notória, tendo em vista que possui boa capacidade de regeneração natural e se propaga facilmente por sementes, sendo que em condições edafoclimáticas favoráveis pode se comportar como planta invasora (Ribaski et al. 2003).

Apesar das forrageiras de *M. fasciculata* atuarem como “especialistas em série” de curto prazo, visitando apenas uma espécie de planta durante sua trajetória de forrageamento, como visto frequentemente em relação a *M. caesalpiniiifolia*, *Senna*

siamea e *Leucaena leucocephala*, algumas operárias podem mudar para outras espécies botânicas mais tarde em sua vida (Brosi 2016; Cecala e Rankin 2020). Também verificamos eventos de trocas de fonte floral por um número frequente de forrageiras, e que tal comportamento não divergiu entre os períodos de estudo. Uma hipótese para esses eventos de trocas pode ser devido à diminuição da fonte floral utilizada primariamente, forçando os polinizadores individuais a mudarem de fonte, mas sem sair do fragmento em que já estavam forrageando, mantendo assim, a fidelidade local (Ogilvie e Thomson 2016).

A diversidade florística compõe um mosaico visual que influencia no comportamento de fidelidade e troca floral das operárias. Muitas espécies de plantas florescendo ao mesmo tempo, podem atrair polinizadores e também competir por seus serviços (Elzinga et al. 2007), principalmente aquelas plantas que apresentam características morfológicas semelhantes, e dependem dos mesmos visitantes florais. Em contrapartida, essa co-floração também pode ser vista como um evento vantajoso para os polinizadores, sobretudo aqueles que precisam visitar milhares de flores para acumularem pólen o suficiente para suas larvas, como acontece com as abelhas sociais (Muller et al. 2006).

Em comunidades de plantas-polinizadores, a disponibilidade de recursos florais pode mudar tão rapidamente, que os polinizadores individualmente podem se beneficiar da troca quando outras fontes estão disponíveis (Ogilvie e Forrest 2017). De acordo com Sziget et al. (2019), a variação temporal de especialização individual de curto prazo, junto com a disponibilidade de recursos, pode levar indivíduos de uma mesma população a uma aparente especialização individual.

Senna siamea foi a segunda mais explorada fonte polínica na estação chuvosa e até a mais visitada na estação seca. Além disso, interferiu na constância floral ao

motivar muitas trocas plenas, comportamento que se deu nos casos em que as abelhas abandonaram a planta que primeiro estavam explorando o pólen, para essa outra espécie botânica. A leguminosa *S. siamea* apresenta morfologia floral com anteras do tipo poricidas (Irwin e Barneby 1982). Apesar de arbustos com flores poricidas não produzirem muitas flores, cada flor libera muito pólen quando vibradas pelos visitantes, comportamento chamado de *buzz pollination* (Buchmann 1983), e por isso, essas plantas são altamente atrativas para espécies de abelhas do gênero *Melipona* e outras abelhas capazes de polinização por zumbido (Nunes-Silva et al. 2010; Maia-Silva et al. 2020).

Sobretudo nos casos de trocas plenas, verificamos que forrageiras de *M. fasciculata* possuíram maior preferência por coleta de grãos de pólen de *S. siamea*, como pode ser visto pelo baixo índice de especificidade “DEPOIS” (0,633). Uma possível explicação seria o fato das três espécies abandonadas pertencerem a antiga subfamília Mimosoideae de Fabaceae (*L. leucocephala*, *M. pudica* e *M. caesalpiniifolia*), em que todas elas apresentam morfologia floral semelhante (estames numerosos e anteras longitudinais), e estão descritas na literatura como atrativas para visitantes florais altamente generalistas (e.g. *A. mellifera* e *Trigona* spp.) (Marques et al. 2011; Melo-Silva et al. 2014; Döhler e Pina 2017), e assim as forrageiras de *M. fasciculata* optaram pela mudança para *S. siamea*, que possui morfologia floral mais restritiva para extração do pólen pelos visitantes.

A análise de frequência de ocorrência corroborou que as trocas em busca do pólen de *S. siamea* não ocorreram ao acaso, e sim por alguma preferência, pois como observado, poucas abelhas que experimentaram *S. siamea*, voltaram para a planta anterior (significativamente menos trocas facultativas do que esperado pelo acaso). Em contrapartida, plantas que apareceram “DEPOIS” nas trocas plenas, como *A. mangium* e

530 *L. racemosa*, foram significativamente menos selecionadas, pois apresentaram menos
531 visitas do que esperado. Isso pode ocorrer devido a erros sensoriais durante a busca, ou
532 elas estarem apenas experimentando aleatoriamente plantas adicionais durante o
533 forrageamento, questões ainda pouco debatidas na literatura. Mas é fato nos nossos
534 resultados, a indicação de que não existe chance, tanto nas trocas plenas quanto
535 facultativas, das abelhas terem mudado de uma planta para outra devido ao esgotamento
536 da fonte floral com o passar do tempo.

537 Além das ocorrências de trocas para outras fontes vegetais, mas mantendo a
538 especificidade num único tipo polínico por vez, verificamos cerca de 12% das
539 forrageiras com cargas mistas, onde numa mesma viagem ao campo explorou mais de
540 uma planta. Para Ramalho et al. (1994), a constância floral uniespecífica ou múltipla
541 pode variar dependendo da diversidade e padrão de dispersão das fontes florais
542 disponíveis. A coleta de cargas mistas não é incomum e já foi verificado em forrageiras
543 de *Melipona seminigra* que tiveram um alto nível de cargas mistas de pólen na Região
544 Amazônica (Absy et al. 1977). Assim como verificado por Vossler (2019) com *Plebeia*
545 *catamarcensis*, e por Ramalho et al. (1994) com *Scaptotrigona bipunctata*, a coleta de
546 diferentes fontes florais durante a mesma viagem (cargas mistas) não se devem a
547 condições climáticas desfavoráveis, nem ao forrageamento em plantas com morfologia
548 de flores e/ou inflorescências semelhantes como forma, agrupamento, cor e outros
549 caracteres florais, pois em alguns casos os tipos forrageados foram muito diferentes.

550 A variação temporal no uso de recursos, mesmo quando as fontes anteriores
551 ainda estavam presentes, pode ser importante para o equilíbrio nutricional ou para
552 encontrar espécies novas mais gratificantes (Di Pasquale et al. 2013; Szigeti et al. 2018).
553 Porém, verificamos que a maioria das abelhas que trocaram suas fontes florais não
554 optaram por outras plantas com valores nutricionais mais altos, como verificado nas

trocas a partir de *Mimosa* spp. A mudança de *M. caesalpiniiifolia* por outra fonte, pode ter sido motivada pela competição, já que a planta atrai muitos visitantes. E a mudança para *Senna siamea*, onde a maioria das abelhas que trocaram de fonte floral pelo menos uma vez durante sua vida como forrageira preferiram essa planta em detrimento de outras, pode ser explicado pelas adaptações morfológicas florais, anteriormente relatadas, que restringem a competição pelo recurso. Mas vale considerar, que *S. siamea* apesar de ter valores inferiores de proteínas e aminoácidos que *M. caesalpiniiifolia*, pode ser procurada por fornecer nutrientes próprios, que no conjunto com outras fontes balanceia a dieta das abelhas, pois a preferência muitas vezes depende da interação dos macronutrientes, em termos de proporção, ao invés de um único nutriente (Vaudo et al. 2016 ; Donkersley et al. 2017).

As proteínas e os aminoácidos do pólen desempenham papéis cruciais para a regulação imunológica, reprodução e desenvolvimento das abelhas (Alaux et al. 2010; Vanderplanck et al. 2014; Moerman et al. 2016). Segundo Ghosh et al. (2020) o principal critério para a preferência de forrageamento de pólen pelas abelhas é o conteúdo proteico e a disponibilidade de recursos. De fato, as plantas coletadas por *M. fasciculata* têm teores de proteínas satisfatórios, e estão de acordo com o verificado no pólen apícola da abelha *A. mellifera* (Estevinho et al., 2012; Yang et al. 2013), inclusive na variação verificada entre as distintas fontes botânicas (Weiner et al. 2010).

Todos os tipos de grãos de pólen tiveram aminoácidos essenciais para as abelhas (Groot 1953), no entanto, a proporção de cada um foi variável de acordo a espécie botânica. A prevalência de Valina nas amostras se assemelhou ao pólen de colza e alfafa (Cook et al. 2003; Taha et al. 2019), mas atingiu o mínimo recomendado apenas nas duas espécies do gênero *Mimosa* e *A. pavonina*. Outro aminoácido essencial, a Metionina, ocorreu abaixo do mínimo necessário em todas as amostras. A limitação

quantitativa da Metionina, e mesmo do Triptofano, o qual não pode ter a concentração estimada, pode ser crucial para o desenvolvimento de abelhas e outros animais (Weiner et al. 2010).

Aminoácidos não essenciais como Tirosina, Prolina e Serina prevaleceram nas amostras, semelhante aos registros em outros estudos (Weiner et al. 2010; Ghosh et al. 2020). Especialmente, a Prolina, é utilizada como combustível para o voo em insetos, incluindo as abelhas, além de auxiliar na resistência ao frio (Micheu et al. 2000; Carter et al. 2006; Mollaei et al. 2013), e pode funcionar como um marcador de origem botânica de produtos apícolas, por estar bem presente no pólen e néctar (Carter et al. 2006).

De modo geral, nossos resultados demonstraram que o período chuvoso foi fundamental para que as colônias de *M. fasciculata* pudessem coletar o pólen em abundância, e consequentemente, armazená-lo. E de certo modo, as operárias individualmente mantiveram constância floral, utilizando um único tipo polínico durante a vida, mas verificamos que o comportamento de trocas florais não é incomum, acontecendo em moderada frequência, inclusive com registros de coletas múltiplas numa mesma viagem de forrageio.

Em relação às concentrações de aminoácidos e proteínas, verificamos que plantas do gênero *Mimosa* seriam as mais indicadas em uma dieta mais rica e completa para as abelhas sem ferrão, pois apresentam valores de aminoácidos acima do mínimo necessário descrito para as abelhas (Groot 1953). Estudos nutricionais utilizando pólen coletado pelas abelhas são importantes para determinar a disponibilidade e diversidade de recursos em áreas onde as abelhas polinizam, bem como para avaliar as consequências para a saúde das abelhas. Entender a necessidade, e a importância de determinas plantas na dieta das abelhas sem ferrão podem nos auxiliar programas de

proteção desses polinizadores, na manipulação de habitats usando plantas com flores
nutricionalmente adequadas para as abelhas. No entanto, devemos considerar que a
coleta de diferentes tipos polínicos garante uma dieta mais completa, pois um
determinado tipo de pólen pode suprir a deficiência nutricional do outro, e assim o
comportamento de troca pode ser benéfica para a saúde colônia.

Reconhecimentos

Os autores agradem à Fundação de Amparo à Pesquisa - FAPEMA pela a bolsa
de estágio internacional (BEST-EXT-06618/18) e pelo financiamento dessa pesquisa
(Edital Universal - 01311/17). E à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de
Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 para a concessão da
bolsa de estudo.

Referências

- Absy, ML, Camargo JMF, Kerr WE, Miranda IPA (1984). Espécies vegetais visitadas por Meliponinae (Hymenoptera; Apoidea), para a coleta de pólen na região do médio Amazonas. Rev Bras Biol 44(2): 227-237
- Absy ML, Kerr WE (1977) Algumas plantas visitadas para obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* em Manaus. Acta Amazon 7: 309–315. doi:10.1590/1809-43921977073309
- Alaux C, Ducloz F, Crauser D, Le Conte Y (2010) Diet effects on honeybee immunocompetence. Biol Lett 6(4): 562-565
- Aleixo, K. P., de Faria, L. B., Groppo, M., do Nascimento Castro, M. M., & da Silva, C. I. (2014). Spatiotemporal distribution of floral resources in a Brazilian city: Implications for the maintenance of pollinators, especially bees. Urban For. Urban Green., 13(4), 689-696.
- Aleixo KP, Menezes C, Imperatriz Fonseca VL, Silva CI (2017). Seasonal availability of floral resources and ambient temperature shape stingless bee foraging behavior (*Scaptotrigona* aff. *depilis*). Apidologie 48(1): 117-127
- Almeida-Muradian LB, Pamplona LC, Coimbra S, Barth OM (2005) Chemical composition and botanical evaluation of dried bee pollen pellets. J Food Compos Anal 18(1): 105-111.
- Andrade BR., do Nascimento AS, Franco EL, dos Santos DR, de Oliveira Alves RM, de Carvalho Costa MAP, Carvalho CAL (2019). Pollen Spectrum and Trophic Niche Width of *Melipona scutellaris* Latreille, 1811 (Hymenoptera: Apidae) in Highly Urbanized and Industrialized Sites. Sociobiology 66(2): 279-286.
- Arenas A, Kohlmaier MG (2019) Nectar source profitability influences individual foraging preferences for pollen and pollen-foraging activity of honeybee colonies. Behav Ecol Sociobiol 73(3): 1-10.
- Barth OM, Freitas AS, Vanderborgth B (2018) Pollen Storage by *Melipona quadrifasciata anthidioides* in a Protected Urban Atlantic Forest Area of Rio de Janeiro, Brazil. In: Vit P, Pedro SRM, Roubik, DW (Eds), Pot-pollen in stingless bee melittology, Cham: Springer, Cham, Switzerland, p. 103-109.
- Barth OM, de Freitas ADS, Vanderborgth B (2020) Pollen preference of stingless bees (*Melipona rufiventris* and *M. quadrifasciata anthidioides*) inside an urban tropical forest at Rio de Janeiro city. J Apic Res 59(5): 1005-1010.
- Brosi BJ, Briggs HM (2013) Single pollinator species losses reduce floral fidelity and

652 plant reproductive function. PNAS 110(32): 13044-13048.

653 Brosi BJ (2016) Pollinator specialization: from the individual to the community. New
654 Phytol 210(4): 1190-1194.

655 Buchmann SL (1983) Buzz pollination in angiosperms. In: Jones CE, Little RJ (eds.)
656 Handbook of Experimental Pollination Biology, pp. 73–113. Van Nostrand
657 Reinhold, New York

658 Bruninga-Socolar B, Winfree R, Crone EE (2022) The contribution of plant spatial
659 arrangement to bumble bee flower constancy. Oecologia 1-11.
660 <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05114-x>

661 Camargo JMF, Pedro SRM (1992) Systematics, phylogeny and biogeography of the
662 Meliponinae (Hymenoptera, Apidae): a mini-review. Apidologie 23(6): 509-522.

663 Carter C, Shafir S, Yehonatan L, Palmer RG, Thornburg R (2006) A novel role for
664 proline in plant floral nectars. Sci Nat 93(2), 72-79.

665 Carvalho GCA, Ribeiro MHM, Araújo ACAM, de Matos Barbosa M, dos Santos
666 Oliveira F, Albuquerque PMC (2016). Flora de importância polínica utilizada por
667 *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854 (Hymenoptera: Apidae:
668 Meliponini) em uma área de floresta Amazônica na região da Baixada
669 Maranhense, Brasil. Oecol 20(1). <https://doi.org/10.4257/oeco.2016.2001.05>

670 Cecala JM, Rankin EEW (2020) Mark–recapture experiments reveal foraging behavior
671 and plant fidelity of native bees in plant nurseries. Ecology 101(6), e03021.
672 <https://doi.org/10.1002/ecy.3021>

673 Chittka L, Thomson JD, Waser NM (1999). Flower constancy, insect psychology, and
674 plant evolution. Sci Nat 86, 361–377. <http://doi:10.1007/s001140050636>

675 Cook SM, Awmack CS, Murray DA, Williams IH (2003) Are honey bees' foraging
676 preferences affected by pollen amino acid composition? Ecol Entomol 28(5): 622-
677 627.

678 Di Pasquale G, Salignon M, Le Conte Y, Belzunces LP, Decourtye A, Kretzschmar A et
679 a. (2013) Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and
680 diversity matter? PloS one 8(8): e72016.
681 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072016>

682 Döhler TL, Pina WC (2017) Abelhas (Hymenoptera: Apoidea) visitantes florais do sabiá
683 (*Mimosa Caesalpiniiifolia* Benth.) em Teixeira de Freitas, Bahia, Brasil. Sci Plena
684 13(8). doi: 10.14808/sci.plena.2017.088001

685 Donkersley P, Rhodes G, Pickup RW, Jones KC, Power EF, Wright GA, Wilson K

686 (2017). Nutritional composition of honey bee food stores vary with floral
 687 composition. *Oecologia* 185(4): 749-761
 688 Elzinga JA, Atlan A, Biere A, Gigord L, Weis AE, Bernasconi G (2007) Time after time:
 689 flowering phenology and biotic interactions. *Trends Ecol Evol* 22(8): 432-439
 690 Estevinho LM, Rodrigues S, Pereira AP, Feás X (2012). Portuguese bee pollen:
 691 palynological study, nutritional and microbiological evaluation. *Int J Food Sci*
 692 47(2): 429-435
 693 Gegear RJ, Thomson JD (2004) Does the flower constancy of bumble bees reflect
 694 foraging economics?. *Ethology* 110(10): 793-805
 695 Ghosh S, Jeon H, Jung C (2020) Foraging behaviour and preference of pollen sources
 696 by honey bee (*Apis mellifera*) relative to protein contents. *J Ecol Environ* 44(1): 1-
 697 7
 698 Gomes RLC, Menezes C, Contrera, FAL (2015). Worker longevity in an Amazonian
 699 *Melipona* (Apidae, Meliponini) species: effects of season and age at foraging
 700 onset. *Apidologie* 46(2): 133-143
 701 Gostinski LF, Oliveira FF, Contrera FAL, Albuquerque PMC (2018). Nicho trófico e
 702 partição de fontes polínicas por duas espécies de *Melipona* (Hymenoptera,
 703 Apidae) na Amazônia Oriental. *Oecol* 22(4).
 704 <https://doi.org/10.4257/oeco.2018.2204.08>
 705 Gottsberger G, Camargo JM, Silberbauer-Gottsberger I (1988). A bee pollinated tropical
 706 community: The beach dune vegetation of Ilha de São Luís, Maranhão, Brazil.
 707 *Bot Jahrb Syst* 109(4): 469-500.
 708 Groot APD (1953) Protein and amino acid requirements of the honeybee (*Apis mellifera*
 709 L.). *Physiol Comparata Oecol* 3: 1-83
 710 Grüter C, Ratnieks FL (2011) Flower constancy in insect pollinators: Adaptive foraging
 711 behaviour or cognitive limitation?. *Commun Integr Biol* 4(6): 633-636
 712 Grüter C (2020) Stingless Bees. Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
 713 Irwin HS, Barneby RC (1982) The American Cassinae, a synoptical revision o
 714 Leguminosae, Tribe Cassieae, subtribe Cassinae in the New World. *Mem N Y Bot*
 715 *Gard* 35: 1-918
 716 Kerr WE (1987) Abelhas indígenas brasileiras (meliponíneos) na polinização e na
 717 produção de mel, pólen, geoprópolis e cera. *Informe Agropecuário* 13(149): 15-
 718 22.
 719 Kleinert AM, Ramalho M, Cortopassi-Laurino M, Ribeiro MF, Imperatriz-Fonseca VL

- (2012). Social bees (Bombini, Apini, Meliponini). In: Panizzi AR, Parra JR., Silva FA (Ed). Insect bioecology and nutrition for integrated pest management (IPM). CRC Press, New York, 237-271.
- Komosinska-Vassev K, Olczyk P, Kaźmierczak J, Mencner L, Olczyk K (2015) Bee pollen: chemical composition and therapeutic application. Evid.-based Complement. Altern. Med. <https://doi.org/10.1155/2015/297425>
- Konzmann S, Lunau K (2014) Divergent rules for pollen and nectar foraging bumblebees—a laboratory study with artificial flowers offering diluted nectar substitute and pollen surrogate. PLoS one 9(3): e91900. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091900>
- Lichtenberg EM, Richman SK, Irwin RE, Bronstein JL (2020) Competition for nectar resources does not affect bee foraging tactic constancy. Ecol Entomol 45(4): 904-909.
- Maia-Silva C, Imperatriz-Fonseca VL, Silva CI, Hrncir M (2014) Environmental windows for foraging activity in stingless bees, *Melipona subnitida* Ducke and *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). Sociobiology 61(4): 378-385.
- Maia-Silva C, Hrncir M, Silva CI, Imperatriz-Fonseca VL (2015) Survival strategies of stingless bees (*Melipona subnitida*) in an unpredictable environment, the Brazilian tropical dry forest. Apidologie 46(5): 631-643
- Maia-Silva C, Limão AAC, Hrncir M, Silva Pereira JD, Imperatriz-Fonseca, VL (2018). The contribution of palynological surveys to stingless bee conservation: a case study with *Melipona subnitida*. In Pot-pollen in stingless bee melittology (pp. 89-101). Springer, Cham.
- Maia-Silva C, Limão AAC, Silva CI, Imperatriz-Fonseca VL, Hrncir M (2020) Stingless bees (*Melipona subnitida*) overcome severe drought events in the Brazilian tropical dry forest by opting for high-profit food sources. Neotrop Entomol 49(4): 595-603.
- Marques LJP, Muniz FH, Lopes GDS, Silva JM (2011) Levantamento da flora apícola em Santa Luzia do Paruá, Sudoeste da Amazônia, Maranhão. Acta Bot Bras 25: 141-149.
- Melo-Silva C, Peres MP, Neto JNM., Gonçalves BB, Leal IAB (2014) Reproductive biology of *L. leucocephala* (Lam.) R. de Wit (Fabaceae: Mimosoideae): success of an invasive species. Neotrop Biol Conserv 9(2): 91-97.

754 Michener CD (2007) The bees of the world. Second edition. Johns Hopkins Univ. Press;
 755 Baltimore, United States.

756 Micheu S, Crailsheim K, Leonhard B (2000). Importance of proline and other amino
 757 acids during honeybee flight. *Amino acids* 18(2): 157-175.

758 Moerman R, Vanderplanck M, Roger N, Declèves S, Wathelet B, Rasmont P et al (2016)
 759 A taxa de crescimento das larvas de abelha está relacionada aos aminoácidos do
 760 pólen. *J Econ Entomol* 109 (1): 25-30.

761 Mollaei M, Hoseini SA, Karimi M, Hekmat Z (2013) Impact of the amino acid proline
 762 on the cold hardiness of honey bee, *Apis mellifera* L. *Span J Agric Res* (3): 714-
 763 717.

764 Müller A, Diener S, Schnyder S, Stutz K, Sedivy C, Dorn S (2006) Quantitative pollen
 765 requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution
 766 of bee–flower relationships. *Biol Conserv* 130(4): 604-615.

767 Nicolson SW (2011) Bee food: the chemistry and nutritional value of nectar, pollen and
 768 mixtures of the two. *Afr Zool* 46(2): 197-204.

769 Nunes-Silva P, Hrnair M, Imperatriz-Fonseca VL (2010) A polinização por vibração.
 770 *Oecol* 14: 140–151

771 Ogilvie JE, Thomson JD (2016) Site fidelity by bees drives pollination facilitation in
 772 sequentially blooming plant species. *Ecology* 97:1442–1451.

773 Ogilvie JE, Forrest JR (2017) Interactions between bee foraging and floral resource
 774 phenology shape bee populations and communities. *Curr Opin Insect Sci* 21: 75-
 775 82.

776 Oster GF, Wilson EO (1978) Caste and ecology in the social insects, Princeton
 777 University Press, Princeton, NJ

778 Pangestika NW, Atmowidi T, Kahono S (2017) Pollen load and flower constancy of
 779 three species of stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Trop Life Sci*
 780 *Res* 28(2): 179.

781 Pearce RF, Giuggioli L, Rands SA (2017). Bumblebees can discriminate between scent-
 782 marks deposited by conspecifics. *Sci Rep* 7(1): 1-11

783 Pimentel ADA, Absy ML, Rech AR, Holanda Righetti De Abreu, V. (2021).
 784 Polliniferous flora foraged by *Melipona* bees along the Rio Negro in the Brazilian
 785 Amazon. *Grana*, 1-13. <https://doi.org/10.1080/00173134.2021.1882555>

786 Ramalho M, Giannini TC, Malagodi-Braga KS, Imperatriz-Fonseca VL (1994) Pollen
 787 harvest by stingless bee foragers (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Grana*

788 33(4-5): 239-244

789 Ribaski J, Lima PCF, Oliveira VR Drumond MA (2003). Sabiá (*Mimosa*
790 *caesalpiniiifolia*) árvore de múltiplo uso no Brasil. Embrapa Florestas-
791 Comunicado Técnico (INFOTECA-E).

792 Roulston TH, Cane JH (2000) Pollen nutritional content and digestibility for animals.
793 In: Dafni A, Hesse M, Pacini E (eds) Pollen and Pollination. Springer, Vienna.
794 https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6306-1_10

795 Russell AL, Buchmann SL, Papaj DR (2017) How a generalist bee achieves high
796 efficiency of pollen collection on diverse floral resources. Behav Ecol 28(4): 991-
797 1003

798 Silva-Almeida AG, Diniz MR, dos Reis Ribeiro N, Filho JJFS, Hrnir M, Rêgo MMC
799 (2022). Temporal distribution of floral resources for bees in an urban environment
800 in Northeastern Brazil. Pesqui Bot 76: 97-129

801 Silveira FA, Melo GA, Almeida EA (2002) Abelhas brasileiras: sistemática e
802 identificação.

803 Slaa EJ, Cevaál A, Sommeijer MJ (1998) Floral constancy in *Trigona* stingless bees
804 foraging on artificial flower patches: a comparative study. J Apic Res 37(3): 191-
805 198

806 Somme L, Vanderplanck M, Michez D, Lombaerde I, Moerman R, Wathélet B et al
807 (2015) Pollen and nectar quality drive the major and minor floral choices of
808 bumble bees. Apidologie 46(1): 92-106.

809 Stabler D, Power EF, Borland AM, Barnes JD, Wright GA (2018) A method for
810 analysing small samples of floral pollen for free and protein-bound amino acids.
811 Methods Ecol Evol 9(2): 430-438

812 Stout JC, Goulson D (2001) The use of conspecific and interspecific scent marks by
813 foraging bumblebees and honeybees. Anim Behav 62:183–189

814 Szigeti V, Kőrösi Á, Harnos A, Kis J (2019). Lifelong foraging and individual
815 specialisation are influenced by temporal changes of resource availability. Oikos,
816 128(5): 649-658

817 Szigeti V, Kőrösi Á, Harnos A, Kis J (2018) Temporal changes in floral resource
818 availability and flower visitation in a butterfly. Arthropod Plant Interact 12(2):
819 177-189

820 Taha EKA, Al-Kahtani S, Taha R (2019) Protein content and amino acids composition
821 of bee-pollens from major floral sources in Al-Ahsa, eastern Saudi Arabia. Saudi

822 Sci J Biol Sci 26(2): 232-237

823 Team RC (2021) R: A language and environment for statistical computing.

824 Thakur M, Nanda V (2020) Composition and functionality of bee pollen: A review.

825 Trends Food Sci Technol 98: 82-106

826 Vanderplanck M, Moerman R, Rasmont P, Lognay G, Wathelet B, Wattiez R, Michez, D

827 (2014) How does pollen chemistry impact development and feeding behaviour of

828 polylectic bees?. PloS one 9(1): e86209.

829 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086209>

830 Vaudo AD, Stabler D, Patch HM, Tooker JF, Grozinger CM, Wright GA (2016) Bumble

831 bees regulate their intake of essential protein and lipid pollen macronutrients. J

832 Exp Biol 219(24): 3962-3970

833 Vossler FG (2019) Native and ornamental exotic resources in pollen loads and garbage

834 pellets of four stingless bees (Apidae, Meliponini) in an urban environment with

835 riparian native forest. An Acad Bras Cienc 91(4): e20190360.

836 <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920190360>

837 Weiner CN, Hilpert A, Werner M, Linsenmair KE, Blüthgen N (2010) Pollen amino

838 acids and flower specialisation in solitary bees. Apidologie 41(4): 476-487

839 Willmer P (2011) Pollination and floral ecology. In Pollination and floral ecology.

840 Princeton University Press.

841 Wilms W, Imperatriz-Fonseca VL, Engels W (1996) Resource partitioning between

842 highly eusocial bees and possible impact of the introduced Africanized honey bee

843 on native stingless bees in the Brazilian Atlantic rainforest. Stud Neotrop Fauna

844 Environ 31(3-4): 137-151

845 Wright GA, Schiestl FP (2009) The evolution of floral scent: the influence of olfactory

846 learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. Funct

847 Ecol 23(5): 841-851

848 Yang K, Wu D, Ye X, Liu D, Chen J, Sun P (2013). Characterization of chemical

849 composition of bee pollen in China. J Agric Food Chem 61(3): 708-718.

850

851

Tabela 1. Número de forrageiras de pólen de *Melipona fasciculata* que apresentaram fidelidade floral e comportamento de troca (trocas plenas e facultativas) relacionados a fontes botânicas visitadas inicialmente nos dois períodos de estudo.

	Fidelidade Floral	Troca Plena	Troca Facultativa	Total Geral
PERÍODO CHUVOSO	140 (57,61%)	58 (23,87%)	45 (18,52%)	243
<i>Acacia mangium</i>	1			1
<i>Adenanthera pavonina</i>	1			1
<i>Chamaecrista diphylla</i>	1			1
<i>Leucaena leucocephala</i>	12	5	7	24
<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	94	39	23	156
<i>Mimosa pudica</i>	3	11	4	18
<i>Neptunia pena</i>	1			1
<i>Rhizophora mangle</i>	3	2		5
<i>Senna siamea</i>	24	1	11	36
PERÍODO SECO	12 (70,59%)	4 (23,53%)	1 (5,88%)	17
<i>Adenanthera pavonina</i>	2			2
<i>Laguncularia racemosa</i>	2			2
<i>Leucaena leucocephala</i>	1			1
<i>Mauritia flexuosa</i>		2		2
<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	1			1
<i>Mimosa pudica</i>	2	1		3
<i>Senna siamea</i>	4	1	1	6
Total Geral	152	62	46	260

856 **Tabela 2.** Índices de especificidade de cada espécie de planta “ANTES” e “DEPOIS”
857 nas trocas plenas e trocas facultativas verificadas em operárias de *Melipona fasciculata*.
858 Valores com variação entre "0" (baixa especificidade) e "1" (alta especificidade).

Famílias	Plantas	Trocas Plenas		Trocas facultativas	
		Antes	Depois	Antes	Depois
Arecaceae	<i>Mauritia flexuosa</i>	1	-	-	-
Combretaceae	<i>Laguncularia racemosa</i>	-	1	-	-
Fabaceae	<i>Acacia mangium</i>	-	1	-	0,852
	<i>Leucaena leucocephala</i>	0,683	0,853	0,683	0,725
	<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	0,443	0,5	0,285	0,44
	<i>Mimosa pudica</i>	0,638	0,885	0,547	0,523
	<i>Senna siamea</i>	1	0,633	0,539	0,793
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora mangle</i>	0,632	-	-	-

859

860 **Tabela 3.** Distribuição de frequência de ocorrência nas trocas plenas e trocas
861 facultativas das plantas visitadas para coleta de pólen por *Melipona fasciculata*.

	FREQUÊNCIA	CASOS	Valor de p
PLENA			
<i>Acacia mangium</i>	1.587	1	0.003**
<i>Laguncularia racemosa</i>	3.174	2	0.008**
<i>Leucaena leucocephala</i>	23.809	15	0.164
<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	11.111	7	0.280
<i>Mimosa pudica</i>	19.047	12	0.643
<i>Senna siamea</i>	41.269	26	0.0000017***
FACULTATIVA			
<i>Acacia mangium</i>	17.307	9	0.664
<i>Leucaena leucocephala</i>	23.076	12	0.619
<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	25.000	13	0.420
<i>Mimosa pudica</i>	26.923	14	0.264
<i>Senna siamea</i>	7.692	4	0.047*

862 **Tabela 4.** Perfil dos aminoácidos (g/100g) e Porcentagem (%) de proteínas encontradas nos grãos de pólen coletados por *Melipona fasciculata*
863 em plantas de área urbana de São Luís, Maranhão.

Aminoácidos	<i>A. mangium</i>	<i>A. pavonina</i>	<i>C. Diphylla</i>	<i>L. leucocephala</i>	<i>M. caesalpinijfolia</i>	<i>M. pudica</i>	<i>N. plena</i>	<i>S. siamea</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>M. flexuosa</i>	<i>R. mangle</i>	Requerimentos mínimos para as abelhas ^a
<i>Aminoácidos essenciais</i>												
Arginina	0.31±0.035	0.315±0.035	6.99±0.304	0.67±0.155	5.8 ± 0.311	4.9±0.212	0.48±0.049	0.16±0.014	1.84±0.247	0.37±0.049	0.24±0.0141	3
Histidina	0.93±0.063	3.74±0.410	2.78±0.318	2.14±0.092	5.21 ± 0.176	4.63±0.544	0.52±0.056	4.03±0.070	2.67±0.473	2.59±0.707	0.63±0.106	1,5
Isoleucina	0.63±0.106	0.14±0.014	3.84±0.240	0.26±0.049	2.96 ± 0.127	3.20±0.162	0.13±0.004	0.24±0.021	0.83±0.099	0.57±0.021	ND	4
Leucina	0.92±0.077	0.28±0.077	3.6±0.212	0.27±0.056	4.17 ± 0.084	5.02±0.042	0.24±0.014	0.48±0.042	1.45±0.162	0.58±0.042	0.02±0.003	4,5
Lisina	0.24±0.015	0.51±0.045	2.62±0.237	0.87±0.002	2.56 ± 0.159	2.92±0.202	0.24±0.007	ND	0.27±0.046	0.53±0.040	0.43±0.036	3
Metionina	0.35±0.021	0.23±0.007	0.59±0.042	0.5±0.071	0.59 ± 0.777	0.79±0.042	0.07±0.082	0.37±0.049	0.6±0.042	0.25±0.282	0.05±0.009	1,5
Fenilalanina	2.09±0.063	2.48±0.268	3.38±0.219	1.80±0.346	3.99 ± 0.346	3.29±0.084	1.88±0.176	1.92±0.077	2.49±0.084	1.16±0.254	1.67±0.155	1,5
Treonina	1.39±0.077	0.49±0.056	2.88±0.191	0.08±0.010	3.10 ± 0.021	2.89±0.191	0.41±0.049	0.60±0.021	0.9±0.042	0.28±0.077	0.09±0.005	1,5
Valina	0.98±0.127	5.92±0.198	1.5±0.070	1.47±0.318	9.05 ± 0.636	8.46±0.834	0.44±0.169	2.38±0.692	1.66±0.162	0.30±0.049	0.76±0.134	4
<i>Aminoácidos não essenciais</i>												
Alanina	0.68±0.042	0.21±0.028	2.91±0.219	0.13±0.008	1.93 ± 0.219	2.74±0.7	0.37±0.049	0.39±0.056	1.37±0.077	1.45±0.155	0.31±0.056	-
Ácido aspártico	0.99±0.160	1.49±0.207	3.17±0.238	1.30±0.053	3.34 ± 0.157	4.87±0.16	1.3±0.059	0.08±0.005	1.15±0.066	1.25±0.219	1.09±0.029	-
Ácido glutâmico	0.48±0.037	0.72±0.046	2.45±0.162	1.77±0.131	2.2 ± 0.212	2.89±0.205	0.99±0.135	0.31±0.048	1.44±0.137	1.66±0.294	1.27±0.036	-
Glicina	1.11±0.028	1.48±0.042	1.91±0.226	1.36±0.028	1.81 ± 0.084	2.03±0.056	1.24±0.014	1.54±0.155	1.50±0.077	1.11±0.049	1.3±0.056	-
Hydroxiprolina	0.22±0.012	0.22±0.025	0.62±0.037	0.29±0.027	0.48 ± 0.042	0.57±0.007	0.40±0.014	0.28±0.282	0.25±0.002	0.22±0.039	0.35±0.0141	-
Prolina	1.50±0.077	1.26±0.063	3.50±0.360	1.33±0.141	3.28 ± 0.367	4.01±0.325	1.16±0.074	2±0.212	1.28±0.049	1.15±0.069	1.68±0.092	-
Serina	0.85±0.116	0.35±0.010	3.8±0.494	0.54±0.030	4.1 ± 0.494	5.29±0.325	0.96±0.084	0.23±0.014	0.31±0.044	0.37±0.039	2.03±0.028	-
Tirosina	0.12±0.007	0.35±0.014	7.71±0.226	0.25±0.028	9.21 ± 0.650	6.87±0.311	0.36±0.063	0.08±0.005	1.45±0.141	0.30±0.029	1±0.028	-
Proteínas	29.13±0.97	21.88±0.44	33.75±0.71	25 ± 0.00	40.88 ± 0.26	36.25±0.88	**	24.64±0.27	24.75±0.18	17.63±0.09	23.5 ± 0.53	

864 ^a Níveis mínimos de aminoácidos essenciais exigidos para as abelhas (Groot, 1953); ** Não mensurado devido a falta de material suficiente para análise.

865 **Lista de Figuras**

866 **Fig. 1** Médias e desvio padrão das atividades de forrageamento das abelhas marcadas de
867 *Melipona fasciculata* nos períodos (A) Seco e (B) Chuvoso.

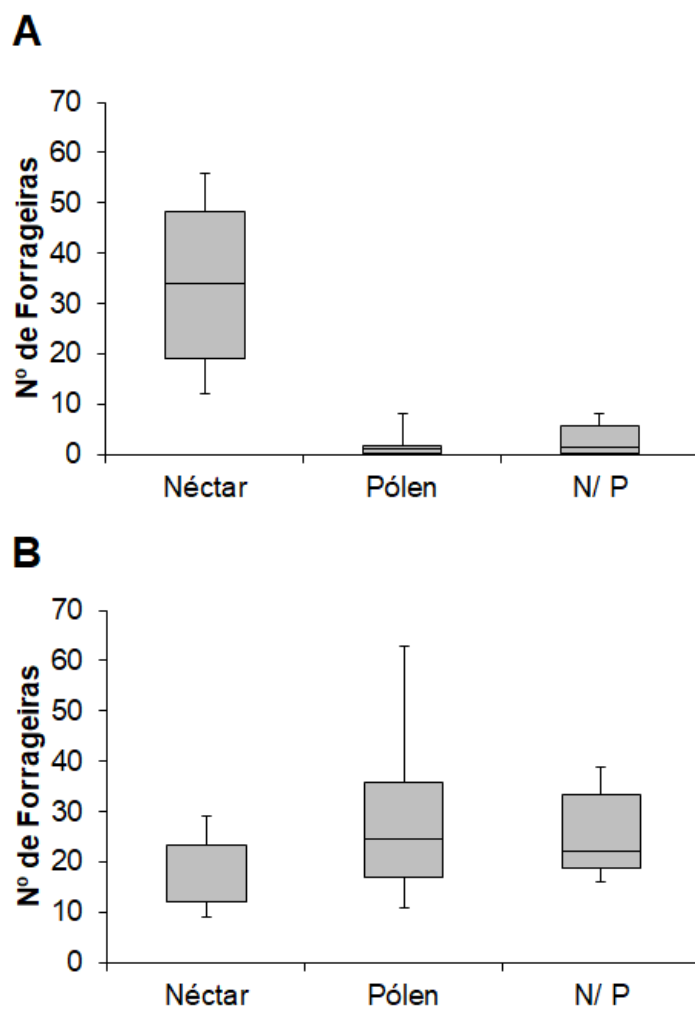
868

869 **Fig. 2** Número de trocas plenas e trocas facultativas realizadas por forrageiras de
870 *Melipona fasciculata*. MF - *Mauritia flexuosa*; LM - *Laguncularia racemosa*; AM -
871 *Acacia mangium*; LL - *Leucaena leucocephala*; MC - *Mimosa caesalpinifolia*; MP -
872 *Mimosa pudica*; SS - *Senna siamea*; RM - *Rhizophora mangle*.

873

874 **Fig. 3** Análises de regressão linear simples entre o número de abelhas com (a)
875 aminoácidos totais, (b) aminoácidos essenciais e (a) proteínas totais.

876



879 **Fig. 1** Médias e desvio padrão das atividades de forrageamento das abelhas marcadas de
 880 *Melipona fasciculata* nos períodos (A) Seco e (B) Chuvoso.

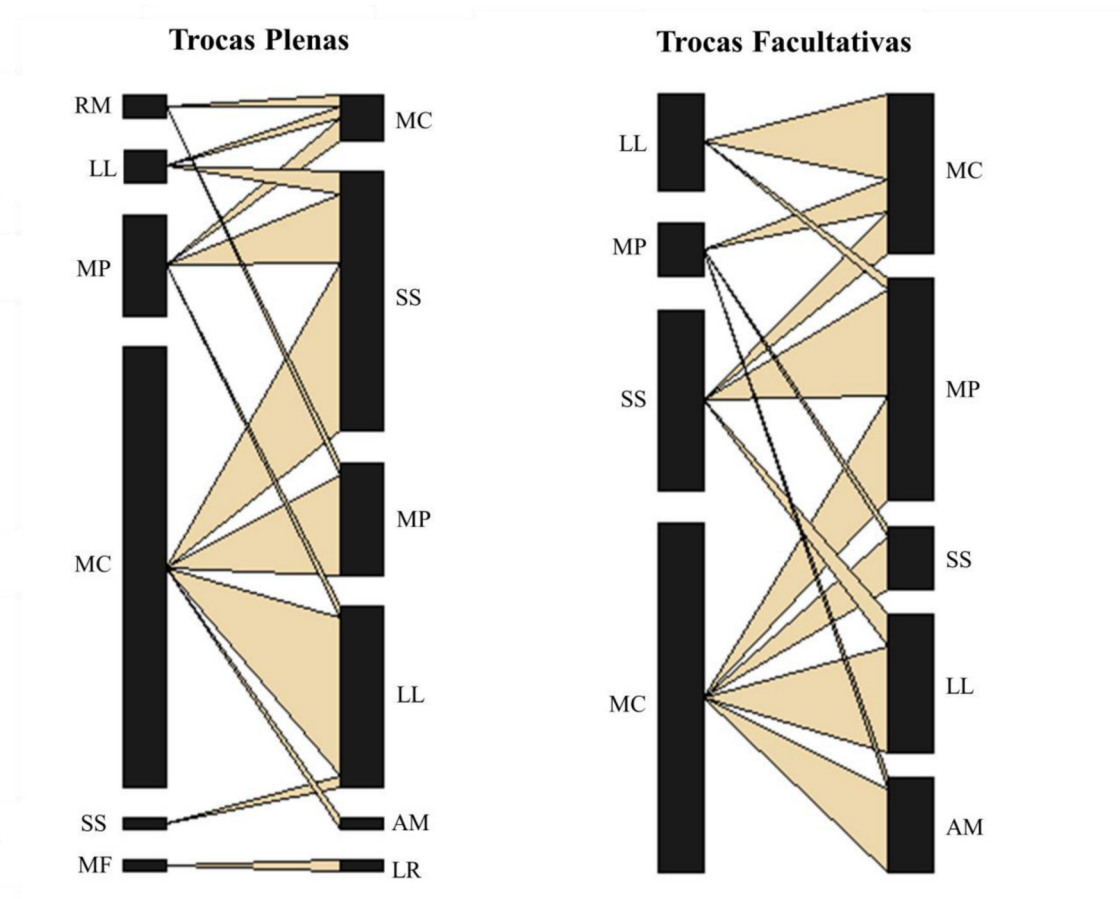


Fig. 2 Número de trocas plenas e trocas facultativas realizadas por forrageiras de *Melipona fasciculata*. MF - *Mauritia flexuosa*; LM - *Laguncularia racemosa*; AM - *Acacia mangium*; LL - *Leucaena leucocephala*; MC - *Mimosa caesalpinifolia*; MP - *Mimosa pudica*; SS - *Senna siamea*; RM - *Rhizophora mangle*.

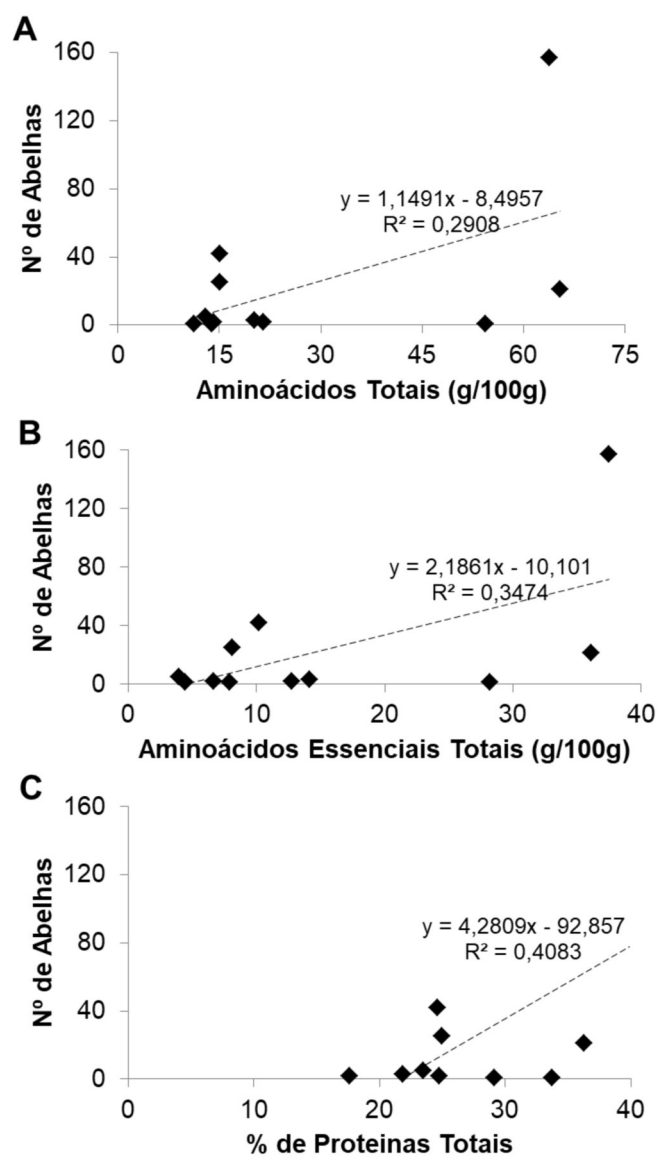


Fig. 3 Análises de regressão linear simples entre o número de abelhas com (a) aminoácidos totais, (b) aminoácidos essenciais e (a) proteínas totais.

4. CONCLUSÕES GERAIS

A área estudada apresentou uma elevada proporção de plantas com flores polinizadas por abelhas, reforçando as preocupações sobre as potenciais consequências do declínio dos polinizadores (especialmente abelhas), para a flora nativa, especialmente em áreas perturbadas, onde há uma diminuição das áreas de nidificação.

A distribuição temporal dos recursos, em especial pólen e/ou néctar entre estratos ao longo do ano é importante para a manutenção das populações de abelhas, dado que o pólen e o néctar são alimentos essenciais para a sua sobrevivência. Em nossa área de estudo, plantas fornecedoras de néctar estiveram mais concentradas no período seco e as fornecedoras de pólen mais no período chuvoso.

Apesar dos picos de floração em diferentes períodos do ano para as diferentes espécies de plantas, os recursos ofertados por elas são oferecidos ao longo do ano, mesmo no caso de um ambiente urbano, no qual uma parte substancial das plantas originais foi removida para o crescimento urbano.

A coleta diversificada de pólen por *Melipona fasciculata* é primordial porque cada planta oferece uma composição química particular, que assegura uma dieta equilibrada, em que um tipo de pólen pode fornecer deficiências encontradas em outra.

L. leucocephala, *M. caesalpiniiifolia*, *M. pudica* e *S. siamea* foram às espécies botânicas que mais se destacaram quanto ao potencial antioxidante e concentrações de ácidos graxos essenciais para a saúde humana (ácido linoleico e α -ácido linolênico). E, devido à especialização de *M. fasciculata* na exploração de bons recursos, esta abelha parece ser um potencial fornecedor de pólen de alta qualidade para os consumidores.

Corroborando com os resultados obtidos no **Artigo 1**, verificamos que o período chuvoso foi fundamental para que as colônias de *M. fasciculata* pudessem coletar o pólen em abundância, e consequentemente, armazená-lo. No geral, a maioria das forrageiras individualmente mantiveram fidelidade floral, utilizando um único tipo polínico durante a vida. No entanto, também verificamos a existência de trocas florais ocorrendo em moderada frequência, inclusive com registros de coletas múltiplas numa mesma viagem de forrageio. Essas trocas foram classificadas como plenas e facultativas. Nas trocas plenas observamos que *S. siamea* foi motivo de muitas trocas, inclusive de plantas que apresentam pólen com alto teor nutricional.

Em relação às concentrações de aminoácidos e proteínas, verificamos que plantas do gênero *Mimosa* seriam as mais indicadas em uma dieta mais rica e completa

para as abelhas sem ferrão, pois apresentaram valores de aminoácidos acima do mínimo necessário para as abelhas. No entanto, verificamos através das abelhas que trocam de fonte floral que não apenas a composição nutricional, mais outros aspectos precisam ser considerados em relação a coleta de recursos, como por exemplo a morfologia específica de algumas flores para uma melhor exploração dos recurso.

5. REFERÊNCIAS

- ABSY, M. L., CAMARGO, J. D., KERR, W. E., & MIRANDA, I. D. A. (1984). Espécies de plantas visitadas por Meliponinae (Hymenoptera; Apoidea), para coleta de pólen na região do médio Amazonas. *Revista Brasileira de Biologia*, 44(2), 227-237.
- AGOSTINI, K., & SAZIMA, M. (2003). Plantas ornamentais e seus recursos para abelhas no campus da Universidade Estadual de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil. *Bragantia*.
- AGUILAR, I., HERRERA, E., & ZAMORA, G. (2013). Stingless bees of Costa Rica. In *Pot-Honey* (pp. 113-124). Springer, New York, NY.
- ALAUZ, C., DUCLOZ, F., CRAUSER, D., LE CONTE, Y. (2010). Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biology Letters*, 6, 562-565.
- ALEIXO, K. P., DE FARIA, L. B., GROPPA, M., DO NASCIMENTO CASTRO, M. M., & DA SILVA, C. I. (2014). Spatiotemporal distribution of floral resources in a Brazilian city: Implications for the maintenance of pollinators, especially bees. *Urban forestry & urban greening*, 13(4), 689-696.
- ALFORD DV (1975). *Bumblebees* Davis-Poynter, London.
- ALMEIDA-MURADIAN, L. B., PAMPLONA, L. C., COIMBRA, S., & BARTH, O. M. (2005). Chemical composition and botanical evaluation of dried bee pollen pellets. *Journal of food composition and analysis*, 18(1), 105-111.
- ANTONINI, Y., COSTA, R. G., & MARTINS, R. P. (2006). Floral preferences of a neotropical stingless bee, *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Apidae: Meliponina) in an urban forest fragment. *Brazilian Journal of Biology*, 66(2A), 463-471.
- ARENAS, A., & FARINA, W. M. (2012). Learned olfactory cues affect pollen-foraging preferences in honeybees, *Apis mellifera*. *Animal Behaviour*, 83(4), 1023-1033.
- ARENAS, A., & FARINA, W. M. (2014). Bias to pollen odors is affected by early exposure and foraging experience. *Journal of insect physiology*, 66, 28-36.
- ARENAS, A., & KOHLMAIER, M. G. (2019). Nectar source profitability influences individual foraging preferences for pollen and pollen-foraging activity of honeybee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(3), 34.
- AUGUSTO, S., & GAROFALO, C. (2003). Comportamento de abelhas. As distintas faces do comportamento animal. Jundiaí: Conceito, 41-47.
- BARTELLI, B. F., SANTOS, A. O. R., & NOGUEIRA-FERREIRA, F. H. (2014). Colony performance of *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Meliponina) in a Greenhouse of *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae). *Sociobiology*, 61(1), 60-67.
- BAKER, H. G. (1977). Non-sugar chemical constituents of nectar. *Apidologie*, 8(4), 349-356.
- BAKER, H. G., & I. BAKER. (1982). Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phytochemistry. Pp. 131-172 in M. H. Nitecki, ed. *Biochemical*

aspects of evolutionary biology. Univ. Chicago Press, Chicago.

BAKER, H. G., & I. BAKER. (1983a). A brief historical review of the chemistry of floral nectar. Pp. 126-152 in B. Bentley and T. Elias, eds. The biology of nectaries. Columbia Univ. Press, New York.

BAKER, H. G., & I. BAKER. (1983b). Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. Pp. 117-141 in C. E. Jones and R. J. Little, eds. Handbook of experimental pollination ecology. Van Nostrand Reinhold, New York.

BAWA, K. S., BULLOCK, S. H., PERRY, D. R., COVILLE, R. E., & GRAYUM, M. H. (1985). Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. American journal of botany, 72(3), 346-356.

BAWA, K.S. (1990). Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 21, 399 – 422.

BELL, R. R., THORNER, E. J., SEET, J. L., GROVES, M. T., HO, N. P., & BELL, D. T. (1983). Composition and protein quality of honeybee-collected pollen of *Eucalyptus marginata* and *Eucalyptus calophylla*. The Journal of nutrition, 113(12), 2479-2484.

BENEVIDES, D. S. & DE CARVALHO, F. G. (2009). Levantamento da flora apícola presente em áreas de caatinga do município de Caraúbas–RN. Sociedade e Território, n44-54.

BEZERRA, J. M. D. (2002). Meliponicultura: Uma atividade essencial para a economia familiar do Trópico Úmido. Agroambientes de transição entre o trópico úmido eo semi-árido: Atributos, alterações e uso na produção familiar. Universidade Estadual do Maranhão, São Luís, Maranhão, 144-203.

BIESMEIJER, J. C., RICHTER, J. A., SMEETS, M. A., & SOMMEIJER, M. J. (1999). Niche differentiation in nectar-collecting stingless bees: the influence of morphology, floral choice and interference competition. Ecological Entomology, 24(4), 380-388.

BIESMEIJER, J. C., & TÓTH, E. (1998). Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). Insectes Sociaux, 45(4), 427-443.

BIESMEIJER, J. C., SLAA, E. J., CASTRO, M. S. D., VIANA, B. F., KLEINERT, A. D. M., & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. (2005). Connectance of Brazilian social bee: food plant networks is influenced by habitat, but not by latitude, altitude or network size. Biota Neotropica, 5(1), 85-93.

BOGDANOV, S. (2004). Quality and standards of pollen and beeswax. Apisacta, 38(2004), 334-341.

BRANDENBURG, A., DELL'OLIVO, A., BSHARY R., & KUHLEMEIER, C. (2009). The sweetest thing: Advances in néctar research. Current Opinion in Plant Biology 12: 486-490.

BRODSCHNEIDER, R., & CRAILSHEIM, K. (2010). Nutrition and health in honey bees. Apidologie, 41(3), 278-294.

BRONSTEIN, J.L. (1995). The plant-pollinator landscape. In: Hansson,L., Fahrig, L., Merriam, G. (Eds.), Mosaic Landscapes and Ecological Processes. Chapman & Hall, London,

pp. 256–288.

BUCHMANN, S.L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 343-69.

BUCHMANN, S.L. & NABLAN, G.P. (1996). *The forgotten pollinators*. Washington: Island Press.

BUENO, F. G. B., KENDALL, L., ALVES, D. A., TAMARA, M. L., HEARD, T., LATTY, T., & GLOAG, R. (2021). Stingless bee floral visitation in the global tropics and subtropics. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2021.04.26.440550>

CAMARGO, J. M. F. D., & PEDRO, S. R. M. (2007). *Meliponini* Lepeletier, 1836. Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region, 272-578.

CAMPBELL, D. R. (1985). The mechanism of competition for pollination between two forest herbs. *Ecology*, 66, 554-563.

CAMPOS, M. G., BOGDANOV, S., DE ALMEIDA-MURADIAN, L. B., SZCZESNA, T., MANCEBO, Y., FRIGERIO, C., & FERREIRA, F. (2008). Pollen composition and standardisation of analytical methods. *Journal of Apicultural Research*, 47(2), 154-161.

CANE, J. H. (2001). Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict?. *Conservation Ecology*, 5(1).

CARTER, C., & THORNBURG, R. W. (2004). Is the nectar redox cycle a floral defense against microbial attack?. *Trends in plant science*, 9(7), 320-324.

CARVALHO, C. D. (1999). *Diversidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) no Vale do rio Paraguaçu, município de Castro Alves, Estado da Bahia*. 1999 (Doctoral dissertation, Tese (Doutorado)-Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba).

CARVALHO, G. C. A., RIBEIRO, M. H. M., ARAÚJO, A. C. A. M., DE MATOS BARBOSA, M., DOS SANTOS OLIVEIRA, F., & DE ALBUQUERQUE, P. M. C. (2016). Flora de importância polínica utilizada por *Melipona (Melikerria) fasciculata* Smith, 1854 (HYMENOPTERA: APIDAE: MELIPONINI) em uma área de Floresta Amazônica na região da Baixada Maranhense, Brasil. *Oecologia Australis*, 20(1), 58-68.

CAUICH, O., QUEZADA-EUÁN, J. J. G., MACIAS-MACIAS, J. O., REYES-OREGEL, V., MEDINA-PERALTA, S., & PARRA-TABLA, V. (2004). Behavior and pollination efficiency of *Nannotrigona perilampoides* (Hymenoptera: Meliponini) on greenhouse tomatoes (*Lycopersicon esculentum*) in subtropical Mexico. *Journal of Economic Entomology*, 97(2), 475-481.

CHITTKA, L., & MENZEL, R. (1992). The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *Journal of Comparative Physiology A*, 171(2), 171-181.

CHUTTONG, B., PHONGPHISUTTHINANT, R., SRINGARM, K., BURGETT, M., & BARTH, O. M. (2018). Nutritional Composition of Pot-Pollen from Four Species of Stingless Bees (Meliponini) in Southeast Asia. In *Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology* (pp. 313-324). Springer, Cham.

- CIELO FILHO, R., & SANTIN, D. A. (2002). Estudo florístico e fitossociológico de um fragmento florestal urbano-Bosque dos Alemães, Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(3), 291-301.
- COSTA, L. B. D. S., PIRES, C. D. S., ANJOS, J. S. D., CORREIA, B. E. F., & ALMEIDA JR, E. B. D. (2017). Floristic survey of ornamental plants used in Dom Delgado University City at the Universidade Federal do Maranhão, São Luís, Maranhão State, Brazil. *Ornamental Horticulture*, 23(4), 451-459.
- CONTI, I., MEDRZYCKI, P., ARGENTI, C., MELONI, M., VECCHIONE, V., BOI, M., & MARIOTTI, M. G. (2016). Sugar and protein content in different monofloral pollens-building a database. *Bulletin of Insectology*, 69(2), 318-320.
- COOK, S. M., AWMACK, C. S., MURRAY, D. A., & WILLIAMS, I. H. (2003). Are honey nbees' foraging preferences affected by pollen amino acid composition?. *Ecological Entomology*, 28(5), 622-627.
- CORTOPASSI-LAURINO, M. (1982). Divisão de recursos tróficos entre abelhas sociais, principalmente em *Apis mellifera* Linné e *Trigona (Trigona) spinipes* Fabricius (Apidae, Hymenoptera), M.Sc. dissertation, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brazil.
- CREPET, W. L., FRIIS, E. M., & NIXON, K. C. (1991). Fossil evidence for the evolution of biotic pollination. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 333(1267), 187-195.
- CRUZ, D. D. O., FREITAS, B. M., SILVA, L. A. D., SILVA, E. M. S. D., & BOMFIM, I. G. A. (2005). Pollination efficiency of the stingless bee *Melipona subnitida* on greenhouse sweet pepper. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 40(12), 1197-1201.
- NEAL, P. R., DAFNI, A., & GIURFA, M. (1998). Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 345-373.
- DARWIN, C. (1876). The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom. D. Appleton.
- DAY, S., BEYER, R., MERCER, A., OGDEN, S., 1990. The nutrient composition of honeybee-collected pollen in Otago, New Zealand. *J. Apic. Res.* 29, 138–146.
- DEL-CLARO, K., & TOREZAN-SILINGARDI, H. M. (2012). *Ecologia das interações plantas-animais: Uma abordagem ecológico-evolutiva*. Technical Books Editora.
- DEL SARTO, M. C. L., PERUQUETTI, R. C., & CAMPOS, L. A. O. (2005). Evaluation of the neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera: Apidae) as pollinator of greenhouse tomatoes. *Journal of Economic Entomology*, 98(2), 260-266.
- DODSON, C.H. (1966). Ethology of some bees of the tribe Euglossini (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 39:607-629.
- DONKERSLEY P., RHODES G., PICKUP R. W., JONES K. C., POWER E. F., WRIGHT G. A., & WILSON K. (2017). Nutritional composition of honey bee food stores vary with floral composition. *Oecologia*, 185, 749–761. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3968-3>

- DORNHAUS, A., & CHITTKA, L. (2004). Information flow and regulation of foraging activity in bumble bees (*Bombus* spp.). *Apidologie*, 35(2), 183-192.
- DOS SANTOS, C. Z. A., FERREIRA, R. A., SANTOS, L. R., SANTOS, L. I., DA GRAÇA, D. A. S., NETO, W. D. B. P., ... & DE BARROS BOSCHESSE, A. C. (2019). Composição florística de 25 vias públicas de Aracaju–SE. *Revista da Sociedade Brasileira de Arborização Urbana*, 6(2), 125-144.
- DRESSLER, R.L. (1982). Biology of orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:373-394.
- EICKWORT, G.C. & GINSBERG, H.S. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology* 25:421-446.
- EISENLOHR, P. V., OKANO, R. M. D. C., VIEIRA, M. F., LEONE, F. R., & STRINGHETA, Â. C. O. (2015). Flora fanerogâmica do campus da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais. *Ceres*, 55(4).
- ELTZ, T., WHITTHEN, W.M., ROUBIK, D.W. & LINSÉNMAIR, K.E. 1999. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of Chemical Ecology* 25:157-176.
- ESTEVINHO, L. M., RODRIGUES, S., PEREIRA, A. P., & FEÁS, X. (2012). Portuguese bee pollen: palynological study, nutritional and microbiological evaluation. *International Journal of Food Science & Technology*, 47(2), 429-435.
- FAEGRI, K., & VAN DER PIJL, L. (2013). *Principles of pollination ecology*. Elsevier.
- FERREIRA JUNIOR, N. T., BLOCHTEIN, B., & MORAES, J. F. D. (2010). Seasonal flight and resource collection patterns of colonies of the stingless bee *Melipona bicolor schencki* Gribodo (Apidae, Meliponini) in an Araucaria forest area in southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54(4), 630-636.
- FEWELL, J. H., & WINSTON, M. L. (1992). Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(6), 387-393.
- FIGUEIREDO-MECCA, G., BEGO, L. R., & DO NASCIMENTO, F. S. (2013). Foraging behavior of *Scaptotrigona depilis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) and its relationship with temporal and abiotic factors. *Sociobiology*, 60(3), 267-282.
- FORCONE, A., ALOISI, P. V., RUPPEL, S., & MUÑOZ, M. (2011). Botanical composition and protein content of pollen collected by *Apis mellifera* L. in the north-west of Santa Cruz (Argentinean Patagonia). *Grana*, 50(1), 30-39.
- FRANKIE, G. W., HABER, W. A., OPLER, P. A., & BAWA, K. S. (1983). Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest. Characteristics and organization of the large bee pollination system in the Costa Rican dry forest., 411-447.
- FREE, J. B. (1963). The flower constancy of honeybees. *The Journal of Animal Ecology*, 119-131.
- FREIRE, K. R., LINS, A., DÓREA, M. C., SANTOS, F. A., CAMARA, C. A., & SILVA, T. (2012). Palynological origin, phenolic content, and antioxidant properties of honeybee-

collected pollen from Bahia, Brazil. *Molecules*, 17(2), 1652-1664.

FREITAS, B. M., & PAXTON, R. J. (1998). A comparison of two pollinators: the introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil. *Journal of Applied Ecology*, 35(1), 109-121.

GAGLIANONE, M. C. (2000). Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de cerrado. *Anais do IV Encontro sobre Abelhas*. Ribeirão Preto-SP, 246-252.

GARDANA, C., DEL BO, C., QUICAZÁN, M. C., CORREA, A. R., & SIMONETTI, P. (2018). Nutrients, phytochemicals and botanical origin of commercial bee pollen from different geographical areas. *Journal of Food Composition and Analysis*, 73, 29-38.

GIANNINI, K. M. (1997). Labor division in *Melipona compressipes fasciculata* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 26(1), 153-162.

GONÇALVES, R. B., & MELO, G. A. (2005). A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae s.l.) em uma área restrita de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná: diversidade, fenologia e fontes florais de alimento. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49(4), 557-571.

GOSTINSKI, L. F., OLIVEIRA, F. F., CONTRERA, F. A. L., & DE ALBUQUERQUE, P. M. C. (2018). Nicho trófico e partição de fontes polínicas por duas espécies de *Melipona* (HYMENOPTERA, APIDAE) na Amazônia Oriental. *Oecologia Australis*, 22(4) 449–462.

GOULSON, D. (2000). Are insects flower constant because they use search images to find flowers?. *Oikos*, 88(3), 547-552.

GOULSON, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 1-26.

GOULSON, D., LYE, G. C., & DARVILL, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 53, 191-208.

GRANT, V. (1950). The flower constancy of bees. *The Botanical Review*, 16(7), 379-398.

GROOT, A. P. (1953). Amino acid requirements for growth of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Experientia*, 8(5), 192-194.

GRÜTER, C., MOORE, H., FIRMIN, N., HELANTERÄ, H., & RATNIEKS, F. L. (2011). Flower constancy in honey bee workers (*Apis mellifera*) depends on ecologically realistic rewards. *Journal of Experimental Biology*, 214(8): 1397-1402.

HANLEY, M. E., FRANCO, M., PICHON, S., DARVILL, B., & GOULSON, D. (2008). Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants. *Functional Ecology*, 22(4), 592-598.

HÄUSSLER, J., SAHLIN, U., BAEY, C., SMITH, H. G., & CLOUGH, Y. (2017). Pollinator population size and pollination ecosystem service responses to enhancing floral and nesting resources. *Ecology and evolution*, 7(6), 1898-1908.

- HEARD, T. A. (1999). The role of stingless bees in crop pollination. *Annual review of entomology*, 44(1), 183-206.
- HEARD, T. A., & HENDRIKZ, J. K. (1993). Factors influencing flight activity of colonies of the stingless bee *Trigona carbonaria* (Hymenoptera, Apidae). *Australian Journal of Zoology*, 41(4), 343-353.
- HEIL, M. (2011). Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in plant science*, 16(4), 191-200.
- HEINRICH, B. (1983). Do bumblebees forage optimally, and does it matter?. *American Zoologist*, 23(2), 273-281.
- HEITHAUS, E. R. (1979a). Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. *Ecology*, 60(1), 190-202.
- HEITHAUS, E. R. (1979b). Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal neotropical habitats. *Oecologia*, 42(2), 179-194.
- HERBERT JR, E. W., & SHIMANUKI, H. (1978). Chemical composition and nutritive value of bee-collected and bee-stored pollen. *apidologie*, 9(1), 33-40.
- HILÁRIO, S.D., RIBEIRO, M.F., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. (2012) Can climate shape flight activity patterns of *Plebeia remota* Hymenoptera, Apidae)? *Iheringia Série Zoologia* 102(3), 269–276
- HUMAN, H., BRODSCHNEIDER, R., DIETEMANN, V., DIVELY, G., ELLIS, J. D., FORSGREN, E., ... & JENSEN, A. B. (2013). Miscellaneous standard methods for *Apis mellifera* research. *Journal of Apicultural Research*, 52(4), 1-53.
- HUMAN, H., & NICOLSON, S. W. (2006). Nutritional content of fresh, bee-collected and stored pollen of *Aloe greatheadii* var. *davyana* (Asphodelaceae). *Phytochemistry*, 67(14), 1486-1492.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L., RAMALHO, M., & KLEINERT-GIOVANNINI, A. (1993). Abelhas sociais e flores: análise polínica como método de estudo. *Flores e abelhas em São Paulo*, 2, 17-30.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L., & NUNES-SILVA, P. (2010). As abelhas, os serviços ecossistêmicos e o Código Florestal Brasileiro. *Biota Neotropica*, 10(4).
- INOUE, T., SALMAH, S., ABBAS, I., & YUSUF, E. (1985). Foraging behavior of individual workers and foraging dynamics of colonies of three Sumatran stingless bees. *Researches on Population Ecology*, 27(2), 373-392.
- JONES, G. D., & JONES, S. D. (2001). The uses of pollen and its implication for entomology. *Neotropical Entomology*, 30(3), 314-349.
- KALUZA B.F., WALLACE H., HEARD TA, KLEIN AM, LEONHARDT SD (2016) Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. *Ecology and Evolution* 6, 1304–1316
- KÄMPER, W., WERNER, P. K., HILPERT, A., WESTPHAL, C., BLÜTHGEN, N., ELTZ, T.,

- & LEONHARDT, S. D. (2016). How landscape, pollen intake and pollen quality affect colony growth in *Bombus terrestris*. *Landscape ecology*, 31(10), 2245-2258.
- KERR, W. E., ABSY, M. L., & SOUZA, A. C. M. (1986). Espécies nectaríferas e poliníferas utilizadas pela abelha *Melipona compressipes fasciculata* (Meliponinae, Apidae), no Maranhão. *Acta Amazonica*, 16, 145-156.
- KERR, W. E., CARVALHO, G. A., & NASCIMENTO, V. A. (1996). Abelha uruçú: biologia, manejo e conservação (Vol. 2). Fundação Acangaú.
- KERR, W. E., & SANTOS NETO, G. D. (1956). Contribuição para o Conhecimento da Bionomia dos Meliponini 5. Divisão de Trabalho entre as operarias de *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* Lep. *Insectes sociaux*, 3(3), 423-430.
- KEVAN, P. G., & BAKER, H. G. (1983). Insects as flower visitors and pollinators. *Annual review of entomology*, 28(1), 407-453.
- KLEIN, A. M., VAISSIERE, B. E., CANE, J. H., STEFFAN-DEWENTER, I., CUNNINGHAM, S. A., KREMEN, C., & TSCHARNTKE, T. (2006). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 274(1608), 303-313.
- KLEINERT, A. M., RAMALHO, M., CORTOPASSI-LAURINO, M., RIBEIRO, M. F., & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. (2009). Abelhas sociais (Bombini, Apini, Meliponini). In: Panizzi, A. R. & Parra, J. R. P. eds. *Bioecologia e nutrição de insetos-Base para o manejo integrado de pragas*, 373-426.
- KRAMER, J. A., & KRUPKE, R. A. (2012). Caracterização florística e ecológica da arborização de praças públicas do município de Guarapuava, PR. *Revista Árvore*, 36(4).
- KRELL, R. (1996). Value-added products from beekeeping (No. 124). Food & Agriculture Org..
- LINSLEY, E. (1958). The ecology of solitary bees. *Hilgardia*, 27(19), 543-599.
- LOKVAM, J., & BRADDOCK, J. F. (1999). Anti-bacterial function in the sexually dimorphic pollinator rewards of *Clusia grandiflora* (Clusiaceae). *Oecologia*, 119(4), 534-540.
- LORAM, A., WARREN, P. H., & GASTON, K. J. (2008). Urban domestic gardens (XIV): the characteristics of gardens in five cities. *Environmental Management*, 42(3), 361.
- MAIA-SILVA, C., HRNCIR, M., DA SILVA, C. I., & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. (2015). Survival strategies of stingless bees (*Melipona subnitida*) in an unpredictable environment, the Brazilian tropical dry forest. *Apidologie*, 46(5), 631-643.
- MAIA-SILVA, C., LIMÃO, A. A. C., HRNCIR, M., DA SILVA PEREIRA, J., & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. (2018). The contribution of palynological surveys to stingless bee conservation: A case study with *Melipona subnitida*. In *Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology* (pp. 89-101). Springer, Cham.
- MALAGODI-BRAGA, K.S. Estudo de agentes polinizadores em cultura de morango (*Fragaria x ananassa* Duchesne – Rosaceae). 2002. 104p. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo.

- MĂRGĂOAN, R., MĂRGHITAȘ, L. A., DEZMIREAN, D. S., BOBIȘ, O., & MIHAI, C. M. (2012). Physical-Chemical composition of fresh bee pollen from Transylvania. *Bulletin UASVM Animal Science and Biotechnologies*, 69(1-2), 351-355.
- MARQUES-SOUZA, A.C. (1999). Características de coleta de pólen de alguns meliponíneos da Amazônia Central. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas. 248p.
- MARQUES-SOUZA, A.C., MIRANDA, I. P. A., MOURA, C.O., RABELO, A., & BARBOSA, E.M. (2002). Características morológicas e bioquímicas do pólen coletado por cinco espécies de meliponíneos. *Acta Amazonica*, 32(2), 217-229.
- MARTINS, A. C. L., RÊGO, M. M. C., CARREIRA, L. M. M., & ALBUQUERQUE, P. M. C. (2011). Espectro polínico do mel de tiúba (*Melipona fasciculata* Smith, 1854, Hymenoptera, Apidae). *Acta Amazônica*, 41(2), 183-190.
- MARTINS, M.C.T., MORGANO, M.A., VICENTE, E., BAGGIO, S.R., RODRIGUEZ-AMAYA, D.B., (2011). Physicochemical composition of bee pollen from eleven Brazilian states. *J. Apic. Sci.* 55, 107–116.
- MATTEUCCI, S. D., & COLMA, A. (1982). Metodología para el estudio de la vegetación. Washington: The General Secretariat of the Organization of American States, 1982. 167p.
- MCINTYRE, N. E. (2000). Ecology of urban arthropods: a review and a call to action. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(4), 825-835.
- MENZEL, R., GREGGERS, U., & HAMMER, M. (1993). Functional organization of appetitive learning and memory in a generalist pollinator, the honey bee. In *Insect learning* (pp. 79-125). Springer, Boston, MA.
- MICHENER, C. D. (1974). The social behavior of the bees: a comparative study (Vol. 73, No. 87379). Harvard University Press.
- MICHENER, C.D. (2007). The bees of the world. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- MINCKLEY, R. L., & ROULSTON, T. H. (2006). Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*, 69-98.
- MORGADO, L. N., CARVALHO, C. F., SOUZA, B., & SANTANA, M. P. (2002). Fauna de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) nas flores de girassol *Helianthus annuus* L. Lavras-MG. *Ciência e Agrotecnologia*, 26(6), 1167-1177.
- MORO, M. F., CASTRO, A. S. F., & DE ARAÚJO, F. S. (2011). Composição florística e estrutura de um fragmento de vegetação savânica sobre os tabuleiros pré-litorâneos na zona urbana de Fortaleza, Ceará. *Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, 62(2).
- MORSE, Roger A.; CALDERONE, Nicholas W. (2000). The value of honey bees as pollinators of U.S. crops in 2000. *Bee Culture*, 132 (3), 1-15.
- NABHAN, G. P., & BUCHMANN, S. L. (1997). Services provided by pollinators. *Nature's*

Services: societal dependence on natural ecosystems, 133-150.

NEFF, J. L., & SIMPSON, B. B. (1981). Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54, 95-123.

NEILAND, M. R. M., & WILCOCK, C. C. (1998). Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany*, 85(12), 1657-1671.

NEPI, M., SOLIGO, C., NOCENTINI, D., ABATE, M., GUARNIERI, M., CAI, G., ... & PACINI, E. (2012). Amino acids and protein profile in floral nectar: much more than a simple reward. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 207(7), 475-481.

NICOLSON, S. W. (2007). Nectar consumers. In *Nectaries and nectar* (pp. 289-342). Springer, Dordrecht.

NICOLSON, S. W. (2011). Bee food: the chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two. *African Zoology*, 46(2), 197-204.

NICOLSON, S.W., HUMAN, H., 2013. Chemical composition of the ‘low quality’ pollen of sunflower (*Helianthus annuus* L., Asteraceae). *Apidologie* 44, 144–152.

NICOLSON S.W. & THORNBURG R.W. (2007) Nectar chemistry. In: Nicolson S.W., Nepi M., Pacini E. (eds) *Nectaries and Nectar*. Springer, Dordrecht

NOGUEIRA-FERREIRA, F. H., & AUGUSTO, S. C. (2007). Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eussociais em uma área de cerrado. *Bioscience Journal*, 23.

NOGUEIRA-NETO, P. (1970). A criação de abelhas indígenas sem ferrão; (Meliponínie). Editora Tecnapiis, São Paulo.

NYE, W. P., & MACKENSEN, O. (1965). Preliminary report on selection and breeding of honeybees for alfalfa pollen collection. *Journal of Apicultural Research*, 4(1), 43-48.

OLIVEIRA, D. D. J., RODRIGUES DOS SANTOS, D., ANDRADE, B. R., NASCIMENTO, A. S. D., OLIVEIRA DA SILVA, M., DA CRUZ MERCÊS, C., ... & CARVALHO, C. A. L. D. (2021). Botanical origin, microbiological quality and physicochemical composition of the *Melipona scutellaris* pot-pollen (“samburá”) from Bahia (Brazil) Region. *Journal of Apicultural Research*, 60(3), 457-469.

OLIVEIRA, F. L., PEDRAÇA DIAS, V. H., MARINHO DA COSTA, E., FILGUEIRA, M. A., & ESPÍNOLA SOBRINHO, J. (2012). Influência das variações climáticas na atividade de vôo das abelhas jandairas *Melipona subnitida* Ducke (Meliponinae). *Revista Ciência Agronômica*, 43(3), 598-603.

OSTER, G. F., & WILSON, E. O. (1979). *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press.

PAGE, R. E., ROBINSON, G. E., FONDRK, M. K., & NASR, M. E. (1995). Effects of worker genotypic diversity on honey bee colony development and behavior (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36(6), 387-396.

- PAGE JR, R. E., ERBER, J., & FONDRK, M. K. (1998). The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A*, 182(4), 489-500.
- PAGE JR, R. E., SCHEINER, R., ERBER, J., & AMDAM, G. V. (2006). The development and evolution of division of labor and foraging specialization in a social insect (*Apis mellifera* L.). *Current topics in developmental biology*, 74, 253-286.
- PEDRO, S. R. M., & DE CAMARGO, J. M. F. (2012). Stingless Bees from Venezuela. *Pot-Honey*, 73–86.doi:10.1007/978-1-4614-4960-7_4
- PERNAL, S. F., & CURRIE, R. W. (2002). Discrimination and preferences for pollen-based cues by foraging honeybees, *Apis mellifera* L. *Animal Behaviour*, 63(2), 369-390.
- PERCIVAL, M. S. (1961). Types of nectar in angiosperms. *New Phytologist*, 60(3), 235-281.
- PERUQUETTI, R.C. 2000. Function of fragrances collected by Euglossini males (Hymenoptera: Apidae). *Entomologia Generalis* 25:33-37.
- PINHEIRO, R., FRANCHIN, E., RIBEIRO, R. S., WOLFF, W., DA SILVA, A. C., & HIGUCHI, P. (2019). Arborização Urbana na Cidade de São José do Cerrito, SC: Diagnóstico e proposta para áreas de maior trânsito. *Revista da Sociedade Brasileira de Arborização Urbana*, 4(4), 63-78.
- POLATTO, L. P., CHAUD-NETTO, J., & ALVES-JUNIOR, V. V. (2014). Influence of abiotic factors and floral resource availability on daily foraging activity of bees. *Journal of insect behavior*, 27(5), 593-612.
- POTTS, S. G., BIESMEIJER, J. C., KREMEN, C., NEUMANN, P., SCHWEIGER, O., & KUNIN, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 345-353.
- PYKE, G. H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Annual review of ecology and systematics*, 15(1), 523-575.
- PYKE, G. H. (1991). What does it cost a plant to produce floral nectar?. *Nature*, 350(6313), 58-59.
- PLATEAU, F. A. J. (1901). Observations sur le phénomène de la constance chez quelques hyménoptères. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*. 4, 56-83.
- PROCTOR, M., YEO, P., & LACK, A. (1996). *The natural history of pollination*. HarperCollins Publishers.
- RAMALHO, M., GUIBU, L. S., GIANNINI, T. C., KLEINERT-GIOVANNINI, A., & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. (1991). Characterization of some southern Brazilian honey and bee plants through pollen analysis. *Journal of Apicultural Research*, 30(2), 81-86.
- RAMALHO, M., KLEINERT-GIOVANNINI, A., & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. (1990). Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigonini*) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. *Apidologie*, 21(5), 469-488.
- RAMALHO, M., & SILVA, M. (2002). Flora oleífera e sua guilda de abelhas em uma

comunidade de restinga tropical. *Sitientibus Série Ciências Biológicas*, 2(1/2), 34-43.

RECH, A. R., AGOSTINI, K., OLIVEIRA, P. E., & MACHADO, I. C. (Eds.). (2014). *Biologia da polinização*. Projecto Cultural.

RÊGO, M.M.C., ALBUQUERQUE, P. & VENTURIERI, G. (2008) Menos Locais para Ninhos - Degradação ambiental ameaça abelhas que vivem em árvores no cerrado. *Ciência Hoje*, 247, 50-51.

RIBEIRO, E. K. M. D., RÊGO, M. M. C., & MACHADO, I. C. S. (2008). Cargas polínicas de abelhas polinizadoras de *Byrsonima chrysophylla* Kunth.(Malpighiaceae): fidelidade e fontes alternativas de recursos florais. *Acta Botanica Brasilica*, 22(1), 165-71.

ROBINSON, G. E., & PAGE, R. E. (1989). Genetic determination of nectar foraging, pollen foraging, and nest-site scouting in honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(5), 317-323.

ROGALA, R., & SZYMAS, B. (2004). Nutritional value for bees of pollen substitute enriched with synthetic amino acids. Part II. Biological methods. *Journal of Apicultural Science*, 48(1), 29-36.

ROSELINO, A. C., SANTOS, S. B., HRNCIR, M., & BEGO, L. R. (2009). Differences between the quality of strawberries (*Fragaria x ananassa*) pollinated by the stingless bees *Scaptotrigona* aff. *depilis* and *Nannotrigona testaceicornis*. *Genetics and Molecular Research*, 8(2), 539-545.

ROSELINO, A. C., DOS SANTOS, S. A. B., & BEGO, L. R. (2010). Qualidade dos frutos de pimentão (*Capsicum annum* L.) a partir de flores polinizadas por abelhas sem ferrão (*Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier 1836 e *Melipona scutellaris* Latreille 1811) sob cultivo protegido. *Revista brasileira de Biociências*, 8(2).

ROUBIK, D. W. (1982). Seasonality in colony food storage, brood production and adult survivorship: studies of *Melipona* in tropical forest (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 789-800.

ROUBIK, D. W. (1989). *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press.

ROUBIK, D. W. (ED.). (1995). *Pollination of cultivated plants in the tropics* (No. 118). Food & Agriculture Org..

ROUBIK, D. W. (2006). Stingless bee nesting biology. *Apidologie*, 37(2), 124-143.

ROUBIK, D. W., & BUCHMANN, S. L. (1984). Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia*, 61(1), 1-10.

ROULSTON, T. H. & CANE, J. H. (2000). Pollen nutritional content and digestibility for animals. In *Pollen and pollination* (pp. 187-209). Springer, Vienna.

ROULSTON, T. A. H., & GOODELL, K. (2011). The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual review of entomology*, 56, 293-312.

- ROY, R., SCHMITT, A. J., THOMAS, J. B., & CARTER, C. J. (2017). Nectar biology: from molecules to ecosystems. *Plant Science*, 262, 148-164.
- SAKAGAMI, S.F. (1982). Stingless bees. In *Social Insects* (H.R. Hermann, ed.). Academic Press, New York, p.361-423.
- SCHEMSKE, D.W. & LANDE, R. (1984). Fragrance collection and territorial display by male orchid bees. *Animal Behavior* 32:935-937.
- SCHLINDWEIN, C., WITTMANN, D., MARTINS, C.F., HAMM, A., SIQUEIRA, J.A., SCHIFFLER, D. & MACHADO, I.C. (2005). Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Systematics and Evolution*, 250, 147-156.
- STOUT, J. C. (2000). Does size matter? Bumblebee behaviour and the pollination of *Cytisus scoparius* L.(Fabaceae). *Apidologie*, 31(1), 129-139.
- SERRA BONVEHI, J. & ESCOLÀ JORDÀ, R. (1997). Nutrient composition and microbiological quality of honeybee-collected pollen in Spain. *J. Agric. Food Chem.* 45, 725–732.
- SOMMEIJER, M. J. (1987). Age-polyethism in stingless bees and evidence of flexible individual ontogenetic sequences. *Chemistry and Biology of Social Insects*, 129-130.
- SOMERVILLE, D.C., NICOL, H.I. (2006). Crude protein and amino acid composition of honeybee-collected pollen pellets from south-east Australia and a note on laboratory disparity. *Aust. J. Exp. Agric.* 46, 141–149.
- SOUTHWICK, E. E. (1984). Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. *Ecology*, 65(6), 1775-1779.
- SILVA, C. I. D. (2009). Distribuição espaço-temporal de recursos florais utilizados por espécies de *Xylocopa* (Hymenoptera, Apidae) e interação com plantas do cerrado sentido restrito no triângulo mineiro.
- DA SILVA, G. R., DA NATIVIDADE, T. B., CAMARA, C. A., DA SILVA, E. M. S., DOS SANTOS, F. D. A. R., & SILVA, T. M. S. (2014). Identification of sugar, amino acids and minerals from the pollen of Jandaíra stingless bees (*Melipona subnitida*). *Food and Nutrition Sciences*, 5(11), 1015.
- SILVA, T. M. S., CAMARA, C. A., DA SILVA LINS, A. C., BARBOSA-FILHO, J. M., DA SILVA, E. M. S., FREITAS, B. M., & DOS SANTOS, F. D. A. R. (2006). Chemical composition and free radical scavenging activity of pollen loads from stingless bee *Melipona subnitida* Ducke. *Journal of food composition and analysis*, 19(6-7), 507-511.
- SILVA, T. M. S., CAMARA, C. A., LINS, A., AGRA, M. D. F., SILVA, E., REIS, I. T., & FREITAS, B. M. (2009). Chemical composition, botanical evaluation and screening of radical scavenging activity of collected pollen by the stingless bees *Melipona rufiventris* (Uruçu-amarela). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 81(2), 173-178.
- SILVEIRA, F.A., MELO, G.A.R. & ALMEIDA, E.A.B. (2002). Abelhas brasileiras: sistemática e identificação. Belo Horizonte: Fundação Araucária.

- SIMPSON, B. B., & NEFF, J. L. (1981). Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 301-322.
- SLAA E.J., WASSENBERG J., BIESMEIJER J.C. (2003a) The use of field-based social information in eusocial foragers: local enhancement among nestmates and heterospecifics in stingless bees, *Ecol. Entomol.* 28, 369–379.
- SLAA E.J., TACK A.J.M., SOMMEIJER M.J. (2003b) The effect of intrinsic and extrinsic factors on flower constancy in stingless bees, *Apidologie* 34, 457–468.
- SOLBERG, Y., & REMEDIOS, G. (1980). Chemical composition of pure and bee-collected pollen. *Meldinger fra Norges Landbrukshøgskole*, 59(18), 2-12.
- SOMME L ET AL (2016) Food in a row: urban trees offer valuable floral resources to pollinating insects. *Urban Ecosyst* 19,1–13
- SOMMEIJER, M. J., DE ROOY, G. A., PUNT, W., & DE BRUIJN, L. L. M. (1983). A comparative study of foraging behavior and pollen resources of various stingless bees (Hym., Meliponinae) and honeybees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies. *Apidologie*, 14(3), 205-224.
- SOMMEIJER, M. J. (1984). Distribution of labour among workers of *Melipona favosa* F.: age-polyethism and worker oviposition. *Insectes Sociaux*, 31(2), 171-184.
- STERN, D. L. (1991). Male territoriality and alternative male behaviors in the euglossine bee, *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 421-437.
- STANDIFER, L. N. (1966). Fatty acids in dandelion pollen gathered by honey bees, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 59(5), 1005-1008.
- STANLEY, R. G., & LINSKENS, H. F. (1974). *Biology Biochemistry Management*. Berlin: Heidelberg.
- SZCZÊSNA, T. (2006). Protein content and amino acid composition of bee-collected pollen from selected botanical origins. *Journal of Apicultural Science*, 50(2), 81-90.
- TASEI, J.N., AUPINEL, P. (2008). Nutritive value of 15 single pollens and pollen mixes tested on larvae produced by bumblebee workers (*Bombus terrestris*, Hymenoptera: Apidae). *Apidologie* 39, 397–409.
- THOMSON, J. D. (1986). Pollen transport and deposition by bumble bees in *Erythronium*: influences of floral nectar and bee grooming. *The Journal of Ecology*, 329-341.
- TODD, F. E., & BRETHERICK, O. (1942). The composition of pollens. *Journal of Economic Entomology*, 35(3), 312-317.
- TROIAN, L. C., KÄFFER, M. I., MÜLLER, S. C., TROIAN, V. R., GUERRA, J., BORGES, M. G., ... & FORNECK, E. D. (2011). Florística e padrões estruturais de um fragmento florestal urbano, região metropolitana de Porto Alegre, RS, Brasil. *Iheringia. Série Botânica.*, 66(1), 5-16.

- VOLLET-NETO, A., MAIA-SILVA, C., MENEZES, C., & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. (2017). Newly emerged workers of the stingless bee *Scaptotrigona aff. depilis* prefer stored pollen to fresh pollen. *Apidologie*, 48(2), 204-210.
- VIEIRA, G. D. C., MARCHINI, L. C., SOUZA, B. D. A., & MORETI, A. D. C. (2008). Fontes florais usadas por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em área de cerrado no Município de Cassilândia, Mato Grosso do Sul, Brasil. Embrapa Meio-Norte-Artigo em periódico indexado (ALICE).
- VIT, P., PEDRO, S. R., & ROUBIK, D. W. (Eds.). (2018). Pot-Pollen in Stingless Bee Melittology. Cham, CH: Springer.
- VOGEL, S. T. E. F. A. N. (1990). History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55, 130-142.
- WASER, N. M. (1983). The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. *Pollination biology*, 1, 241-285.
- WILSON, E. O. (1971). *The insect societies*. Harvard University Press, 1971)
- WILLE, A., & MICHENER, C. D. (1973). The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae). *Revista de biologia tropical*, 21, 1 – 279.
- WILLIAMS, N. H., & WHITTEN, W. M. (1983). Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *The Biological Bulletin*, 164(3), 355-395.
- WILLMER P (2011). *Pollination and Floral Ecology* Princeton University Press, Woodstock, UK.
- WITTMANN, D. & SCHLINDWEIN, C. (1995). Melittophilus Plants, their pollen and flower visiting bees in Southern Brazil. 1. Loasaceae. *Biociências*, 3, 19-34.
- WYKES, G. R. (1952). An investigation of the sugars present in the nectar of flowers of various species. *New Phytologist*, 51(2), 210-215.
- WHITE, D., CRIBB, B. W., & HEARD, T. A. (2001). Flower constancy of the stingless bee *Trigona carbonaria* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Australian Journal of Entomology*, 40(1), 61-64.
- WILLE, A., & MICHENER, C. D. (1973). The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae). *Revista de biologia tropical*. *Revista de Biología Tropical* 21:1-279.
- ZANETTE, L. R. S., MARTINS, R. P., & RIBEIRO, S. P. (2005). Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. *Landscape and Urban Planning*, 71(2-4), 105-121.
- ZUCCHI, R., DE OLIVEIRA, B. L., & CAMARGO, J. M. (1969). Notas bionômicas sobre *Euglossa (Glossura) intersecta* Latreille 1838 e descrição de suas larvas e pupa (Euglossini, Apidae). *Boletim da Universidade Federal do Paraná*, 3, 203-224.

ANEXOS

Journal of Apicultural Research

Publish
with us

[Submit an
article](#) ▼

[About this
journal](#) ▼

Explore

[Browse all articles
& issues](#) ▼



[Latest
issue](#)

Subscribe

[Alerts & RSS
feed](#) ▼

[+ Purchase a
subscription](#)

Ready to submit?

Start a new manuscript submission or continue a submission in progress

[Go to submission site](#) 

Submission information

[▶ Instructions for authors](#)

[▶ Editorial policies](#) 

Editing services

[▶ Editing services site](#) 

About this journal

[▶ Journal metrics](#)

[▶ Aims & scope](#)

[▶ Journal information](#)

[▶ Society information](#)

[▶ Editorial board](#)

[▶ News & call for papers](#)

[▶ Advertising information](#)

Instructions for authors

Thank you for choosing to submit your paper to us. These instructions will ensure we have everything required so your paper can move through peer review, production and publication smoothly. Please take the time to read and follow them as closely as possible, as doing so will ensure your paper matches the journal's requirements.

AUTHOR SERVICES

Supporting Taylor & Francis authors

For general guidance on every stage of the publication process, please visit our [Author Services website](#).

EDITING SERVICES

Supporting Taylor & Francis authors

For editing support, including translation and language polishing, explore our [Editing Services website](#)

This title utilises format-free submission. Authors may submit their paper in any scholarly format or layout. References can be in any style or format, so long as a consistent scholarly citation format is applied. For more detail see [the format-free submission section below](#).

Contents List

- [About the journal](#)
- [Open access](#)
- [Peer review](#)
- [Preparing your paper](#)
 - [Word limits and Structure](#)
 - [Format-Free Submissions](#)
 - [Checklist](#)
- [Using third-party material in your paper](#)
- [Submitting your paper](#)
- [Publication Charges](#)
- [Data Sharing Policy](#)
- [Copyright options](#)
- [Complying with funding agencies](#)
- [My Authored Works](#)

About the journal

Journal of Apicultural Research is an international peer reviewed journal that publishes high-quality, original research. Please see the journal's [Aims & Scope](#) for information about its focus.

The journal welcomes the submission of three types of articles:

Original Research Articles. These describe original scientific research on the topics specified in the Aims and Scope section. Theoretical papers are also published. Articles on melissopalynology, bee diversity, or bee hive products must be hypothesis driven rather than descriptive, or cover one or more significantly large geographical regions and sample sizes. Experimental studies need to include a sufficient number of samples for drawing appropriate conclusions, and all experiments need proper repeatability and have undergone the appropriate statistical analysis.

Notes and Comments. These describe techniques or original research that is too narrow in scope to justify a longer article, or report information and observation for which replication is not possible or additional data cannot be easily obtained. Preliminary analyses can be considered if their impact is novel and/or of special scientific interest. Opinions or constructive criticisms of research articles that have appeared in this journal or elsewhere are also published.

Review Articles. These are authoritative reviews of a clearly delimited topic in bee biology or the economics, technology, sociology or history of beekeeping. The breadth of coverage and inclusion of references should be complete enough to provide a practising scholar with sufficient background knowledge to begin working in that field. Review articles refer to published literature that is evaluated by the authors and discussed in a global context. The motivation for the review must be clear, and it must clearly state what new insights are gained from it.

Please note that the *Journal of Apicultural Research* uses CrossCheck™ software to screen papers for unoriginal material. By submitting your paper you are agreeing to any necessary originality checks your paper may have to undergo during the peer review and production processes.

Open access

You have the option to publish open access in this journal via our Open Select publishing program. Publishing open access means that your article will be free to access online immediately on publication, increasing the visibility, readership and impact of your research. Articles published Open Select with Taylor & Francis typically receive 95% more citations* and over 7 times as many downloads** compared to those that are not published Open Select.

Your research funder or your institution may require you to publish your article open access. Visit our [Author Services](#) website to find out more about open access policies and how you can comply with these.

You will be asked to pay an article publishing charge (APC) to make your article open access and this cost can often be covered by your institution or funder. Use our [APC finder](#) to view the APC for this journal.

Please visit our [Author Services website](#) if you would like more information about our Open Select Program.

*Citations received up to 9th June 2021 for articles published in 2016-2020 in journals listed in Web of Science®. Data obtained on 9th June 2021, from Digital Science's Dimensions platform, available at <https://app.dimensions.ai>

**Usage in 2018-2020 for articles published in 2016-2020.

Peer review

Taylor & Francis is committed to peer-review integrity and upholding the highest standards of review. Once your paper has been assessed for suitability by the editor, it will then be single blind peer-reviewed by independent, anonymous expert referees. Find out more about [what to expect during peer review](#) and read our guidance on [publishing ethics](#).

Authors are invited to suggest reviewers in the cover letter with the submission. It is also possible to oppose reviewers with a justified reason (i.e., conflict of interest).

Preparing your paper

Word limits and Structure

Please include a word count for your paper.

A typical **Original Research Article** for this journal should be no more than 9000 words; this limit includes tables, references and figure captions. Manuscripts should be compiled in the following order: Abstract, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, and Conclusions (optional). The maximum number of display items, including figures and tables, is four.

A typical **Review Article** for this journal should be no more than 12000 words; this limit includes tables, references and figure captions. Review articles can have different headings and subheadings, but need to follow a logical structure. The maximum number of display items, including figures and tables, is four.

Papers intended to be submitted as **Notes and Comments** should not exceed 1500 words including references and should contain no more than two display items (two figures, two tables, or one of each). Authors can submit additional tables and figures as Supplementary online material. Notes and Comments should also include a short summary. They should *not* have the subheadings of Introduction, Materials and Methods, etc.

Format-Free Submission

Authors may submit their paper in any scholarly format or layout. Manuscripts may be supplied as single or multiple files. These can be Word, rich text format (rtf), open document format (odt), or PDF files. Figures and tables can be placed within the text or submitted as separate documents. Figures should be of sufficient resolution to enable refereeing. To prepare your paper, please follow these additional guidelines:

- There are no strict formatting requirements, but all manuscripts must contain the essential elements needed to evaluate a manuscript (see checklist below). Further details may be requested upon acceptance.
- It is necessary use continuous line numbering when preparing your submission to facilitate the review process.
- References can be in any style or format, so long as a consistent scholarly citation format is applied. Author name(s), journal or book title, article or chapter title, year of publication, volume and issue (where appropriate) and page numbers are essential. All bibliographic entries must contain a corresponding in-text citation. The addition of DOI (Digital Object Identifier) numbers is recommended but not essential.
- The journal reference style will be applied to the paper post-acceptance by Taylor & Francis.
- Spelling can be US or UK English so long as usage is consistent. The quality of the English language is the authors' responsibility.
- Note that, regardless of the file format of the original submission, an editable version of the article must be supplied at the revision stage.

Checklist: what to include

1. **Title.** The title should have no more than 150 characters. Species Latin names should be used without authority. The authority needs to appear only once in the article, with the first mention of the taxon in the main text.
2. **Author details.** Please ensure all listed authors meet the [Taylor & Francis authorship criteria](#). All authors of a manuscript should include their full name and affiliation on the cover page of the manuscript. Where available, please also include [ORCiDs](#) and social media handles (Facebook, Twitter or LinkedIn). One author will need to be identified as the corresponding author, with their email address normally displayed in the article PDF (depending on the journal) and the online article. Authors' affiliations are the affiliations where the research was conducted. If any of the named co-authors moves affiliation during the peer-review process, the new affiliation can be given as a footnote. Please note that no changes to affiliation can be made after your paper is accepted. [Read more on authorship](#).
3. **Data availability statement.** If there is a data set associated with the paper, please provide information about where the data supporting the results or analyses presented in the paper can be found. Where applicable, this should include the hyperlink, DOI or other persistent identifier associated with the data set(s). Data [templates](#) are also available to support authors.

4. **Data deposition.** If you choose to share or make the data underlying the study open, please deposit your data in a [recognized data repository](#) prior to or at the time of submission. DNA and RNA Sequences *must* be submitted to GenBank, ENA or NCBI prior to publication. You will be asked to provide the DOI, pre-reserved DOI, or other persistent identifier for the data set.
5. A non-structured **abstract** of no more than 250 words. Notes and Comments should also include a short summary. Read tips on [writing your abstract](#).
6. **Graphical abstract** (optional). This is an image to give readers a clear idea of the content of your article. It is published online only. It should be a maximum width of 525 pixels. If your image is narrower than 525 pixels, please place it on a white background 525 pixels wide to ensure the dimensions are maintained. Save the graphical abstract as a .jpg, .png, or .gif. Please do not embed it in the manuscript file but save it as a separate file, labelled GraphicalAbstract1.
7. You can opt to include a **video abstract** with your article. [Find out how these can help your work reach a wider audience, and what to think about when filming](#).
8. **5-8 keywords.** Read [making your article more discoverable](#), including information on choosing a title and search engine optimization.
9. **Funding details.** Please supply all details required by your funding and grant-awarding bodies as follows:
For single agency grants: This work was supported by the[Funding Agency] under Grant [number xxxx].
For multiple agency grants: This work was supported by the [funding Agency 1]; under Grant [number xxxx]; [Funding Agency 2] under Grant [number xxxx]; and [Funding Agency 3] under Grant [number xxxx].
10. **Disclosure statement.** This is to acknowledge any financial or non-financial interest that has arisen from the direct applications of your research. If there are no relevant competing interests to declare please state this within the article, for example: *The authors report there are no competing interests to declare*. [Further guidance on what is a conflict of interest and how to disclose it](#).
11. **Supplemental online material.** Supplemental material can be a video, dataset, fileset, sound file or anything which supports (and is pertinent to) your paper. Please submit supplementary figures or tables separately from the main text. We publish supplemental material online via Figshare. Find out more about [supplemental material and how to submit it with your article](#).
12. **Figures.** Figures should be high quality (1200 dpi for line art, 600 dpi for grayscale and 300 dpi for colour, at the correct size). Size the figures to fit in one or two columns widths, removing any unnecessary elements and white spaces. Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size. All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide. Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files. Fonts in figures must be serif-free (e.g. Arial, Calibri). Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt). Avoid effects such as shading, bevel etc. Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts including

results of statistical analysis. Do not include titles or captions within your illustrations. Maps and photographs must use scale bars. Figures should be supplied in one of our preferred file formats: EPS, PS, JPEG, GIF, or Microsoft Word (DOC or DOCX). The maximum number of display items, including figures and tables, is four. Additional figures can be submitted as supplementary material. For information relating to other file types, please consult our document on [Submission of Electronic Work](#).

13. **Tables.** Tables should present new information rather than duplicating what is in the text. Readers should be able to interpret the table without reference to the text. Use sensible rounding to improve readability of tables, e.g. 10.2% instead of 10.195%, $p < 0.001$ instead of $p = 0.0000453$. Please supply editable files. Whenever possible, avoid extra larger tables. The maximum number of display items, including figures and tables, is four. Additional tables can be submitted as supplementary material.
14. **Equations.** If you are submitting your manuscript as a Word document, please ensure that equations are editable. More information about [mathematical symbols and equations](#).
15. **Units and numbers.** Please use [SI units](#) (non-italicized). Decimals are separated by points. Use sensible rounding, e.g. 10.2% instead of 10.195%, $p < 0.001$ instead of $p = 0.0000453$.
16. **Specific spellings.** All terms relating to bees are to be written as two words, such as "honey bee", "Queen bee", "bumble bee", "stingless bee", etc. The species Latin name "*Varroa destructor*" should be used or mentioned upon first appearance in the title, abstract and main text, after which the commonly accepted single word "Varroa" (non italics) can be used if preferred by the authors.
17. **Nomenclature.** In the abstract and at first mention in the main text, include complete scientific names (genus, species, authority). Following first mentions, generic names should be abbreviated to the initial, except when confusion could arise by reference to genera with the same initial.
18. If your manuscript is a resubmission, please indicate the previous submission number in the cover letter.

Using third-party material in your paper

You must obtain the necessary permission to reuse third-party material in your article. The use of short extracts of text and some other types of material is usually permitted, on a limited basis, for the purposes of criticism and review without securing formal permission. If you wish to include any material in your paper for which you do not hold copyright, and which is not covered by this informal agreement, you will need to obtain written permission from the copyright owner prior to submission. More information on [requesting permission to reproduce work\(s\) under copyright](#).

Submitting your paper

This journal uses Taylor & Francis' [Submission Portal](#) to manage the submission process. The Submission Portal allows you to see your submissions across Taylor & Francis' journal portfolio in one place. To submit your manuscript please click [here](#).

On acceptance, we recommend that you keep a copy of your Accepted Manuscript. Find out more about [sharing your work](#).

Publication Charges

There are no submission fees, publication fees or page charges for this journal.

Data Sharing Policy

This journal applies the [Taylor & Francis basic data sharing policy](#). Authors are encouraged to share or make open the data supporting the results or analyses presented in their paper where this does not violate the protection of human subjects or other valid privacy or security concerns. Authors are encouraged to deposit the dataset(s) in a recognized data repository that can mint a persistent digital identifier, preferably a digital object identifier (DOI) and recognizes a long-term preservation plan. If you are uncertain about where to deposit your data, please see [this information](#) regarding repositories. Authors are further encouraged to cite any data sets referenced in the article and provide a [Data Availability Statement](#).

At the point of submission, you will be asked if there is a data set associated with the paper. If you reply yes, you will be asked to provide the DOI, pre-registered DOI, hyperlink, or other persistent identifier associated with the data set(s). If you have selected to provide a pre-registered DOI, please be prepared to share the reviewer URL associated with your data deposit, upon request by reviewers.

Where one or multiple data sets are associated with a manuscript, these are not formally peer reviewed as a part of the journal submission process. It is the author's responsibility to ensure the soundness of data. Any errors in the data rest solely with the producers of the data set(s).

Copyright options

Copyright allows you to protect your original material, and stop others from using your work without your permission. Taylor & Francis offers a number of different license and reuse options, including Creative Commons licenses when publishing open access. [Read more on publishing agreements](#).

Complying with funding agencies

We will deposit all National Institutes of Health or Wellcome Trust-funded papers into PubMedCentral on behalf of authors, meeting the requirements of their respective open access (OA) policies. If this applies to you, please tell our production team when you receive your article proofs, so we can do this for you. Check funders' OA policy mandates [here](#). Find out more about [sharing your work](#).

My Authored Works

On publication, you will be able to view, download and check your article's metrics (downloads, citations and Altmetric data) via [My Authored Works](#) on Taylor & Francis Online. This is where you can access every article you have published with us, as well as your [free eprints link](#), so you can quickly and easily share your work with friends and colleagues.

We are committed to promoting and increasing the visibility of your article. Here are some tips and ideas on how you can work with us to [promote your research](#).

To order a copy of the issue containing your article, please contact our Customer Services team at OrderSupport@TandF.co.uk.

Queries

Should you have any queries, please visit our [Author Services website](#) or contact us [here](#).

Updated 9 February 2022





Information for

Authors

R&D professionals

Editors

Librarians

Societies

Opportunities

Reprints and e-prints

Advertising solutions

Accelerated publication

Corporate access solutions

Open access

Overview

Open journals

Open Select

Dove Medical Press

F1000Research

Help and information

Help and contact

Newsroom

All journals

Books

Keep up to date

Register to receive personalised research and resources by email



Sign me up



Copyright © 2022 Informa UK Limited Privacy policy Cookies Terms & conditions

Accessibility

Registered in England & Wales No. 3099067
5 Howick Place | London | SW1P 1WG

Instructions to authors

Submission of a paper implies that it reports original unpublished work, that it has not been accepted and is not under consideration for publication elsewhere. All authors must have read and approved the manuscript.

TYPES OF ARTICLES

The journal *Apidologie* publishes original articles, review articles, scientific notes, proceedings of scientific meetings, and extensive bibliographies in English. Original and review articles have an abstract in English and a general summary in German.

Submission of a paper implies that it reports original unpublished work, that it has not been accepted and is not under consideration for publication elsewhere. All authors must have read and approved the manuscript.

A - Original articles: they should be no longer than ten pages as a rule, i.e. about 30 000 characters (spaces excluded), including tables and figures (see template for more information).

B - Review articles: Their length is limited to about 60 000 characters, spaces excluded. See template for more information but the usual division into 'materials and methods, results and discussion' may be replaced by a more adapted structure.

C - Proceedings of scientific meetings: Summaries of communications are limited to 1 700 characters, spaces excluded. They have no chapters, bibliographic references, tables nor acknowledgments and are published by prior arrangement with the Editorial Board.

D - Scientific notes: *Apidologie* publishes brief notes to report information and observation of preliminary nature 1) for which additional data cannot be easily obtained or 2) which have an exceptional scientific interest. The length of such notes will be strictly restricted to two pages (about 5 500 characters, spaces excluded) and publication will depend on the availability of space in the journal and general interest to readers of *Apidologie*. This form is intended to augment scientific communication and is by no means for articles that are not of sufficient rigor to be published as full papers. All submissions must

include 'scientific note' in the title. Only the title is translated into French and German.

E- Extensive bibliographies: A two-page synopsis or introduction is published in the printed version, the bibliography itself being available online only. Before preparation and submission of such bibliographies, authors are advised to contact the Editorial office. References are published in HTML format in addition to PDF format.

SUBMISSION OF MANUSCRIPTS

Manuscripts should be submitted via the Manuscript Management System (MMS) at: <https://mms-inra.edpsciences.org/is/apido/>. Please follow the instructions displayed on the screen after accessing the website. To register your submission, you need to enter your author identifier (ID). This is a unique and confidential number that is attributed to you upon your first submission to *Apidologie*. If you publish regularly with us, please note your author ID for future reference.

Manuscripts should comply with the Instructions (http://www.apidologie.org/doc_journal/instructions/apido_instructions.pdf) and be submitted as a unique PDF file containing text, references, tables and figures (RTF or Word files can be also accepted if need be). The file should be labelled with the corresponding author's name, for example: Martin-2007-apido.pdf.

The manuscript should be typed in Times (12) double-spaced with margins of 3 cm at top, bottom and sides for editor's markings. Lines and pages should be numbered. Use italics only for latin names of organisms. The Editorial board requests that authors whose native language is not English have their manuscripts checked by an English-speaking colleague prior to submission. The Editorial Board maintains the option of returning, before evaluation, manuscripts which do not meet the instructions and/or acceptable standards of English.

Upon acceptance, the format required for text and tables is RTF or Word and for figures TIFF or EPS.

Upload it through MMS at <https://mms-inra.edpsciences.org/is/apido/>.

PEER REVIEW PROCESS

All manuscripts are examined initially by *Apidologie* scientific editors for their appropriateness to the journal. Those which do not match the scope of *Apidologie* or are of insufficient general interest are sent back promptly to their authors. Other manuscripts are sent to a minimum of two experts chosen by the handling editor. Reviewers are invited to present their comments and/or suggestions within 4 weeks after reception of the manuscript. Reviewers' comments are sent to the authors without their names to remain anonymous. Final acceptance is a decision of the handling editor and is based on the reviewers' reports and the editorial board advice.

In case of revision, the authors must indicate in which ways the comments and suggestions were taken into account or why they were not taken into account. The corrected version should be returned to the handling editor within 3 months after the decision has been made. After this delay, it will be considered as a new manuscript. Depending on the handling editor's decision, revised manuscripts may be sent out to reviewers a second time.

ELECTRONIC-ONLY MATERIAL

Electronic-only material is designed to provide supplementary information that is either too voluminous for printing or that is designed specifically for the Web, such as illustration in colour. Electronic-only material may include but is not restricted to: (Large) tables; Appendices; Programmes; Images; Videos. This option should be used whenever possible to reduce the length of the printed papers. Electronic-only material must be submitted together with the body of the manuscript for evaluation. For more information on the submission of this material (file requirements, etc.), please contact the production office at: anglezio@edpsciences.org.

OPEN ACCESS OPTION

To favour a broad and easy access to all published scientific information, *Apidologie* and its publisher EDP Sciences uses a service called **Open Access Option (OAO)**. It offers the possibility for authors to make their papers freely available to all interested readers (subscribers or non subscribers) as soon as the articles are published online. Otherwise, the policy of the journal is to have all articles made freely accessible 18 months after the print date. Authors who are interested in OAO should fill out the form that is sent with the proofs and return it with the corrected proofs. Authors (or their institution) should make a contribution, Price (550 € in 2008) covers only a fraction of the editing costs.

PROOFS AND REPRINTS

Proofs will be sent by electronic mail to the author for correspondence indicated on the title page. They should be carefully corrected and returned to the publisher within 48 h of reception. If this period is exceeded, the galleys will be proofed only by the editorial staff of the publishing house and printed without the authors' corrections. Should substantial changes in the original manuscript be requested (other than typographical errors), they will be made at the author's expense. The PDF file is provided free of charge to the corresponding author. An order form for reprints – and, if required, for the publication of colour figures – will accompany the proofs.

COPYRIGHT

The author returns the signed transfer of copyright and publishing agreement form with the corrected proofs.. Authors are allowed to make their articles available on personal sites, or their institution's website and Open Archive Initiative sites, provided the source of the published article is cited and the ownership of the copyright clearly mentioned. These sites must be non-profit sites. Reprint and post-print may be used (with the publisher's PDF).

Authors are requested to create a link to the published article in the publisher's internet service.

The link must be accompanied by the following text "The original publication is available at <http://www.apidologie.org/>."

Requests for reproduction should be sent to the publisher:

EDP Sciences

17, avenue du Hoggar

P.A. de Courtaboeuf, BP 112

91944 Les Ulis Cedex A (France)

edps@edpsciences.org

TEMPLATE FOR APIDOLOGIE

The manuscript should be typed in Times 12 double-spaced with margins of at least 3 cm at the top, bottom and sides for editor's markings. Lines and pages should be numbered.

Title

Authors: Forenames (in full) and SURNAMES of each author*

Address of all authors

Email of all authors

*Corresponding author: *this author being identified by an asterisk*: detailed postal address, phone and fax numbers

Short Title: *no more than 45 characters, including spaces.*

The manuscript should be arranged as follows: title page, abstract and keywords, introduction, materials and methods, results, discussion, acknowledgments, general summary (to be translated into German), references, figure captions, tables, figures. Tables and figures, with their captions, should not appear in the text, but be placed together on separate sheets at the end of the manuscript. Abbreviations should be punctuated. Uppercase letters should be accented, small capital should not be used.

Abstract

The abstract (no more than 850 characters, spaces excluded) should be in a form suitable for abstracting services. It should contain no paragraphs, footnotes, references, cross-references to figures and tables and undefined abbreviations.

Keywords

Up to five keywords should be supplied, they may be taken from the title, abstract or text. The plural form and uppercase letters should be avoided. Keywords should be written in bold lowercase letters, separated by slashes.

1. Introduction

Section headings should be numbered following the international numbering system (1., 1.1., 1.1.1., etc.).

1. **Materials and Methods**
2. **Results**
3. **Discussion**

Acknowledgements

General summary (for translation into German)

This summary (10% of the length of the article, excluding abstract and references, but not to exceed 2500 characters, spaces excluded) is intended for a general audience and should be written in non-technical language. It should mention the aim of the study, place it in the scientific context, provide brief information about methods and sufficient information on results (with reference to the tables and figures), and lastly the discussion and conclusion. It should be written in English and will be translated into German by the editorial office.

References

In the text, refer to author(s) name(s) and year of publication. When there are more than two authors, give the first author's name followed by et al. References cited together in the text should be arranged chronologically. Ex.: (Smith, 1979, 1980; Anderson and Smith, 1982a; Anderson et al., 1985).

In the reference list, the references should appear in alphabetical order. If there is more than one author, the order is as follows: publications of a single author in chronological order; publications of the same author with one co-author in chronological order; publications of the author with more than one co-author in chronological order.

Proceedings of articles submitted for publication, unpublished data, personal communications should not appear in the reference list but should be cited in the text as "unpubl. data". All entries in the reference list must correspond to references in the text and vice versa.

The titles of journals should be abbreviated according to the rules of Biosciences Information Service (Biosis) or those of the Liste d'abréviations de mots des titres de publications en série (conforming to ISO 4, Centre international de ISSN, Paris). Words for which no abbreviation is given should be written in full. Examples are given below of the

layout and punctuation to be used in the references:

Article:

Anderson D.L., Trueman J.W.H. (2000) *Varroa jacobsoni* (Acari: Varroidae) is more than one species, Exp. Appl. Acarol. 24, 165–189.

Book:

Ruttner F. (1988) Biogeography and taxonomy of honeybees, Springer Verlag, Berlin.

Chapter in a book:

Southwick E.E. (1993) Biology and social physiology of the honey bee, in: Graham J.M. (Ed.), The hive and the honey bee, Dadant and Sons, Hamilton, Illinois, pp. 171–196.

Electronic material:

Bogdanov S. (1999) Water content: comparison of refractometric methods with the Karl Fisher method, Annu. Meet. Int. Honey Comm. Dijon, [online] [http://www.apis.](http://www.apis.admin.ch/host/honey/minutes.htm)

[admin.ch/host/honey/minutes.htm](http://www.apis.admin.ch/host/honey/minutes.htm) (accessed on 16 August 2004).

For all other kinds of documents, please contact the managing editor (apidologie@sophia.inra.fr).

Figures and Tables

Illustrations should be numbered in Arabic numerals for figures and Roman numerals for tables, and should be referred to in the text by their number: Fig. 1, Tab. I. Lettering (symbols, numbers, etc., preferably in Arial font,) should not differ from figure to figure and should be of sufficient size to remain legible after reduction (letters 1–2 mm high after reduction to either one (6.5 cm) or two column (13.5 cm) format). Figures should be presented in the form of drawings on drawing or tracing paper or as sharp glossy prints. Half-tones should contain good contrast and should be originals (i.e.

not already reproduced); line drawings should have a white background. Photographs should be presented in the form of plates to be reproduced without reduction (maximum size 13.5 x 20 cm). The lettering should not be placed any closer to the edges than 1 cm. The figure captions should be explicit so that the illustrations are comprehensible without reference to the text.

In the paper version of the journal, figures are in black and white (for colour, authors should make a contribution, prices on request), but they appear in colour in the electronic version. Tables should not exceed 84 characters per line (140 if in landscape format). The title of each table should be written above the corresponding table. Figures and tables published elsewhere cannot be accepted without the prior consent of the publisher and the author(s).