

DIETAS PROTÉICAS PARA ABELHAS SEM FERRÃO

Ayrton Vollet-Neto^{1}; Camila Maia-Silva¹; Cristiano Menezes¹; Giorgio Cristino Venturieri²; David De Jong³ e Vera Lucia Imperatriz-Fonseca^{1,4}*

*1- Departamento de Biologia, FFCLRP/USP; 2- Embrapa Amazônia Oriental; 3- Departamento de Genética, FMRP/USP; 4- Instituto de Biociências, Departamento de Ecologia, USP. *e-mail: ayrtonvollet@gmail.com*

Introdução

O crescimento das atividades agropecuárias e a redução de áreas naturais representam grande ameaça à biodiversidade do planeta. A diminuição das fontes de alimento, eliminação dos locais de nidificação, envenenamento por pesticidas, além de outros fatores, têm provocado redução considerável nas populações de abelhas (Biesmeijer *et al.*, 2006; Goulson, 2008; Pinheiro & Freitas, 2010), colocando em risco todo o ecossistema, pois afeta diretamente a reprodução das plantas que dependem delas para produzir frutos e sementes (Heard, 1999; Kerr *et al.*, 2001; Slaa *et al.*, 2006).

O Brasil apresenta uma grande diversidade de abelhas, com um número estimado de 3000 espécies. Entre as espécies nativas, um grupo ecologicamente importante são as abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini), também conhecidas como meliponíneos, que abrangem mais de 400 espécies (Michener, 2000; Silveira *et al.*, 2002; Camargo & Pedro, 2008), e têm nível de organização altamente social (Michener, 1974; Sakagami, 1982). As abelhas sem ferrão ocupam grande parte das regiões de clima tropical e subtropical do planeta (Michener, 1974, 2000; Camargo & Pedro, 2008) e são consideradas polinizadoras-chave para a manutenção de várias espécies vegetais nesses ecossistemas além de cultivos agrícolas economicamente importantes (Heard, 1999; Slaa *et al.*, 2006). A grande maioria das espécies de abelhas sem ferrão depende basicamente de recursos florais para garantir a reprodução, o crescimento e a manutenção das colônias (Michener, 1974). Esses recursos são utilizados tanto para a alimentação dos indivíduos adultos, como para a alimentação da cria e também como material usado na arquitetura dos ninhos (Roubik, 1989).

Um dos fatores que torna esse grupo muito importante é o fato dessas abelhas serem manejáveis e mantidas em caixas racionais. A criação racional dessas abelhas, também conhecida como meliponicultura, cresceu bastante nos últimos anos, devido ao surgimento de novas demandas para essa atividade (Nogueira-Neto, 1997; Venturieri *et al.*, 2003; Imperatriz-Fonseca *et al.*, 2004; Cortopassi-Laurino *et al.*, 2006). O mel, devido ao seu valor nutricional e medicinal, foi o primeiro produto das abelhas sem ferrão explorado pelo homem (Crane, 1992; Cortopassi-Laurino *et al.* 2006). Atualmente, no Norte e Nordeste brasileiro, o mel dessas abelhas é muito apreciado e o seu comércio traz um complemento financeiro muito importante para as populações locais (Venturieri *et al.*, 2003; Cortopassi-Laurino *et al.*, 2006). Os meliponíneos também têm outros produtos com potencial para utilização comercial, como pólen, resinas e cerume (Imperatriz-Fonseca *et al.*, 2004; Cortopassi-Laurino *et al.* 2006).

Contudo, nos últimos anos, a maior demanda tem sido a utilização dessas abelhas na agricultura, pois são muito eficientes e efetivas na polinização de várias culturas agrícolas importantes, como o tomate e o morango, além de aumentar consideravelmente as safras vegetais (Heard, 1999; Slaa *et al.*, 2006; Jarau & Hrnair, 2009). Porém, é extremamente necessário favorecer o desenvolvimento e fortalecimento das colônias antes do período de cultivo e da produção de mel (Coelho *et al.*, 2008;

Evangelista-Rodrigues *et al.*, 2008) e para tal, muitos nutrientes são essenciais (Roubik, 1989). A carência de néctar e pólen em áreas degradadas, especialmente em determinadas épocas do ano, é um fator limitante para a criação e a multiplicação de colônias de abelhas. Os meliponicultores utilizam solução de açúcar para suprir as necessidades energéticas das colônias, o que têm gerado bons resultados (Nogueira-Neto, 1997). Porém, a substituição do pólen por outro componente protéico tem sido mais complicada. O crescimento das colônias ainda depende da disponibilidade de pólen no ambiente, uma vez que esse é, para a maioria das abelhas, a principal fonte de proteínas para alimentação dos indivíduos adultos e das larvas. Diante desta realidade, estudos recentes têm sido realizados para avaliar alternativas nutricionais adequadas, capazes de suprir as necessidades protéicas das abelhas durante períodos de escassez alimentar. Nesta revisão, serão abordadas as principais alternativas existentes para substituir ou complementar a alimentação protéica e as principais lacunas existentes no conhecimento sobre as abelhas sem ferrão relacionadas à sua nutrição, visando fomentar e direcionar os futuros estudos nessa área.

Nutrientes essenciais para as abelhas

Em geral, os alimentos básicos, tanto para cria como para abelhas adultas, sejam elas operárias, rainhas ou machos, possuem a mesma origem: pólen e néctar. Esses dois produtos florais fornecem os nutrientes necessários (proteínas, carboidratos, minerais, lipídios, vitaminas e água) para o desenvolvimento e para as atividades das abelhas (Roubik, 1989; Eltz *et al.*, 2002, Brodschneider & Crailsheim, 2010).

O néctar após ser coletado pelas forrageadoras é levado dentro da vesícula melífera até ao ninho onde é transferido para outras operárias que aguardam as forrageiras e depois depositado em potes apropriados para receber o alimento, onde é submetido a transformações químicas, pela ação de enzimas das glândulas hipofaríngeas das abelhas durante a sua desidratação, que também causa modificações físicas, por evaporação da água. Quando a atividade enzimática e a evaporação estão completas, o néctar pode ser chamado de mel (Crane, 1980). De maneira geral, comparando com o mel de *Apis mellifera*, o mel das abelhas sem ferrão tem freqüentemente maior porcentagem de água, maior acidez e menores valores de pH. Porém, essas características variam bastante de acordo com a espécie e com a localização geográfica das colônias (Cortopassi-Laurino & Gelli, 1991).

O pólen coletado das flores é transportado às colméias na corbícula das forrageiras e depositado diretamente dentro de potes de cerume, onde é trabalhado pelas operárias, de modo que o pólen perde formato das corbículas e se torna uma massa homogênea, e sofre um processo de fermentação adquirindo então odor, textura e cor específicos para cada espécie de pólen depositado. Esta fermentação é feita por micro-organismos, principalmente bactérias (Testa *et al.*, 1981; Vásquez & Olofsson, 2009).

Em abelhas sem ferrão, o mel e o pólen são depositados separadamente no interior da colméia em potes de cerume (Roubik, 2006). As operárias responsáveis pela alimentação das larvas ingerem mel e pólen dos potes, adicionam secreções glandulares e regurgitam esse alimento líquido em células de cria do favo antes da oviposição da rainha fisogástrica. Logo após o provisionamento com alimento, a rainha deposita o seu ovo e as operárias fecham esta célula (Sakagami & Zucchi, 1963; Wille, 1983). Assim, diferentemente de *Apis* e *Bombus*, todo o alimento ingerido pelas larvas durante seu desenvolvimento é fornecido antes do ovo eclodir (Michener, 1974).

O alimento larval regurgitado pelas operárias é, portanto, constituído por mel, pólen e secreções glandulares. Em geral, é composto por 40-60% de água, 5-12% de açúcares, 1,1-19,4% de proteínas e 0,2-1,3% de aminoácidos livres (Hartfelder & Engels, 1989). Além desses componentes solúveis em água, 15-30% do alimento larval é composto por pólen (Hartfelder & Engels, 1989; Menezes *et al.*, 2007; Menezes, 2010)

Assim como ocorre em operárias de *Apis mellifera* (Crailsheim *et al.*, 1992), estudos indicam que no decorrer da vida das operárias de abelhas sem ferrão, o requerimento nutricional dessas abelhas sofre alterações e, tais alterações estão relacionadas às atividades que as operárias executam na colônia. As operárias mais jovens, responsáveis pela alimentação das larvas, necessitam de uma dieta rica em proteínas, principalmente o pólen, para executar tal função dentro da colônia. Já as operárias mais velhas, especialmente as forrageiras, são responsáveis pelas atividades executadas fora da colônia e tal tarefa requer uma dieta altamente energética, composta principalmente de néctar e mel (Zerbo & Silva de Moraes, 1996; Zerbo *et al.*, 2001).

Problemas relacionados à carência de pólen

A sobrevivência e o crescimento da colônia dependem da quantidade e da qualidade dos recursos alimentares. No entanto muitos fatores ambientais podem afetar o valor nutritivo dos recursos alimentares e a disponibilidade destes recursos dentro da colmeia. Sabe-se que o pólen pode apresentar uma variação nutritiva muito grande e essa variação ocorre dependendo da espécie botânica e da localização geográfica, entre outros fatores (Roubik, 1989; Genissel *et al.*, 2002; Brodschneider & Crailsheim, 2010). Em abelhas *Apis mellifera*, uma grande variação na composição química do alimento tem como consequência diferentes efeitos na fisiologia dessas abelhas (Cremonese *et al.*, 1998). Em *Bombus*, variações qualitativas e quantitativas nas proteínas presentes no pólen de diferentes plantas influenciam o sucesso reprodutivo das colônias, afetando inclusive o desenvolvimento larval (Genissel *et al.*, 2002).

Além da grande variação do valor nutritivo do pólen, as colônias ainda podem sofrer influências da falta de pólen na natureza em determinados períodos do ano. Apesar da diversidade de recursos alimentares e da alta concentração de alimento existente no período chuvoso, durante a estação seca ocorre uma escassez de recursos alimentares e, conseqüentemente, de alimento para as abelhas provocando uma limitação nas atividades da colônia (Venturieri *et al.*, 2003; Pereira *et al.*, 2006).

Quando há maior disponibilidade de recursos alimentares, a rainha aumenta a freqüência de postura resultando no crescimento da colônia, que, por sua vez, reflete em um aumento nas atividades das operárias (Nogueira-Neto, 1997). Já em situações de estresse, com pouca disponibilidade de recursos alimentares, ocorre deficiência protéica, o que interfere no desenvolvimento da glândula hipofaríngea de operárias responsáveis pela produção de alimento larval (Penedo *et al.*, 1976; Zucoloto, 1975; Testa *et al.*, 1981; Fernandes-da-Silva *et al.*, 1993). Estudos indicam que nessas circunstâncias as colônias diminuem a quantidade de alimento larval fornecido às larvas, diminuindo o tamanho dos indivíduos produzidos. Conseqüentemente, a disponibilidade de pólen é fundamental para desenvolvimento da colmeia e aumento da população (Ramalho *et al.*, 1998; Menezes, 2010).

Alternativas existentes para alimentação protéica

Com o objetivo de aumentar a taxa de postura das rainhas e, conseqüentemente, promover o crescimento das colônias, muitos meliponicultores têm investido na nutrição de suas colônias com extrato de soja, pólen de *Apis mellifera*, solução açucarada e também suplementos alimentares contendo aminoácidos, vitaminas e minerais (Dias *et al.*, 2008; Costa & Venturieri, 2009). Ainda não existem estudos científicos que comprovam o valor dessas dietas para as colônias e algumas delas podem ser até mesmo prejudiciais. O aprimoramento dessas técnicas de nutrição artificial é fundamental para o desenvolvimento da meliponicultura além disso, é fundamental conhecer a composição química dos alimentos antes de fornecê-los às abelhas, pois só assim uma dieta pode ser realmente

eficiente e capaz de suprir as suas necessidades nutricionais (Herbert *et al.*, 1977).

Apesar do pólen de *Apis mellifera* ser um alimento altamente nutritivo e, talvez, o mais adequado nutricionalmente para alimentação das colônias de abelhas sem ferrão, esse produto é comercializado a preços muito altos para os meliponicultores (Crane, 1980). Além disso, o pólen de *Apis mellifera* pode conter micro-organismos patogênicos e transmitir doenças para as abelhas sem ferrão.

Na tentativa de minimizar esses problemas, algumas investigações foram feitas com a finalidade de obter um substituto alimentar rico em proteínas que possa ser utilizado pelas abelhas sem ferrão (Penedo *et al.*, 1976; Zucoloto, 1977; Fernandes-da-Silva & Zucoloto, 1990; Fernandes-da-Silva *et al.*, 1993; Costa & Venturieri, 2009; Pires, 2009; Pires *et al.*, 2009), assim como pela *Apis mellifera* (revisto por Brodschneider & Crailsheim, 2010).

O processo de fermentação do alimento substituto é extremamente importante. Zucoloto (1975) verificou que alimentos protéicos fermentados foram melhores aceitos por *Scaptotrigona postica*. Quando os mesmos alimentos protéicos não são fermentados, as operárias tendem a jogá-los no lixo, mesmo quando foi testado pólen de *A. mellifera*. Uma alternativa é misturar esses produtos protéicos com pólen coletado pela própria espécie, o que os tornam mais palatáveis e eficientes nutricionalmente (Penedo *et al.*, 1976; Fernandes-da-Silva & Zucoloto, 1990).

Penedo *et al.* (1976) demonstraram que abelhas *S. postica* alimentadas com uma mistura de pólen (75%) e levedo (25%) tiveram desenvolvimento normal das glândulas hipofaríngeas. Em *S. depilis*, dietas utilizadas como substitutas de pólen compostas por uma mistura fermentada de 1,5 g de pólen coletado pela própria espécie, 20 g de levedo de cerveja e 30 ml de uma solução de açúcarada (50%), também foram eficientes no desenvolvimento das glândulas hipofaríngeas das operárias (Fernandes-da-Silva & Zucoloto, 1990). Zucoloto (1977) comparou vários possíveis substitutos de pólen para *S. postica* e, o melhor produto testado foi uma simples mistura de 18% de levedo de cerveja (Labco) e 82% de sacarose.

Recentemente, estudos com abelhas do gênero *Melipona* demonstraram que uma dieta semi-artificial à base de extrato de soja, fermentada com o pólen da espécie, foi eficiente na nutrição dessas abelhas (Costa & Venturieri, 2009; Pires, 2009; Pires *et al.*, 2009). Costa & Venturieri (2009) compararam o pólen das colônias (controle) com alimentos semi-artificiais fermentados (através de inóculo de pólen de colônias *M. flavolineata*). Os alimentos semi-artificiais comparados foram: pólen apícola; levedo; e extrato de soja. O valor nutricional das dietas foi verificado através do consumo diário, da massa das operárias, do tamanho dos ácnos das glândulas hipofaríngeas e do tamanho dos oócitos. Segundo esses autores, a dieta constituída de 43 g de extrato de soja, 14 g de sacarose e 43 ml de água (fermentada por dez dias, com 2,4 g de pólen de *M. flavolineata*) foi eficiente quanto ao desenvolvimento das glândulas hipofaríngeas e dos ovócitos das operárias.

Pires (2009) verificou que esse alimento protéico semi-artificial, feito a base de extrato de soja, pode ser oferecido às colônias de *M. fasciculata*, especialmente em períodos de baixa florada. A importância do processo de fermentação de dietas protéicas também foi evidenciada por Pires *et al.* (2009), que observaram que a dieta à base de soja sem fermentação não era aceita por operárias de *M. fasciculata*.

Avaliação de dietas protéicas em abelhas sem ferrão

A maioria dos estudos relacionados com a influência de suplementos protéicos no desenvolvimento larval de abelhas foi feita em *Apis mellifera*. Com isso criou-se uma padronização nos parâmetros escolhidos para avaliação de dietas artificiais com base em *Apis*, que passaram a ser utilizados também nas abelhas sem ferrão. Isto pode ser um problema, já que existem muitas diferenças entre a biologia dos dois grupos, e até mesmo entre as espécies de meliponíneos. Portanto, é necessário que,

junto com o desenvolvimento das pesquisas básicas da nutrição de abelhas sem ferrão, as metodologias e parâmetros de avaliação de dietas também sejam revistos, permitindo a obtenção de uma dieta com resultados satisfatórios para as diferentes espécies de acordo com suas demandas nutricionais.

Os principais parâmetros avaliados nos estudos existentes são o desenvolvimento dos ovários e das glândulas hipofaríngeas das operárias (Penedo *et al.*, 1976; Zucoloto, 1977; Fernandes-da-Silva & Zucoloto, 1990; Fernandes-da-Silva *et al.*, 1993; Costa & Venturieri, 2009). A importância desses fatores na avaliação de uma dieta artificial protéica é inquestionável, porém, para as abelhas sem ferrão, não são os únicos. Existem outros aspectos na organização colonial que são afetados diretamente pelas dietas protéicas e também precisam ser investigados.

Nas abelhas do gênero *Apis*, a nutrição das larvas é progressiva e depende em grande parte do desenvolvimento das glândulas hipofaríngeas das operárias adultas. As operárias atingem o máximo desenvolvimento das glândulas hipofaríngeas e do sistema enzimático para processar o pólen quando têm cerca de nove dias de idade, justamente quando estão no nível máximo da atividade nutritiva (Crailsheim, *et al.* 1992). Assim, as operárias fornecem às larvas um alimento pronto para ser ingerido, sendo que a maior fonte de proteínas é proveniente das secreções glandulares das próprias operárias nutridoras (Keller 2005; Brodschneider & Crailsheim, 2010). Babendreier *et al.* (2004) estimou que menos de 5% das necessidades protéicas para o completo desenvolvimento das larvas são obtidas diretamente pela ingestão de pólen.

Já nas abelhas sem ferrão o processo de alimentação da cria é diferente, pois todo o alimento que a larva precisa para seu desenvolvimento é colocado na célula de cria antes do ovo ser posto pela rainha. O alimento larval é composto por mel, pólen e secreções glandulares das operárias (Michener, 1974). A quantidade de proteínas solubilizadas no alimento larval varia bastante de espécie para espécie, mas mesmo aquelas que possuem maior concentração de proteína têm dez vezes menos que a geléia real das abelhas melíferas (Hartfelder & Engels, 1989). Além disso, Velthuis & Sommeijer (1991) sugerem que a maioria das proteínas presentes no alimento larval deve ter, primordialmente, funções enzimáticas. Menezes *et al.*, (2007) mostraram que, em *M. scutellaris*, a quantidade de enzimas é relativamente alta em células recém construídas, mas diminui consideravelmente com o tempo, praticamente desaparecendo quando o ovo eclode. Assim, é provável que as proteínas secretadas pelas glândulas das operárias possuem primordialmente funções enzimáticas e não nutritivas.

Não existem dados sobre a quantidade de proteína existente no pólen ingerido pelas larvas de meliponíneos e o quanto que isso representa em relação ao necessário para o desenvolvimento dos imaturos. Porém existem alguns estudos que quantificaram o pólen presente no alimento larval (Tabela 1).

Comparações robustas são dificultadas por haver poucos estudos publicados e por não haver padronização das metodologias, mas é nítida a diferença na quantidade de pólen ingerido pelas larvas de meliponíneos em relação à *A. mellifera*. Portanto, ao contrário das larvas de *A. mellifera*, que recebem um alimento já processado pelas operárias adultas, as larvas de meliponíneos se alimentam diretamente de uma quantidade relativamente alta de pólen. Conseqüentemente, a utilização de dietas protéicas nos meliponíneos afeta tanto indivíduos adultos, como imaturos.

Tabela 1: Quantidade de pólen em % de massa ou volume, em relação ao total de alimento larval de uma célula de cria abelhas.

Espécie	% pólen volume	% pólen massa	Referências
<i>Melipona marginata</i>	> 50,0	-	Rensi (2006)
<i>Melipona scutellaris</i>	31,0	-	Menezes <i>et al.</i> (2007)

<i>Scaptotrigona</i> aff. <i>depilis</i>	16,7	18,7	Menezes (2010)
<i>Trigona spinipes</i>	-	11,5*	Siqueira (2008)
<i>Apis mellifera</i>	-	1,3**	modificado de Babendreier <i>et al.</i> (2004)

* % de peso seco.

** porcentagem calculada em relação à massa da larva pré-defecante de *Apis mellifera*.

Assim, a avaliação de substitutos protéicos ao nível individual, ou seja, em relação ao desenvolvimento dos ovários e ao desenvolvimento das glândulas hipofaringeanas de operárias, é útil, suficiente para *A. mellifera*, mas não para as abelhas sem ferrão. Porém, para se avaliar eficientemente o valor nutricional de dietas protéicas nas abelhas sem ferrão nos futuros trabalhos, outros parâmetros devem também ser avaliados, especialmente a nível colonial, como o seu efeito na longevidade das operárias, na taxa de postura da colônia e principalmente no desenvolvimento larval.

Agradecimentos

À doutoranda Denise Araújo Alves (USP/SP), à MSc. Nercy Virginia Campos Rabelo Pires (EMBRAPA) e ao MSc. Luciano Costa (EMBRAPA) pelas correções e sugestões. À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado e ao Biota Fapesp pelo apoio financeiro.

Referências Bibliográficas

- Babendreier, D.; Kalberer, N.; Romeis, J.; Fluri, P. & Bigler, F. (2004). Pollen consumption in honey bee larvae: a step forward in the risk assessment of transgenic plants. *Apidologie*, 35, 293-300.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J. & Kunin, W. E. (2006) Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351.
- Brodschneider, R. & Crailsheim, K. (2010). Nutrition and health in honey bees. *Apidologie* DOI: 10.1051/apido/2010012.
- Camargo, J. M. F. & Pedro, S. R. M. (2008) Meliponini Lepeletier, 1836. In Moure, J. S., Urban, D. & Melo, G. A. R. (Orgs). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version*. Disponível em <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>.
- Coelho, M. S., Silva, J. H. V., Oliveira, E. R. A., Araújo, J. A. & Lima, M. R. (2008). Alimentos convencionais e alternativos para abelhas. *Caatinga*, 21, 01-09.
- Cortopassi-Laurino, M. & Gelli, D. S. (1991). Analyse pollinique, propriétés physico-chimiques et actino antibactérienne des miels d'abeilles africaines *Apis mellifera* et de *Meliponinés* du Brésil. *Apidologie*, 22, 61-73.
- Cortopassi-Laurino, M., Imperatriz-Fonseca, V. L., Roubik, D. W., Dollin A., Heard, T., Aguiar, I., Venturieri, V. C., Eardley, C. & Nogueira-Neto, P. (2006). Global meliponiculture: challenges and opportunities. *Apidologie*, 37, 275-292.
- Costa, L. & Venturieri, G. C. (2009). Diet impacts on *Melipona flavolineata* workers (Apidae, Meliponini). *Journal of Apicultural Research*, 48, 38-45.
- Crailsheim, K., Schneider, L. H. W., Hrassnigg, N., Bühlmann, G. & Brosch, U. (1992). Pollen consumption and utilization in worker honey bee (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual

- age and function. *Journal Insect Physiology* 38, 409-419.
- Crane, E. (1980). *A book of honey*. Oxford University Press.
- Crane, E. (1992). The past and present beekeeping with stingless bees. *Bee World*, 73, 29-42.
- Cremonese, T. M., De Jong D. & Bitondi M. M. G. (1998). Quantification of hemolymph proteins as a fast testing protein diets for honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology* 91, 1284-1289.
- Dias, V. H. P., Filgueira, M. A., Oliveira, F. L., Dias A. M. & Costa, E. M. (2008). Alimentação artificial à base de mel e suas implicações no desenvolvimento de famílias de abelhas jandaíras (*Melipona subnitida* Ducke) em Mossoró – RN. *Revista Verde (Mossoró – RN – Brasil)* 3, 40-44.
- Eltz, T., Brühl, C. A. & Görke, C. (2002). Collection of mold (*Rhizopus* sp.) spores in lieu of pollen by the stingless bee *Trigona collina*. *Insectes sociaux* 49, 28-30.
- Evangelista-Rodrigues, A., Góis, G. C., Silva, C. M., Souza, D. L., Souza, D. N., Silva, P. C. C., Alves, E. L. & Rodrigues, M. L. (2008). Desenvolvimento produtivo de colméias de abelhas *Melipona scutellaris*. *Biotemas*, 21, 59-64.
- Fernandes-da-Silva, P. G. & Zucoloto, F. S. (1990). A semiartificial diet for *Scaptotrigona depilis* Moure (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Apicultural Research*, 29, 233-235.
- Fernandes-da-Silva, P. G., Muccillo, G. & Zucoloto, F. S. (1993). Determination of minimum quantity of pollen and nutritive value of different carbohydrates for *Scaptotrigona depilis* Moure (Hymenoptera, Apidae). *Apidologie* 24, 73-79.
- Génissel, A.; Aupinel, P.; Bressac, C.; Tasei, J.-N. & Chevrier, C. (2002). Influence of pollen origin on performance of *Bombus terrestris* micro-colonies. [Entomologia Experimentalis et Applicata](#), 104, 329-336.
- Goulson, D., Lye, G. C. & Darvill, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology*, 53, 191-208.
- Hartfelder, K. & Engels, W. (1989). The composition of larval food in stingless bees: evaluating nutritional balance by chemosystematic methods. *Insectes Sociaux*, 36, 1-14.
- Heard, T. A. (1999). The role of stingless bees in crop pollination. *Annual Reviews Entomology*, 44, 183-206.
- Herbert JR, E. W., Shimanuki, H. & Caron, D. (1977). Optimum protein levels required by honey bees (Hymenoptera: Apidae) to initiate and maintain brood rearing. *Apidologie*, 8, 141-146.
- Imperatriz-Fonseca, V. L., Contrera, F. A. L. & Kleinert, A. M. P. (2004.) A meliponicultura e a iniciativa brasileira dos polinizadores. *XV Congresso Brasileiro Apicultura / I Congresso Brasileiro Meliponicultura*.
- Imperatriz-Fonseca, V. L., Saraiva, A. M. & De Jong, D. (ed.) (2006). *Bees as Pollinators in Brazil - Assessing the Status and Suggesting Best Practices*. Ribeirão Preto: Holos Editora.
- Jarau, S. & Hrncir, M. (2009). Preface. In *Food Exploitation by Social Insects: An Ecological, Behavioral, and Theoretical Approach* (ed. S. Jarau & M. Hrncir). Boca Raton, London, New York: CRC Press, Taylor & Francis Group.
- Keller I., Fluri P. & Imdorf A. (2005). Pollen nutrition and colony development in honey bees: part I. *Bee World*, 86, 3-10.
- Kerr, W. E., Carvalho, G. A., Coletto da Silva, A. & Assis, M. G. P. (2001). Aspectos pouco mencionados da biodiversidade amazônica. *Parcerias Estratégicas*, 12, 1-22.
- Menezes, C. (2010). A produção de rainhas e a multiplicação de colônias em *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Tese*. Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP.

- Menezes, C.; Bonetti, A. M.; Amaral, I. M. R.; Kerr, W. E. (2007). Alimentação larval de *Melipona* (Hymenoptera, Apidae): estudo individual das células de cria. *Bioscience Journal*, 23, 70-75.
- Michener C. D. (1974). *The Social Behavior of the Bees: A Comparative Study*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Michener, C. D. (2000). *The Bees of the World*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Nogueira-Neto, P. (1997). *Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão*. Nogueirapis, São Paulo, Brasil.
- Pereira, F. M., Freitas, B. M., Neto, J. M. V., Lopes, M. T. R., Barbosa, A. L. & Camargo, R. C. R. (2006). Desenvolvimento de colônias de abelhas com diferentes alimentos protéicos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 41, 1-7.
- Pinheiro, J. N. & Freitas, B. M. (2010). Efeitos letais dos pesticidas agrícolas sobre polinizadores e perspectivas para manejo para os ecossistemas brasileiros. *Oecologia Australis*, 14, 266-281.
- Pires, N. V. C. R. (2009). Efeitos da alimentação artificial protéica em colônias de uruçucinzenta (*Melipona fasciculata*, Smith 1858) (Apidae, Meliponini) e adaptação em casa-de-vegetação. Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará.
- Pires, N. V. C. R.; Venturieri, G. C.; Contrera, F. A. L. (2009). Elaboração de uma dieta artificial protéica para *Melipona fasciculata*. *Embrapa Amazônia Oriental*, 23 p (Documentos / Embrapa Amazônia Oriental, ISSN 1983-0513; 363).
- Ramalho, M.; Imperatriz-Fonseca, V. L.; Giannini, T. C. (1998). Within-colony size variation of foragers and pollen load capacity in the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepelletier (Apidae, Hymenoptera). *Apidologie*, 29, 221-228.
- Rensi, C. (2006). Fluxo temporal de pólen em *Melipona marginata* Lepelletier (Apidae, Meliponini) em estações distintas. *Dissertação*. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Roubik, D. W. (1989). *Ecology and natural history of tropical bees*, Cambridge University Press, New York.
- Roubik, D. W. (2006). Stingless bee nesting biology. *Apidologie*, 37, 124-143.
- Sakagami, S. F. (1982). *Stingless bees*. In: *Social Insects*, vol. 3, (ed Hermann, H. R.), Academic Press, New York.
- Sakagami, S. F. & Zucchi, R. (1963) Oviposition process in a stingless bee, *Trigona* (*Scaptotrigona*) *postica* Latreille (Hymenoptera). *Studia Entomologica*, 6, 497-510
- Silveira, F. A., Melo, G. A. R. & Almeida, E. A. B. (2002) *Abelhas Brasileiras. Sistemática e Identificação*. Fundação Araucária, Belo Horizonte.
- Siqueira M. A. L. (2008). Avaliação dos efeitos da toxina Cry1Ac do *Bacillus thuringiensis* em abelhas indígenas sem ferrão e africanizadas. Tese de doutorado apresentada à Universidade Federal de Viçosa.
- Slaa, E. J., Sánchez Chaves, L. A., Malagodi-Braga, K. & Hofstede, F. E. (2006). Stingless bees in applied pollination: practice and perspectives. *Apidologie*, 37, 293-315.
- Testa, P. R., Silva A. N. & Zucoloto F. S. (1981). Nutritional value of different pollen mixtures for *Nannotrigona* (*Scaptotrigona*) *postica*. *Journal of Apicultural Research*, 20, 94-96.
- Penedo, M. C. T., Testa, P. R. & Zucoloto, F. S. (1976). Valor nutritivo do geval e do levedo de cerveja em diferentes misturas com pólen para *Scaptotrigona* (*Scaptotrigona*) *postica* (Hymenoptera, Apidae). *Ciência e Cultura*, 28, 536-538.
- Vásquez, A. & Olofsson, T. C. (2009). The lactic acid bacteria involved in the production of bee pollen and bee bread. *Journal of Apicultural Research*, 48, 189-195.
- Velthuis, H. H. W. & Sommeijer, M. (1991). Roles of morphogenetic hormones in caste poly-

morfism in stingless bees. In: *Morphogenic Hormones of Arthropods*. (ed. Gupta, A. P.) New Brunswick: Rutgers University Press, p.346-383.

Venturieri, G. C., Raiol V. J. F. O. & Pereira C. A. B. (2003). Avaliação da introdução da criação racional de *Melipona fasciculata* (Apidae: Meliponina), entre os agricultores familiares de Bragança-PA, Brasil. *Biota Neotropica*, 3, 1-7.

Wille, A. (1983). Biology of the stinglessbees. *Annual Reviews Entomology*, 28, 41–64.

Zerbo, A. C. & Silva de Moraes, R. L. M. (1996). Avaliação do tipo de digestão e do grau de aproveitamento dos grãos de pólen ingeridos por larvas e adultos de *Trigona spinipes* (Hymenoptera: Apidae, Meliponinae). *Anais II Encontro sobre abelhas*. Ribeirão Preto, SP, Brazil, 281.

Zerbo, A. C., Silva de Moraes, R. L. M. & Brochetto-Braga, M. R. (2001). Protein requirements in larvae and adults of *Scaptotrigona postica* (Hymenoptera: Apidae, Meliponinae): midgut proteolytic activity and pollen digestion. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 129, 139-147.

Zucoloto, F. S. (1975). Valor nutritivo de polens usados por diferentes espécies de abelhas para *Nannotrigona (Scaptotrigona) postica*. *Revista Brasileira Biologia* 35, 77-82.

[Zucoloto, F. S.](#) (1977). Nutritive-value of some pollen substitutes for *Nannotrigona-(scaptotrigona)-postica*. *Journal of Apicultural Research*, 16, 59-61.