

UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO
CURSO DE MESTRADO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

ALBEANE GUIMARÃES SILVA

Memória temporal no forrageamento da abelha sem ferrão

***Melipona subnitida* (Hymenoptera: Apidae)**

SÃO LUIS - MA

2016

Albeane Guimarães Silva

Memória temporal no forrageamento da abelha sem ferrão
***Melipona subnitida* (Hymenoptera: Apidae)**

Orientadora: Prof^ª Dra. Márcia Maria Corrêa Rêgo
Co-orientador: Prof^º Dr. Felipe Andrés Leon Contrera

Dissertação apresentada ao Programa de
Mestrado em Biodiversidade e Conservação
da Universidade Federal do Maranhão, como
parte dos requisitos para obtenção do grau de
mestre em Biodiversidade e Conservação

São Luís
2016

Albeane Guimarães Silva

**Memória temporal no forrageamento da abelha sem ferrão *Melipona subnitida*
(Hymenoptera: Apidae)**

A Comissão julgadora dos trabalhos de defesa da Dissertação de mestrado, em sessão pública realizada em 07/03/2016 considera o candidato APROVADA.

Profª. Dra. Márcia Maria Corrêa Rêgo
Orientadora/ UFMA

Prof. Dr. Michael Hrnecir
Universidade de Federal do Semi-Árido

Profª. Dra. Patrícia Maia Correia de Albuquerque
Universidade Federal do Maranhão

Silva, Albeane Guimarães

Memória temporal no forrageamento da abelha sem ferrão *Melipona subnitida* (Hymenoptera: Apidae)/ Albeane Guimarães Silva –São Luís, 2016

40f.

Impresso por computador (fotocópia)

Orientadora: Dra. Márcia Maria Corrêa Rêgo

Co-orientador: Dr. Felipe Andrés Leon Contrera

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Maranhão, curso de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação, 2016.

1. Abelha 2. Memorização 3. Atividade Alimentar Antecipatória / I. Título

CDU 595.799

Dedico aos meus pais:

Eunice e Albino

*“Aprender é a única coisa de que a mente nunca
se cansa, nunca tem medo e nunca se
arrepende.”*

Leonardo da Vinci

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação pela oportunidade do crescimento profissional na carreira e aprofundamento nos conhecimentos conquistados no decorrer do meu mestrado.

A Capes e a Embrapa Semi-Árido, pela bolsa concedida e apoio financeiro no desenvolvimento dos estudos.

À minha orientadora Prof. Dra. Márcia Rêgo e ao meu co-orientador o Prof. Dr. Felipe Contrera que me auxiliaram desde a graduação na minha caminhada de aprendizagem, dedicação e encantamento com a jandaíra.

Ao Prof. Dra. Ana Catarina Miranda, pelas sugestões nas análises estatísticas e disposição imediata em me atender.

Ao Prof. Dr. Eduardo Bezerra Almeida Jr, pelos conselhos e principalmente pelo incentivo.

Aos colegas de laboratório, Gracy e Mateus, que toparam viajar comigo sem ter certeza de quando voltaríamos para casa, perdendo férias e até mesmo réveillon como foi o seu caso né Gracy? Mas no final tudo serve como experiências.

Ao Rafael Pinto pela amizade e mesmo quando eu pensava que tudo iria desabar ele sempre estava ali me apoiando, seja durante coletas que deram errado ou até mesmo no desespero da escrita.

À técnica do laboratório Ana Paula pela amizade e por cuidar sempre com carinho de nosso ambiente de trabalho.

A todos os colegas do Laboratório de Estudo sobre abelhas, que contribuíram com conversas produtivas, amenas, boas risadas nos momentos de descontração.

À Ana Lúcia por toda a gentileza e presteza ao me atender durante essa caminhada no mestrado.

Às minhas colegas de classe Flavia, Monielle, Nataly que tornaram os dias de estudos menos cansativos. Ao Joudellys meu amigo e nosso representante de turma, que perturbávamos a cada dúvida que surgia. Ao Diego por ter programas super legais de “inventar” gráficos.

À dona Irene, uma mulher que luta pela conservação do ambiente em que ela nasceu, local esse que hoje abrange o Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses; e principalmente pelo seu amor e dedicação pela jandaíra.

Ao seu Emídio, dona Socorro e Márcio (Totó), que sempre nos recebem de braços abertos a cada pesquisa.

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.

Ao meu amor Natal Oliveira, pelo cuidado, amor e principalmente pela enorme paciência comigo nos momentos de estresse provocados pelo trabalho.

Finalmente, gostaria de agradecer a Deus, por me guiar e me amparar em cada obstáculo que enfrentei durante minha vida.

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

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	9
APRESENTAÇÃO	10
Referências	12
Capítulo – Memória temporal no forrageamento da abelha sem ferrão <i>Melipona subnitida</i> (Hymenoptera: Apidae)	
Agradecimentos	13
Resumo	14
Introdução	15
Material e Métodos	18
Resultados	22
Discussão	24
Referências	29
Figuras e Tabelas	33
Anexo: Normas da Revista Insectes Sociaux	39

RESUMO GERAL

Os estudos que visam avaliar a memória temporal em meliponíneos são importantes para compreender as estratégias de forrageamento, verificando como abelhas exploram fontes com período restrito de exposição, desde o início da oferta do recurso. Nesse estudo, nós investigamos se *Melipona subnitida* Ducke 1910 (Apidae, Meliponini) possui memória temporal e a precisão desta com o decorrer dos dias, observando se as forrageiras monitoradas inspecionam o alimento antes e após do período de oferta do recurso, além disso, verificamos se elas possuem diferenças individuais consistentes no comportamento de antecipar na busca por alimento. Os experimentos foram realizados no Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, no município de Barreirinhas/ MA, Brasil. Um alimentador artificial com oferta de recurso restrita foi utilizado para avaliar memória temporal durante cinco dias consecutivos. Para isso, após a descoberta do alimentador, dez forrageiras de cada uma das três colônias selecionadas foram marcadas, e monitoradas nos dias subsequentes. A maioria das visitas ocorreu durante a oferta do recurso. No entanto, nem todas as forrageiras treinadas para visitar o alimentador fazem voos de antecipação ao horário de abertura do alimentador, sendo divididas em duas classes: “abelhas persistentes” e “abelhas reticentes”. Abelhas persistentes inspecionam a fonte de alimento em antecipação em relação ao tempo gratificante do dia anterior, enquanto as abelhas reticentes apenas visitam quando recebem informações confirmando a disponibilidade do alimento. Portanto, pode-se inferir que a presença de memória temporal garante que forrageiras de *M. subnitida* não iniciem o dia como novatas, tendo que gastar energia à procura de uma nova fonte. Além disso, forrageiras persistentes são capazes de reativar forrageiras que já conheciam o alimento e recrutar novas abelhas assegurando que um número máximo de abelhas explore o recurso durante a apresentação do néctar. Essas estratégias podem propiciar o sucesso no forrageamento dessa espécie, e conseqüentemente sua conservação em seu habitat natural.

APRESENTAÇÃO

Meliponíneos são abelhas altamente sociais, comumente conhecidas como abelhas sem ferrão; assim chamadas por possuírem o ferrão atrofiado, constituindo o principal grupo de abelhas sociais nativas do Brasil (Campos, 1996; Michener, 2007). Elas estão amplamente distribuídas nas regiões de clima tropical e temperadas subtropicais, e a distribuição de cada espécie geralmente está ligada a um ecossistema específico (Michener, 2007).

Abelhas sem ferrão são consideradas eficientes polinizadoras. De acordo com Kerr et al.(1996), nas florestas brasileiras são responsáveis por 40% a 90% da polinização das espécies vegetais. No entanto, poucas plantas oferecem pólen e néctar durante o dia todo; a maioria das espécies vegetais limita o acesso dos visitantes a horários restritos de disponibilidade. Logo, polinizadores devem associar precisamente a hora do dia com a apresentação de uma recompensa de alimentos.

A presença de memória temporal em abelhas forrageiras pode garantir que elas visitem um recurso rentável no mesmo período, em todos os dias que ele estiver disponível. Essa memória é acionada por um relógio circadiano endógeno, demonstrado pela presença de comportamento de atividade alimentar antecipatória em um período de aproximadamente 24 horas (Moore. e Rankin, 1983). Além disso, pode sugerir que abelhas agendam voos de forrageamento em antecipação de ritmos de secreção de néctar, tendo em vistas que estes podem não ser tão precisos quanto o alimentador (Moore e Rankin, 1983).

A abelha *Melipona subnitida*, típica do nordeste do Brasil, possui distribuição relacionada principalmente à região semiárida brasileira, em que durante a estação seca o número de espécies floridas é reduzido. No entanto, a antecipação à abertura de um recurso pode ser uma estratégia adaptativa em um ecossistema com muitos concorrentes e/ou recursos limitados (von Frisch, 1967).

No presente estudo, investigamos a precisão da memória temporal de *M. subnitida* avaliando como a espécie se comporta de um modo geral, e a partir da perspectiva do forrageamento individual. Algumas perguntas: *M. subnitida* possui memória temporal e comportamento de atividade alimentar antecipatória? A precisão da memória temporal das forrageiras melhora com repetidas visitas para a fonte de alimento com o passar dos dias? Indivíduos apresentam diferenças consistentes no comportamento de antecipar um recurso? Para responder a esses questionamentos, analisamos a visitação de forrageiras a um alimentador artificial com tempo de abertura restrita durante cinco dias consecutivos.

O trabalho apresenta um manuscrito preparado segundo as normas da Revista *Insectes Sociaux* (normas em anexo).

Referências

Campos, L. A. de O. Meliponicultura: aspectos gerais. In: Congresso Brasileiro de Apicultura, 1996, Teresina. Anais... Teresina, 1996. pp 87-94.

Kerr, W. E.; Carvalho, G. A.; Nascimento, V. A. 1996. Abelha Uruçu: Biologia, Manejo e Conservação. Fundação Acangaú, Belo Horizonte, MG, Brasil. 144 pp.

Michener, C.D. 2007. The bees of the World. 2 ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimor.

Moore D, Rankin MA. 1983. Diurnal changes in the accuracy of the honeybee foraging rhythm. Biol Bull 164: 471–482

von Frisch, K. 1967. The dance language and orientation of bees. Cambridge: Harvard University Press.

1 **A.G. Silva^{1*}, G. A. Carvalho¹, A. C. Miranda¹, F. A. L. Contrera², M. M. C. Rêgo¹**

2

3 **Memória temporal no forrageamento da abelha sem ferrão *Melipona subnitida***

4 **(Hymenoptera: Apidae)**

5

6 ¹Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação, Laboratório de Estudos
7 sobre Abelhas, Universidade Federal do Maranhão, Av. dos Portugueses, 1966, CEP
8 65080-805, São Luís, Maranhão, Brasil.

9 ²Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas, Instituto de Ciências Biológicas,
10 Universidade Federal do Pará, Campus universitário Guamá, Rua Augusto Corrêa, nº 1,
11 CEP 66095-100, Belém, Pará, Brasil.

12

13 *Corresponding author: Albeane Guimarães Silva

14 E-mail address: albeaneguimaraes@hotmail.com

15

16 **Agradecimentos**

17 À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária– EMBRAPA/ Macroprograma pelo
18 financiamento do projeto (Cód. 02.11.01.029.00.00) e à Fundação de Amparo à Pesquisa
19 do Maranhão - FAPEMA. À Capes pela concessão da bolsa de mestrado. Aos
20 proprietários do meliponário de criação da jandaíra: Irene Aguiar, Sr. Emídio Aguiar e
21 Dona Maria do Socorro Aguiar.

22 **Resumo** Memória temporal individual possibilita que forrageiras inspetoras
23 atuem com a memória de curto prazo da colônia, permitindo que a colônia reaja a rápidas
24 mudanças em seu ambiente, utilizando fontes de alimentos anteriormente utilizados, em
25 vez gastar energia a procura de novas fontes. Os objetivos desse estudo foram (i)
26 investigar se *Melipona subnitida*, possui memória temporal, avaliando se esta torna-se
27 mais precisa com o decorrer dos dias, além de (ii) verificar o comportamento individual
28 das forrageiras na atividade alimentar antecipatória. Para tal, marcamos 30 forrageiras em
29 três colônias de *M. subnitida* (10 forrageiras/colônia), que foram treinadas para visitar um
30 alimentador artificial com tempo de abertura restrito (7:00h-11:00h); e ao longo de 5 dias
31 observamos os horários das visitas. A visitação das abelhas foi alta antes e durante o
32 intervalo de abertura do recurso, mas raro após o fechamento, sugerindo que *M. subnitida*
33 possui a capacidade de memorizar o horário de disponibilidade do recurso, aumentando
34 a precisão com o decorrer dos dias, com abelhas antecipando suas visitas em relação ao
35 horário que descobriram e ao de abertura da fonte. O comportamento individual de
36 atividade alimentar antecipatória foi consistente, com a presença de abelhas que
37 antecipam (inspetoras) e abelhas que não antecipam (reativadas). Forrageiras que
38 antecipam na busca por um recurso permite ao grupo explorá-lo de forma eficiente, pois
39 o explora logo nas primeiras horas de abertura, quando é mais abundante, por outro lado,
40 forrageiras que não antecipam e esperam informações da fonte, evitam risco de predação
41 e gasto desnecessário de energia.

42

43

44 Palavras-chave: **Atividade alimentar antecipatória – memorizar – inspetoras –**
45 **reativadas – comportamento individual**

46 **Introdução**

47

48 As abelhas são de vital importância para a manutenção dos ecossistemas florísticos
49 devido à sua eficiência como agentes polinizadores. Essa interação, entre abelhas e flores,
50 ocorre em decorrência da dependência dos recursos florais para retirar o seu alimento e o
51 de suas crias (Roubik 1989; Proctor et al. 1996; Michener 2007). Como resultado dessa
52 necessidade intrínseca e da constante co-evolução com plantas floridas, as abelhas
53 evoluíram muitos comportamentos que aumentaram a eficiência de seu forrageamento
54 (van Nest e Moore 2012).

55 As principais fontes de alimento das abelhas são néctar e pólen; estes muitas vezes
56 estão disponíveis para os polinizadores apenas durante janelas temporais restritas (van
57 Doorn e van Meeteren 2003; Matile 2006; Edge et al. 2012). Portanto, a presença de
58 memória temporal é vantajosa, pois as forrageiras podem economizar energia,
59 programando a sua atividade de voo para coincidir com os picos de ritmos diários de
60 secreção de néctar em flores (Kleber 1935; Corbet e Delfosse 1984; Edge et al. 2012)
61 e/ou horários de maior concentração de açúcar (Edge et al. 2012), em vez de gastar
62 energia na exploração por recursos desconhecidos.

63 O ritmo biológico das abelhas persiste mesmo sob condições constantes,
64 evidenciando que abelhas são capazes de memorizar o tempo através de um relógio com
65 mecanismo endógeno, não sendo conduzido por sinais externos (Moore e Rankin 1983).
66 A memória temporal permite às abelhas buscarem recursos alimentares no tempo
67 adequado, essa pode ser caracterizada como uma forma especializada de arrastamento,
68 assegurando que os visitantes retornem à fonte de alimento diariamente à mesma hora,
69 ou mesmo que antecipem este comportamento (Aschoff 1986).

70 Apesar de possuírem um sistema nervoso simples, as abelhas possuem a
71 capacidade de associar o tempo à disponibilidade de alimentos utilizando seu senso de
72 tempo para antecipar a busca por um recurso limitado (Antle e Silver 2009). Estudos
73 sobre memória temporal e atividade alimentar antecipatória já são bem esclarecidos em
74 abelhas melíferas (*Apis mellifera*), pois essas são historicamente bastante estudadas
75 (Moore e Rankin 1985; Aschoff 1986; von Frisch e Aschoff 1987; Gould 1987; Wagner
76 et al. 2013). No entanto, em meliponíneos pouco se conhece a respeito desse assunto. Os
77 trabalhos relacionados a esses aspectos, para abelhas sem ferrão estão descritos para
78 *Trigona amalthea* Olivier, 1789 (Breed et al., 2002), *Trigona fulviventris* Guérin, 1844
79 (Murphy e Breed 2008) e *Melipona fasciculata* Smith 1854 (Jesus et al. 2014). No
80 entanto, nenhum desses trabalhos com meliponíneos verificou como esse comportamento
81 ocorre a nível de indivíduo, trabalhando apenas uma visão geral da espécie.

82 O comportamento individual é regulado pelas necessidades da colônia, no entanto,
83 este comportamento individual também pode influenciar o estado colonial (Fewell e
84 Winston 1992). Um aspecto que envolve, tanto o comportamento individual, quanto
85 colonial é a ritmicidade observada no forrageamento por néctar e pólen no ambiente
86 externo através dos ritmos circadianos (Moore 2001). A memória individual fornece uma
87 resposta quando as condições de forrageamento mudam no decorrer das horas (Dornhaus
88 e Chittka 2004), tendo em vista que abelhas inspetoras atuam com a memória de curto
89 prazo da colônia (Biesmeijer e de Vries 2001), permitindo que a colônia reaja a rápidas
90 mudanças em seu ambiente, utilizando fontes de alimentos anteriormente utilizados, uma
91 vez que este se torne rentável novamente. Sendo assim, pode-se dizer que a inspeção é
92 considerada um mecanismo importante para a realocação de forrageiras quando as fontes
93 de alimento são difíceis de encontrar (Dornhaus e Chittka 2004).

94 Abelhas que vivem em ambientes com condições climáticas adversas, precisam
95 reagir imediatamente a qualquer mudança no ambiente, seja ajustando o seu
96 comportamento à respectiva condição ou abandonando a área quando as condições são
97 desfavoráveis (Winston 1992; Freitas et al. 2007; Maia-Silva, 2015). A abelha *Melipona*
98 *subnitida* Ducke 1910, por exemplo, é comum da caatinga e restinga, ambientes com
99 temperatura média anual elevada e alta radiação solar (Zanella 2000; Prado 2003), e
100 devido essas características têm despertado interesse para o conhecimento de suas
101 adaptações comportamentais (Maia-Silva et al. 2015). O estudo sobre memória temporal
102 nessa espécie é importante, pois amplia nossos conhecimentos das estratégias de
103 sobrevivência dessa espécie nessas regiões xerófitas, tendo em vista que mesmo sendo
104 comum de ambientes com condições extremas, a demora na exploração de fontes
105 rentáveis pode ser perigoso devido a exposição às altas temperaturas. Além da
106 termorregulação individual às altas temperaturas, em ambientes xerófitos há menor
107 umidade e pluviosidade, logo o florescimento ocorre com menor frequência (Rathcke e
108 Lacey 1985; Wright e van Schaik 1994), sendo assim, a utilização da memória temporal
109 e a inspeção em antecipação a abertura do recurso é uma excelente estratégia para essas
110 abelhas dominarem fontes escassas desde o início da oferta do recurso.

111 Desse modo, este trabalho teve como objetivo avaliar existência e a precisão da
112 memória temporal de *M. subnitida*, avaliando o comportamento individual das
113 forrageiras, através da atividade alimentar antecipatória.

114

115

116

117 **Material e Métodos**

118

119 **Área de estudo e colônias**

120 O experimento foi realizado no povoado de “Ponta do Mangue” (2°34'52”S; 42°47'44”W),
121 área situada no litoral oriental maranhense, no município Barreirinhas - MA. Este povoado
122 encontra-se dentro dos domínios do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses, que
123 abrange 155.000 ha e cuja vegetação ocupa 453,28 km², sendo 405,16 km² constituída
124 predominantemente por restinga (Rios 2001). O trabalho foi desenvolvido no início da
125 estação chuvosa, entre dezembro de 2014 e janeiro de 2015, período em que ocorreu
126 redução da florada na região, e, conseqüentemente, houve menor disponibilidade de
127 recursos para *M. subnitida*.

128 Os experimentos foram realizados com três colônias diferentes de *M. subnitida*,
129 que estão instaladas em um meliponário da região, sendo duas em caixas racionais e uma
130 disposta em um substrato natural (tronco).

131 Para garantir que forrageiras de outros ninhos não visitassem o alimentador,
132 evitando o viés nas observações, as colônias foram postas a 100m distantes umas das
133 outras. E ainda, após o término do experimento com cada uma, elas foram fechadas para
134 evitar que as abelhas que já conheciam o alimento, continuassem a visitá-lo.

135

136 **Desenho experimental**

137 O alimentador artificial utilizado no processo de treinamento consistia em um
138 conjunto de tubos de plástico de 1,5 ml (eppendorf) contendo uma solução de açúcar e
139 água com concentração de 2,5M (60% de açúcar e 40% de água), dispostos radialmente
140 num recipiente cilíndrico simulando uma inflorescência (Fig. 1; baseado em Jesus et al.
141 2014). Para aumentar a atração das forrageiras para o alimento, duas gotas de essência de
142 baunilha foram adicionadas por litro de xarope (Nieh 2004). Durante o experimento os

143 frascos foram mantidos sempre cheios, para garantir a oferta constante de alimento no
144 período em que foi oferecido.

145 No primeiro dia do treinamento, um único tubo com alimento foi aberto às 7:00h,
146 próximo à entrada da colônia, para que as forrageiras pudessem ser atraídas para o
147 alimentador. No momento em que as abelhas começaram a visitá-lo, elas foram marcadas
148 em seu tórax usando tinta acrílica atóxica e a fonte foi movida gradativamente (de 20m
149 em 20m) da entrada da colônia até a posição final, à 150m do ninho, onde todos os tubos
150 de eppendorfs foram abertos. O alimentador permaneceu aberto por quatro horas (7:00h
151 – 11:00h) simulando o período de antese de uma flor.

152 As abelhas que visitaram o alimentador antes de chegarem a posição final foram
153 marcadas e recolhidas ao chegarem à posição final, sendo mantidas isoladas em uma caixa
154 de madeira fechada com alimento até o término do experimento. Essas abelhas capturadas
155 foram importantes, pois elas recrutaram companheiras do ninho até a fonte de alimento
156 (Nieh 2004), porém como já conheciam o alimentador em distâncias anteriores, foram
157 consideradas forrageiras experientes para aquele recurso, não sendo utilizadas nas
158 análises.

159 Ao chegar à posição final de 150m, as primeiras dez operárias recrutadas nesse
160 ponto, ou seja, aquelas que nunca haviam visitado o alimentador foram marcadas
161 individualmente com uma combinação única de cores, e registrados os horários da
162 primeira ocorrência de cada uma e demais visitas ao alimentador. Essas dez abelhas foram
163 utilizadas para avaliar a capacidade das forrageiras de memorizar o horário em que o
164 alimento era oferecido.

165 Abelhas que chegaram após as dez marcadas individualmente foram classificadas
166 como recrutas, sendo registrado o horário de sua ocorrência, capturadas e mantidas

167 isoladas logo que visitavam o alimentador, para limitar as visitas apenas às dez primeiras
168 forrageiras na posição final.

169 Do segundo ao quinto dia, observou-se das 5:00h às 17:00h os horários de
170 revisitação das dez forrageiras marcadas no primeiro dia e as visitas das abelhas
171 recrutadas por elas no mesmo local onde foi fechado no dia anterior. Das 5:00h às 6:59h,
172 o alimentador permaneceu fechado sem oferecer o recurso alimentar. Das 7:00h às 11:00h
173 os tubos foram abertos e o alimento foi fornecido. Das 11:01h às 17:00h o alimentador
174 foi novamente fechado, simulando uma inflorescência que parou de oferecer recursos. O
175 alimentador foi removido a cada dia às 17:00h e recolocado novamente no dia seguinte
176 na mesma posição.

177 Para a classificação comportamental das forrageiras, foram utilizadas as
178 definições de Biesmeijer e Vries (2001) que descreve recruta como "indivíduo que utiliza
179 informações externas para procurar um recurso alimentar previamente desconhecido", o
180 inspetor "indivíduo que visita espontaneamente uma fonte de alimentação anteriormente
181 conhecida", reativada "indivíduo que visita uma fonte já conhecida apenas se receber
182 informação sobre sua disponibilidade" e a forrageira empregada "indivíduo que encontra
183 e explora uma fonte de alimentação rentável".

184 Para avaliar a memória temporal, foi observado o comportamento de antecipação
185 de visitação das abelhas marcadas, em relação aos horários de descoberta do alimento e
186 tempo de abertura do alimentador. Verificamos se elas chegaram ou não ao alimentador
187 nos dias seguintes à descoberta, no mesmo horário, ou se o horário de visitas desviou
188 significativamente do tempo de descoberta.

189 O comportamento de inspeção foi considerado em relação ao horário em que o
190 alimento foi oferecido nos dias de treinamento (7:00h - 11:00h). Assim, a inspeção podia
191 ocorrer antes de o alimentador estar aberto (das 5:00h - 6:59h), sendo considerado

192 precisas apenas as visitas ocorrendo uma hora antes do alimento ser oferecido, ou depois
193 do alimentador ser fechado (11:01h - 17:00h).

194 Para estimar a precisão na memória temporal das abelhas, foi verificado o
195 percentual do número total de forrageiras empregadas que chegaram dentro do tempo de
196 treinamento e dentro do período de imediatamente uma hora anterior a ele, sendo estas
197 designadas como "precisas" e todas que chegaram a qualquer outro momento como
198 "imprecisas".

199

200 **Análise de dados**

201 Após uma análise visual confirmando a distribuição Von-mises, foi aplicado o teste
202 circular de Watson-Williams, para analisar se há diferença entre (i) os horários de
203 descoberta do recurso no primeiro dia e os dias seguintes de treinamento, e (ii) nos horários
204 da última visitação das forrageiras empregadas entre o primeiro dia e os dias subsequentes
205 de treinamento (Zar 1999; Jammalamadaka e SenGupta 2001).

206 O teste Q de Cochran foi utilizado para avaliar se houve diferenças na proporção
207 de abelhas que visitaram o alimentador antes e depois do período de oferta do recurso, para
208 isso foram utilizados apenas os horários do terceiro dia ao quinto para as primeiras visitas,
209 tendo em vista que essas abelhas no segundo dia após o dia de treinamento não conheciam
210 o período de abertura do alimentador.

211 Para avaliar a consistência no comportamento individual de antecipação das
212 abelhas e no número de visitas realizadas antes da abertura do recurso foi utilizado o teste
213 de repetibilidade (Nakagawa e Schielzeth 2010) e seus erros padrão usando modelos
214 lineares de efeitos mistos (LMM). Além desse, foi utilizado o teste de Kruskal wallis para
215 verificar se houve diferença entre o número de forrageiras inspetoras e forrageiras
216 reativadas nos dias de experimento.

217 Os testes foram realizados com o auxílio dos programas Oriana 4.1 (Kovach
218 Computing Services 1999), Statistica 7.0 (Statsoft Inc 2004) e R 3.3.2 (R Development
219 Core Team 2016) utilizando um valor P crítico de 0,05.

220

221

222 **Resultados**

223

224 A precisão da memória temporal de *M. subnitida* em relação ao tempo do
225 treinamento aumentou a cada dia (3º dia: 83,3%; 4º dia: 92,6%; 5º dia: 95,7%). As visitas
226 ao alimentador ocorreram quase na sua totalidade durante o horário de oferta do recurso,
227 correspondendo a 97,86% ($n=9584$) de todas as visitas.

228 As abelhas empregadas tiveram horários distintos na descoberta do alimentador; a
229 colônia 1 descobriu o recurso mais tarde ($\mu=9:42 \pm 0:17$) que a colônia 2 ($\mu=7:51 \pm 0:28$)
230 e a colônia 3 ($\mu=8:12 \pm 0:08$). De modo geral, no primeiro dia do experimento todas as
231 forrageiras empregadas de *M. subnitida* descobriram a localização do alimentador em
232 média às $8:35h \pm 0:52$.

233 Quanto ao horário de descoberta do alimentador, todas as forrageiras empregadas
234 anteciparam as visitas, havendo diferença significativa entre os dias estudados (Watson-
235 Williams, $F_{(134,4)}=37,022$, $p < 0,001$), sendo esta notada entre o 1º dia e os dias
236 subsequentes (Tabela 1). Além disso, houve uma redução da média e do desvio padrão
237 circular do horário das primeiras visitas ao alimentador ao longo dos dias (Fig. 1). Todas
238 as forrageiras empregadas anteciparam a sua primeira visita ao alimentador para antes do
239 horário da descoberta, e destas 53% anteciparam tempo de abertura dos eppendorfs no
240 terceiro dia ($6:51h \pm 0:40$; Fig. 1). Apesar disso, não foi verificada significância na
241 antecipação das abelhas na busca pelo recurso (Cochran, $Q_{(79, 2)}=3,818$; $p < 0,14$).

242 Não foram encontradas diferenças significativas entre visitas de inspeções que
243 ocorreram antes e depois do horário de abertura da fonte, porém pode-se observar que
244 algumas forrageiras empregadas apresentaram consistências individuais (repetibilidade)
245 em seus comportamentos de inspeção em antecipação à busca pelo recurso, tanto para o
246 tempo de antecipação ($R = 0,21 \pm 0,09$; $p=0,001$), quanto para o número de visitas das 5h
247 às 6:59h ($R= 0,55$; $p < 0,001$). Foram diagnosticadas forrageiras que anteciparam todos
248 os dias, outras que anteciparam em pelo menos dois dias, e aquelas que anteciparam uma
249 ou nenhuma vez (Fig. 2). No geral, abelhas inspetoras representaram, aproximadamente,
250 50% de todas as forrageiras empregadas, não diferindo estatisticamente das forrageiras
251 reativadas (Kruskal-Wallis - $F=3,33$, $p=0,5$) (Figura 3).

252 No que se refere aos horários das últimas visitas, 42% destas ocorreram após o
253 fechamento do alimentador, diferindo significativamente no decorrer dos dias (Watson-
254 Williams, $F_{(134,4)}=2,78$, $p = 0,029$), sendo que a maioria dessas visitas ocorreram nos
255 primeiros minutos após o fechamento. Essa diferença foi observada entre o 2º dia e 4º dia
256 (Watson-Williams, $F_{(54,1)} = 6,81$, $p = 0,012$), 3º dia e 4º dia (Watson-Williams, $F_{(54,1)} =$
257 $6,94$, $p = 0,011$) e 4º dia e 5º dia (Watson-Williams, $F_{(54,1)} = 5,002$, $p = 0,03$). Os demais
258 dias não diferiram (Tabela 1). Essa diferença marcante em relação ao quarto dia pode
259 estar relacionada ao horário ($10:20 \pm 0:54$) que as abelhas deixaram de visitar o
260 alimentador (Fig. 4).

261 Em relação ao horário de fechamento da inflorescência, foram encontradas
262 diferenças importantes entre as visitas que ocorreram antes e depois das 11:00h (Cochran,
263 $Q_{(79, 3)}= 17,20$; $p < 0,0006$), sendo que, 61% das últimas visitas ocorreram antes do
264 fechamento do alimentador. Contudo, observamos que mesmo depois do horário de
265 fechamento do alimentador, algumas abelhas continuaram a inspecioná-lo (Fig. 4).

266 Durante os dias de experimento, as forrageiras empregadas das três colônias
267 estudadas recrutaram 281 abelhas ($\mu = 93,7 \pm 63,03$) na posição final, sendo que a maior
268 concentração de abelhas recrutadas ocorreu logo nas primeiras horas após a abertura do
269 alimentador ($\mu = 08:23h$).

270

271

272 **Discussão**

273

274 Nossos resultados apontam a existência de memória temporal em *M. subnitida*, sendo esta
275 verificada a partir do comportamento de atividade alimentar antecipatória e o fim da busca
276 pelo recurso quando a disponibilidade de alimento cessou. De acordo com von Frisch
277 (1967), a precisão na memória temporal de abelhas demonstra que as visitas de
278 antecipação são parte integrante do comportamento de forrageamento, não podendo ser
279 caracterizado como um comportamento meramente impreciso.

280 A memória temporal em meliponíneos observada neste trabalho e em estudos
281 anteriores (Breed et al. 2002; Murphy e Breed 2008; Jesus et al. 2014), bem como para
282 *A. mellifera* (Moore e Doherty 2009) mostrou-se eficiente, com abelhas antecipando as
283 visitas nos dias subsequentes a sua descoberta. Em *A. mellifera* (Moore e Doherty 2009)
284 assim como neste trabalho, foi verificado ainda, que a precisão da memória temporal
285 aumenta com o passar dos dias, permitindo que estes indivíduos explorem os recursos
286 disponíveis no ambiente o mais rápido e eficientemente possível. Essa memória temporal
287 permite também que muitas forrageiras não comecem o dia como novatas, eliminando a
288 necessidade de gastar energia desnecessariamente para redescobrir as mesmas fontes de
289 alimento (Wagner et al. 2013).

290 Todas as forrageiras empregadas de *M. subnitida* apresentaram antecipação na
291 busca pelo recurso em relação ao horário em que descobriram a fonte no primeiro dia, e
292 algumas anteciparam também o horário da abertura do alimentador. A existência de
293 atividade alimentar antecipatória é importante para demonstrar o senso de tempo, pois os
294 indivíduos que chegaram antes da apresentação do alimento não estavam sendo atraídos
295 por pistas olfativas e/ou visuais, mas foram lembrando o tempo da disponibilidade do
296 recurso no ambiente (Murphy e Breed 2008). Antecipar a busca por um recurso é um
297 comportamento vantajoso, pois aumenta a oportunidade de monopolizar um recurso antes
298 de qualquer concorrente potencial chegar, minimizando a competição com espécies que
299 chegam mais tarde ou, eventualmente, encontram o recurso (Hubbell e Johnson 1978;
300 Jesus et al. 2014). Além disso, a antecipação na exploração do recurso pode estar
301 relacionada também ao ritmo de produção de néctar das flores, que pode ser menos
302 preciso que o alimentador artificial, portanto, menos previsível ao longo do dia (Moore e
303 Rankin 1983).

304 A existência de atividade alimentar antecipatória em abelhas do gênero *Melipona*,
305 pode ser considerado um comportamento vantajoso, pois permite evitar a competição
306 direta com espécies que possuem um recrutamento ecologicamente dominante e de
307 massa, como por exemplo, abelhas do gênero *Trigona*, que possuem rápida mobilização
308 de operárias quando o alimento está disponível (Nieh et al. 2004; Breed et al. 2002).

309 Assim como em *T. fulviventris* (Murphy e Breed 2008) e *A. mellifera* (von Frisch
310 1967), 47% das forrageiras de *M. subnitida* não memorizaram o horário de
311 disponibilidade da fonte, ou seja, não anteciparam a busca pelo recurso antes dele estar
312 aberto. Para Murphy e Breed (2008) essa questão poderia indicar a existência de
313 variabilidade entre os indivíduos para essa capacidade, ou ainda, todas poderiam
314 memorizar, mas apenas um subconjunto de forrageiras expressa o comportamento.

315 Embora as visitas de antecipação na abertura do recurso não tenham se mostrado
316 significativas, podemos perceber a consistência no comportamento individual de algumas
317 forrageiras, com abelhas que anteciparam suas visitas em todos os dias após o dia de
318 treinamento e outras que nunca anteciparam. No teste que avaliou a repetibilidade no
319 comportamento individual das operárias, verificamos a existência de diferentes traços de
320 personalidade na atividade alimentar das forrageiras empregadas de *M. subnitida*. De
321 acordo com Moore et al. (2011) forrageiras inspetoras que saem da colônia em busca do
322 recurso em antecipação ao tempo gratificante do dia anterior também podem ser
323 consideradas “abelhas persistentes” e as que visitam a fonte apenas após receber
324 informações sobre sua disponibilidade, “abelhas reticentes” (Moore et al. 2011; Wagner
325 et al. 2013). Em abelhas sociais, o comportamento colonial emerge das ações de seus
326 indivíduos (Pinter-Wollman 2012), e a variação entre a consistência individual pode ser
327 importante na determinação da diferença observada entre as colônias.

328 Em média 50% das forrageiras marcadas foram consideradas inspetoras, diferindo
329 das observações feitas por Moore et al. (2011) com *Apis*, em que uma percentagem
330 surpreendentemente elevada de forrageiras foram inspetoras, em média, 40%, 60% e 80%
331 de forrageiras com 1, 2 ou 3 dias de experiência em uma fonte de alimento. Para *M.*
332 *subnitida*, o número de abelhas inspetoras não aumentou no decorrer dos dias como
333 ocorreu com as abelhas melíferas (Moore et al. 2011), porém essa percentagem é também
334 considerada muito alta, pois poucas abelhas são necessárias para recrutar companheiras
335 no ninho (Biesmeijer et al. 1998; Hrncir et al. 2000; Jarau 2009). De acordo com van Nest
336 e Moore (2012), abelhas que não inspecionam, ou seja, esperam no ninho pela
337 comunicação para uma fonte rentável (forrageiras reativadas), variam entre 40-90% da
338 população total forrageiras, sendo essa distribuição extremamente importante, pois poupa

339 tempo e esforços, tendo em vista que estas apenas retornam a um alimento conhecido
340 após serem recrutadas por abelhas inspetoras.

341 O recrutamento em *M. subnitida* iniciou assim que o alimentador foi aberto, com
342 um ápice nas primeiras horas de abertura do recurso, sugerindo a existência de uma
343 estratégia eficiente na exploração de uma fonte de alimento que possui um período de
344 oferta restrito, com recrutas e forrageiras experientes explorando logo nas primeiras horas
345 da secreção de néctar, assegurando que um número máximo de abelhas forrageie durante
346 a disponibilidade do recurso (Moore 1983).

347 Em relação às inspeções que ocorreram após as 11h, período em que o alimentador
348 estava fechado, poucas inspeções foram verificadas. Isto pode estar relacionado com o
349 fato de que as abelhas podem trocar uma fonte de alimentação desfavorável por uma
350 rentável em curto período de tempo (Wagner et al. 2013; Maia-Silva et al. 2015). Estudos
351 com abelhas do gênero *Apis* constataram que essa rápida realocação ocorre em grande
352 parte devido a mudanças no recrutamento de forrageiras para uma fonte mais lucrativa
353 (Seeley et al. 1991; Granovskiy et al. 2012; Wagner et al. 2013). No entanto, observou-
354 se que algumas abelhas mesmo após o fechamento do alimentador realizaram inspeções
355 esporádicas no meio da tarde quando o recurso estava fechado, isso acontece por que
356 forrageiras gastam menos energia inspecionando um recurso já conhecido, do que
357 gastariam estando constantemente à procura de novos recursos abundantes (Jesus et al.
358 2014).

359 Em quase todos os dias dos experimentos, as abelhas visitaram mais o alimentador
360 no início do que no final do período de treinamento, resultado similar ao encontrado por
361 Moore e Rankin (1983) com abelhas melíferas. Isso é de se esperar caso as abelhas
362 deixem de visitar no início do período de treinamento (como observado no quarto dia),
363 ou depois de várias visitas sem recompensa, a tendência é que as visitas de retorno

364 diminuem. Nesses casos, a eficiência de forrageamento pode ser observada pela
365 capacidade de prever quando uma fonte de néctar não estará mais disponível naquele dia
366 (Moore e Rankin 1983). No entanto, explorar um recurso logo no início da manhã, pode
367 ser visto também como uma estratégia dessa espécie de coletar grandes quantidades de
368 recursos logo nas primeiras horas de exposição, quando o recurso poderia ser mais
369 abundante (Maia-Silva et al. 2015), pois em áreas com temperaturas elevadas, como é o
370 caso da caatinga e restinga (Zanella e Martins 2003; Rêgo e Albuquerque 2006) nos
371 horários próximos ao meio-dia essas abelhas podem estar se expondo ao perigo de
372 superaquecimento (Willmer e Corbet 1981).

373 O conhecimento da existência de memória temporal e consistência individual em
374 forrageiras de *M. subnitida*, abelhas que vivem em ambientes de clima quente e seco, onde
375 há escassez de recursos ao longo do ano, evidenciam-se como estratégias de maximização
376 no sucesso do forrageamento dessa espécie, pois após encontrar um recurso rentável,
377 poderá revisitá-lo nos dias seguintes, através da experiência do dia anterior. Além disso,
378 ao antecipar a busca por um recurso, forrageiras permitem ao grupo explorá-lo de forma
379 eficaz, pois o explora logo nas primeiras horas de abertura de sua exposição, quando é
380 mais abundante. Por outro lado, forrageiras que nunca antecipam (forrageiras reticentes) e
381 esperam informações da fonte, evitam riscos desnecessários de predação e gasto de
382 energia. Essas estratégias adaptativas podem auxiliar na permanência dessa espécie em
383 seus ambientes naturais, permitindo que forrageiras agendem seus voos para plantas que
384 possua um período de antese mais favorável, evitando a exposição às altas temperaturas e
385 baixa umidade, típicos de seus ambientes naturais.

386 **Referências**

- 387 Aschoff J (1986) Anticipation of a daily meal: a process of ‘learning’ due to entrainment.
388 *Monit Zool Ital* 20:195–219
389
- 390 Antle MC, Silver R (2009) Neural basis of timing and anticipatory behaviors. *Eur J*
391 *Neurosci* 30:1643–1649
392
- 393 Biesmeijer JC, van Nieuwstadt MGL, Lukács S, Sommeijer MJ (1998) The role of
394 internal and external information in foraging decisions of *Melipona* workers
395 (Hymenoptera: Meliponinae). *Behav Ecol Sociobiol* 42: 107–116
396
- 397 Biesmeijer JC, van Vries H (2001) Exploration and exploitation of food sources by social
398 insect colonies: a revision of the scout-recruit concept. *Behav Ecol Sociobiol* 49: 89–99
399
- 400 Breed MD, Stocker EM, Baumgartner LK, Vargas SA (2002) Time-place learning and
401 the ecology of recruitment in a stingless bee, *Trigona amalthea* (Hymenoptera, Apidae).
402 *Apidologie* 33:251–258
403
- 404 Corbet, SA, Delfosse, ES (1984) Honeybees and the nectar of *Echium plantagineum* L.
405 in southeastern Australia. *Aust J Ecol* 9: 125-139
406
- 407 Dornhaus, A, Chittka, L (2004) Information flow and regulation of foraging activity in
408 bumble bees (*Bombus* spp.). *Apidologie* 35 (2): 183-192
409
- 410 Edge AA, Van Nest BN, Johnson JN, Miller SN, Naeger NL, Boyd SD, Moore D (2012)
411 Diel nectar secretion rhythm in squash (*Cucurbita pepo*) and its relation with pollinator
412 activity. *Apidologie (Celle)* 43: 1-16
413
- 414 Fewell JH, Winston ML (1992) Colony state and regulation of pollen foraging in the
415 honey bee, *Apis mellifera* L. *Behav Ecol Sociobiol* 30: 387-393
416
- 417 Freitas BM, Sousa RM, Bonfim IGA (2007) Absconding and migratory behaviors of feral
418 Africanized honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies in NE Brazil. *Acta Sci Biol Sci* 29 (4):
419 381-385
420
- 421 Granovskiy B, Latty T, Duncan M, Sumpter DJT, Beekman M (2012) How dancing
422 honey bees keep track of changes: the role of inspector bees. *Behav Ecol* 23: 588–596
423
- 424 Gould JL (1987b) Honey bees store learned flower landing behaviour according to time
425 of day. *Anim Behav* 35:1579–1581
426
- 427 Hubbell SP, Johnson LK (1978) Comparative foraging behavior of six stingless bee
428 species exploiting a standardized resource. *Ecology* 59:1123–1136
429
- 430 Hrnčir M, Jarau S, Zucchi R, Barth FG (2000) Recruitment behavior in stingless bees,
431 *Melipona scutellaris* and *M. quadrifasciata*. II. Possible mechanisms of communication.
432 *Apidologie* 31: 93-113
433

- 434 Jammalamadaka SR, SenGupta A (2001) Topics in circular statistics. World Scientific
435 Publication, NJ
436
- 437 Jarau S (2009) Chemical communication during food exploitation in stingless bees. In:
438 Jarau S, Hrcir M (eds) Food exploitation by social insects. Ecological, behavioral, and
439 theoretical approaches. CRC, Boca Raton, pp 223 – 249
440
- 441 Jesus TNCS, Venturieri GC, Contrera FAL (2014) Time–place learning in the bee
442 *Melipona fasciculata* (Apidae, Meliponini). *Apidologie* 45:257–265
443
- 444 Kleber E (1935) Hat das Zeitgedächtnis der Bienen biologische Bedeutung? *Z vergl*
445 *Physiol* 22: 221–262
446
- 447 Kovach WL (1999) ORIANA for Windows 1.0. Kovach Computing Services, Pentraeth,
448 Wales
449
- 450 Maia-Silva C, Hrcir M, Silva CI, Imperatriz-Fonseca VL (2015) Survival strategies of
451 stingless bees (*Melipona subnitida*) in an unpredictable environment, the Brazilian
452 tropical dry Forest. *Apidologie* 1: 1-13. doi: 10.1007/s13592-015-0354-1
453
- 454 Matile P (2006) Circadian rhythmicity of nectar secretion in *Hoya carnososa*. *Bot Helv* 116:
455 1-7
456
- 457 Michener CD (2007) The bees of the World. 2 ed. The Johns Hopkins University Press,
458 Baltimore
459
- 460 Moore D (2001) Honey bee circadian clocks: behavioural control from individual
461 workers to whole-colony rhythms. *J Insect Physiol* 47: 843-857
462
- 463 Moore D, Doherty P (2009) Acquisition of a time-memory in forager honey bees. *J Comp*
464 *Physiol* 195A: 741-751
465
- 466 Moore D, Rankin MA (1983) Diurnal changes in the accuracy of the honeybee foraging
467 rhythm. *Biol Bull* 164: 471–482
468
- 469 Moore D, Rankin MA (1985) Circadian locomotor rhythms in individual honeybees.
470 *Physiol Entomol* 10: 91–197
471
- 472 Moore D, Van Nest BN, Seier E (2011) Diminishing returns: the influence of experience
473 and environment on time-memory extinction in honey bee foragers. *J Comp Physiol*
474 197A: 641-651
475
- 476 Murphy CM, Breed MD (2008) Time-place learning in a neotropical stingless bee,
477 *Trigona fulviventris* Guérin (Hymenoptera: Apidae). *J Kans Entomol Soc* 81:73–76
478
- 479 Nakagawa S, Schielzeth H (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data:
480 a practical guide for biologists. *Biol Rev* 85: 935–956
481

- 482 Nieh JC (2004) Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae,
483 Meliponini). *Apidologie* 35:159–182
484
- 485 Pinter-Wollman N (2012) Personality in social insects: How does worker personality
486 determine colony personality? *Curr Zool* 58 (4): 579–587
487
- 488 Prado D (2003) As caatingas da América do Sul. In: Leal I R, Tabarelli M, Silva JMC
489 (ed) *Ecologia e Conservação da Caatinga*, Ed. Universitária da UFPE, Recife, pp 75-134
490
- 491 Pocror M, Yeu P, Lack A (1996) *The natural of history of pollination*. Harper Collins,
492 London
493
- 494 Rathcke B, Lacey EP (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu Rev Ecol*
495 *Syst* 16:179-214
496
- 497 Rêgo MMC, Albuquerque PMC (2006) Redescoberta de *Melipona subnitida* Ducke
498 (Hymenoptera: Apidae) nas Restingas do Parque Nacional dos Lençóis Maranhenses,
499 Barreirinhas, MA. *Neotrop Entomol* 35(3): 416-417
500
- 501 R Development Core Team (2015) *R: A Language and Environment for Statistical*
502 *Computing*. Brazil, R foundation for statistical computing, Rio de Janeiro
503
- 504 Rios L (2001) *Estudos de Geografia do Maranhão*. Graphis editora, São Luís
505
- 506 Roubik DW (1989) *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University
507 Press, New York
508
- 509 Seeley TD, Camazine S, Sneyd J (1991) Collective decision-making in honey bees: how
510 colonies choose among nectar sources. *Behav Ecol Sociobiol* 28: 277–290
511
- 512 Statsoft Inc. (2004) *Statistica (data analysis software system)*, version 7
513
- 514 van Doorn WG, van Meeteren U (2003) Flower opening and closure: a review. *J Exp Bot*
515 54: 1801-1812
516
- 517 van Nest BN, Moore D (2012) Energetically optimal foraging strategy is emergent
518 property of time-keeping behavior in honey bees. *Behav Ecol* 23: 649-658
519
- 520 von Frisch K (1967) *The dance language and orientation of bees*. Harvard University
521 Press, Cambridge
522
- 523 von Frisch B, Aschoff J (1987) Circadian rhythms in honeybees: entrainment by feeding
524 cycles. *Physiol Entomol* 12:41–49
525
- 526 Wagner AE, Van Nest BN, Hobbs CN, Moore D (2013) Persistence, reticence and the
527 management of multiple time memories by forager honey bees. *J Exp Biol* 216(7): 1131-
528 1141
529

- 530 Willmer PG, Corbet SA (1981) Temporal and microclimatic partitioning of the floral
531 resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers.
532 *Oecologia*, 51: 67-78
533
- 534 Winston M (1992) The biology and management of Africanized honey bees. *Ann Rev*
535 *Entomol* 37: 173-193
536
- 537 Wright SJ, van Schaik CP (1994) Light and the phenology of tropical trees. *Am Nat*
538 143:192-199
539
- 540 Zanella FCV, Martins CF (2003) Abelhas da Caatinga: Biogeografia, ecologia e
541 conservação, In: Leal, IR, Tabarelli, M, Silva, JMC (ed.) *Ecologia e conservação da*
542 *Caatinga*. Ed. Universitária da UFPE, Recife, pp 75-134
543
- 544 Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey
545

546 **Tabela 1** Comparações entre os dias para os horários das primeiras visitas e das últimas
 547 inspeções de forrageiras de *M. subnitida* a uma fonte de alimento artificial (Teste F de
 548 Watson-Williams)
 549

DIAS	PRIMEIRAS VISITAS		ÚLTIMAS INSPEÇÕES	
	F	Valor de p	F	Valor de p
1º dia e 2º dia	59,861	<0,001***	2,416	0,126
1º dia e 3º dia	73,642	<0,001***	3,633	0,062
1º dia e 4º dia	73,996	<0,001***	2,423	0,125
1º dia e 5º dia	81,222	<0,001***	2,009	0,162
2º dia e 3º dia	0,63	0,43	0,546	0,463
2º dia e 4º dia	0,263	0,61	6,815	0,012*
2º dia e 5º dia	1,734	0,194	0,037	0,848
3º dia e 4º dia	0,122	0,729	6,949	0,011*
3º dia e 5º dia	0,253	0,617	0,21	0,649
4º dia e 5º dia	0,989	0,325	5,002	0,03*

550 *** p < 0.001; *p < 0.05

551

552 **Lista de Figuras**

553 **Fig.1** Horário da primeira visita de forrageiras de *M. subnitida* a um alimentador artificial
554 em cada dia experimental (dados agrupados para as 3 colônias). As fatias indicam o
555 número de abelhas nos horários correspondentes e a barra o tempo médio (μ : média do
556 horário da primeira ocorrência; σ : desvio padrão circular do horário da primeira
557 ocorrência)

558

559 **Fig.2** Horário individual da primeira visita para cada forrageira de *M. subnitida* um
560 alimentador artificial em cada dia experimental (as numerações são os dias que ocorreram
561 ou não atividade alimentar antecipatória - 3º, 4º e 5º dia)

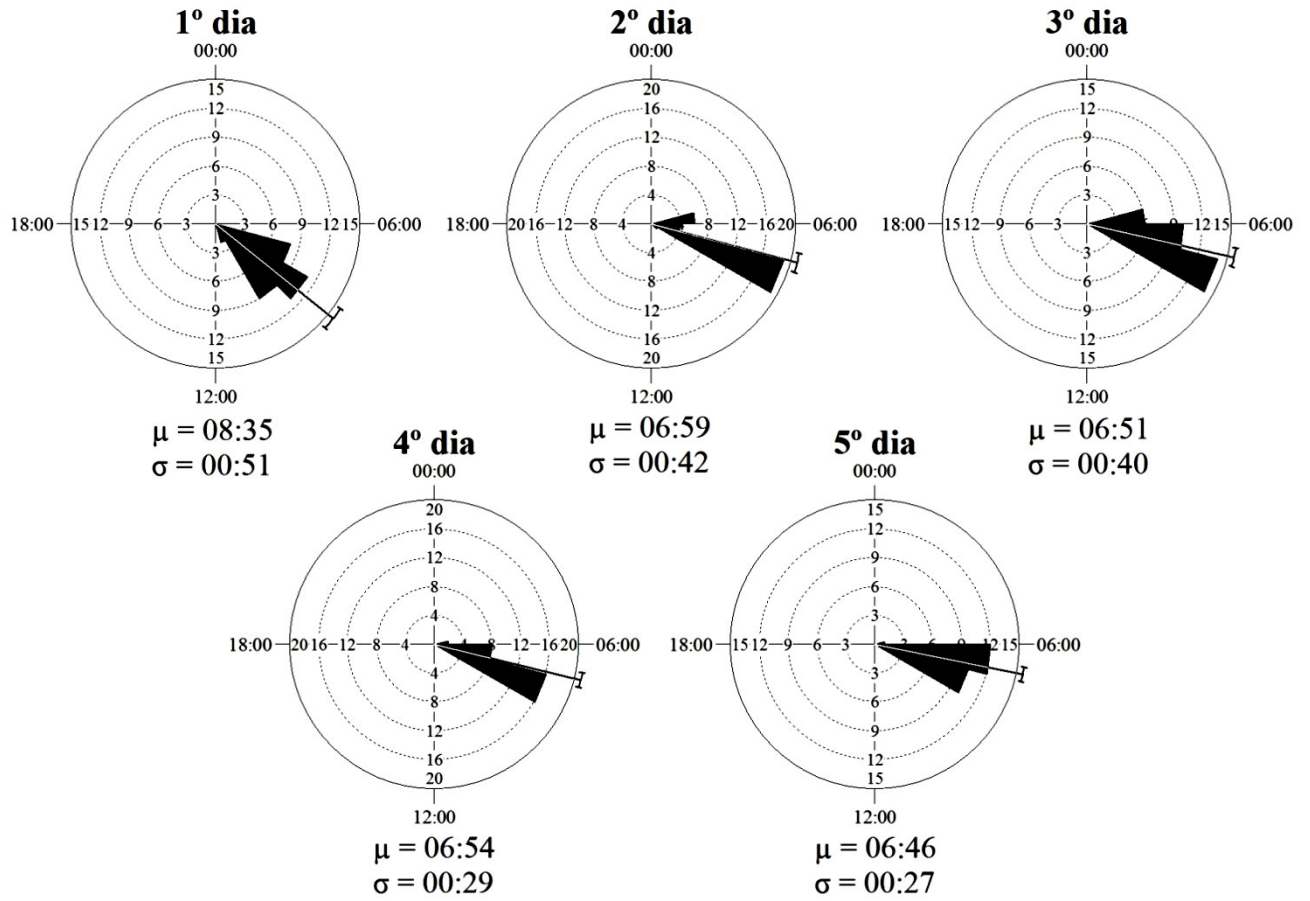
562

563 **Fig. 3** Proporção de forrageiras inspetoras e forrageiras reativadas para os 3º, 4º e 5º dia.

564

565 **Fig. 4** Horário das últimas visitas de forrageiras de *M. subnitida* ao alimentador artificial
566 em cada dia experimental (dados agrupados para as três colônias). As fatias indicam o
567 número de abelhas nos horários correspondentes e a barra o tempo médio (μ : média de
568 tempo da última ocorrência; σ : desvio padrão circular do tempo)

569



Abelhas

