

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E BIOLÓGICAS
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Letícia Oliveira Furlan

Conectividade Funcional Potencial em Paisagens Antropizadas: Estrutura de Resistência de
Caminhos de Menor Custo no Retorno de *Melipona quadrifasciata*

Sorocaba

2026

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E BIOLÓGICAS
BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Letícia Oliveira Furlan

Conectividade Funcional Potencial em Paisagens Antropizadas: Estrutura de Resistência de
Caminhos de Menor Custo no Retorno de *Melipona quadrifasciata*

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado
como requisito para a obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas da Universidade
Federal de São Carlos – campus Sorocaba.

Orientação: Prof. Dr. Rogério Hartung Toppa

Financiamento: FAPESP (2023/17578-7)

Sorocaba

2026

Furlan, Letícia Oliveira

Conectividade funcional potencial em paisagens antropizadas: estrutura de resistência de caminhos de menor custo no retorno de *Melipona quadrifasciata* / Letícia Oliveira Furlan -- 2026.
74f.

TCC (Graduação) - Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba, Sorocaba
Orientador (a): Rogério Hartung Toppa
Banca Examinadora: Janaína Braga do Carmo, Mariana Victorino Nicolosi Arena
Bibliografia

1. Conectividade funcional . 2. Ecologia da paisagem . 3. *Melipona quadrifasciata*. I. Furlan, Letícia Oliveira. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática
(SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Maria Aparecida de Lourdes Mariano -
CRB/8 6979

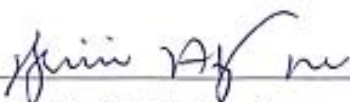
FOLHA DE APROVAÇÃO

Leticia Oliveira Furlan

Conectividade Funcional Potencial em Paisagens Antropizadas: Estrutura de Resistência de Caminhos de Menor Custo no Retorno de *Melipona quadrifasciata*

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Ciências Biológicas para obtenção do título de Bacharel da Universidade Federal de São Carlos. Sorocaba, 06 de julho de 2026.

Orientador



Prof. Dr. Rogério Hartung Toppa

Universidade Federal de São Carlos - Sorocaba

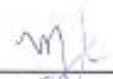
Examinadora



Profa. Dra. Janaina Braga do Carmo

Universidade Federal de São Carlos - Sorocaba

Examinadora



Mariana Victorino Nicolosi Arcua

PPG- Ecologia USP - São Paulo

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer imensamente à minha família, principalmente aos meus pais, Gisele e André, que, em todos os momentos, me apoiaram e incentivaram a seguir e me dedicar à graduação, sempre dizendo: "Faça aquilo que você ama e sempre será bem-sucedida." Aos meus irmãos, Larissa e Renan, que também sempre foram um pilar na minha vida durante esses anos de dificuldades e lutas que enfrentamos dentro de casa. Ao meu namorado, Gustavo, que, apesar de não ter estado presente nos primeiros momentos da minha graduação, teve grande importância nessa reta final, sempre me acalmando, orientando e ajudando. Meu amor e minha gratidão a todos vocês.

Aos meus amigos da graduação, Mariana, João, Gabriel, Gustavo, Larissa e Christiane, que sabem melhor do que ninguém o que vivemos ao longo desse caminho e que sempre estiveram ao meu lado para ajudar, conversar e até jogar alguns jogos na biblioteca durante o horário de almoço, distraindo a mente antes das provas e apresentações. Vocês são muito importantes para mim.

Ao meu professor orientador, Rogério Toppa, que realmente foi um pai acadêmico para mim, me apoiando e me orientando em todos os momentos, compreendendo minhas dificuldades desde a iniciação científica, mas nunca deixando de me incentivar a dar o meu melhor. Um agradecimento especial ao Luccas, do NEEPC, que esteve presente desde o momento em que aprendi a etiquetar as abelhas até as saídas de campo às sete horas da manhã. Sem a ajuda de vocês, este trabalho não teria sido possível.

À comunidade acadêmica e aos funcionários da Universidade Federal de São Carlos, deixo meu agradecimento pela oportunidade de estudar em uma das melhores universidades do país. Sou muito grata por toda a estrutura e pelo trabalho de professoras, professores, técnicas, técnicos e demais funcionários, que tornam essa universidade um espaço de aprendizado e crescimento.

Uma dedicação especial a todas as minhas professoras e a todos os meus professores, desde a escola até a graduação. Vocês tiveram um papel imenso na minha formação e na pessoa que sou hoje. Despertaram em mim a curiosidade de aprender, me ensinaram a acreditar no meu potencial e me incentivaram a sempre buscar mais. O meu mais sincero obrigada!

Por fim, mas não menos importante, agradeço à FAPESP pelo financiamento da minha pesquisa de iniciação científica, que contribuiu significativamente para minha formação e tornou possível chegar até aqui.

RESUMO

A fragmentação de habitats e a expansão de áreas antropizadas podem comprometer a conectividade funcional de polinizadores ao modificar a permeabilidade da paisagem e dificultar o seu deslocamento e sobrevivência. Nesse contexto, este estudo avaliou a conectividade funcional da abelha nativa sem ferrão *Melipona quadrifasciata*, popularmente conhecida como “mandacaia”, em uma paisagem antropizada, investigando a influência da distância, da sazonalidade e das características dos corredores potenciais sobre o sucesso e a velocidade de retorno das abelhas. Foram realizados experimentos de soltura nas quatro estações do ano e em cinco distâncias, variando de 500 a 2500 m da colônia, integrados à modelagem de corredores ecológicos baseada em caminhos de menor custo gerados a partir de superfícies de resistência construídas com dados de uso e cobertura da terra e índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI). Ao todo, foram realizadas 240 solturas, 60 em cada estação, das quais 155 resultaram em retorno das operárias à colônia (64,6%). A probabilidade de retorno diminuiu significativamente com o aumento da distância, variando de aproximadamente 79% a 500 m para 46% a 2500 m, evidenciando a distância como principal fator limitante ao deslocamento. Diferenças sazonais também foram observadas, com menores taxas e velocidades de retorno no outono e melhores durante a primavera e o verão. Os corredores potenciais apresentaram elevada estabilidade espacial entre as estações, com índices de similaridade superiores a 0,91 e recorrência máxima em 87,36% da área total dos corredores. Entretanto, a funcionalidade desses corredores variou temporalmente. A distância foi o principal fator associado à probabilidade de retorno das operárias, enquanto a heterogeneidade da paisagem influenciou a velocidade de retorno à colônia. Os resultados indicam que a conectividade funcional para a *M. quadrifasciata* depende principalmente da distância de deslocamento, mas também é influenciada pela qualidade funcional da matriz e pela heterogeneidade da paisagem. De forma a reforçar a importância de considerar simultaneamente a capacidade de deslocamento da espécie e a permeabilidade da matriz em estratégias de conservação e planejamento da paisagem.

Palavras-chave: conectividade funcional; ecologia da paisagem; abelhas sem ferrão; *Melipona quadrifasciata*; caminhos de menor custo; polinizadores.

ABSTRACT

Habitat fragmentation and the expansion of anthropogenic areas can compromise pollinator functional connectivity by altering landscape permeability and hindering their movement and survival. In this context, this study evaluated the functional connectivity of the native stingless bee *Melipona quadrifasciata*, commonly known as “mandaçaia”, in an anthropized landscape, investigating the influence of distance, seasonality, and the characteristics of potential corridors on bee return success and return speed. Release experiments were conducted during the four seasons of the year at five distances ranging from 500 to 2,500 m from the colony and were integrated with ecological corridor modeling based on least-cost paths generated from resistance surfaces built using land-use and land-cover data and the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). A total of 240 releases were performed, 60 in each season, of which 155 resulted in successful returns to the colony (64.6%). Return probability decreased significantly with increasing distance, ranging from approximately 79% at 500 m to 46% at 2,500 m, highlighting distance as the main limiting factor for movement. Seasonal differences were also observed, with lower return rates and slower return speeds in autumn and better performance during spring and summer. Potential corridors showed high spatial stability across seasons, with similarity indices exceeding 0.91 and maximum recurrence covering 87.36% of the total corridor area. However, the functionality of these corridors varied over time. Distance was the main factor associated with the probability of return, whereas landscape heterogeneity influenced the speed at which bees returned to the colony. The results indicate that the functional connectivity of *M. quadrifasciata* depends primarily on displacement distance but is also influenced by matrix functional quality and landscape heterogeneity. These findings reinforce the importance of simultaneously considering species movement capacity and matrix permeability in conservation strategies and landscape planning.

Keywords: functional connectivity; landscape ecology; stingless bees; *Melipona quadrifasciata*; least-cost paths; pollinators.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	10
2 OBJETIVOS	13
2.1 OBJETIVO GERAL.....	13
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	13
3 MATERIAIS E MÉTODOS	13
3.1 ESPÉCIE MODELO	13
3.2 ÁREA DE ESTUDO E ARRANJO ESPACIAL DOS PONTOS DE SOLTURA.....	15
3.3 CONDIÇÕES DAS COLÔNIAS, COLETA DOS INDIVÍDUOS DE <i>M. quadrifasciata</i> E FIXAÇÃO DAS ETIQUETAS RFID	18
3.4 SOLTURA E MONITORAMENTO DA CAPACIDADE DE RETORNO.....	21
3.5 MAPEAMENTO DA COBERTURA E USO DA TERRA.....	22
3.6 ATRIBUIÇÃO DE PESOS DE RESISTÊNCIA DA PAISAGEM ESTRUTURAL	24
3.7 INCORPORAÇÃO DA VARIAÇÃO SAZONAL DA VEGETAÇÃO E CONSTRUÇÃO DA SUPERFÍCIE DE RESISTÊNCIA	27
3.8 MODELAGEM DOS CAMINHOS DE MENOR CUSTO	32
3.9 DELIMITAÇÃO DOS CORREDORES POTENCIAIS.....	32
3.10 EXTRAÇÃO DE MÉTRICAS DE RESISTÊNCIA	35
3.11. ANÁLISE DA COMPOSIÇÃO FUNCIONAL DOS CORREDORES POTENCIAIS	35
3.12. ANÁLISE DA ESTABILIDADE ESPACIAL DA CONECTIVIDADE FUNCIONAL	37
3.13. ANÁLISE DA RECORRÊNCIA ESPACIAL DOS CORREDORES POTENCIAIS	37
3.14 ANÁLISE ESTATÍSTICA DA EFETIVIDADE FUNCIONAL DOS CAMINHOS DE MENOR CUSTO.....	39
3.14.1 Modelagem do Sucesso de Retorno por meio de Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM)	40
3.14.2 Análise do Tempo de Retorno por meio de Modelos de Sobrevivência de Cox...	41
4 RESULTADOS	42

4.1 ESTABILIDADE ESPACIAL DA CONECTIVIDADE FUNCIONAL.....	45
4.2 RECORRÊNCIA ESPACIAL DOS CORREDORES POTENCIAIS	46
4.3 MODELOS LINEARES GENERALIZADOS MISTOS PARA O SUCESSO DE RETORNO	48
4.4 ANÁLISE DE SOBREVIVÊNCIA E INFLUÊNCIA DA ESTRUTURA DA PAISAGEM NO RETORNO DE <i>Melipona quadrifasciata</i>	52
5 DISCUSSÃO	58
5.1 DISTÂNCIA E SAZONALIDADE COMO FILTROS PRIMÁRIOS DO RETORNO	58
5.2 A HOSTILIDADE DA MATRIZ E A CONSERVAÇÃO FUNCIONAL	61
5.3 ASPECTOS METODOLÓGICOS E COMPLEMENTARIDADE DAS MÉTRICAS DE CONECTIVIDADE	63
6 CONCLUSÃO.....	65
REFERÊNCIAS	66
ANEXO A.....	73

1 INTRODUÇÃO

Com o aumento da antropização e urbanização, a mudança nos padrões de cobertura e uso da terra tem se intensificado cada vez mais, de forma a promover alterações na biodiversidade, fragmentação de habitats e, principalmente, prejudicando a conectividade entre os recursos na paisagem, afetando diretamente as abelhas que dependem dela para sua sobrevivência e conservação (Toledo-Hernández et al., 2022; Chevez et al., 2023). As paisagens modificadas e a disponibilidade de recursos influenciam o comportamento e sucesso nutricional desses insetos (Kaluza et al., 2016) que possuem um papel fundamental no processo de polinização e contribuição para a conservação da biodiversidade (Silva; Araújo; Scher, 2012; Waldschmidt et al., 2002).

Diante desse cenário, torna-se fundamental adotar abordagens que permitam compreender como as alterações na paisagem influenciam os processos ecológicos. Dessa forma, a ecologia da paisagem surge como uma área voltada à compreensão da heterogeneidade espacial, estudando como os elementos da paisagem influenciam os processos ecológicos em diferentes escalas. Nesse sentido, ela avalia como a estrutura, a função e a dinâmica de áreas heterogêneas condicionam tais processos ao longo de escalas espaciais e temporais (Forman; Godron, 1986; Turner, 1989). Além disso, esse campo considera as interações entre componentes bióticos e abióticos, bem como a influência das atividades humanas sobre os sistemas naturais (Risser et al., 1984; Naveh; Lieberman, 1994).

Dentre os conceitos centrais da ecologia da paisagem, a conectividade da paisagem, se destaca, sendo definida como o grau em que a matriz facilita ou dificulta o movimento dos organismos entre fragmentos de habitat (Taylor et al., 1993). Nesse contexto, para incorporar a interação entre a ecologia das espécies e a configuração da paisagem, surge o conceito de conectividade funcional, que considera o deslocamento dos organismos e a percepção das espécies em diferentes matrizes, de acordo com a configuração da paisagem (Sydenham et al., 2025; Lonsdorf et al., 2009). Ou seja, a conectividade funcional avalia como a estrutura espacial influencia as respostas comportamentais, sendo tratada como uma variável independente que afeta os processos ecológicos e a dinâmica das populações (Goodwin, 2003).

Entre as diferentes abordagens utilizadas para avaliar a conectividade funcional, destacam-se os modelos baseados em caminhos de menor custo (*least-cost paths* – LCP), que estimam potenciais rotas de deslocamento a partir de valores de resistência atribuídos às diferentes classes de uso da terra (Cushman et al., 2009). Esses modelos não consideram a paisagem de forma binária, isto é, não a interpretam de maneira simplificada ou homogênea.

Em vez disso, os LCP incorporam diferentes tipos de resistência, considerando a heterogeneidade espacial da matriz e permitindo representar os distintos elementos da paisagem e como estes podem atuar no movimento dos organismos, funcionando como facilitadores ou barreiras. Diante disso, a compreensão da conectividade, anteriormente baseada apenas na proximidade entre fragmentos, passa a considerar também o custo acumulado necessário para o deslocamento entre a origem e o destino por meio da superfície de resistência. Assim, os caminhos retratam as rotas de menor resistência funcional, ou seja, associadas à redução do gasto energético, das dificuldades de navegação e do risco de mortalidade durante o deslocamento (Cushman et al., 2009; Sydenham et al., 2025).

Estudos com abelhas evidenciam como esses modelos podem representar de forma mais objetiva o fluxo potencial dos indivíduos na paisagem, demonstrando que estruturas e ambientes seminaturais aumentam a permeabilidade funcional e explicam, de forma mais eficiente, os padrões de conectividade (Sydenham et al., 2025). Essa relação entre a configuração da paisagem e a conectividade funcional reflete diretamente aspectos ecológicos das espécies, uma vez que a composição da paisagem influencia os comportamentos de forrageamento, o acesso aos recursos florais e os padrões de deslocamento de abelhas sem ferrão em ambientes antropizados (Machado et al., 2020). Entretanto, tais relações não são constantes ao longo do tempo, pois a disponibilidade de recursos e as características da vegetação variam sazonalmente, alterando também a permeabilidade funcional da paisagem (Giannini et al., 2015). Nesse sentido, para obter inferências sobre a disponibilidade de recursos ao longo do tempo, têm sido utilizados índices espectrais, como o NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*), uma vez que essa ferramenta permite representar a cobertura e o vigor vegetativo da paisagem.

Estudos mostram, entretanto, que o NDVI, isoladamente, pode apresentar limitações como indicador da qualidade do habitat, pois áreas com valores elevados desse índice e alta cobertura vegetal podem representar ambientes com baixa diversidade floral ou reduzida disponibilidade de recursos adequados para as abelhas (Arena et al., 2023). Além disso, a sazonalidade exerce forte influência sobre a atividade de voo e a utilização de recursos pela mandacariá (*Melipona quadrifasciata*), podendo gerar mudanças na composição da dieta, na intensidade do forrageamento e na disponibilidade de recursos florais entre as estações do ano (Antonini et al., 2006; Abreu, 2011; Kaluza et al., 2016). Deste modo, a incorporação das variações sazonais do NDVI em modelos de conectividade funcional pode contribuir para uma representação mais realista das potenciais rotas de deslocamento de abelhas nativas em paisagens fragmentadas.

A *M. quadrifasciata* destaca-se entre as abelhas sem ferrão devido à sua importância ecológica e sensibilidade às alterações da paisagem. Atuando como polinizadora de diversas espécies nativas e cultivadas, essa espécie contribui para a manutenção da biodiversidade e para serviços ecossistêmicos. Além disso, depende fortemente de recursos distribuídos na paisagem e de ambientes adequados para nidificação e forrageamento (Antonini et al., 2006; Araújo et al., 2016).

Nesse contexto, estudos demonstram que sua ocorrência é reduzida em áreas de intensa urbanização e que a fragmentação da paisagem pode comprometer a conectividade entre populações, influenciando o fluxo gênico e aumentando a vulnerabilidade das colônias (Antonini et al., 2025; Barbosa et al., 2022; Jaffé et al., 2016). Entretanto, os efeitos da fragmentação não dependem apenas da distância entre fragmentos, mas também das características da matriz que os envolve. Pesquisas indicam que áreas vegetadas e estruturas seminaturais podem favorecer a capacidade de deslocamento e retorno da espécie em ambientes antropizados (Arena et al., 2023; Antonini et al., 2025). Assim, *M. quadrifasciata* representa uma espécie modelo para investigar como a configuração da paisagem e suas variações temporais influenciam a conectividade funcional em cenários de crescente antropização.

Embora trabalhos anteriores tenham demonstrado a influência da estrutura da paisagem sobre a ocorrência, o fluxo gênico e o deslocamento de *M. quadrifasciata* em ambientes antropizados (Jaffé et al., 2016; Barbosa et al., 2022; Antonini et al., 2025), ainda são poucos as pesquisas que incorporam simultaneamente a heterogeneidade espacial da matriz e a sazonalidade na avaliação da conectividade funcional da espécie, bem como investigar como esses fatores podem alterar a permeabilidade da paisagem e influenciar potenciais rotas de deslocamento. Nesse contexto, este estudo busca responder às seguintes perguntas:

- ❖ Caminhos de menor custo, derivados de matrizes de resistência baseadas em uso da terra e NDVI sazonal, representam rotas potenciais de maior permeabilidade funcional para o retorno de *M. quadrifasciata* em uma paisagem antropizada?
- ❖ A variação sazonal do NDVI, combinada à estrutura do uso da terra, altera a configuração e a estabilidade espacial da conectividade funcional potencial, expressa pelos corredores derivados de caminhos de menor custo, em uma paisagem antropizada?

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Avaliar se caminhos de menor custo, derivados de matrizes de resistência baseadas na combinação entre uso da terra e NDVI sazonal, representam rotas potenciais de maior permeabilidade funcional para o retorno de *Melipona quadrifasciata* em uma paisagem antropizada.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ Elaborar superfícies sazonais de resistência da paisagem por meio da integração entre uso da terra e NDVI.
- ❖ Modelar caminhos de menor custo e corredores potenciais entre os pontos de soltura e a colônia de *Melipona quadrifasciata*.
- ❖ Quantificar métricas espaciais associadas aos caminhos de menor custo e aos corredores potenciais, incluindo resistência média, heterogeneidade da resistência, custo acumulado, desvio do caminho e composição funcional da paisagem.
- ❖ Analisar a estabilidade espacial dos corredores potenciais entre as estações do ano por meio de métricas de similaridade espacial e recorrência dos corredores.
- ❖ Avaliar a relação entre as métricas dos caminhos e corredores potenciais e o sucesso de retorno das abelhas.
- ❖ Avaliar a relação entre as métricas dos caminhos e corredores potenciais e o tempo de retorno das abelhas, considerando modelos de sobrevivência controlados pela distância de soltura e sazonalidade.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 ESPÉCIE MODELO

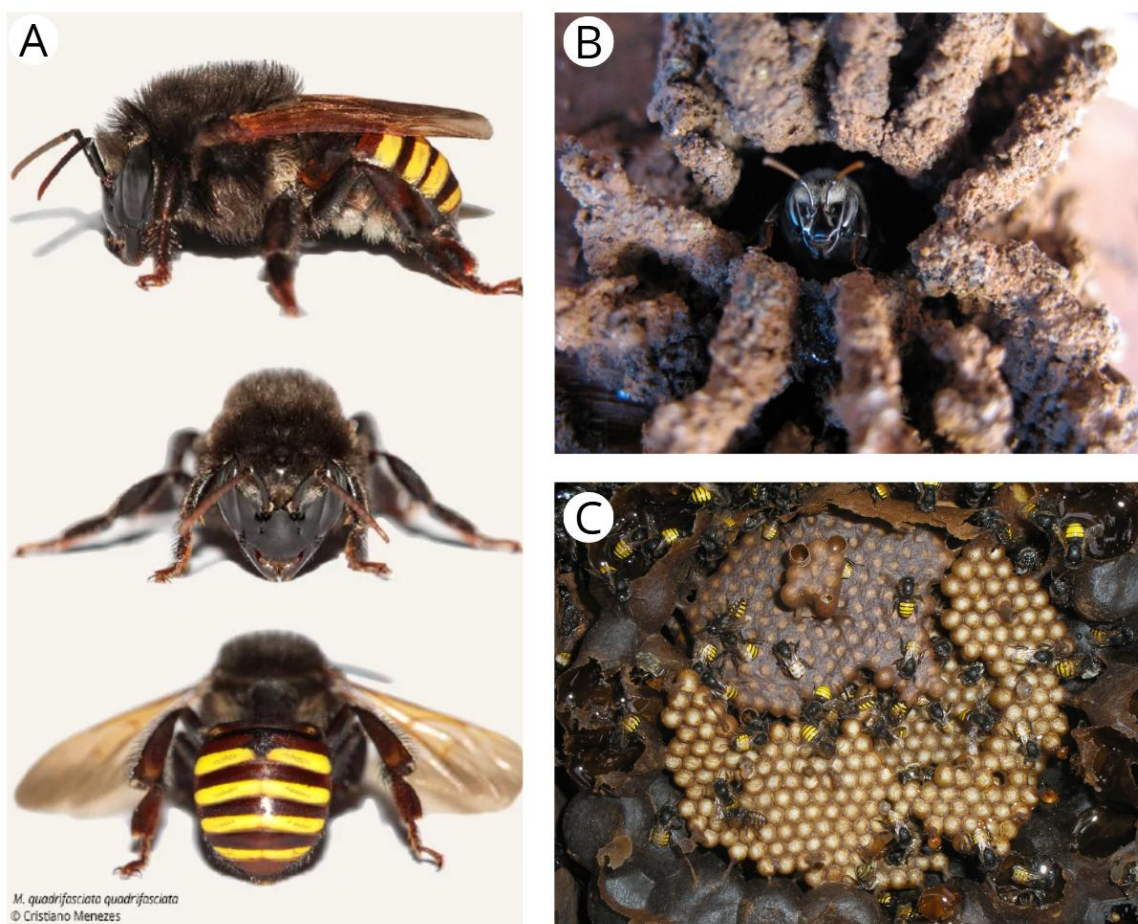
A espécie utilizada neste estudo foi *Melipona quadrifasciata* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Apidae: Meliponini), popularmente conhecida como mandaçaia. Trata-se de uma abelha sem ferrão nativa da Mata Atlântica, amplamente distribuída nas regiões Sul e

Sudeste do Brasil (Nogueira-Neto, 1997; Michener, 2007). A espécie apresenta coloração predominantemente preta na cabeça e no tórax, com faixas amarelas características no abdômen, medindo aproximadamente entre 10 e 11 mm de comprimento (Díaz et al., 2016) (Figura 1). Suas colônias são perenes e eussociais, geralmente compostas por 300 a 400 indivíduos, podendo alcançar populações superiores a 900 abelhas adultas em condições favoráveis (Abreu, 2011; Brito et al., 2013).

A mandaçaia nidifica preferencialmente em cavidades naturais de árvores vivas, característica que a torna dependente da disponibilidade de fragmentos florestais com árvores de grande porte (Nogueira-Neto, 1997). A espécie apresenta comportamento de forrageamento generalista, explorando recursos florais de diversas espécies vegetais nativas e cultivadas, com destaque para representantes das famílias Myrtaceae, Fabaceae, Asteraceae e Solanaceae (Antonini et al., 2006; Absy et al., 1984). Além disso, possui capacidade de realizar polinização por vibração (*buzz pollination*), desempenhando importante papel na reprodução de espécies vegetais nativas e culturas agrícolas, como tomate (*Solanum lycopersicum*) e berinjela (*Solanum melongena*) (Antonini et al., 2006).

Estudos anteriores demonstram que *M. quadrifasciata* é sensível às alterações na composição e configuração da paisagem, apresentando redução na ocorrência em ambientes altamente urbanizados e dependência de áreas que forneçam recursos florais e locais adequados para nidificação (Jaffé et al., 2016; Barbosa et al., 2022; Antonini et al., 2025). Adicionalmente, pesquisas recentes evidenciam elevada capacidade de deslocamento e retorno em paisagens antropizadas, tornando a espécie um modelo apropriado para investigações relacionadas à conectividade funcional e à influência da estrutura da paisagem sobre o movimento de polinizadores (Arena et al., 2023; Toppa et al., 2026a; Toppa et al., 2026b).

Figura 1 - Características morfológicas e estrutura da colônia de *Melipona quadrifasciata*. A. Operária em vista lateral, frontal e dorsal. B. Entrada da colônia. C. Discos de cria presentes no interior da colônia.



Fonte: Elaborado pela autora a partir de fotografias de A. Cristiano Menezes (Instituto A.B.E.L.H.A); B. Elinor Lichtenberg e C. Márcio Pires.

3.2 ÁREA DE ESTUDO E ARRANJO ESPACIAL DOS PONTOS DE SOLTURA

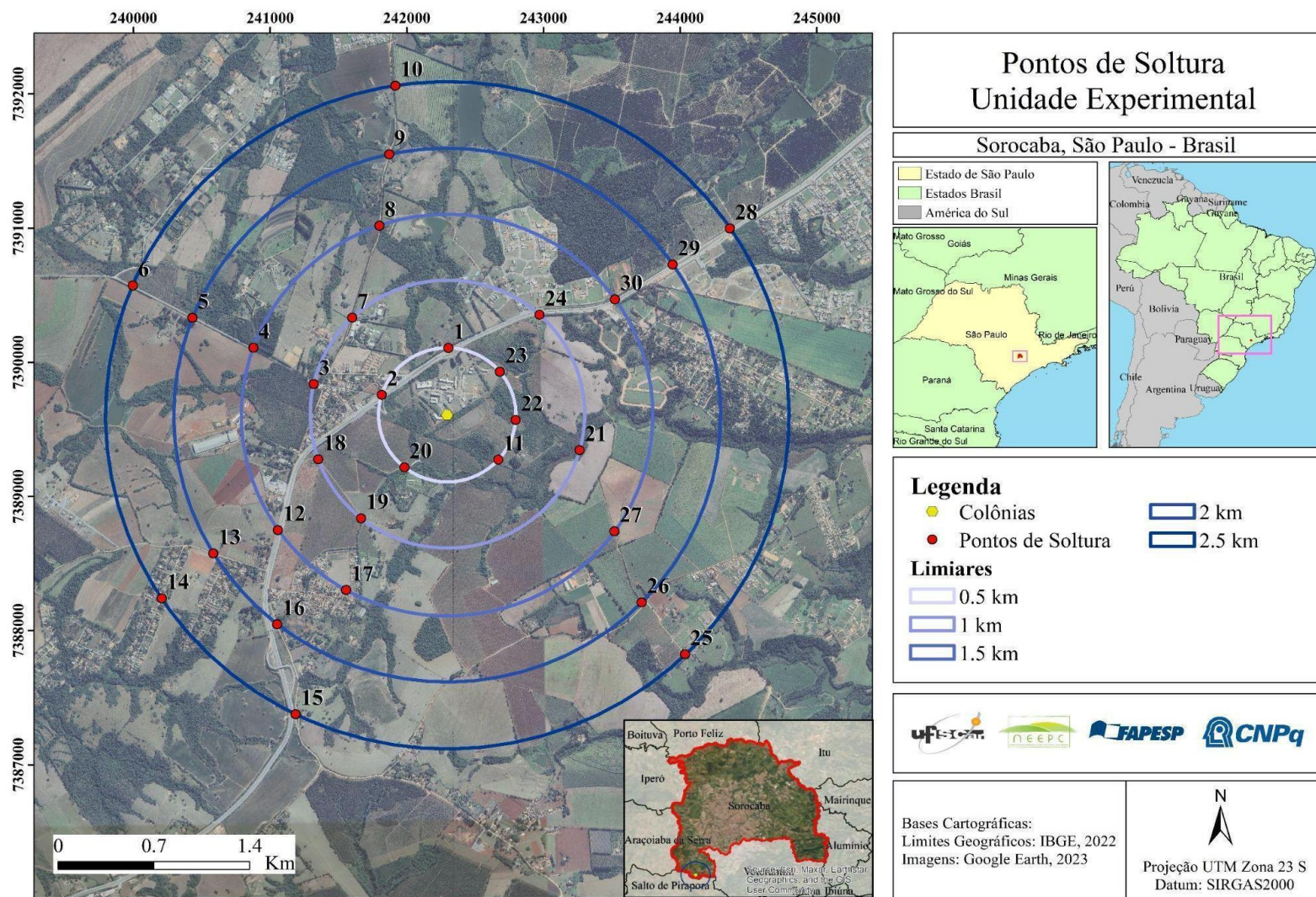
A área de estudo para a realização do experimento de soltura está localizada no sudeste do estado de São Paulo, Brasil, na região de Sorocaba, entre as latitudes $-23,60^{\circ}$ e $-23,56^{\circ}$ e as longitudes $-47,55^{\circ}$ e $-47,50^{\circ}$. No ponto central da unidade experimental estão instaladas três colônias de *M. quadrifasciata* no laboratório de pesquisa do Núcleo de Estudos em Ecologia da Paisagem e Conservação (<http://www.neepc.ufscar.br>) da Universidade Federal de São Carlos, campus Sorocaba.

O ambiente da área de estudo é caracterizado por vegetação secundária, resultante do histórico de impactos ambientais decorrentes de diversas atividades humanas (Villela et al., 2015). Contudo, ainda são observadas duas formações florestais distintas: fragmentos de

Floresta Estacional Semidecidual é um ecótono para o Cerrado, com formações vegetacionais caracterizadas pela florística e fitofisionomias típicas do bioma (Corrêa 2011).

Os pontos de soltura foram distribuídos em cinco distâncias, com intervalos de 500 m, variando de 500 a 2.500 m do local central das colônias. Foram estabelecidos seis pontos de soltura em cada distância, totalizando 30 pontos. Duas abelhas foram soltas simultaneamente em cada ponto, sem treinamento prévio. Esse procedimento foi repetido ao longo das quatro estações de 2024, resultando em um total de 240 abelhas soltas no experimento (Figura 2).

Figura 2 – Limiares e pontos de soltura distribuídos na unidade experimental, município de Sorocaba, estado de São Paulo



Fonte: Autoria própria

3.3 CONDIÇÕES DAS COLÔNIAS, COLETA DOS INDIVÍDUOS DE *M. quadrifasciata* E FIXAÇÃO DAS ETIQUETAS RFID

As colônias de *M. quadrifasciata* estavam alojadas em caixas de madeira de dimensões padronizadas, posicionadas em uma bancada lado a lado, em condição controlada, em um ambiente de semicampo conectado ao ambiente externo por um tubo que permitia às abelhas a livre coleta de alimento (Figura 3). Esse arranjo das colônias garantiu que todos os indivíduos experimentassem um contexto ambiental idêntico, disponibilidade de recursos e referencial visual da paisagem no local das colônias. A manutenção das colônias sob condições físicas e metodológicas idênticas está de acordo com a prática experimental estabelecida em estudos de orientação de abelhas sem ferrão e rastreamento por RFID (Costa et al. 2021; Oliveira et al. 2021; Toppa et al. 2021; Toppa et al. 2026a). Assim, em vez de tratar a localização da colônia como fator experimental, a heterogeneidade espacial foi operacionalizada por meio dos ambientes de liberação (Toppa et al. 2026a), uma vez que as abelhas marcadas com RFID foram translocadas para 30 pontos que diferiram em distância à colônia, composição da cobertura e uso da terra e condições microclimáticas. Portanto, neste caso, a unidade relevante de contraste ecológico é o ambiente de soltura, não a posição das colônias, e a variação no desempenho de retorno emerge da diversidade ambiental entre os pontos de soltura, em vez de quaisquer diferenças entre as próprias colônias (Toppa et al. 2026a).

Figura 3 – Colônias da espécie *Melipona quadrifasciata* instaladas em ambiente laboratorial para o monitoramento utilizando o Kit RFID.



Fonte Autoria própria.

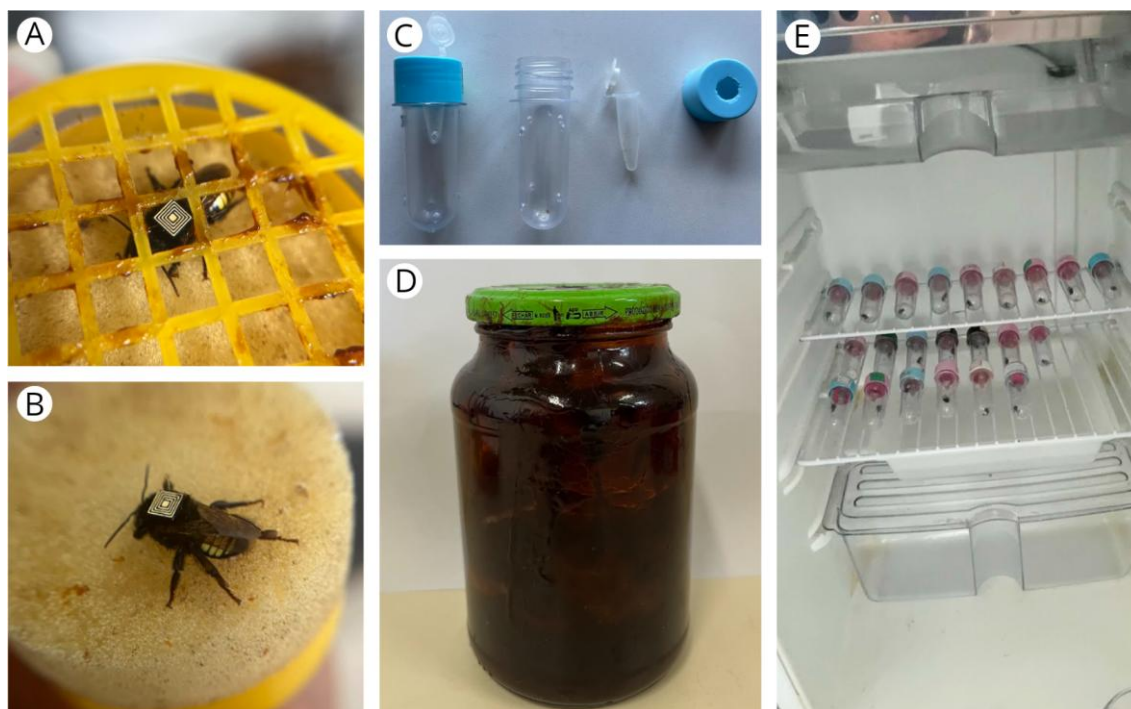
As abelhas forrageiras foram capturadas durante as horas de forrageamento ativo, especificamente quando estavam saindo das colônias. A atividade de voo externo na saída ou entrada é característica de operárias mais velhas de abelhas sem ferrão, que passaram das tarefas de nidificação para guarda e forrageamento (Camargo 2012). Desta forma, esse procedimento impediu que indivíduos jovens e inexperientes fossem amostrados. As abelhas foram coletadas utilizando um recipiente plástico transparente de 250 mL, pré-perfurado para a circulação de ar, contendo um microtubo de 1,5 mL preenchido com uma solução de sacarose a 50% (p/v) para alimentação. Este aparato foi posicionado na saída de cada colônia, junto ao tubo de conexão ao meio externo, para capturar seletivamente as abelhas forrageiras. Após a coleta, os recipientes foram imediatamente transportados para o laboratório para a fixação das etiquetas.

Antes da fixação nas abelhas, cada etiqueta foi pré-escaneada usando um sistema RFID para obter seu identificador único, permitindo o rastreamento de cada indivíduo. Com o uso de uma ferramenta de marcação de abelhas rainhas, a etiqueta eletrônica pré-identificada foi fixada ao tórax de cada abelha, entre os pontos de inserção das asas (Figura 4A-B), usando uma cola

não tóxica e de cura rápida (Toppa et al. 2021) (Figura 4D). A fixação das etiquetas foi feita de forma a garantir o alinhamento central para evitar interferência com o movimento das asas. Cada etiqueta RFID mede $2,5 \times 2,5 \times 0,4$ mm e pesa 5,4 mg (Hitachi Chemicals 2016). Após a fixação, as etiquetas foram testadas cuidadosamente quanto à estabilidade da adesão e quaisquer indivíduos com etiquetas mal fixadas foram reetiquetados.

Após a fixação da etiqueta, as abelhas foram colocadas em tubos PET individuais por 10 minutos para permitir que a cola secasse. Em seguida, os indivíduos etiquetados foram transferidos para recipientes de plástico perfurados e equipados com microtubos de 1,5 mL contendo uma solução de sacarose a 50% (p/v) fixados às tampas, garantindo o acesso ao alimento durante a noite (Figura 4C). Os recipientes foram armazenados em uma incubadora de Demanda Bioquímica de Oxigênio (DBO) com temperatura e umidade controladas (28 °C e 70%, respectivamente) até a soltura em campo no dia seguinte (Figura 4E). O procedimento de posicionamento e fixação da etiqueta RFID seguiu o protocolo proposto por Toppa et al. (2021).

Figura 4 – Procedimento e materiais utilizados na etiquetagem. A. Abelha imobilizada no marcador de rainha para fixação da etiqueta RFID; B. Abelha com a etiqueta RFID fixada entre as asas; C. Tubos PET com alimentador utilizados para armazenamento de abelhas; D. cola natural utilizada para a fixação das etiquetas; E. Abelhas nos tubos PET dentro da incubadora BOD.



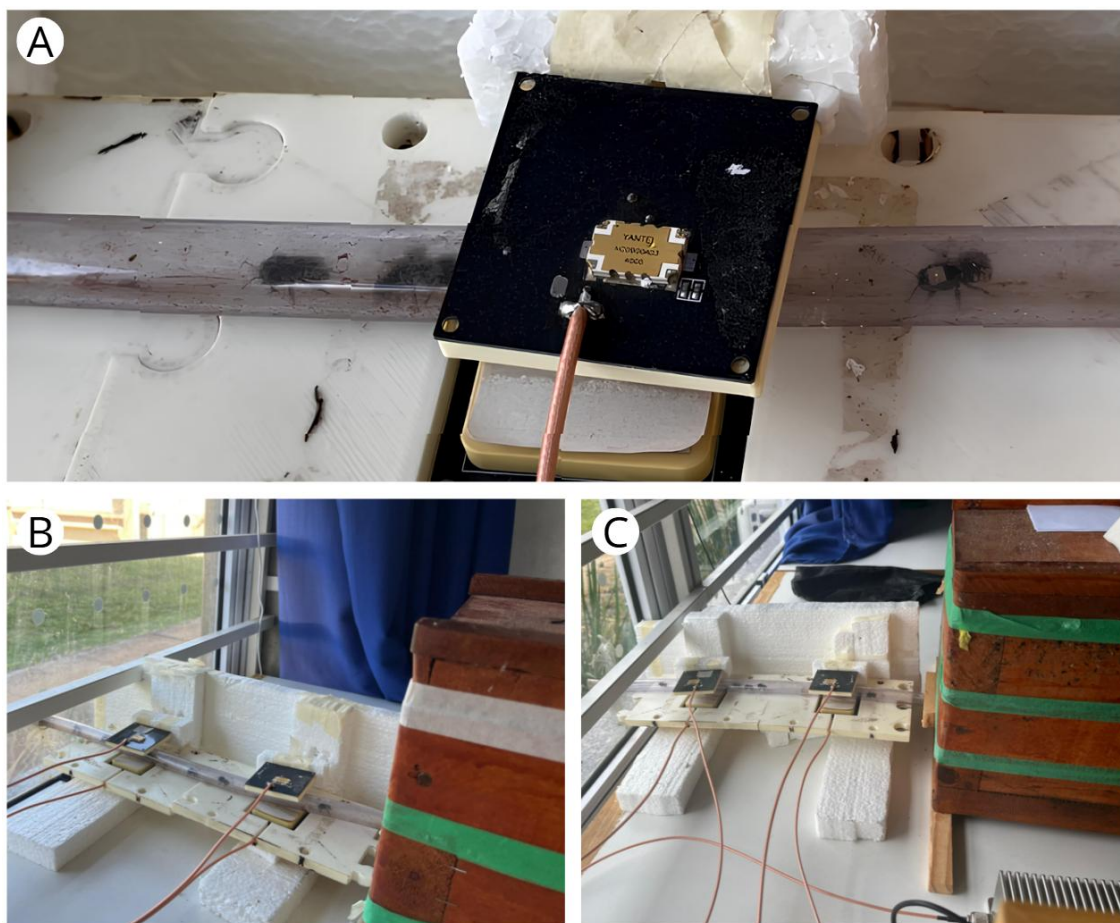
Fonte: Autoria própria.

3.4 SOLTURA E MONITORAMENTO DA CAPACIDADE DE RETORNO

As solturas foram realizadas em dias sem eventos de chuva, com horário de início padronizado pela manhã (a partir das 7h – UTC-3) para minimizar o intervalo entre a soltura de uma e outra abelha. O horário exato de cada soltura (hora, minuto e segundo) foi registrado. Em cada ponto de soltura, as coordenadas geográficas foram registradas com o uso de um receptor GPS. As solturas para o verão ocorreram entre 26 de fevereiro e 1º de março de 2024; para o outono, entre 3 e 7 de junho de 2024; para o inverno, entre 27 e 31 de agosto de 2024; e para a primavera, entre 19 e 23 de novembro de 2024. As solturas em cada estação foram distribuídas ao longo de três dias na mesma semana, com 10 pontos de soltura por dia, totalizando 20 abelhas soltas diariamente. O horário do nascer do sol (UTC-3) variou ao longo das estações em que as solturas foram realizadas. No final de fevereiro e início de março de 2024 (verão), o nascer do sol ocorreu por volta das 6h. Em junho (outono), o nascer do sol era por volta das 6h45. Durante o período de inverno, no final de agosto, ocorria perto das 6h20. Finalmente, em novembro (primavera), o nascer do sol era bem mais cedo, por volta das 5h15.

Os dados de retorno das abelhas foram coletados utilizando um sistema RFID (de Souza et al. 2018), que registrava o identificador único de cada abelha ao cruzar o campo de leitura de antena dupla posicionada no tubo de passagem para acesso à colônia (Figura 5). Cada detecção gerava um evento digital contendo o ID da abelha, data, hora, minuto e segundo de chegada, permitindo o cálculo preciso dos horários de retorno individuais. A configuração antena-leitor garantia que cada indivíduo que retornasse necessariamente passasse pelo corredor de detecção, impedindo desvios e assegurando a captura completa das chegadas. Para evitar a contagem repetida do mesmo retorno, foi considerada a primeira detecção registrada na planilha de dados. O monitoramento de cada colônia foi realizado continuamente desde a liberação do primeiro indivíduo até as 18h (UTC-3) do dia seguinte em cada estação. As abelhas eram consideradas como tendo retornado com sucesso se detectadas dentro dessa janela de monitoramento, que durava aproximadamente 35 horas, considerando o horário da primeira soltura.

Figura 5 – Sistema RFID instalado nas colônias. A. Abelha com etiqueta RFID passando por duas antenas do sistema; B e C Antenas do sistema RFID instaladas nas colônias.

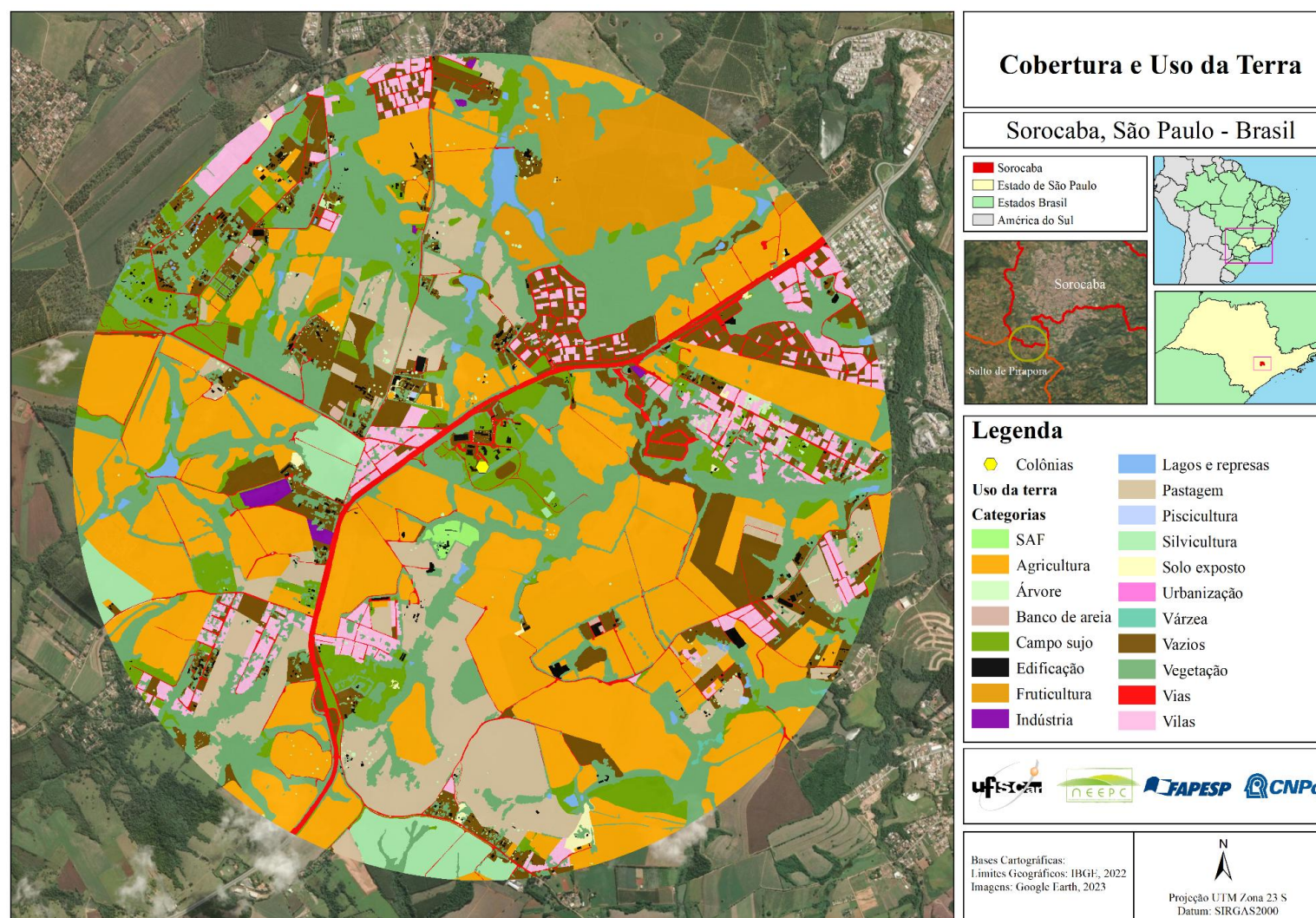


Fonte: Autoria própria.

3.5 MAPEAMENTO DA COBERTURA E USO DA TERRA

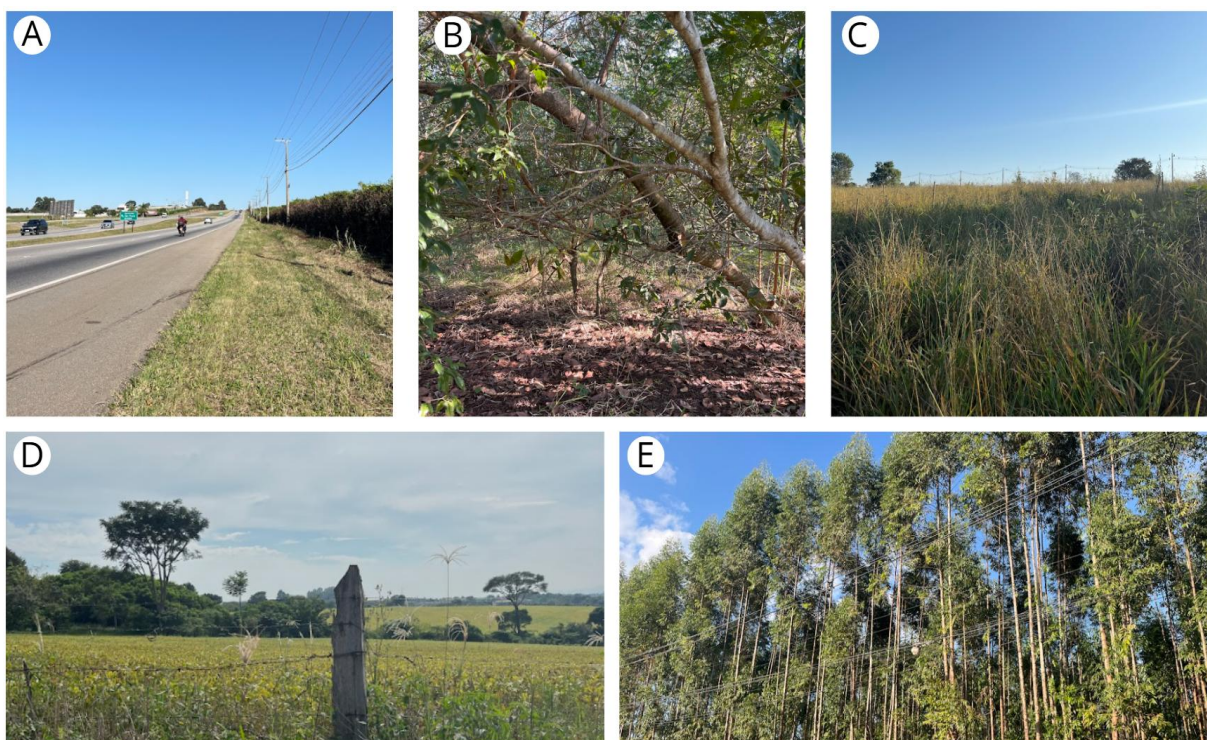
O mapeamento da cobertura e do uso da terra foi realizado por vetorização manual em ambiente SIG (Sistemas de Informação Geográfica), em escala 1:2000, utilizando imagens de alta resolução disponibilizadas por plataformas de visualização (Google) extraídas pela extensão *QuickMapService* no Quantum GIS. A interpretação visual da vetorização em tela considerou elementos como padrão, cor, textura, forma e contexto espacial para a definição das feições (Marchetti e Garcia 1977). Posteriormente, o mapeamento (Figura 6) foi validado e ajustado com base em observações de campo, o que garantiu maior acurácia na classificação temática (Figura 7).

Figura 6 – Distribuição espacial das classes de cobertura e uso da terra em um raio de 3 km ao redor das colônias de *Melipona quadrifasciata* na área de estudo.



Fonte: Autoria própria

Figura 7 - Exemplos dos padrões de cobertura e uso da terra dos pontos selecionados na Unidade Experimental. A. Vias; B. Vegetação em regeneração; C. Campo aberto; D. Agricultura; E. Silvicultura.



Fonte: Autoria própria.

3.6 ATRIBUIÇÃO DE PESOS DE RESISTÊNCIA DA PAISAGEM ESTRUTURAL

Os valores de resistência associados às classes de cobertura e uso da terra foram definidos com base em critérios ecológicos relacionados à capacidade de deslocamento, forrageamento e persistência de *M. quadrifasciata* em paisagens antropizadas (Topppa et al. 2026a; Topppa et al. 2026b). A atribuição dos pesos considerou, de forma integrada, a disponibilidade de recursos florais, a presença de substratos adequados para nidificação, a estrutura da vegetação, o grau de antropização, a presença de barreiras físicas ao movimento e as condições microclimáticas predominantes. Os valores foram atribuídos em escala contínua de 0 a 1, em que valores próximos de 0 representam superfícies de maior permeabilidade funcional e valores próximos de 1 representam superfícies de maior resistência ao deslocamento.

As classes de cobertura e uso da terra foram organizadas em sete categorias, de resistência muito baixa à resistência máxima, às quais os pesos foram atribuídos, devido às suas respectivas especificações (Tabela 1). Classes arbóreas e formações de vegetação nativa receberam os menores valores de resistência, por refletirem ambientes com maior

disponibilidade de recursos florais, maior complexidade estrutural, melhores condições microclimáticas e presença de cavidades arbóreas potencialmente utilizadas para nidificação por *M. quadrifasciata*, além de funcionarem como elementos facilitadores do movimento na matriz, inclusive em paisagens urbanas e fragmentadas (Barbosa et al. 2022; Antonini et al. 2022; Abreu 2011; Antonini et al. 2025; Machado et al. 2020; Antonini et al. 2006; Batalha-Filho et al. 2010; Giannini et al. 2015). Sistemas agroflorestais também foram categorizados como resistência muito baixa, porém com peso ligeiramente superior à classe vegetação nativa, por combinarem elementos arbóreos e cultivos agrícolas livres de agrotóxicos, mantendo heterogeneidade estrutural e potencial oferta de recursos, ainda que sob maior influência do manejo antrópico (Chevez et al. 2023). Pomares e áreas de citricultura (plantação de laranja) foram classificados com resistência baixa, considerando que podem ofertar recursos florais durante os períodos de floração e ser utilizados para forrageamento, embora apresentem estrutura simplificada e disponibilidade temporal mais restrita de recursos (Machado et al. 2020; Kaluza et al. 2016; Ramadani et al. 2021), e em certos casos, com manejo mais intensivo.

Classes intermediárias, como campo sujo, silvicultura, agricultura, pastagem e lagos e represas, receberam pesos de resistência moderados a moderadamente altos. Campo sujo foi interpretado como ambiente permeável, porém com menor complexidade estrutural e oferta mais limitada de recursos e locais de nidificação (Antonini et al. 2022; Toledo-Hernández et al. 2022). Áreas de silvicultura foram tratadas como matriz de resistência intermediária, pois, apesar de poderem ser utilizadas para coleta de néctar e pólen, especialmente em plantios dominados por *Eucalyptus* spp., apresentam simplificação estrutural e baixa diversidade de recursos nativos (Barcelos et al. 2019; Costa et al. 2019). Áreas agrícolas foram classificadas com resistência moderada, pois, embora possam apresentar oferta episódica de recursos florais, especialmente em determinadas fases fenológicas das culturas, o manejo intensivo, a baixa heterogeneidade estrutural e o uso recorrente de agrotóxicos tendem a reduzir a qualidade do ambiente e aumentar o custo funcional do deslocamento (Lima et al. 2016; Farder-Gomes et al. 2023). Ainda assim, essas áreas não configuram barreiras estruturais ao movimento, mantendo certo grau de permeabilidade na paisagem, particularmente em contextos menos homogêneos (Obregón et al. 2021). Pastagens receberam resistência relativamente elevada, em razão da simplificação fisionômica, da escassez de árvores adequadas à nidificação e da menor diversidade de recursos florais, embora ainda mantenham alguma permeabilidade ao movimento em contextos menos homogêneos (Toledo-Hernández et al. 2022; Cavalcante et al. 2023; Correia et al. 2020). Lagos e represas foram tratados como barreiras parciais, com resistência moderadamente alta, por representarem superfícies pouco favoráveis ao

deslocamento e sem oferta de recursos, ainda que não sejam absolutamente intransponíveis para uma espécie voadora (Araújo et al. 2016).

As maiores resistências foram atribuídas às classes associadas à intensificação do uso antrópico e/ou à ausência de cobertura vegetal, como banco de areia, solo exposto, vilas, vias, edificações e urbanização. Bancos de areia e solo exposto foram considerados ambientes hostis, caracterizados por ausência de recursos florais, ausência de locais de nidificação e condições microclimáticas mais severas, o que tende a dificultar o deslocamento e aumentar o custo funcional do movimento (Araújo et al. 2016; Barcelos et al. 2019). Vilas, vias e edificações receberam pesos muito elevados por representarem barreiras físicas e ambientes com baixa permeabilidade, escassez de vegetação e forte alteração estrutural da paisagem (Antonini et al. 2022; Sydenham et al. 2025). A urbanização densa foi classificada entre as maiores resistências por reunir alta impermeabilização, escassez de árvores de grande porte, fragmentação de áreas verdes e restrições ao forrageamento e à permanência da espécie em áreas fortemente urbanizadas (Antonini et al. 2022; Antonini et al. 2025; Arena et al. 2023; Arena et al. 2026). Para classes como várzea, vazios, piscicultura e indústria, a atribuição dos pesos foi feita por inferência ecológica com base na estrutura ambiental, disponibilidade esperada de recursos, exposição microclimática e grau de barreira ao deslocamento descritos no relatório técnico que embasou a matriz. A Tabela 1 sintetiza as classes adotadas no mapeamento, o peso e a categoria de resistência na área para a realização do experimento de soltura.

Tabela 1- Pesos de resistência da paisagem por classes de cobertura e uso da terra para *Melipona quadrifasciata*.

Classe de Uso e Cobertura da Terra	Peso de Resistência	Categoria
Árvore	0,05	Resistência muito baixa
Vegetação (nativa)	0,10	Resistência muito baixa
SAF (Sistema Agroflorestal)	0,15	Resistência muito baixa
Fruticultura (laranja)	0,30	Resistência baixa
Várzea	0,35	Resistência baixa
Campo sujo	0,45	Resistência moderada
Silvicultura	0,50	Resistência moderada
Agricultura	0,55	Resistência moderada
Pastagem	0,60	Resistência moderada-alta
Lagos e represas	0,65	Resistência moderada-alta
Vazios	0,70	Resistência alta
Banco de areia	0,75	Resistência alta
Solo exposto	0,80	Resistência alta
Vilas	0,85	Resistência muito alta
Vias	0,90	Resistência muito alta
Piscicultura	0,90	Resistência muito alta
Edificação	0,95	Resistência muito alta
Urbanização	0,95	Resistência muito alta
Indústria	1,00	Resistência máxima

Fonte: Autoria própria.

Com base nesses critérios, a camada vetorial de cobertura e uso da terra foi convertida para formato *raster* mantendo resolução espacial de 10 m e posteriormente reclassificada segundo os pesos atribuídos a cada classe, resultando em uma superfície contínua de resistência estrutural da paisagem ao movimento de *M. quadrifasciata*.

3.7 INCORPORAÇÃO DA VARIAÇÃO SAZONAL DA VEGETAÇÃO E CONSTRUÇÃO DA SUPERFÍCIE DE RESISTÊNCIA

A resistência da paisagem foi modelada a partir da integração entre a estrutura da cobertura e uso da terra e a variação sazonal da vegetação, representada pelo NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*).

O NDVI (Rouse et al. 1973) foi obtido no ambiente Google Earth Engine (GEE) a partir da coleção de imagens Sentinel-2 Surface Reflectance (COPERNICUS/S2_SR_HARMONIZED). Para cada estação do ano, foram selecionadas imagens dentro de janelas temporais específicas, com filtragem por cobertura de nuvens inferior a 25%. Adicionalmente, foi aplicada uma máscara de nuvens baseada na banda QA60, removendo pixels classificados como nuvem e cirrus.

Para cada período, foi gerado um mosaico representativo por meio da composição mediana das imagens disponíveis, reduzindo a influência de ruídos atmosféricos e variações pontuais. O NDVI foi então calculado para cada pixel segundo a expressão:

$$NDVI = \frac{NIR - RED}{NIR + RED}$$

sendo que:

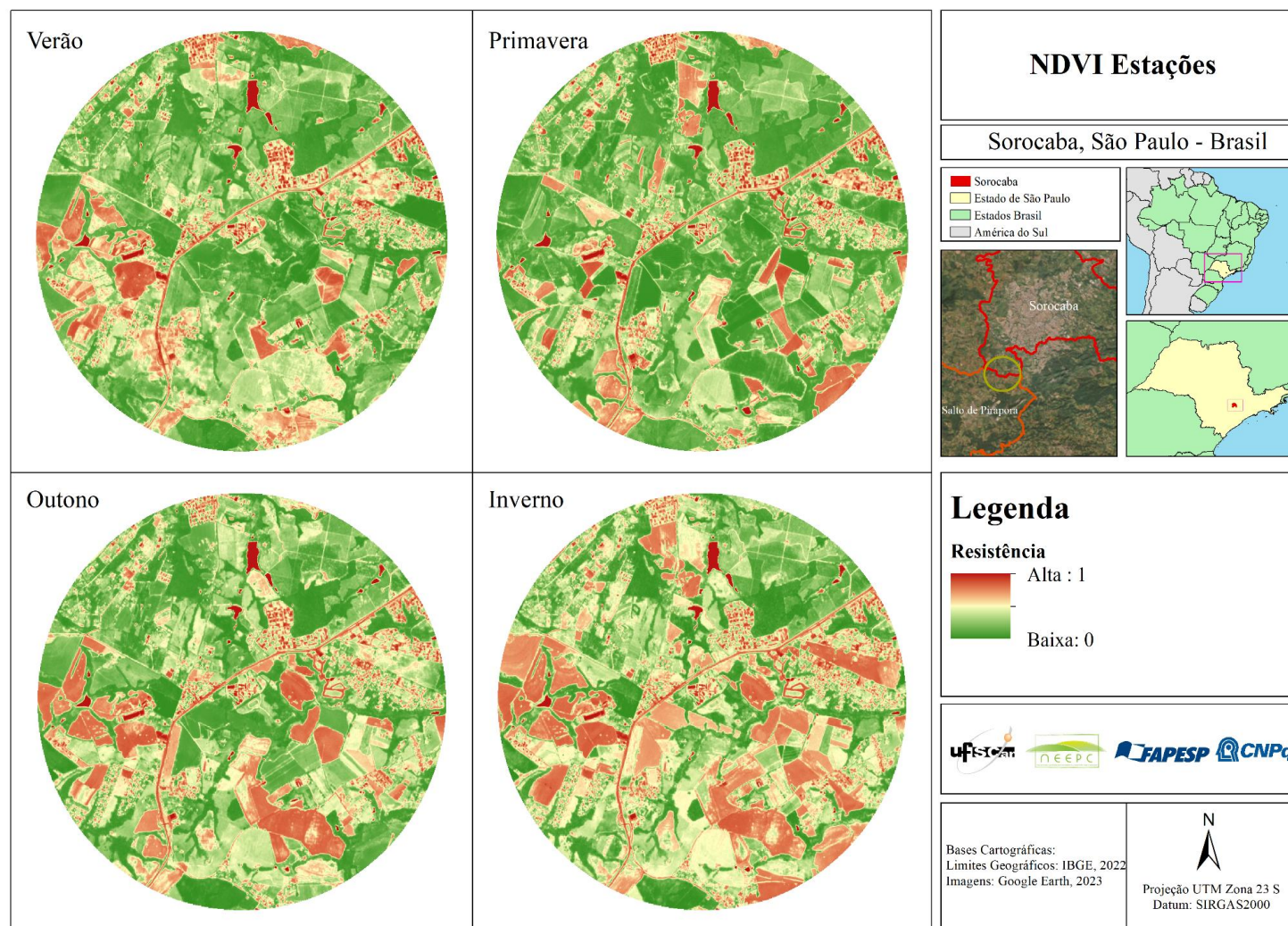
NIR corresponde à refletância na banda do infravermelho próximo (B8 do Sentinel-2);

RED corresponde à refletância na banda do vermelho (B4 do Sentinel-2).

Os produtos finais foram exportados com resolução espacial de 10 m e sistema de referência UTM (EPSG:31983), garantindo compatibilidade com as demais camadas utilizadas na modelagem.

Os valores de NDVI foram posteriormente normalizados em escala contínua entre 0 e 1 e invertidos, de modo que áreas com maior vigor vegetativo (valores elevados de NDVI) apresentassem menor resistência ao deslocamento. Essa transformação permitiu utilizar o NDVI como um modulador sazonal da resistência, refletindo variações na qualidade do habitat e na disponibilidade de recursos florais ao longo do ano (Figura 8).

Figura 8 – Superfícies de resistência sazonal derivadas do NDVI normalizado e invertido para as estações do ano: verão, outono, inverno e primavera. Valores próximos de 0 indicam menor resistência ao deslocamento, associados a áreas com maior vigor vegetativo, enquanto valores próximos de 1 representam maior resistência na paisagem.



Fonte: Autoria própria

O uso da terra foi considerado o componente estrutural dominante da paisagem, recebendo maior peso na composição da resistência, enquanto o NDVI foi utilizado como fator de modulação sazonal, refletindo variações temporais na qualidade do habitat e na disponibilidade de recursos florais.

A superfície final de resistência (R_{final}) foi então obtida por meio de uma combinação linear ponderada entre as duas variáveis, conforme a equação:

$$R_{final} = (0,7 \times R_{uso}) + (0,3 \times NDVI_{inv})$$

Sendo que:

R_{uso} corresponde à resistência derivada do uso e cobertura da terra reclassificados;

$NDVI_{inv}$ corresponde ao NDVI normalizado e invertido;

Os coeficientes 0,7 e 0,3 representam, respectivamente, a maior influência da estrutura da paisagem e o papel modulador da sazonalidade da vegetação.

A partir dessa abordagem, foram geradas quatro superfícies de resistência, uma para cada estação do ano, permitindo incorporar a dinâmica temporal da paisagem na modelagem da conectividade funcional. As matrizes sazonais de resistência correspondentes ao verão, outono, inverno e primavera estão apresentadas na Figura 9.

Figura 9 – Matriz de resistência sazonal das estações. Valores próximos de 0 indicam menor resistência ao deslocamento, enquanto valores próximos de 1 representam maior resistência na paisagem.



Fonte: Autoria Própria.

3.8 MODELAGEM DOS CAMINHOS DE MENOR CUSTO

A conectividade funcional potencial foi estimada por meio da modelagem de caminhos de menor custo (*least-cost paths*), considerando como pontos de origem os locais de soltura e como destino as colônias de *M. quadrifasciata* (Toppa et al. 2026b; Beier et al. 2008).

Para cada estação do ano, foram geradas superfícies de custo acumulado a partir das matrizes de resistência. Com base nessas superfícies, foram extraídos os caminhos de menor custo (Figura 10) entre cada ponto de soltura e a respectiva colônia, representando rotas potenciais de maior permeabilidade funcional na paisagem. Os caminhos foram convertidos para formato vetorial e organizados em uma base única contendo a identificação do ponto de soltura e da estação correspondente.

Adicionalmente, foi calculada uma métrica de desvio espacial dos caminhos de menor custo em relação à trajetória retilínea entre os pontos de soltura e as colônias. Essa métrica corresponde à razão entre o comprimento do caminho e a distância euclidiana, sendo conceitualmente equivalente a medidas de tortuosidade e eficiência de deslocamento amplamente utilizadas em estudos de ecologia do movimento (Bovet e Benhamou, 1988; Benhamou, 2004; Nathan et al., 2008).

Para cada caminho, foi obtido o comprimento do trajeto ótimo (L_{caminho}) a partir da geometria vetorial dos caminhos. A distância euclidiana ($D_{\text{euclidiana}}$) foi calculada como a distância em linha reta entre cada ponto de soltura e a respectiva colônia.

A partir dessas medidas, foi derivada a razão:

$$\text{Desvio} = \frac{L_{\text{caminho}}}{D_{\text{euclidiana}}}$$

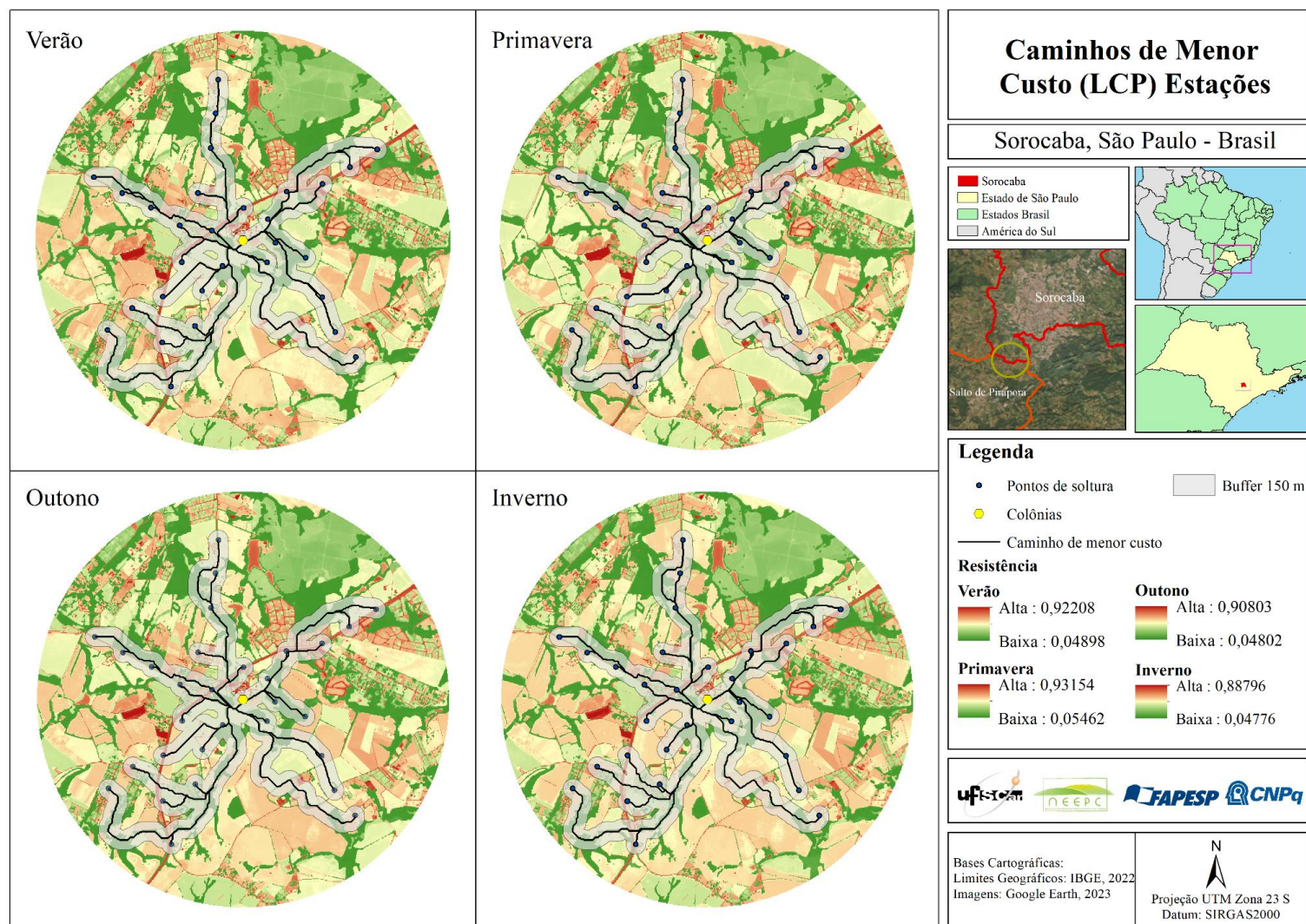
Valores próximos de 1 indicam trajetos mais próximos da trajetória retilínea, enquanto valores superiores a 1 indicam maior tortuosidade e, portanto, maior influência da resistência da paisagem sobre a configuração do caminho. Essa métrica foi utilizada como indicador do desvio espacial do trajeto em relação à rota euclidiana.

3.9 DELIMITAÇÃO DOS CORREDORES POTENCIAIS

Para incorporar a influência da paisagem adjacente aos trajetos, foram gerados *buffers* de 150 m ao redor dos caminhos de menor custo. A adoção dessa largura baseou-se na

necessidade de capturar a heterogeneidade ambiental ao longo dos trajetos, incluindo variações locais de cobertura vegetal, microclima e elementos antrópicos, sem descaracterizar a estrutura espacial dos caminhos (Toppa et al. 2026b). Os *buffers* foram posteriormente utilizados como unidades espaciais para a extração de métricas ambientais associadas à conectividade funcional (Figura 10).

Figura 10 – Caminhos de menor custo e respectivos buffers de 150 m para o período de verão, gerados a partir da matriz de resistência sazonal.



Fonte: Autoria Própria

3.10 EXTRAÇÃO DE MÉTRICAS DE RESISTÊNCIA

A partir dos *buffers* dos caminhos de menor custo, foram extraídas métricas de resistência da paisagem por meio de estatística zonal, considerando as superfícies de resistência específicas de cada estação (Toppa et al. 2026b).

Foram calculadas as seguintes métricas: resistência média, representando o nível geral de custo ao longo do corredor; e a amplitude da resistência (diferença entre valores máximo e mínimo), utilizada como medida da heterogeneidade ambiental ao longo do trajeto. Essas métricas foram associadas a cada caminho e utilizadas para caracterizar a qualidade e variabilidade dos corredores potenciais.

Complementarmente, foi obtido o custo acumulado total do caminho de menor custo, derivado das superfícies de custo acumulado geradas na etapa de modelagem. Esse valor corresponde ao custo mínimo necessário para o deslocamento entre o ponto de soltura e a colônia, considerando a resistência da paisagem ao longo do trajeto ótimo (Beier et al., 2008; McRae et al., 2008). O custo acumulado foi extraído a partir do valor do *raster* de custo acumulado na localização da colônia, representando o valor final do percurso ótimo entre origem e destino. Essa métrica sintetiza o efeito integrado da resistência da paisagem ao longo de todo o caminho e foi utilizada como indicador da dificuldade funcional do deslocamento.

As métricas derivadas dos *buffers* e o custo acumulado total foram associadas a cada caminho de menor custo, permitindo caracterizar simultaneamente a qualidade do corredor e o custo efetivo do deslocamento na paisagem.

3.11. ANÁLISE DA COMPOSIÇÃO FUNCIONAL DOS CORREDORES POTENCIAIS

Além das métricas sintéticas de resistência extraídas das superfícies *raster*, foi realizada uma análise complementar da composição funcional da paisagem nos corredores potenciais. Essa abordagem teve como objetivo avaliar se a proporção de diferentes tipos funcionais de cobertura e uso da terra nos *buffers* dos caminhos de menor custo estava associada ao desempenho de retorno de *M. quadrifasciata*.

Para essa análise, foi utilizada a camada vetorial original de cobertura e uso da terra, preservando a identidade temática das classes mapeadas. Optou-se por utilizar a base vetorial, e não o *raster* de resistência, para evitar circularidade analítica, uma vez que a matriz de resistência já resulta da reclassificação ponderada das classes de uso da terra. Dessa forma, a

análise de composição funcional foi conduzida diretamente sobre as classes originais do mapeamento, permitindo avaliar a estrutura real da paisagem nos corredores potenciais.

As classes de cobertura e uso da terra foram agrupadas em três categorias funcionais, definidas com base em sua interpretação ecológica para o deslocamento, forrageamento e permanência potencial de *M. quadrifasciata* na paisagem. A categoria “favorável” incluiu classes com maior disponibilidade esperada de recursos florais, maior complexidade estrutural e melhores condições microclimáticas, como árvore, vegetação nativa, sistema agroflorestal, várzea e fruticultura. A categoria “intermediária” reuniu classes com permeabilidade parcial ou qualidade ecológica moderada, como campo sujo, silvicultura, agricultura, pastagem e lagos/represas. A categoria “hostil” incluiu classes associadas à maior intensificação antrópica, ausência de cobertura vegetal, barreiras físicas ou baixa disponibilidade de recursos, como vazios, banco de areia, solo exposto, vilas, vias, piscicultura, edificação, urbanização e indústria.

A camada vetorial de uso da terra, já classificada segundo essas categorias funcionais, foi intersectada com os buffers de 150 m gerados ao redor dos caminhos de menor custo de cada estação. Esse procedimento permitiu fragmentar cada *buffer* de acordo com as classes funcionais presentes em seu interior. Em seguida, foi calculada a área de cada polígono resultante da interseção e, posteriormente, as áreas foram somadas por identificador do ponto de soltura e por categoria funcional.

Para cada *buffer*, a proporção de cada categoria funcional foi calculada pela razão entre a área ocupada pela respectiva categoria e a área total do *buffer*, conforme:

$$P_{ij} \frac{A_{ij}}{A_i}$$

sendo que P_{ij} corresponde à proporção da categoria funcional (j) no *buffer* do caminho (i), A_{ij} corresponde à área ocupada pela categoria funcional (j) no *buffer* (i), e A_i corresponde à área total do *buffer* do caminho (i).

Como resultado, foram obtidos três variáveis de composição funcional para cada caminho de menor custo: proporção de ambientes favoráveis, proporção de ambientes intermediários e proporção de ambientes hostis. Essas variáveis foram posteriormente associadas à base de dados de retorno das abelhas por meio do identificador do ponto de soltura e da estação correspondente.

A inclusão dessas métricas teve caráter complementar às métricas de resistência média, amplitude da resistência, custo acumulado e desvio espacial do caminho. Enquanto as métricas de resistência sintetizam a dificuldade funcional do deslocamento em uma superfície contínua, as proporções funcionais permitem avaliar diretamente a composição ecológica dos corredores potenciais, distinguindo se o desempenho de retorno está mais associado à presença relativa de ambientes favoráveis ou à predominância de ambientes hostis ao longo das rotas potenciais de deslocamento.

3.12. ANÁLISE DA ESTABILIDADE ESPACIAL DA CONECTIVIDADE FUNCIONAL

Para avaliar a influência da variação sazonal na configuração da conectividade funcional, os corredores foram agregados por estação por meio da dissolução dos *buffers* dos caminhos de menor custo, resultando em um único polígono representativo para cada período. A similaridade espacial entre os corredores sazonais foi quantificada por meio do índice de Jaccard, definido como:

$$J = \frac{A \cap B}{A + B - (A \cap B)}$$

sendo que:

A e B correspondem às áreas dos corredores em duas estações distintas;

$A \cap B$ representa a área de interseção entre os corredores;

$A + B - (A \cap B)$ corresponde à área da união dos corredores, evitando a dupla contagem da área compartilhada.

O índice de Jaccard expressa a proporção de área compartilhada em relação à área total ocupada pelos corredores, sendo interpretado como uma medida da estabilidade espacial da conectividade funcional potencial ao longo das estações (Real e Vargas, 1996).

3.13. ANÁLISE DA RECORRÊNCIA ESPACIAL DOS CORREDORES POTENCIAIS

Visando aprofundar a avaliação da estabilidade espacial da conectividade funcional potencial ao longo das estações do ano, foi realizada uma análise de recorrência espacial dos corredores potenciais derivados dos caminhos de menor custo.

Inicialmente, os *buffers* de 150 m gerados ao redor dos caminhos de menor custo (item 4.8) foram agregados por estação por meio da operação de dissolução, resultando em um único polígono representativo da área ocupada pelos corredores potenciais em cada período (verão, outono, inverno e primavera). Esse procedimento permitiu definir o envelope espacial da conectividade potencial em cada estação.

Posteriormente, foi realizada uma operação de sobreposição espacial do tipo *Union*, integrando os quatro polígonos sazonais em uma única camada vetorial. Esse procedimento fragmentou o espaço em unidades espaciais elementares, correspondentes às diferentes combinações de sobreposição entre os corredores das quatro estações.

Para cada unidade espacial resultante da operação de *Union*, foi atribuída uma variável de recorrência espacial (R), definida como a soma da presença dos corredores em cada estação. Para isso, foram criados campos binários representando a presença (valor 1) ou ausência (valor 0) do corredor em cada estação, e a recorrência foi calculada conforme:

$$R = V + O + I + P$$

sendo que:

V corresponde à presença no verão;

O corresponde à presença no outono;

I corresponde à presença no inverno;

P corresponde à presença na primavera.

A variável R assume valores inteiros de 1 a 4, indicando o número de estações em que cada unidade espacial foi ocupada por corredores potenciais.

Com base nesses valores, as áreas foram classificadas em quatro categorias de recorrência:

$R = 1$: áreas presentes em apenas uma estação, interpretadas como conectividade potencial sazonal;

$R = 2$: áreas presentes em duas estações, indicando baixa recorrência espacial;

$R = 3$: áreas presentes em três estações, indicando alta recorrência;

$R = 4$: áreas presentes em todas as estações, interpretadas como áreas de conectividade potencial persistente.

Para cada unidade espacial, a área foi calculada com base na geometria resultante da operação de *Union*, garantindo a quantificação precisa das superfícies sem sobreposição

redundante. Em seguida, foi realizada uma análise de estatística descritiva por meio da ferramenta *Summary Statistics*, obtendo-se a soma das áreas para cada classe de recorrência.

A partir desses valores, foi calculada a proporção relativa de cada classe em relação à área total da união dos corredores, permitindo quantificar a contribuição das áreas persistentes e sazonais na configuração da conectividade funcional potencial ao longo do ano.

Essa abordagem permitiu complementar a análise de similaridade espacial baseada no índice de Jaccard, fornecendo uma medida explícita da persistência e da variabilidade espacial dos corredores potenciais. Enquanto o índice de Jaccard expressa a similaridade entre pares de estações, a análise de recorrência permite identificar diretamente quais porções da paisagem mantêm conectividade potencial ao longo do tempo e quais são dependentes de condições sazonais específicas.

3.14 ANÁLISE ESTATÍSTICA DA EFETIVIDADE FUNCIONAL DOS CAMINHOS DE MENOR CUSTO

A efetividade funcional potencial dos caminhos de menor custo foi avaliada por meio de duas abordagens analíticas complementares. A primeira consistiu em Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM), utilizados para analisar a probabilidade de retorno de *M. quadrifasciata* à colônia. A segunda abordagem foi baseada em modelos de sobrevivência de Cox (Cox, 1972), empregados para investigar a dinâmica temporal do retorno das abelhas, considerando simultaneamente a presença de observações censuradas.

As análises foram realizadas no ambiente R (versão 2026.04.0) e estruturadas para avaliar se métricas derivadas dos caminhos de menor custo e de seus corredores potenciais estavam associadas à capacidade de retorno da espécie em paisagens antropizadas. Para isso, foram construídos modelos candidatos organizados em diferentes grupos conceituais, representando contextos ecológicos relacionadas à conectividade funcional potencial da paisagem (Adriaensen et al., 2003; McRae et al., 2008).

Em ambas as abordagens analíticas, o modelo base considerou a distância de soltura e a estação do ano como variáveis explicativas fixas, representando os principais fatores estruturais associados ao retorno da espécie. A partir desse modelo, foram avaliadas métricas associadas à resistência funcional dos caminhos de menor custo, incluindo resistência média do corredor, amplitude da resistência, custo acumulado e desvio espacial do caminho em relação à distância euclidiana. Também foram avaliadas métricas relacionadas à composição funcional dos

corredores potenciais, representadas pelas proporções de ambientes favoráveis, intermediários e hostis presentes nos *buffers* dos caminhos de menor custo.

Considerando que essas proporções representam dados composicionais e apresentam dependência matemática entre si, sua inclusão simultânea nos modelos foi precedida por avaliação de colinearidade (Dormann et al., 2013). Da mesma forma, a colinearidade entre variáveis explicativas foi avaliada por meio de correlações de Pearson e do fator de inflação da variância (VIF), evitando a inclusão simultânea de variáveis altamente correlacionadas (Zuur et al., 2010).

As variáveis contínuas utilizadas nas análises foram padronizadas por meio da transformação z-score, permitindo comparabilidade entre coeficientes e maior estabilidade numérica dos ajustes (Schielzeth, 2010).

Os modelos incorporaram efeitos aleatórios associados à estrutura amostral do experimento, considerando principalmente os pontos de soltura e, complementarmente, combinações envolvendo colônia e data experimental. A definição das estruturas aleatórias foi baseada na estabilidade numérica, convergência dos ajustes e coerência ecológica dos resultados (Barr et al., 2013).

Os modelos candidatos foram comparados utilizando critérios de informação baseados no Critério de Informação de Akaike (Burnham; Anderson, 2002). Para os GLMMs e modelos de sobrevivência de Cox foram considerados os valores de AIC e Δ AIC para interpretação do suporte relativo entre os modelos candidatos. A interpretação dos modelos também considerou estabilidade numérica, convergência e coerência ecológica dos resultados obtidos.

A interpretação ecológica dos efeitos foi baseada nos coeficientes estimados, respectivos intervalos de confiança e medidas derivadas associadas a cada abordagem analítica.

3.14.1 Modelagem do Sucesso de Retorno por meio de Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM)

O sucesso de retorno de *M. quadrifasciata* foi analisado por meio de Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM), utilizando distribuição binomial e função de ligação logit (Zuur et al., 2009), considerando o retorno das abelhas à colônia como variável resposta binária (0 = não retornou; 1 = retornou). As análises foram conduzidas principalmente com o pacote glmmTMB (Brooks et al., 2017).

A interpretação dos efeitos foi realizada por meio dos coeficientes estimados, razões de chance (odds ratios) e respectivos intervalos de confiança. Os pressupostos dos modelos foram

avaliados por meio de diagnósticos de resíduos simulados utilizando o pacote DHARMA (Hartig, 2022), incluindo inspeção de dispersão, uniformidade, presença de outliers, inflação de zeros e estabilidade dos ajustes. Também foram avaliados problemas de singularidade, convergência e separação dos dados.

Como complemento interpretativo, foram gerados gráficos de efeitos marginais e probabilidades preditas para os principais modelos (Lüdecke, 2018), permitindo visualizar a resposta da probabilidade de retorno em função das métricas de resistência, composição funcional e distância de soltura ao longo das diferentes estações do ano.

3.14.2 Análise do Tempo de Retorno por meio de Modelos de Sobrevivência de Cox

O tempo de retorno das abelhas foi analisado por meio de modelos de sobrevivência de Cox, considerando o retorno à colônia como evento de interesse (Cox, 1972; Therneau; Grambsch, 2000). Essa abordagem foi adotada devido à presença de censura nos dados, uma vez que parte das abelhas não retornou durante o período de monitoramento experimental.

O tempo de retorno foi registrado em minutos a partir da soltura até o registro de entrada da abelha na colônia pelo sistema RFID. As abelhas que não retornaram até o encerramento do período de observação foram tratadas como observações censuradas à direita (Allison, 2010). O período máximo de monitoramento adotado foi de 35 horas (2.100 minutos), correspondente ao intervalo entre o início do monitoramento no dia da soltura e o encerramento das leituras no dia seguinte.

As análises foram realizadas com os pacotes *survival* e *coxme* (Therneau, 2024; Therneau, 2022). Inicialmente, foram ajustados modelos de Cox proporcionais contendo distância de soltura, métricas associadas à resistência da paisagem e métricas de composição funcional dos corredores potenciais.

O pressuposto de proporcionalidade dos riscos foi avaliado por meio do teste de Schoenfeld e da inspeção gráfica dos resíduos associados aos modelos (Schoenfeld, 1982; Grambsch; Therneau, 1994). Também foram avaliados resíduos, observações influentes, estabilidade dos coeficientes e adequação geral dos ajustes.

Devido à violação do pressuposto de proporcionalidade dos riscos em modelos contendo simultaneamente distância e sazonalidade, foram ajustados modelos estratificados por estação do ano e distância de soltura, utilizando a estrutura *strata(estacao)* e *strata(distancia_m)*. Essa abordagem permitiu controlar explicitamente a variação temporal associada à sazonalidade e às

diferentes distâncias experimentais sem estimar coeficientes fixos para essas variáveis (Therneau; Grambsch, 2000).

A interpretação dos efeitos foi realizada por meio das razões de risco (hazard ratios) e respectivos intervalos de confiança (Hosmer, Lemeshow; May, 2008). Valores de hazard ratio superiores a 1 indicaram aumento da velocidade de retorno e, conseqüentemente, menor tempo de retorno das abelhas à colônia, enquanto valores inferiores a 1 indicaram redução da velocidade de retorno.

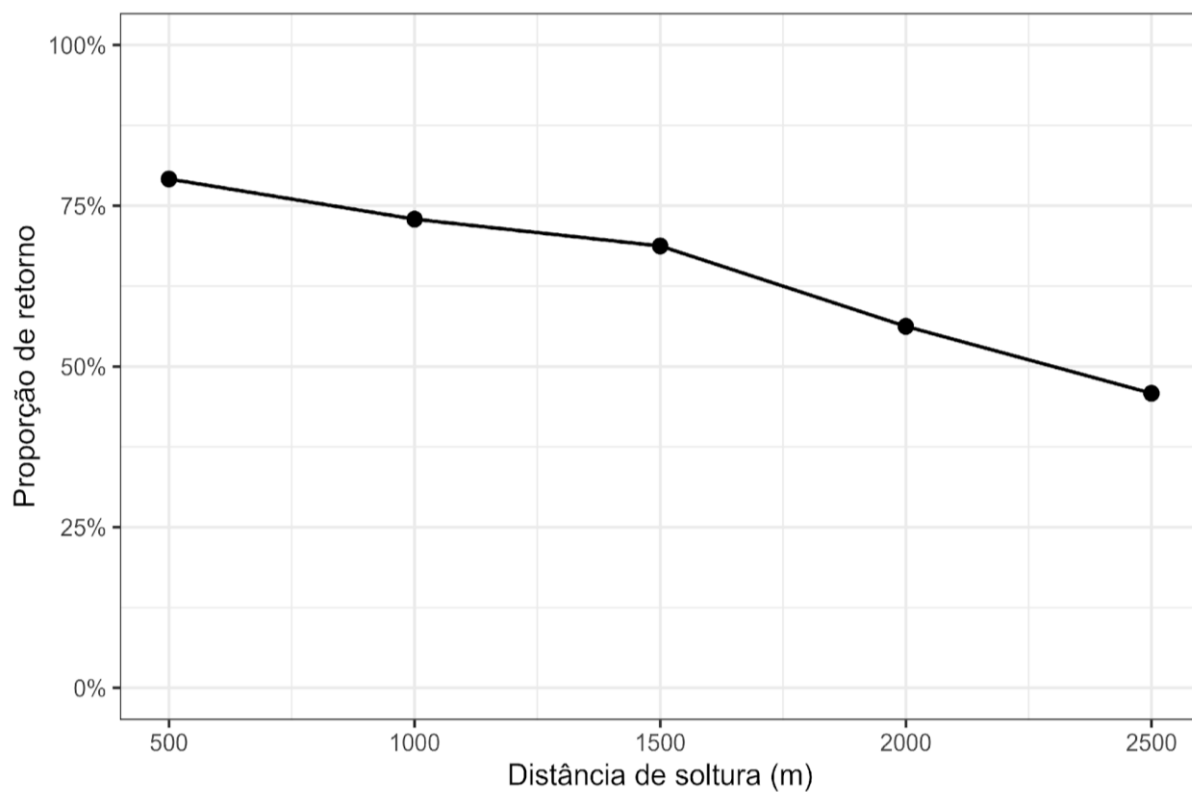
Os modelos candidatos foram comparados com base no Critério de Informação de Akaike (AIC), considerando os valores de ΔAIC para interpretação do suporte relativo entre modelos (Burnham; Anderson, 2002). Modelos com ΔAIC inferiores a 2 foram considerados competitivos.

Como complemento interpretativo, foram geradas curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier (Kaplan; Meier, 1958), curvas preditas dos modelos de melhor desempenho e gráficos de razões de risco, permitindo visualizar a dinâmica temporal do retorno das abelhas em função da distância de soltura, sazonalidade e métricas associadas à resistência e composição funcional dos corredores potenciais.

4 RESULTADOS

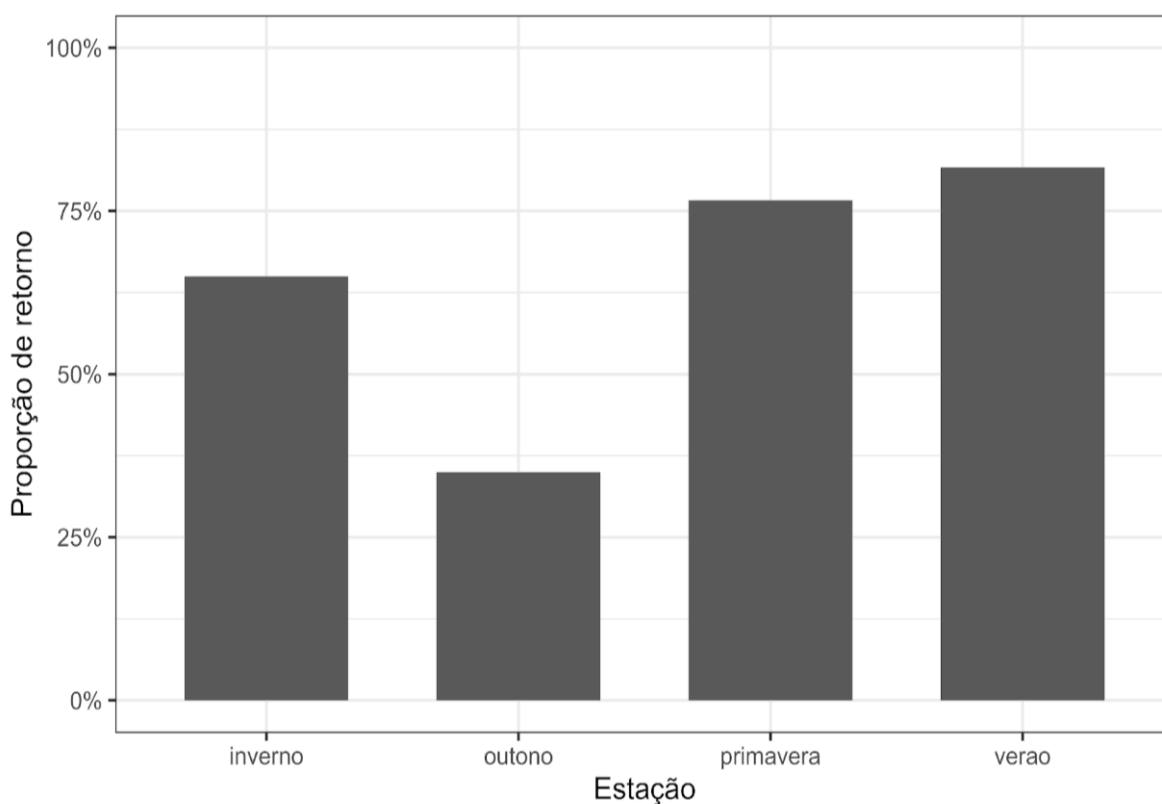
Foram registradas 240 solturas, das quais 155 resultaram em retorno à colônia (64,6%) e 85 não apresentaram retorno durante o período de monitoramento. A proporção de retorno apresentou redução progressiva em função do aumento da distância de soltura, variando de aproximadamente 79% em 500 m para 46% em 2.500 m (Figura 11). Além disso, diferenças sazonais foram observadas entre os períodos amostrados, com menores proporções de retorno no outono e maiores proporções no verão e primavera (Figura 12).

Figura 11 - Proporção de retorno de *Melipona quadrifasciata* em função da distância de soltura. Observa-se redução gradual do sucesso de retorno ao longo do gradiente espacial, com maiores proporções de retorno nas menores distâncias e diminuição progressiva a partir de 2.000 m. Os valores representam as proporções brutas observadas para cada distância de soltura.



Fonte: Autoria própria

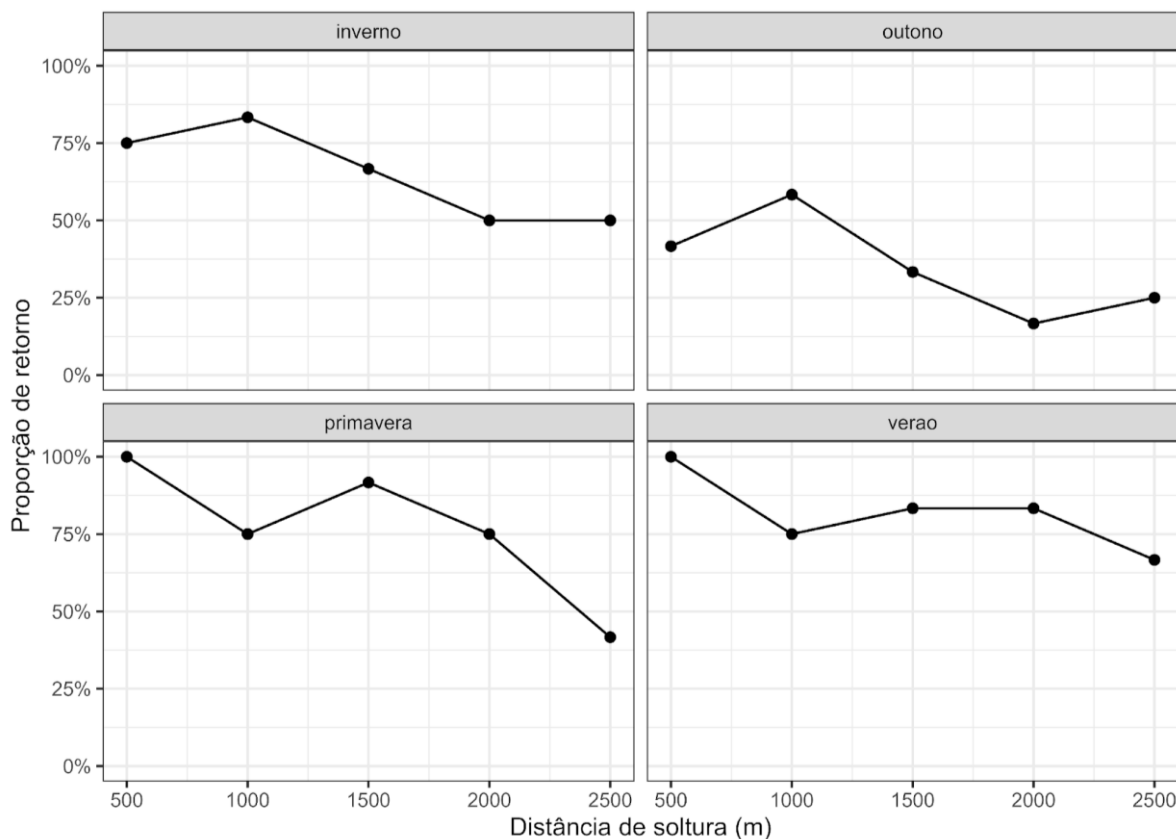
Figura 12 - Proporção de retorno de *Melipona quadrifasciata* entre as estações do ano. Observa-se menor sucesso de retorno no outono, enquanto primavera e verão apresentaram as maiores proporções de retorno. Os valores representam as proporções brutas observadas para cada estação avaliada.



Fonte: Autoria própria.

Quando avaliadas comparativamente, as estações apresentaram padrões distintos de variação do sucesso de retorno ao longo do gradiente espacial. O outono apresentou as menores proporções de retorno na maior parte das distâncias avaliadas, enquanto primavera e verão apresentaram maiores proporções de retorno nas menores distâncias de soltura, com redução mais evidente em 2500 m. O inverno apresentou um padrão de redução mais gradual ao longo do gradiente espacial (Figura 13).

Figura 13 - Proporção de retorno de *Melipona quadrifasciata* em função da distância de soltura para cada estação do ano. Observa-se redução geral do sucesso de retorno com o aumento da distância, porém com diferenças sazonais na intensidade desse padrão. O outono apresentou as menores proporções de retorno ao longo do gradiente espacial, enquanto verão e primavera mantiveram maiores proporções de retorno até distâncias intermediárias. Os valores representam as proporções brutas observadas para cada combinação entre estação e distância de soltura



Fonte: Autoria própria.

4.1 ESTABILIDADE ESPACIAL DA CONECTIVIDADE FUNCIONAL

A análise de similaridade espacial dos corredores potenciais entre as estações do ano revelou elevada estabilidade espacial da conectividade funcional ao longo do período analisado. Os valores do índice de Jaccard variaram entre 0,916 e 0,940, indicando ampla sobreposição espacial entre os corredores sazonais.

A maior similaridade foi observada entre verão e primavera ($J = 0,940$), seguida pelas comparações entre verão e outono ($J = 0,934$) e outono e inverno ($J = 0,925$). Mesmo as menores similaridades registradas, observadas entre inverno e primavera ($J = 0,916$) e outono e primavera ($J = 0,919$), permaneceram elevadas, evidenciando forte persistência espacial dos corredores potenciais entre os diferentes períodos sazonais.

De maneira geral, os resultados indicaram que as variações sazonais da paisagem produziram alterações relativamente discretas na configuração espacial dos corredores de

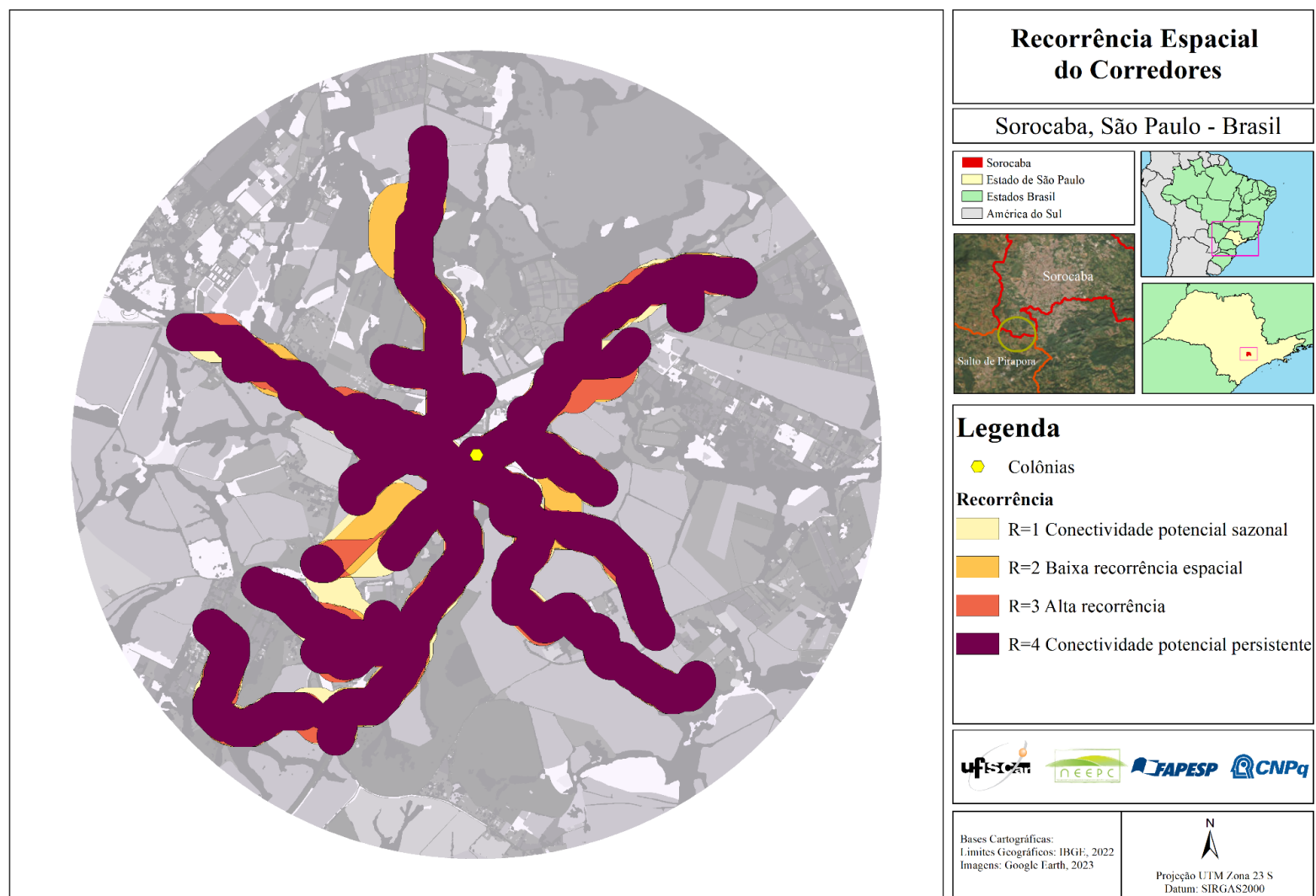
menor custo, mantendo elevada estabilidade estrutural da conectividade funcional potencial ao longo do ano.

4.2 RECORRÊNCIA ESPACIAL DOS CORREDORES POTENCIAIS

A análise de recorrência espacial dos corredores potenciais evidenciou elevada persistência espacial da conectividade funcional ao longo das estações do ano. As áreas classificadas com recorrência máxima ($R = 4$), correspondentes às regiões ocupadas por corredores potenciais em todas as estações, representaram 87,36% da área total da união dos corredores (Tabela 2; Figura 14). Em contraste, as áreas associadas à recorrência parcial apresentaram proporções substancialmente menores, sendo observados 5,52% para $R = 2$ e 3,74% para $R = 3$. As áreas classificadas como recorrência mínima ($R = 1$), interpretadas como áreas de conectividade potencial sazonal, corresponderam a apenas 3,38% da área total.

A representação espacial da recorrência demonstrou que as áreas de menor recorrência ocorreram predominantemente nas margens dos corredores potenciais, enquanto as áreas classificadas como $R = 4$ formaram um núcleo espacial contínuo e persistente da conectividade funcional potencial ao longo das estações (Figura 14). Esse padrão indica elevada estabilidade espacial da configuração geral dos corredores potenciais, com reduzida variação espacial entre os períodos sazonais analisados.

Figura 14 - Mapa recorrência espacial dos corredores potenciais.

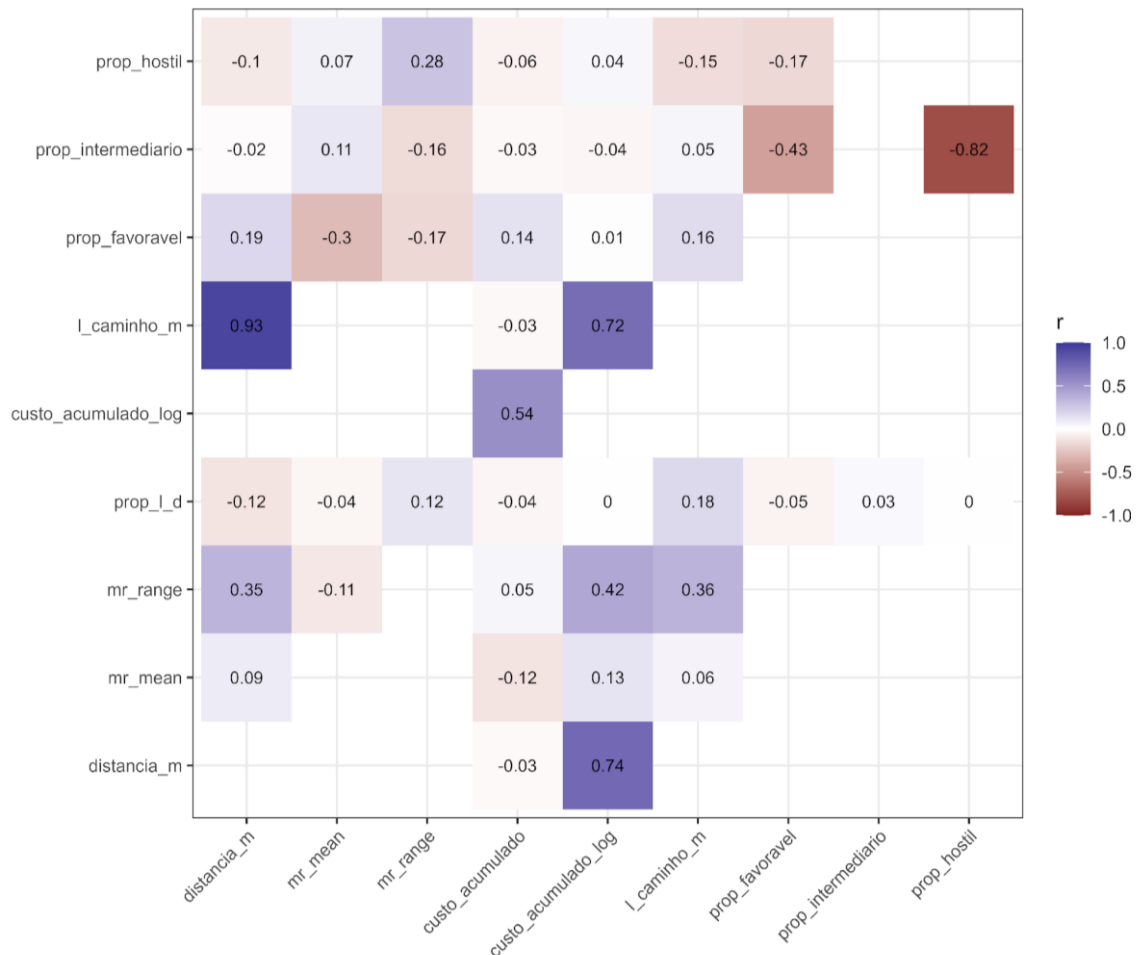


Fonte: Autoria própria.

4.3 MODELOS LINEARES GENERALIZADOS MISTOS PARA O SUCESSO DE RETORNO

A análise de correlação entre as variáveis explicativas indicou forte associação entre a distância de soltura e o comprimento dos caminhos modelados ($r = 0,93$), bem como entre a distância e o custo acumulado transformado em logaritmo ($r = 0,74$). Também foi observada forte correlação negativa entre as proporções de ambientes intermediários e hostis ($r = -0,82$). As demais métricas associadas aos corredores apresentaram baixa correlação com a distância, indicando relativa independência entre os descritores espaciais avaliados (Figura 15).

Figura 15 - Matriz de correlação entre as variáveis explicativas utilizadas nos modelos lineares generalizados mistos para avaliar o sucesso de retorno de *Melipona quadrifasciata*. Os valores representam os coeficientes de correlação de Pearson (r) entre as métricas associadas à estrutura e resistência da paisagem. Correlações positivas são representadas em azul e correlações negativas em vermelho.



Fonte: Autoria própria.

A comparação entre os modelos candidatos (Anexo A) indicou maior suporte para os modelos contendo distância de soltura e métricas relacionadas à hostilidade da paisagem,

enquanto as demais variáveis apresentaram baixo suporte relativo com base nos valores de AICc (Tabela 2).

Tabela 2 - Modelos lineares generalizados mistos ajustados para avaliar o efeito das métricas associadas aos corredores ecológicos potenciais sobre o sucesso de retorno de *Melipona quadrifasciata*. AIC = Critério de Informação de Akaike; β = coeficiente estimado do modelo logístico; OR = odds ratio calculado como e^{β} . Valores de OR inferiores a 1 indicam redução das chances de retorno com o aumento da variável explicativa, enquanto valores superiores a 1 indicam aumento das chances de retorno. As variáveis contínuas foram padronizadas por z-score antes das análises; portanto, os odds ratios representam a variação nas chances de retorno associada ao aumento de um desvio-padrão da variável.

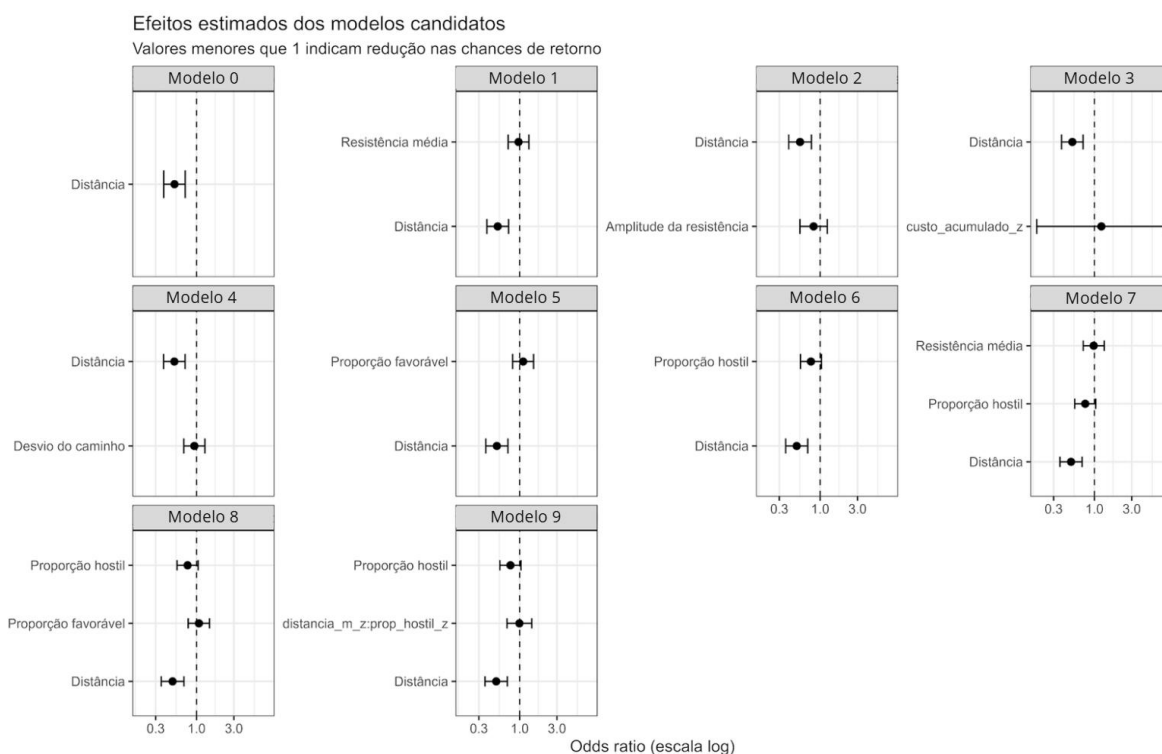
Modelo	Variável principal	AIC	β	OR	p
M0	Distância	275.1	-0.650	0.52	<0.001
M1	Resistência média	277.0	-0.034	0.97	0.825
M2	Amplitude da resistência	276.1	-0.195	0.82	0.345
M3	Custo acumulado	276.9	0.203	1.23	0.834
M4	Desvio do caminho	276.9	-0.065	0.94	0.681
M5	Proporção favorável	276.7	0.102	1.11	0.518
M6	Proporção hostil	274.1	-0.273	0.76	0.084
M7	Resistência + hostilidade	276.0	-0.272	0.76	0.085
M8	Favorável + hostilidade	275.9	-0.264	0.77	0.096
M9	Interação distância $\times$ hostilidade	276.1	-0.008	0.99	0.966
SD4	Custo acumulado sem distância	282.6	-0.495	0.61	0.004

Fonte: Autoria própria.

Os modelos lineares generalizados mistos indicaram que a distância de soltura foi o principal fator associado à probabilidade de retorno das abelhas. Em todos os modelos avaliados, o aumento da distância esteve associado à redução significativa das chances de retorno, com coeficientes variando entre $\beta = -0,59$ e $\beta = -0,71$ ($p < 0,001$). Os odds ratios associados à distância permaneceram consistentemente inferiores a 1 em todos os modelos candidatos, indicando redução progressiva das chances de retorno com o aumento da distância de soltura (Figura 16).

Figura 16 - Odds ratios estimados para os modelos lineares generalizados mistos ajustados para avaliar o efeito das métricas associadas aos corredores ecológicos potenciais sobre o sucesso de retorno de *Melipona quadrifasciata*. Os pontos representam os odds ratios estimados e as barras horizontais os intervalos de confiança de 95%. A linha tracejada vertical indica OR = 1, correspondente à ausência de efeito sobre as chances de retorno. Valores inferiores a 1 indicam redução das chances de retorno com o aumento da variável explicativa, enquanto

valores superiores a 1 indicam aumento das chances de retorno. Observou-se efeito negativo consistente da distância de soltura sobre o sucesso de retorno em todos os modelos candidatos.



Fonte: Autoria própria.

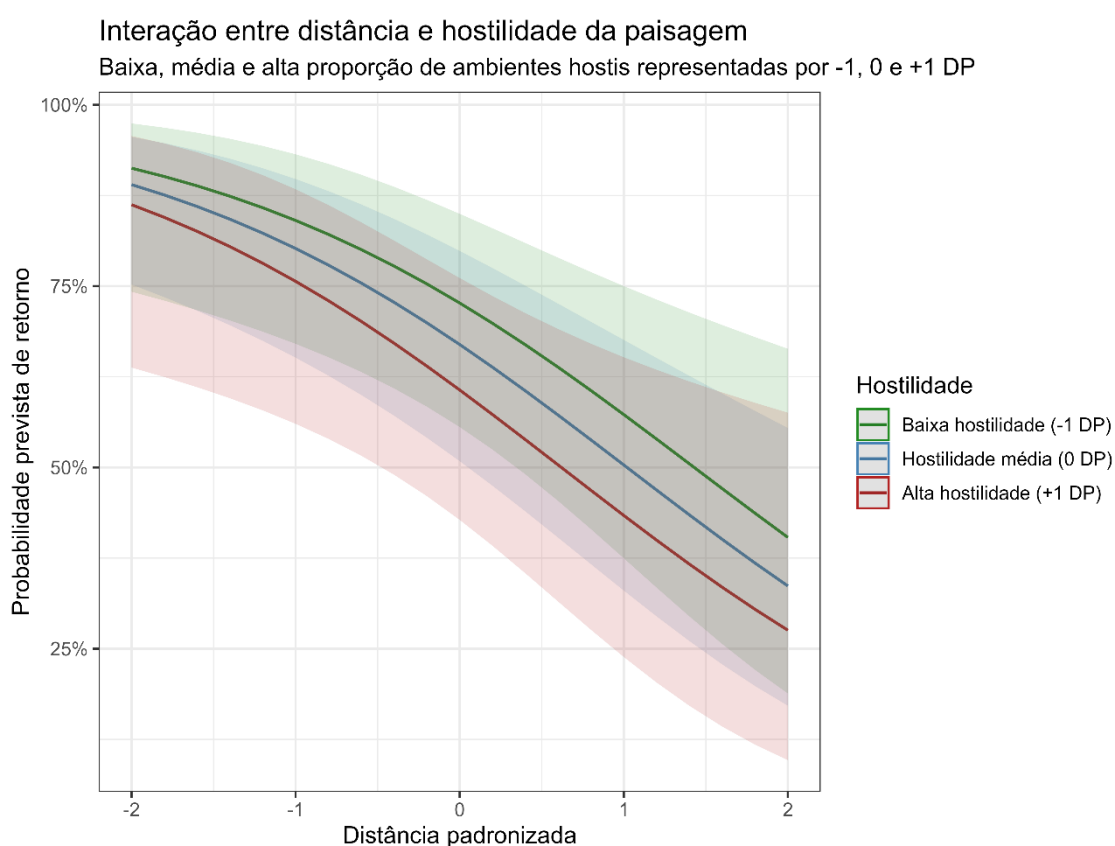
A sazonalidade também apresentou efeito consistente sobre o sucesso de retorno. Em relação ao inverno, o outono apresentou redução significativa das chances de retorno, com coeficientes próximos de $\beta = -1,40$ ($p < 0,001$), enquanto o verão apresentou aumento significativo das chances de retorno, com coeficientes próximos de $\beta = 0,95$ ($p \approx 0,03$). A primavera apresentou maiores proporções brutas de retorno em relação ao inverno, porém sem efeito significativo nos modelos inferenciais (Figuras 12 e 13).

Entre as métricas derivadas dos corredores ecológicos potenciais, a proporção de ambientes hostis apresentou o maior suporte relativo entre os modelos ecológicos avaliados, com o menor valor de AIC entre os modelos candidatos contendo métricas de paisagem (AIC = 274,1). O aumento da proporção de ambientes hostis ao longo dos corredores esteve associado à redução das chances de retorno, com coeficientes consistentes entre os diferentes modelos ajustados ($\beta \approx -0,27$), apresentando tendência estatística marginal (p entre 0,08 e 0,10). Os odds ratios associados à proporção de ambientes hostis permaneceram consistentemente inferiores a 1 em todos os modelos em que a variável foi incluída (Figura 15).

O modelo contendo a interação entre distância e proporção de ambientes hostis não apresentou suporte estatístico para a existência de efeito interativo significativo ($p = 0,966$),

indicando ausência de modulação detectável do efeito da hostilidade em função da distância de soltura. Apesar disso, as probabilidades previstas indicaram tendência de redução mais acentuada do sucesso de retorno em cenários com maior proporção de ambientes hostis ao longo do gradiente espacial (Figura 17).

Figura 17 - Probabilidade prevista de retorno de *Melipona quadrifasciata* em função da interação entre a distância de soltura e a proporção de ambientes hostis ao longo dos corredores ecológicos potenciais. As linhas representam os valores preditos pelo GLMM para baixa (-1 DP), média (0 DP) e alta (+1 DP) hostilidade da paisagem, enquanto as faixas sombreadas correspondem aos intervalos de confiança de 95%. Observa-se redução progressiva da probabilidade de retorno com o aumento da distância, sendo essa redução mais acentuada em corredores com maior proporção de ambientes hostis.



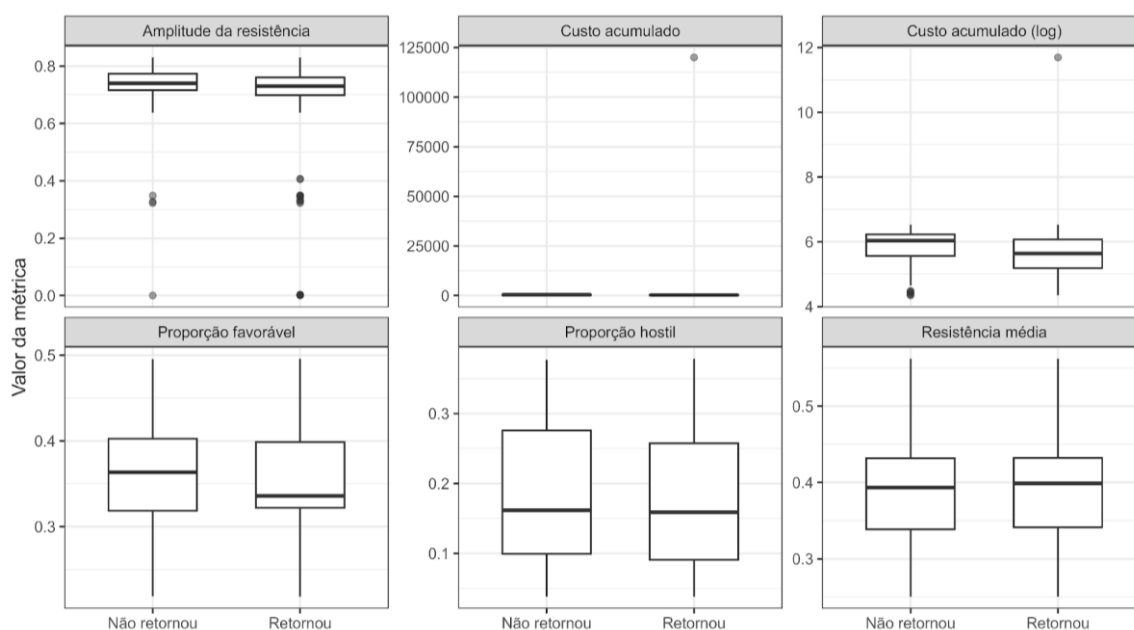
Fonte: Autoria própria.

O custo acumulado transformado em logaritmo apresentou comportamento distinto entre os modelos ajustados. Nos modelos sem controle explícito da distância de soltura, o aumento do custo acumulado esteve associado à redução significativa das chances de retorno ($\beta = -0,49$; $p = 0,003$), indicando efeito negativo do aumento do custo funcional da paisagem sobre o sucesso de retorno das abelhas. Entretanto, quando a distância foi incorporada aos modelos, o efeito do custo acumulado deixou de ser significativo, acompanhado de aumento expressivo do erro padrão da estimativa, refletindo a forte associação entre ambas as variáveis

e a redundância parcial das informações espaciais representadas por essas métricas (Figuras 14 e 15).

As métricas relacionadas à resistência média da paisagem, amplitude da resistência, desvio do caminho e proporção de ambientes favoráveis não apresentaram efeito estatisticamente significativo sobre o sucesso de retorno das abelhas. As distribuições dessas métricas apresentaram ampla sobreposição entre os eventos com retorno e sem retorno, sem separação visual evidente entre os grupos (Figura 18).

Figura 18 - Distribuição das métricas associadas aos corredores ecológicos potenciais em função do sucesso de retorno de *Melipona quadrifasciata*. Os boxplots representam a variação das métricas entre os grupos “Retornou” e “Não retornou”, incluindo amplitude da resistência, custo acumulado, custo acumulado logaritmizado, proporção de ambientes favoráveis, proporção de ambientes hostis e resistência média. As linhas centrais indicam as medianas, as caixas representam os intervalos interquartis e os pontos representam valores extremos.



Fonte: Autoria própria.

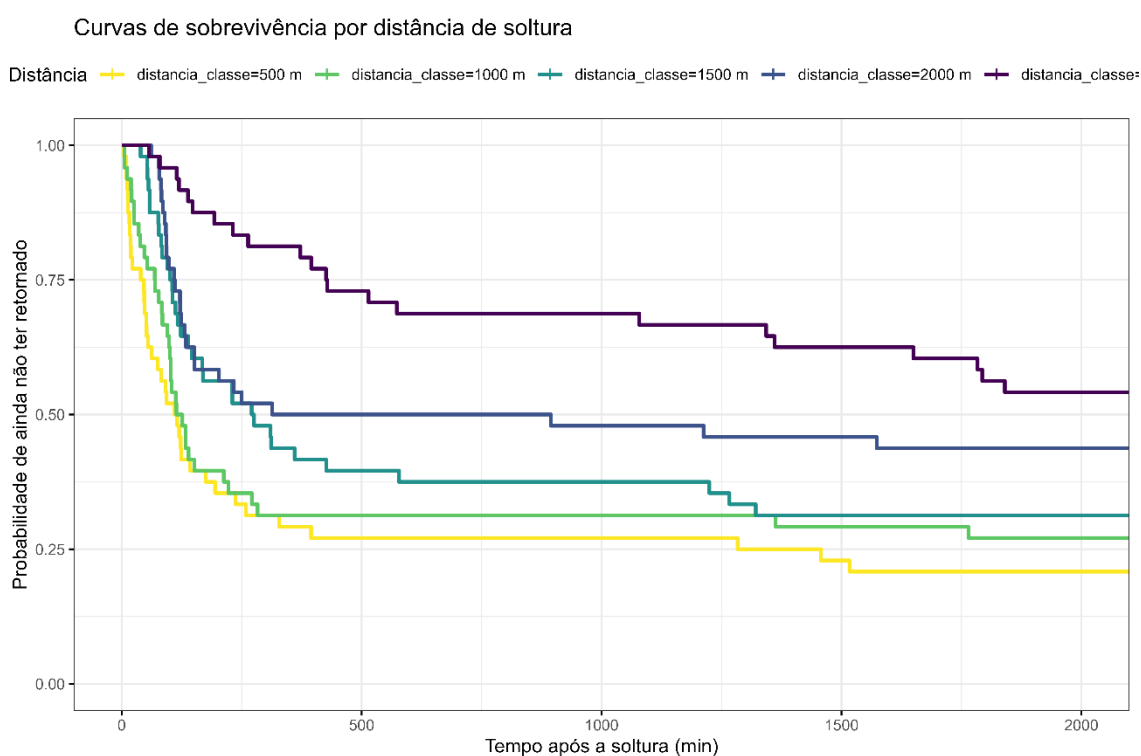
Os diagnósticos dos modelos indicaram adequação da estrutura analítica empregada, sem evidências relevantes de superdispersão, inflação de zeros ou desvios importantes nos resíduos simulados.

4.4 ANÁLISE DE SOBREVIVÊNCIA E INFLUÊNCIA DA ESTRUTURA DA PAISAGEM NO RETORNO DE *Melipona quadrifasciata*

A análise de sobrevivência evidenciou forte influência da distância de soltura e da sazonalidade sobre a dinâmica temporal de retorno de *M. quadrifasciata*. As curvas de Kaplan–

Meier demonstraram aumento progressivo da probabilidade acumulada de não retorno conforme o aumento da distância de soltura (Figura 19). As menores distâncias apresentaram retornos concentrados nas primeiras horas após a soltura, enquanto as maiores distâncias exibiram maior permanência de indivíduos sem retorno ao longo do período de monitoramento. O padrão mais acentuado foi observado em 2500 m, no qual a curva apresentou declínio mais lento e elevada proporção de indivíduos censurados ao final do período de observação.

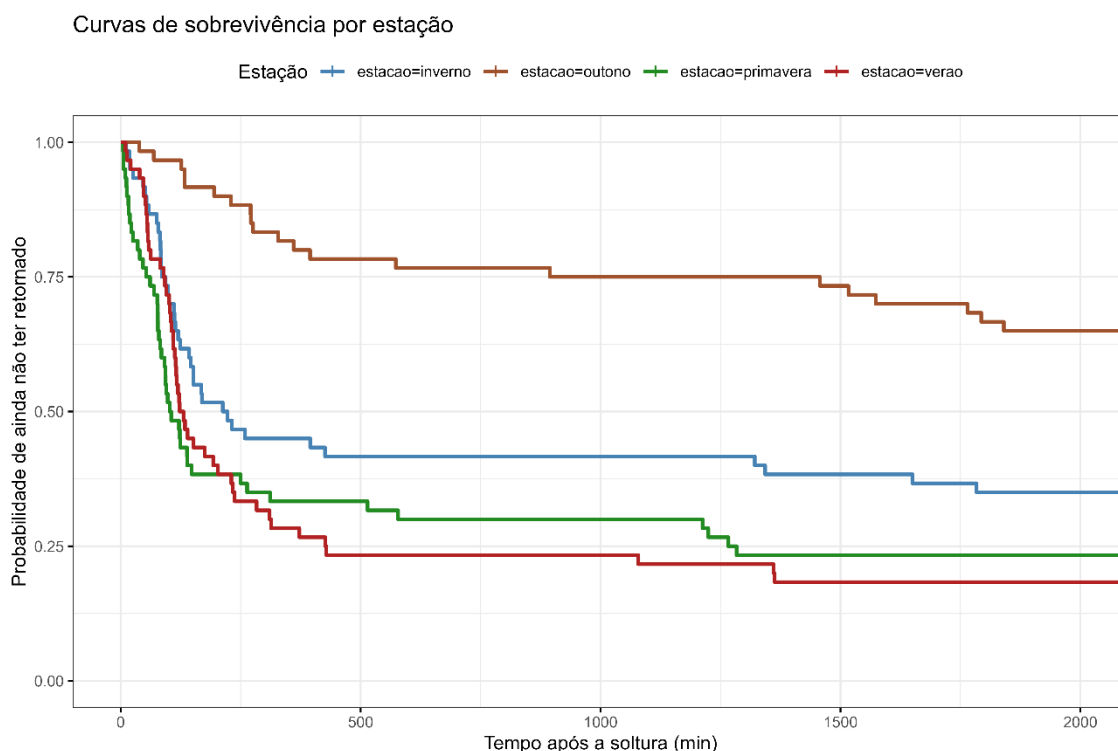
Figura 19 - Curvas de sobrevivência de Kaplan–Meier para *Melipona quadrifasciata* em diferentes distâncias de soltura. As curvas representam a probabilidade acumulada de indivíduos ainda não terem retornado à colônia ao longo do período de monitoramento.



Fonte: Autoria própria.

As diferenças sazonais também foram expressivas. As curvas de sobrevivência indicaram que o outono apresentou os maiores valores acumulados de não retorno ao longo do tempo, caracterizando menor velocidade de retorno das abelhas (Figura 20). Em contraste, primavera e verão apresentaram redução mais rápida das curvas, refletindo maior concentração de eventos de retorno nas primeiras horas após a soltura. O inverno apresentou padrão intermediário entre os períodos avaliados.

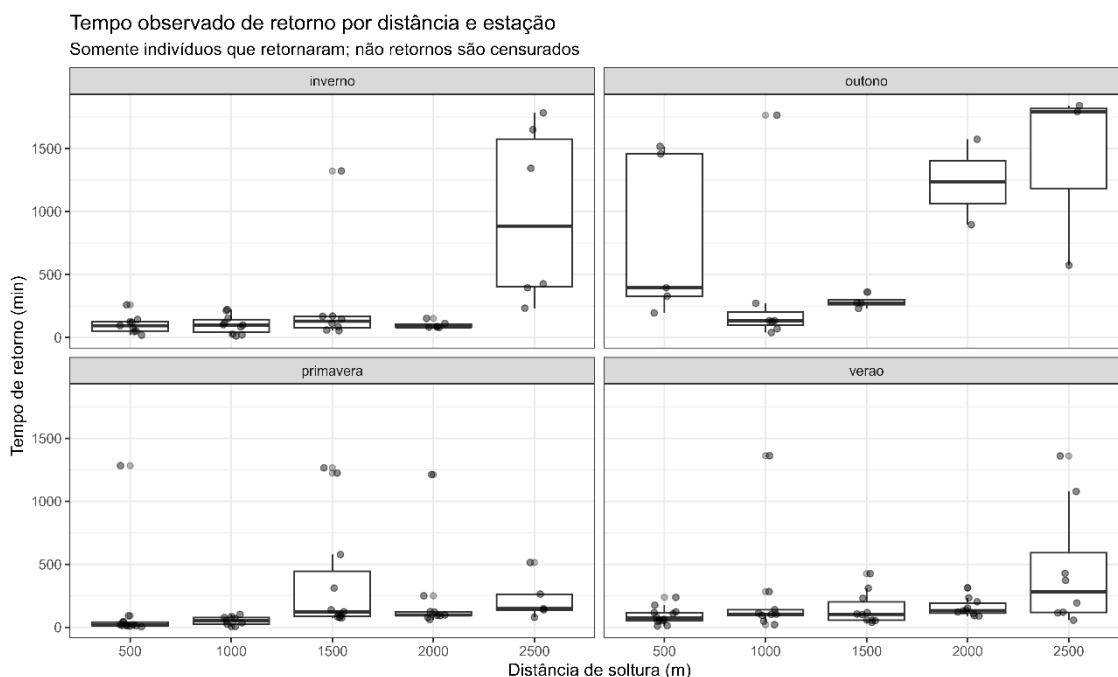
Figura 20 - Curvas de sobrevivência de Kaplan–Meier para *Melipona quadrifasciata* em diferentes estações do ano. As curvas representam a probabilidade acumulada de indivíduos ainda não terem retornado à colônia ao longo do período de monitoramento.



Fonte: Autoria própria.

Os tempos observados de retorno corroboraram os padrões descritos pelas curvas de sobrevivência (Figura 21). Nas menores distâncias, os retornos ocorreram predominantemente em intervalos reduzidos de tempo, enquanto as maiores distâncias apresentaram maior dispersão temporal e ocorrência de retornos tardios. Esse padrão foi particularmente evidente no outono e inverno, nos quais foram registrados indivíduos retornando após intervalos superiores a 1000 minutos, sobretudo em 2500 m.

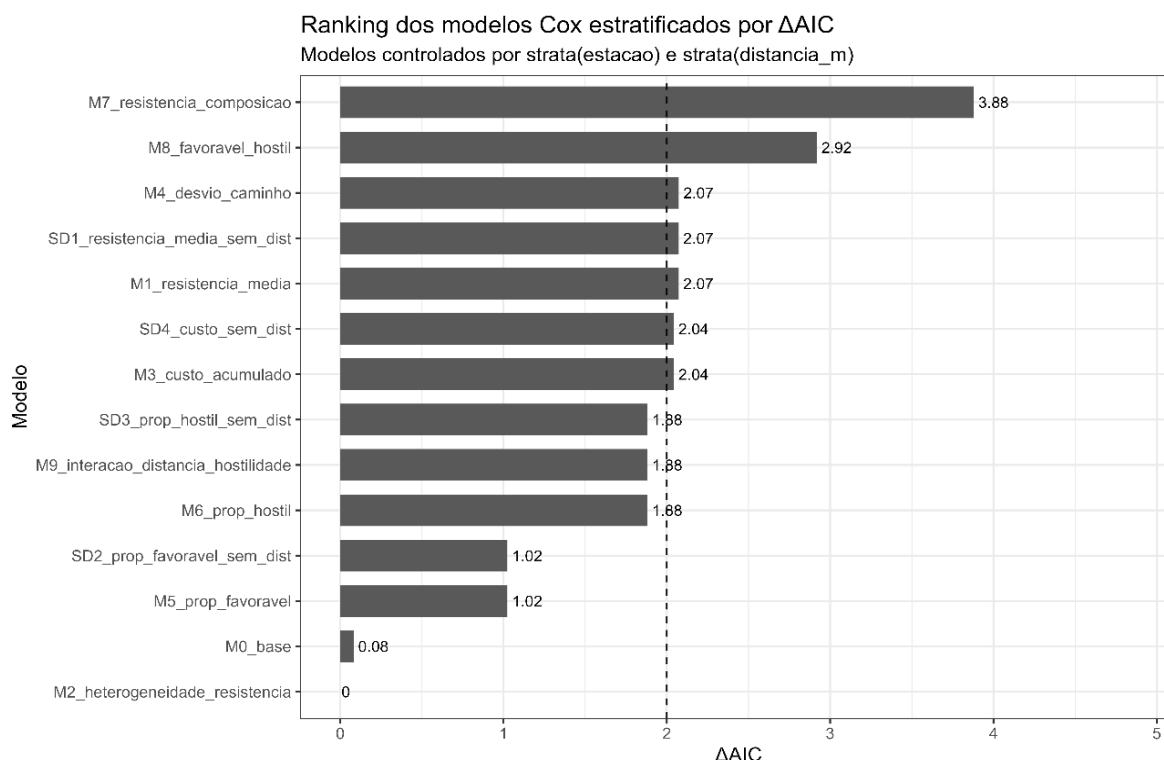
Figura 21 - Distribuição do tempo observado de retorno de *Melipona quadrifasciata* em diferentes distâncias de soltura e estações do ano. Os boxplots representam apenas indivíduos que retornaram à colônia, enquanto os indivíduos sem retorno foram tratados como observações censuradas nas análises de sobrevivência.



Fonte: Autoria própria.

A comparação entre os modelos de Cox estratificados por estação e distância demonstrou que o modelo associado à heterogeneidade da resistência (M2_heterogeneidade_resistencia) apresentou o melhor ajuste entre os modelos candidatos (Figura 22). O modelo apresentou $\Delta AIC = 0$, indicando suporte substancialmente superior em relação aos demais modelos avaliados. Os modelos M0_base, M5_prop_favoravel e SD2_prop_favoravel_sem_dist apresentaram ΔAIC inferiores a 2, indicando plausibilidade competitiva, embora sem melhora substancial no ajuste em relação ao modelo de melhor desempenho. Por outro lado, modelos associados à composição favorável-hostil, resistência média e custo acumulado apresentaram menor suporte relativo.

Figura 22 - Ranking dos modelos de regressão de Cox estratificados por estação do ano e distância de soltura, com base nos valores de ΔAIC . A linha tracejada representa o limiar de $\Delta AIC = 2$, utilizado para identificar modelos com suporte substancial.



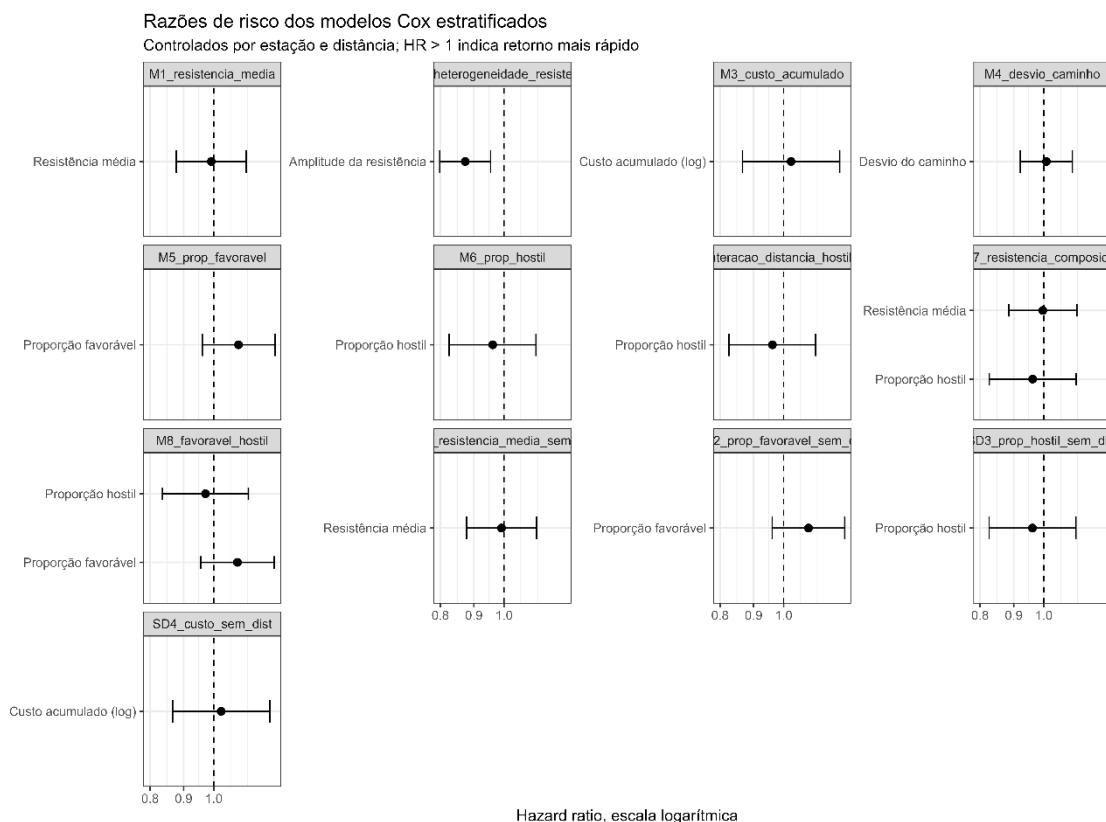
Nota: M0_base = modelo contendo apenas distância; M1_resistencia_media = resistência média do corredor; M2_heterogeneidade_resistencia = amplitude/heterogeneidade da resistência; M3_custo_acumulado = custo acumulado do caminho; M4_desvio_caminho = desvio do caminho em relação à distância euclidiana; M5_prop_favoravel = proporção de ambientes favoráveis; M6_prop_hostil = proporção de ambientes hostis; M7_resistencia_composicao = resistência média associada à proporção de ambientes hostis; M8_favoravel_hostil = combinação entre proporções de ambientes favoráveis e hostis; M9_interacao_distancia_hostilidade = interação entre distância e proporção de ambientes hostis. Os modelos identificados pelo prefixo SD representam versões sem o efeito explícito da distância como covariável fixa, uma vez que a distância foi controlada diretamente por estratificação (strata(distancia_m)): SD1_resistencia_media_sem_dist, SD2_prop_favoravel_sem_dist, SD3_prop_hostil_sem_dist e SD4_custo_sem_dist.

Fonte: Autoria própria.

As razões de risco estimadas para os modelos estratificados (Figura 23) indicaram que a amplitude da resistência ao longo do corredor foi a única variável com efeito estatisticamente significativo sobre a velocidade de retorno das abelhas. O aumento da heterogeneidade da resistência esteve associado à redução da taxa instantânea de retorno ($HR < 1$), indicando aumento do tempo necessário para o retorno dos indivíduos. Em termos ecológicos, esse resultado demonstra que corredores compostos por maior variação espacial de resistência tendem a reduzir a eficiência de deslocamento das abelhas no ambiente.

Figura 23 - Razões de risco (hazard ratios; HR) estimadas pelos modelos de regressão de Cox estratificados por estação do ano e distância de soltura. Os pontos representam os valores estimados de HR e as barras horizontais correspondem aos intervalos de confiança de 95%. A linha tracejada vertical indica $HR = 1$, correspondente à ausência de efeito sobre a velocidade de retorno. Valores de HR superiores a 1 indicam aumento da taxa instantânea

de retorno, enquanto valores inferiores a 1 indicam redução da velocidade de retorno e aumento do tempo necessário para o retorno das abelhas à colônia.



Fonte: Autoria própria.

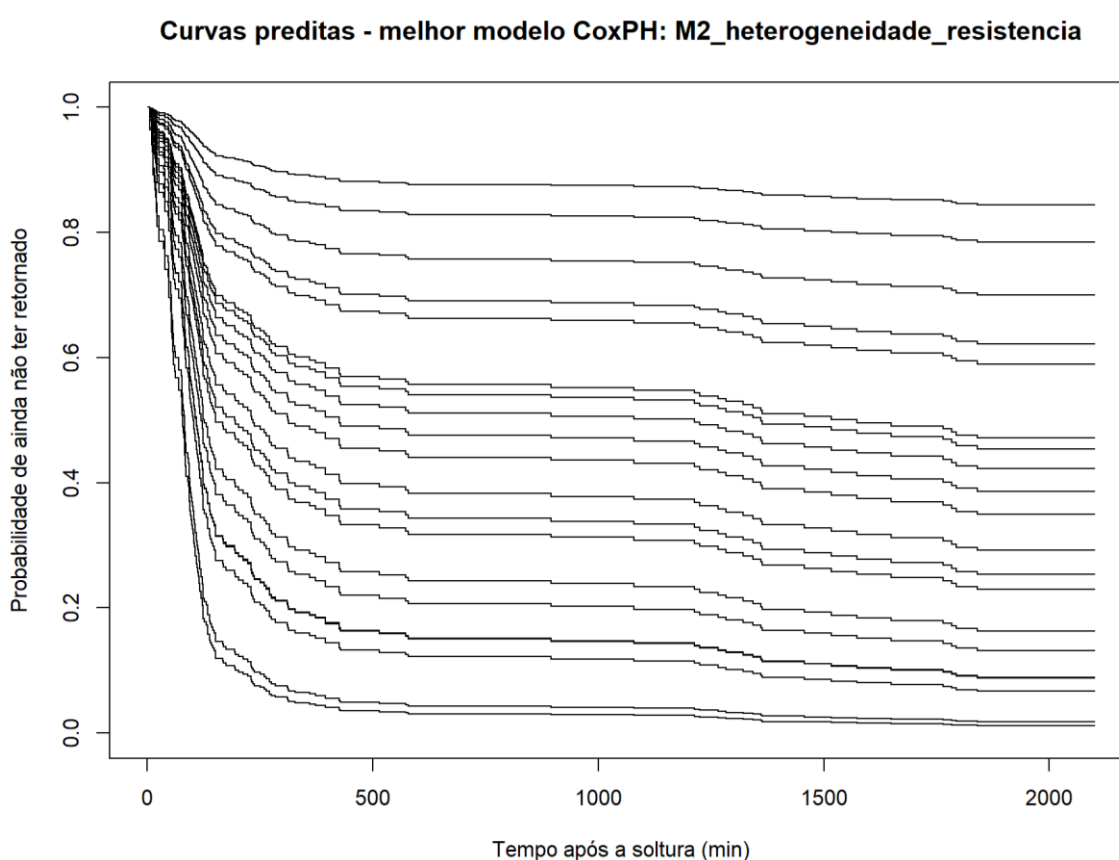
Embora os demais modelos não tenham apresentado efeitos estatisticamente significativos, alguns padrões ecológicos consistentes foram observados. Modelos associados à proporção de ambientes favoráveis apresentaram razões de risco superiores a 1, sugerindo tendência de aumento da velocidade de retorno em corredores com maior disponibilidade de ambientes funcionalmente permeáveis. Em contraste, modelos associados à proporção de ambientes hostis apresentaram razões de risco inferiores a 1, indicando tendência de redução da velocidade de retorno. Apesar da ausência de suporte estatístico robusto, esses padrões mantiveram coerência direcional entre os modelos avaliados.

As métricas relacionadas ao custo acumulado do caminho, resistência média e desvio do caminho em relação à distância euclidiana não apresentaram associação significativa com a velocidade de retorno após o controle explícito da sazonalidade e da distância de soltura. De maneira semelhante, os modelos composicionais integrando simultaneamente ambientes favoráveis e hostis não apresentaram melhora substancial no ajuste dos modelos.

As curvas preditas do modelo de melhor desempenho (Figura 24) reforçaram a elevada variabilidade temporal de retorno associada à heterogeneidade da resistência da paisagem.

Observou-se ampla variação entre as trajetórias preditas, indicando que diferentes níveis de heterogeneidade dos corredores influenciaram significativamente a dinâmica temporal de retorno de *Melipona quadrifasciata*. Corredores com maior heterogeneidade de resistência apresentaram maior persistência de indivíduos sem retorno ao longo do período de monitoramento, refletindo redução da velocidade de retorno das abelhas.

Figura 24 - Curvas preditas de sobrevivência geradas pelo modelo de regressão de Cox com melhor desempenho (M2_heterogeneidade_resistencia). As curvas representam a probabilidade acumulada de indivíduos ainda não terem retornado à colônia ao longo do tempo em diferentes condições de heterogeneidade da resistência da paisagem.



Fonte: Autoria própria.

5 DISCUSSÃO

5.1 DISTÂNCIA E SAZONALIDADE COMO FILTROS PRIMÁRIOS DO RETORNO

Os resultados obtidos indicam que o principal fator associado ao retorno da *M. quadrifasciata* foi a distância, de forma a evidenciar sua atuação como um importante filtro ecológico para o deslocamento da espécie em paisagens antropizadas. A diminuição da

probabilidade de retorno com o aumento da distância sugere que voos mais longos possuem custos crescentes aos indivíduos, tornando o deslocamento mais desafiador de forma progressiva e, conseqüentemente, elevando a probabilidade de falha no retorno à colônia. Esse padrão de redução gradual da probabilidade de retorno com o aumento da distância, observado inicialmente na exploração gráfica dos dados, foi confirmado pelos GLMMs e manteve-se consistente em todos os modelos avaliados.

Embora a *M. quadrifasciata* seja capaz de se localizar e retornar à colônia a partir de distâncias de até 2500 m (Nogueira-Neto, 1997), esse trajeto não representa apenas uma medida espacial, mas também diversos custos biológicos que podem influenciar no seu sucesso de retorno. A passagem em áreas abertas ou intensamente modificadas gera um gasto energético maior, principalmente quando os recursos florais disponíveis não compensam o custo para alcançá-los (Correia et al., 2020; Arena et al., 2023). Em paisagens com extensas áreas impermeáveis, como em regiões urbanizadas, esses esforços podem ser ainda maiores, uma vez que oferecem reduzidos recursos alimentares e um deslocamento mais longo entre os locais adequados para o forrageamento (Barbosa et al., 2022). Assim, o aumento da distância pode reduzir a eficiência energética dos voos e, conseqüentemente, as chances de retorno.

Além disso, voos mais longos aumentam a exposição das abelhas a diversas condições ambientais desfavoráveis. A temperatura, por exemplo, quando a exposição é prolongada, tem influência na atividade de voo das abelhas, podendo causar estresse térmico e comprometer a capacidade de termorregulação das forrageiras (Oliveira-Abreu, 2011; Toledo-Hernández et al., 2021). Estudos demonstram que a temperatura corporal das abelhas tende a ficar próxima de seu limite fisiológico em voos maiores, limitando sua atividade e aumentando a chance de mortalidade em condições ambientais adversas (Toledo-Hernández et al., 2021).

É importante destacar, contudo, que a distância não atua como um limite absoluto para a mandança, uma vez que foi observado o retorno em distâncias maiores (Toppa et al., 2026b). Em vez disso, a influência da distância atua como um gradiente contínuo de redução de probabilidade de retorno, visto que o custo associado aumenta progressivamente ao longo do percurso. Ou seja, a distância representa um filtro ecológico probabilístico, tornando o sucesso de retorno menos provável, mas não impossível.

No entanto, a percepção desse gradiente espacial não é estática; ela é significativamente modulada pela janela temporal em que o deslocamento ocorre (Oliveira-Abreu, 2011; Marques et al., 2018). Outro fator que os resultados demonstraram influenciar a probabilidade de retorno das abelhas foi a variação sazonal (Arena et al., 2026). As menores taxas de retorno observadas no outono e o melhor desempenho registrado durante a primavera e o verão indicam que a

conectividade funcional da paisagem não permanece constante ao longo do ano (Barcelos; Harter-Marques, 2017; Arena et al., 2023). Esse ponto evidencia como a capacidade de retorno e deslocamento das abelhas não depende apenas da configuração espacial da matriz, mas também de fatores temporais relacionados às condições climáticas e à disponibilidade de recursos florais, que podem alterar como esses indivíduos utilizam e percebem a paisagem (Roubik, 1989; Correia et al., 2020). Desse modo, os GLMMs revelam que a sazonalidade não deve ser interpretada apenas como um ruído temporal ou um fator secundário da variação, mas sim como um componente que influencia na resposta ecológica da espécie na paisagem (Kaluza et al., 2016).

Nesse sentido, a atividade de voo da *M. quadrifasciata* depende fortemente das condições climáticas. Oliveira-Abreu (2011) demonstrou que a temperatura e a umidade exercem influência direta sobre o forrageamento da espécie, afetando a intensidade das atividades externas da colônia. Roubik (1989) evidencia que o ritmo de forrageamento dos meliponíneos acompanha as variações sazonais do clima, sendo mais intenso durante os períodos quentes e reduzido nos mais frios. Estudos com *M. quadrifasciata* demonstraram, também, uma menor atividade de coleta nos meses frios, além da redução da diversidade dos recursos explorados e um menor fluxo de operárias em atividade (Zanoni, 2009). Dessa forma, a eficiência do deslocamento pode ser menor em períodos com condições climáticas menos favoráveis.

Outro fator é a disponibilidade de recursos florais. A oferta de néctar e pólen muda durante o ano em função da fenologia da vegetação, alterando a distribuição espacial dos recursos utilizados pelas colônias (Marques et al., 2018). Apesar de os meliponíneos conseguirem armazenar pólen e néctar, o que permite a manutenção da colônia em períodos de menor disponibilidade de recursos (Wille, 1983), a escassez prolongada pode aumentar a demanda energética associada ao forrageamento e deslocamento (Roubik, 1989). Como consequência, a qualidade funcional da paisagem pode variar de forma sazonal, mesmo quando a configuração estrutural permanece relativamente constante. Nesses períodos de menor disponibilidade, as operárias podem ser forçadas a percorrer maiores distâncias ou passar por áreas menos favoráveis para encontrar recursos, aumentando os custos associados ao deslocamento (Correia et al., 2020).

Estudos com a *M. quadrifasciata* reforçam essa ideia. Arena et al. (2023) demonstraram que a capacidade de retorno e a conectividade funcional da espécie não são influenciadas apenas pela configuração da paisagem, mas também pela dinâmica temporal dos recursos disponíveis. A fenologia das plantas pode mudar a permeabilidade funcional da matriz, de forma que as

rotas mais favoráveis mudam de acordo com a estação. Kaluza et al. (2016), de forma semelhante, verificaram que o sucesso de forrageamento em polinizadores é melhor explicado pela interação entre a estação do ano e as características da paisagem do que por esses fatores isoladamente. Ou seja, esses resultados sugerem que a resposta dos polinizadores à paisagem é dinâmica e depende das condições climáticas de cada estação.

Essa dinâmica temporal e climática explica por que corredores espacialmente estáveis não necessariamente mantêm o mesmo desempenho funcional ao longo do ano, mesmo a estrutura física dos caminhos permanecendo semelhante durante as estações, a funcionalidade ecológica varia. Assim, mesmo pequenas modificações na qualidade ambiental e climática da matriz podem alterar o desempenho do deslocamento das operárias, sem que isso exija uma reorganização visível na geometria espacial das rotas potenciais de conectividade.

A ocorrência de menores taxas de retorno no outono e melhores na primavera e verão demonstra que a capacidade de retorno e deslocamento da espécie não depende apenas de rotas potencialmente conectadas ou distâncias mais curtas, mas também de condições ambientais que determinam sua utilização efetiva. Ressalta-se, então, a importância do uso da sazonalidade em estudos de conectividade, uma vez que permite uma melhor representação da forma como os polinizadores percebem e utilizam a matriz antrópica ao longo do ano.

5.2 A HOSTILIDADE DA MATRIZ E A CONSERVAÇÃO FUNCIONAL

Além da distância, outro fator que se destacou em relação à probabilidade de retorno foi a hostilidade da matriz, visto que a conectividade funcional depende diretamente das características da paisagem atravessada pelos indivíduos durante o deslocamento. Nesse contexto, a forte influência dos fatores espaciais e temporais reforça a importância de considerar as condições encontradas ao longo do trajeto, e não apenas a separação espacial geométrica entre pontos da paisagem. Conforme proposto por Cushman et al. (2009) e Sydenham et al. (2025), a conectividade funcional depende da capacidade dos organismos de atravessar a matriz e de utilizar rotas que minimizem os custos e riscos associados ao deslocamento.

A exposição a riscos ecológicos ao longo desse trajeto está associada à fragmentação e à perda de qualidade da matriz. A *M. quadrifasciata* possui forte associação com ambientes florestais, dependendo de áreas vegetadas para obter recursos, locais de nidificação e abrigo contra predadores (Antonini et al., 2025). Em paisagens fragmentadas, o deslocamento exige a passagem por uma matriz hostil, com áreas urbanizadas, agrícolas ou sem cobertura vegetal, o

que causa a perda da conectividade e, assim, pode dificultar o trajeto e aumentar a vulnerabilidade dos indivíduos (Antonini et al., 2025).

Esse resultado reforça que a conectividade funcional da paisagem depende não apenas da presença de fragmentos de habitat, mas também da qualidade da matriz que os conecta. Em paisagens antropizadas, a permeabilidade da matriz pode facilitar ou dificultar o deslocamento dos polinizadores entre os remanescentes florestais, afetando diretamente a locomoção e a taxa de sobrevivência dos indivíduos em trânsito (Forero-Medina; Vieira, 2007).

Apesar do efeito da hostilidade da paisagem ter apresentado um suporte estatístico marginal nos GLMMs, sua relevância biológica é baseada pela consistência ecológica. A direção do efeito mostrou-se coerente e estável entre os diferentes modelos testados, demonstrando que a presença de matrizes hostis atua aumento a dificuldade funcional da navegação da espécie. A urbanização e agricultura intensiva provocam uma simplificação estrutural da paisagem (Viana et al., 2012; Antonini et al., 2025). Para abelhas nativas como a mandaçaia, essa simplificação resulta na perda de referências visuais críticas para sua orientação espacial, afetando sua capacidade de percepção durante o trajeto (Forero-Medina; Vieira, 2007; Rocha, 2023). Além disso, a remoção da vegetação elimina refúgios microclimáticos (Antonini et al., 2025), o que pode gerar e até agravar o estresse térmico e o risco de colapso fisiológico durante o voo de retorno (Oliveira-Abreu, 2011; Souza-Junior et al., 2020). O fato desse efeito surgir, mesmo controlando a distância geográfica, reforça a pressão que a configuração da matriz exerce na navegação.

Por outro lado, é importante destacar também que nem toda métrica associada à conectividade apresentou relevância ecológica na explicação do sucesso de retorno da espécie. As variáveis estruturalmente intuitivas, como a resistência média, o desvio do caminho, a amplitude da resistência e a proporção de habitat favorável, não demonstraram efeito significativo nos modelos. Esses resultados reforçam que a importância ecológica de uma métrica não deve ser estabelecida apenas a partir da interpretação espacial. Algumas variáveis podem descrever a estrutura da paisagem de forma correta, mas sem necessariamente identificar os mecanismos que influenciam o movimento dos organismos. Nesse sentido, os resultados corroboram as observações de Forero-Medina e Vieira (2007), que apontam que métricas estruturais nem sempre apresentam correspondência direta com processos ecológicos como dispersão e forrageamento.

Esses resultados evidenciam a importância de se diferenciar a conectividade estrutural da funcional. Enquanto a estrutural descreve atributos físicos e espaciais da paisagem, a conectividade funcional está relacionada à forma como os organismos percebem e utilizam

esses elementos durante seus deslocamentos (Taylor et al., 1993). Nesse contexto, uma paisagem não pode ser considerada conectada ou fragmentada de forma absoluta, pois essa condição depende das características comportamentais e da capacidade de movimentação da espécie analisada (Forero-Medina; Vieira, 2007).

Essa perspectiva ajuda a compreender por que algumas métricas espacialmente intuitivas não apresentaram relação significativa com o sucesso de retorno de *M. quadrifasciata*. Conforme discutido por Cushman et al. (2009), métricas espaciais podem representar adequadamente a estrutura da paisagem sem necessariamente refletir os processos ecológicos que determinam o movimento dos organismos. Dessa forma, a relevância ecológica de uma métrica depende de sua capacidade de representar os fatores efetivamente percebidos pelos indivíduos durante o deslocamento.

Para modelos de conectividade funcional, isso reforça a importância de incorporar informações empíricas sobre o comportamento e a ecologia das espécies estudadas. Como destacam Forero-Medina e Vieira (2007) e Cushman et al. (2009), a utilidade de abordagens como os caminhos de menor custo depende da qualidade das informações utilizadas para representar a resistência da paisagem, garantindo que os modelos reflitam de forma mais realista os processos ecológicos envolvidos no movimento dos organismos.

5.3 ASPECTOS METODOLÓGICOS E COMPLEMENTARIDADE DAS MÉTRICAS DE CONECTIVIDADE

A comparação entre as diferentes métricas avaliadas aborda informações importantes sobre os fatores que influenciam o retorno da espécie. A relação entre o custo acumulado e a distância geográfica é um dos principais resultados, isoladamente o custo acumulado apresenta um efeito na probabilidade de retorno, porém esse efeito deixa de ser significativo quando se inclui a distância nos modelos. Isso ocorre pois as duas variáveis estão correlacionadas, já que trajetos mais longos tendem a acumular maiores valores de resistência ao longo do caminho (Cushman et al., 2009). Assim, o custo acumulado refletiu principalmente o aumento da distância percorrida, esse resultado ressalta a importância da avaliação de possíveis redundâncias entre as métricas da conectividade, evitando a inclusão de variáveis que possam representar basicamente o mesmo padrão.

As demais métricas apresentaram respostas distintas. A resistência média, o desvio do caminho e a proporção de habitat favorável não apresentaram associação significativa com o sucesso de retorno dos indivíduos. Por outro lado, a heterogeneidade da resistência mostrou um

aspecto diferente da movimentação das abelhas, mesmo não tendo influenciado a probabilidade de retorno, essa métrica foi a que melhor explicou a velocidade de retorno nos modelos de sobrevivência. Corredores que possuem uma maior variação de resistência estão associados a retornos mais lentos, podendo indicar que a composição da paisagem durante o caminho pode aumentar o tempo necessário para a chegada na colônia. Esse resultado sugere que elementos da paisagem podem não necessariamente impedir o retorno das abelhas, mas podem tornar o deslocamento menos eficiente e potencialmente mais custoso do ponto de vista energético (Arena et al., 2026).

Ademais, a ausência de interação significativa entre distância e proporção de ambientes hostis sugere que essas variáveis influenciam o retorno de forma independente, e não de maneira sinérgica na escala analisada. Enquanto a distância está relacionada aos custos energéticos do deslocamento e aos desafios da orientação espacial (Oliveira-Abreu, 2011; Arena et al., 2023), a hostilidade atua na facilidade ou não de como os indivíduos conseguem atravessar a paisagem (Antonini et al., 2025). Embora a interação não tenha sido estatisticamente significativa, as probabilidades indicaram uma tendência consistente de redução mais acentuada do retorno em corredores com maior proporção de ambientes hostis. Dessa forma, os resultados sugerem que a qualidade da matriz pode aumentar as dificuldades enfrentadas durante o trajeto, mesmo que esse efeito não tenha sido observado estatisticamente pelos modelos.

Por fim, os diferentes métodos de análise empregados apresentaram resultados complementares e reforçaram que apesar da alta estabilidade espacial dos potenciais corredores ao longo do ano, evidenciadas pelos altos índices de similaridade de Jaccard, foram observadas claras diferenças sazonais na probabilidade e na velocidade de retorno das abelhas. Enquanto os valores de Jaccard indicaram forte sobreposição espacial entre os corredores das diferentes estações, as análises de sobrevivência baseadas em modelos de Cox e nas curvas de Kaplan–Meier evidenciaram mudanças consistentes no desempenho do deslocamento ao longo do tempo. Esse resultado sugere que corredores espacialmente semelhantes não necessariamente apresentaram a mesma eficiência para o deslocamento das abelhas em diferentes épocas do ano.

Esse padrão provavelmente está relacionado à própria construção das superfícies de resistência utilizadas no estudo. Como a modelagem atribuiu maior peso às informações de uso e cobertura da terra (70%), que permanecem relativamente estáveis ao longo do tempo, a configuração geral dos corredores foi fortemente determinada pelos elementos estruturais da paisagem. Por outro lado, o NDVI invertido, responsável por representar variações sazonais na qualidade da vegetação, contribuiu com 30% da resistência total. Dessa forma, as mudanças

sazonais capturadas pelo índice foram suficientes para influenciar o desempenho do deslocamento das operárias, mas não para alterar substancialmente a distribuição espacial dos corredores potenciais.

Assim, os resultados indicam que a sazonalidade atuou principalmente sobre a funcionalidade do movimento, afetando a probabilidade e a velocidade de retorno das abelhas, enquanto a geometria geral dos corredores permaneceu relativamente estável ao longo do ano, como evidenciado pelas métricas de Jaccard e confirmado pelas diferenças temporais capturadas nas análises de Cox e Kaplan–Meier.

6 CONCLUSÃO

Este estudo avaliou a conectividade funcional potencial da *Melipona quadrifasciata* em uma paisagem antropizada por meio da integração entre experimentos de soltura e modelagem de caminhos de menor custo. Os resultados demonstraram que a distância foi o principal fator associado à probabilidade de retorno das operárias à colônia, atuando como um filtro ecológico primário que reduz progressivamente as chances de sucesso do deslocamento. Além disso, a composição da matriz influenciou o movimento das abelhas de forma independente, indicando que a presença de ambientes hostis ao longo dos corredores pode aumentar as dificuldades enfrentadas durante o retorno e contribuir para o isolamento funcional das populações.

Os corredores potenciais apresentaram elevada estabilidade espacial entre as estações do ano, evidenciada pelos altos índices de similaridade observados. Entretanto, essa estabilidade não se refletiu em uma funcionalidade constante ao longo do tempo. As diferenças sazonais registradas na probabilidade e na velocidade de retorno demonstraram que pequenas variações nas condições ambientais e na qualidade da vegetação são capazes de alterar a forma como as abelhas utilizam a paisagem, mesmo quando a configuração geral dos corredores permanece praticamente inalterada. Esses resultados evidenciam que a conectividade funcional possui uma dimensão temporal importante, que deve ser considerada de forma prioritária em estudos e estratégias de conservação de polinizadores.

A comparação entre as diferentes métricas avaliadas também mostrou que nem todos os atributos espaciais tradicionalmente associados à conectividade apresentam relevância ecológica para explicar o movimento da espécie. Enquanto métricas como resistência média, proporção de habitat favorável e desvio do caminho não apresentaram capacidade preditiva, a heterogeneidade da resistência mostrou-se importante para explicar a velocidade de retorno das operárias, indicando que a qualidade do percurso influencia a eficiência do deslocamento

mesmo quando não determina seu sucesso final. Por outro lado, o custo acumulado apresentou elevada redundância em relação à distância geográfica, reforçando a necessidade de selecionar métricas que representem efetivamente os processos ecológicos envolvidos no movimento dos organismos.

Em conjunto, os resultados demonstram que a conservação de *M. quadrifasciata* em paisagens antropizadas vai além da escala local e insere-se diretamente nos esforços de proteção de polinizadores (Taylor et al., 1993; Potts et al., 2010). Sendo a mandaçaia um polinizador de grande importância para espécies nativas da Mata Atlântica (Antonini et al., 2006), limitações na sua sobrevivência ou deslocamento causadas pelo isolamento podem reduzir o fluxo de pólen entre fragmentos e comprometer processos ecológicos que sustentam a biodiversidade vegetal (Brown; Albrecht, 2001; Giannini et al., 2015). Desse modo, mitigar os impactos da fragmentação sobre esses insetos não se limita à manutenção de fragmentos florestais isolados, mas depende crucialmente da qualidade e da permeabilidade da matriz que os conecta.

Nesse sentido, estratégias de manejo voltadas à ampliação da conectividade funcional devem priorizar a redução da hostilidade da matriz por meio da manutenção e criação de elementos que favoreçam o deslocamento seguro dos polinizadores, como arborização urbana, sistemas agroflorestais, quintais vegetados e pequenos remanescentes de vegetação nativa. Esses componentes atuam como recursos complementares e refúgios microclimáticos (Arena et al., 2023), aumentando a permeabilidade da paisagem e suavizando os custos energéticos do voo. Ao considerar simultaneamente os limites de deslocamento da espécie, a qualidade funcional da paisagem e a variação sazonal das condições ambientais, torna-se possível desenvolver ações de conservação aplicadas mais eficazes para a preservação dos polinizadores nativos e dos serviços ecossistêmicos essenciais que sustentam tanto os ecossistemas naturais quanto a produção agrícola (Klein et al., 2007; Gallai et al., 2009; Imperatriz-Fonseca et al., 2012).

REFERÊNCIAS

- ABREU, V. H. R. Atividades de voo de *Melipona quadrifasciata* Lepeletier, 1836 (Apidae, Meliponinae) e sua preferência floral no Parque das Neblinas, Mogi das Cruzes, SP. 2011. Dissertação (Mestrado) - Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2011. DOI: <https://doi.org/10.11606/D.59.2011.TDE-20072011-175455>
- ABSY, M. F.; CAMARGO, J. M. F.; KERR, W. E.; MIRANDA, I. P. Espécies de plantas visitadas por Meliponinae (Hymenoptera: Apoidea), para coleta de pólen na região do Médio Amazonas. *Revista Brasileira de Biologia*, vol. 44, pp. 227-237, 1984.

ADRIAENSEN, F.; CHARDON, J. P.; DE BLUST, G.; SWINNEN, E.; VILLALBA, S.; GULINCK, H.; MATTHYSEN, E. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, 64(4), 233–247, 2003. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00242-6](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00242-6)

ALLISON, P. D. *Survival Analysis Using SAS: A Practical Guide* (2nd ed.). SAS Institute, 2010.

ANTONINI, Y. et al. Floral preferences of a neotropical stingless bee, *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Apidae: Meliponina) in an urban forest fragment. *Brazilian Journal of Biology*, v. 66, n. 2B, p. 463–471, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000300012>

ANTONINI, Y. et al. Urbanization Affects the Occurrence of a Large Stingless Bee Species in a Large City. Preprint, 2022. DOI: <https://doi.org/10.21203/rs-594102/v1>

ANTONINI, Y. et al. Local and landscape features of urban fragments determine the occurrence of stingless bees. *Insect Conservation and Diversity*, v. 18, n. 2, p. 245–256, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1111/icad.12847>

ARAÚJO, E. D. et al. Risk of local extinction and genetic diversity of *Melipona quadrifasciata* (Apidae: Meliponini) in a possible Northeastern limit of its distribution in Brazil. *Sociobiology*, v. 63, n. 2, p. 776–785, 2016. DOI: <https://doi.org/10.13102/SOCIOBIOLOGY.V63I2.946>

ARENA, M. V. N. et al. Release experiments as an indicator of flying activities of stingless bees in urban areas. *Frontiers in Sustainable Cities*, v. 4, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/frsc.2022.1103835>

ARENA, M. V. N. et al. Foraging constraints of *Melipona quadrifasciata* in an urban area. *Urban Forestry & Urban Greening*, [S. l.], v. 117, 2026. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2026.129294>

BARBOSA, D. B. et al. Landscape influences genetic diversity but does not limit gene flow in a Neotropical pollinator. *Apidologie*, v. 53, n. 4, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00955-0>

BARCELOS, J. A. et al. RECURSOS ALIMENTARES DE *Melipona quadrifasciata* *quadrifasciata* (HYMENOPTERA: MELIPONINAE) NA RESTINGA DO SUL DE SANTA CATARINA, BRASIL. In: Atena Editora. [S.l.: s.n.], 2019. p. 10–23. DOI: <https://doi.org/10.22533/AT.ED.5041909071>

BARR, D. J.; LEVY, R.; SCHEEPERS, C.; TILY, H. J. Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language*, 68(3), 255–278, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jml.2012.11.001>

BATALHA-FILHO, H. et al. Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie*, v. 41, n. 5, p. 534–547, 2010.

BEIER, P.; MAJKA, D. R.; SPENCER, W. D. Forks in the road: choices in procedures for designing wildland linkages. *Conservation Biology*, 22(4), 836–851, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00942.x>

BENHAMOU, S. How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path. *Journal of Theoretical Biology*, v. 229, n. 2, p. 209–220, 2004. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.03.016>

BOVET, P.; BENHAMOU, S. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *Journal of Theoretical Biology*, v. 131, n. 4, p. 419–433, 1988. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(88\)80038-9](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(88)80038-9)

BROOKS, M. E.; KRISTENSEN, K.; VAN BENTHEM, K. J.; MAGNUSSON, A.; BERG, C. W.; NIELSEN, A. et al. GlmmTMB balances speed and flexibility among packages for Zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, v. 9, n. 2, p. 378, 2017. DOI: <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>

BROWN, J. C.; ALBRECHT, C. The effect of tropical deforestation on stingless bees of the genus *Melipona* (Insecta: Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in central Rondonia, Brazil. *Journal of Biogeography*, [S. l.], v. 28, n. 5, p. 623–634, 2001. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00583.x>

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (2nd ed.). Springer, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1007/b97636>

CAVALCANTE, M. C. et al. Levantamento de ninhos de meliponíneos em vegetação de caatinga na Paraíba. *World Ecosystems*, v. 4, n. 3, p. 310-321, 2023. DOI: <https://doi.org/10.52832/wed.43.310>

CHEVEZ, J. E. R. et al. Bee landscape relations in changing contexts, implications for stingless bee management. *Regional Environmental Change*, v. 23, n. 3, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10113-023-02093-4>

CORREIA, F. C. S. et al. DETERMINAÇÃO DA ÁREA DE FORRAGEAMENTO DA ESPÉCIE *Melipona grandis* (APIDAE: MELIPONINA) PELO MÉTODO DE CAPTURA E RECAPTURA. *Oecologia Australis*, v. 24, n. 3, p. 703-714, 2020. DOI: <https://doi.org/10.4257/OECO.2020.2403.15>

COSTA, R. C. et al. Atrativo do cravo-de-defunto na população de pragas e inimigos naturais na cultura da alface. In: Atena Editora. [S.l.: s.n.], 2019. p. 98-109. DOI: <https://doi.org/10.22533/AT.ED.50419090711>

COX, D. R. Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 34(2), 187–220, 1972. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1972.tb00899.x>

CUSHMAN, S. A. et al. Use of empirically derived source-destination models to map regional conservation corridors. *Conservation Biology*, v. 23, n. 2, p. 368-376, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1111/J.1523-1739.2008.01111.X>

- DORMANN, C. F.; ELITH, J.; BACHER, S. et al. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27–46, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- FARDER-GOMES, C. F.; GRELLA, T. C.; MALASPINA, O.; NOCELLI, R. C. F. Exposure to sublethal concentrations of imidacloprid, pyraclostrobin and glyphosate harm the behavior and fat body cells of the stingless bee *Scaptotrigona postica*. *Science of The Total Environment*, 905, 168072, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168072>
- FORERO-MEDINA, G.; VIEIRA, M. V. Conectividade funcional e a importância da interação organismo-paisagem. *Oecologia Brasiliensis*, [S. l.], v. 11, n. 04, p. 493–502, 2007. DOI: <https://doi.org/10.4257/OECO.2007.1104.03>
- GALLAI, N.; SALLES, J. M.; SETTELE, J.; VAISSIÈRE, B. E. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, [S. l.], v. 68, n. 3, p. 810–821, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1016/J.ECOLECON.2008.06.014>
- GIANNINI, T. C. et al. Safeguarding Ecosystem Services: A Methodological Framework to Buffer the Joint Effect of Habitat Configuration and Climate Change. *PLOS ONE*, v. 10, n. 6, e0129225, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0129225>
- GOODWIN, B. J. Is landscape connectivity a dependent or independent variable?. *Landscape Ecology*, 18, 687–699, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:LAND.00000004184.03500.a8>
- GRAMBSCH, P. M.; THERNEAU, T. M. Proportional hazards tests and diagnostics based on weighted residuals. *Biometrika*, 81(3), 515–526, 1994. DOI: <https://doi.org/10.1093/biomet/81.3.515>
- HARTIG, F. DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package version 0.4.6. 2022. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>
- HOSMER, D. W., LEMESHOW, S.; MAY, S. *Applied Survival Analysis: Regression Modeling of Time-to-Event Data* (2nd ed.). Wiley, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1002/9780470258019>
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. et al. (Org.). *Polinizadores no Brasil: contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais*. São Paulo: EDUSP, 2012. 488 p.
- JAFFÉ, R.; CASTILLA, A. R.; POPE, N.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Landscape genetics of a tropical rescue pollinator. *Conservation Genetics*, Dordrecht, v. 17, n. 2, p. 267–278, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0779-0>
- KALUZA, B. F. et al. Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. *Ecology and Evolution*, v. 6, n. 5, p. 1304–1316, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1002/ECE3.1941>

KAPLAN, E. L.; MEIER, P. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, 53(282), 457–481, 1958. DOI: <https://doi.org/10.1080/01621459.1958.10501452>

KLEIN, A. M. et al. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, [S. l.], v. 274, n. 1608, p. 303–313, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1098/RSPB.2006.3721>

KLEINBAUM, D. G.; KLEIN, M. *Survival Analysis: A Self-Learning Text* (3rd ed.). Springer, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-6646-9>

LIMA, M. A. P.; MARTINS, G. F.; OLIVEIRA, E. E.; GUEDES, R. N. C. Agrochemical-induced stress in stingless bees: peculiarities, underlying basis and challenges. *Journal of Comparative Physiology A*, 202(10), 717–731, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/S00359-016-1110-3>

LÜDECKE, D. ggeffects: Tidy data frames of marginal effects from regression models. *Journal of Open Source Software*, 3(26), 772, 2018. DOI: <https://doi.org/10.21105/JOSS.00772>

MACHADO, C. S. et al. How landscape composition affects pollen collection by stingless bees. *Landscape Ecology*, v. 35, p. 747–759, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1007/S10980-020-00977-Y>

MARCHETTI, D. A. B.; GARCIA, G. J. *Princípios de fotogrametria e fotointerpretação*. Nobel, 1977.

MCRAE, B. H.; DICKSON, B. G.; KEITT, T. H.; SHAH, V. B. Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 89(10), 2712–2724, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>

NATHAN, R.; GETZ, W. M.; REVILLA, E.; HOLYOAK, M.; KADMON, R.; SALTZ, D.; SMOUSE, P. E. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 105, n. 49, p. 19052–19059, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>

NOGUEIRA-NETO, P. N. *Vida e Criação de Abelhas indígenas sem ferrão*. São Paulo: Editora Nogueirapis, 1997. 445 p.

OBREGÓN, D.; GUERRERO, O. R.; STASHENKO, E. E.; POVEDA, K. Complex landscapes partially mitigate negative pesticide effects on tropical pollinator communities. *bioRxiv*, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1101/2021.03.10.434664>

PIERROT, L. M.; SCHLINDWEIN, C. Variation in daily flight activity and foraging patterns in colonies of urucu – *Melipona scutellaris* Latreille (Apidae, Meliponini). *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(4), 565–571, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0101-81752003000400001>

POTTS, S. G. et al. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, [S. l.], v. 25, n. 6, p. 345–353, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>

RAMADANI, R. et al. Stingless bee foraging behavior and pollen resource use in oil palm and rubber plantations in Sumatra. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, v. 18, n. 2, p. 81-89, 2021. DOI: <https://doi.org/10.5994/JEI.18.2.81>

REAL, R.; VARGAS, J. M. The probabilistic basis of Jaccard's index of similarity. *Systematic Biology*, v. 45, n. 3, p. 380–385, 1996. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/45.3.380>

ROUBIK, D. W. *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. New York: Cambridge University Press, 1989.

ROUSE, J. W.; HAAS, R. H.; SCHELL, J. A.; DEERING, D. W. Monitoring Vegetation Systems in the Great Plains with ERTS (Earth Resources Technology Satellite). *Proceedings of 3rd Earth Resources Technology Satellite Symposium*, p. 309–317, 1973.

SCHIELZETH, H. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(2), 103–113, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>

SCHOENFELD, D. Partial residuals for the proportional hazards regression model. *Biometrika*, 69(1), 239–241, 1982. DOI: <https://doi.org/10.1093/biomet/69.1.239>

SILVA, W. R. T.; ARAÚJO, E. D.; SCHER, R. Caracterização do cariótipo de uma população de abelhas *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera: Meliponini), no município de Brejo Grande/Se. *Scientia Plena*, [S. l.], v. 8, n. 3(a), 2012. Disponível em: <https://www.scientiaplena.org.br/sp/article/view/902>

SOUZA-JUNIOR et al. Increasing thermal stress with flight distance in stingless bees (*Melipona subnitida*) in the Brazilian tropical dry forest: Implications for constraint on foraging range. *Journal of Insect Physiology*, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2020.104056>

SYDENHAM, M. A. K. et al. Role of forest edges and other seminatural linear landscape features in structuring wild bee habitat connectivity in intensively managed landscapes. *Conservation Biology*, v. 39, n. 1, 2025. DOI: <https://doi.org/10.1111/cobi.70152>

TAYLOR, P. D.; FAHRIG, L.; HENEIN, K.; MERRIAM, G. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68: 571-573, 1993. DOI: <https://doi.org/10.2307/3544927>

THERNEAU, T. M. coxme: Mixed Effects Cox Models. R package version 2.2-18. 2022. CRAN: <https://CRAN.R-project.org/package=coxme>

THERNEAU, T. M. survival: A Package for Survival Analysis in R. R package version. 2024. CRAN: <https://CRAN.R-project.org/package=survival>

THERNEAU, T. M.; GRAMBSCH, P. M. *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. Springer, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-1-4757-3294-8>

THERNEAU, T. M.; GRAMBSCH, P. M.; PANKRATZ, V. S. Penalized survival models and frailty. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 12(1), 156–175, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1198/1061860031365>

TOLEDO-HERNÁNDEZ, E. et al. The stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): a review of the current threats to their survival. *Apidologie*, v. 53, n. 2, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00913-w>

TOPPA, R. H. et al. (a) Finding the way back: assessing *Melipona quadrifasciata*'s return ability in human-modified landscape. *Journal of Insect Conservation*, [S. l.], v. 30, n. 1, 2026. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-025-00744-x>

TOPPA, R. H. et al. (b) Homing ability of *Melipona quadrifasciata* in fragmented landscapes extends to 7.5 km. *Discover Conservation*, [S. l.], v. 3, n. 1, 9, 2026. DOI: <https://doi.org/10.1007/S44353-026-00080-4>

VIANA, B. F. et al. A Polinização no Contexto da Paisagem: O que de Fato Sabemos e o que Precisamos Saber? In: IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. et al. (orgs.). *Polinizadores no Brasil: contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 2012. p. 67-101.

WALDSCHMIDT, A. M. et al. Genetic analysis of *Melipona quadrifasciata* Lep. (Hymenoptera: Apidae, Meliponinae) with RAPD markers. *Brazilian Journal of Biology*, v. 62, n. 4b, p. 923-928, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1519-69842002000500022>

WILLE, A. Biology of the stingless bees. *Annual Review of Entomology*, [s. l.], v. 28, p. 41-64, 1983. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.000353>

ZUUR, A. F. et al. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; WALKER, N.; SABELIEV, A. A.; SMITH, G. M. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

ANEXO A

Modelo	Fórmula	Contexto Ecológico
M0_base_distancia_sazonalidade	retorno ~ distancia_m_z + estacao + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Modelo de referência: avalia se a distância de soltura e a sazonalidade explicam o sucesso de retorno. Serve como base para verificar se as métricas de paisagem acrescentam informação além do efeito espacial e temporal.
M1_resistencia_media	retorno ~ distancia_m_z + estacao + mr_mean_z + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Hipótese da qualidade média do corredor: testa se corredores com menor resistência média no buffer de 150 m apresentam maior probabilidade de retorno, controlando distância e estação.
M2_heterogeneidade_resistencia	retorno ~ distancia_m_z + estacao + mr_range_z + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Hipótese da heterogeneidade ambiental: avalia se a amplitude da resistência no corredor, interpretada como variação estrutural da paisagem ao longo da rota potencial, está associada ao retorno.
M3_custo_acumulado	retorno ~ distancia_m_z + estacao + custo_acumulado_z + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Hipótese do custo funcional integrado: testa se o custo acumulado transformado em log do caminho de menor custo reduz a probabilidade de retorno, mesmo após controlar a distância euclidiana.
M4_desvio_caminho	retorno ~ distancia_m_z + estacao + prop_l_d_z + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Hipótese da eficiência espacial do trajeto: avalia se caminhos mais desviados ou tortuosos em relação à linha reta reduzem o sucesso de retorno.
M5_proporcao_favoravel	retorno ~ distancia_m_z + estacao + prop_favoravel_z + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Hipótese da composição favorável: testa se maior proporção de ambientes funcionalmente favoráveis no buffer do corredor aumenta a probabilidade de retorno.
M6_proporcao_hostil	retorno ~ distancia_m_z + estacao + prop_hostil_z + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Hipótese da composição hostil: testa se maior proporção de ambientes funcionalmente hostis no buffer do corredor reduz a probabilidade de retorno.
M9_interacao_distancia_hostilidade	retorno ~ distancia_m_z * prop_hostil_z + estacao + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Hipótese de modulação espacial da hostilidade: testa se o efeito da proporção de ambientes hostis aumenta ou diminui conforme a distância de soltura. Modelo-chave para avaliar se a matriz hostil pesa mais em deslocamentos longos.
M7_resistencia_e_hostilidade	retorno ~ distancia_m_z + estacao + mr_mean_z + prop_hostil_z + (1 ponto) + (1 colonia) + (1 data_soltura)	Modelo integrador: avalia se a resistência média sintética e a proporção de ambientes hostis explicam componentes complementares da funcionalidade do corredor.

M8_contraste_favoravel_hostil	$\text{retorno} \sim \text{distancia_m_z} + \text{estacao} + \text{prop_favoravel_z} + \text{prop_hostil_z} + (1 \text{ponto}) + (1 \text{colonia}) + (1 \text{data_soltura})$	Modelo integrador de composição funcional: contrasta proporção favorável e proporção hostil.
SD1_resistencia_media_sem_dist	$\text{retorno} \sim \text{estacao} + \text{mr_mean_z} + (1 \text{ponto}) + (1 \text{colonia}) + (1 \text{data_soltura})$	A resistência média da paisagem influencia o retorno independentemente da distância.
SD2_prop_favoravel_sem_dist	$\text{retorno} \sim \text{estacao} + \text{prop_favoravel_z} + (1 \text{ponto}) + (1 \text{colonia}) + (1 \text{data_soltura})$	Ambientes favoráveis aumentam o sucesso de retorno independentemente da distância.
SD3_prop_hostil_sem_dist	$\text{retorno} \sim \text{estacao} + \text{prop_hostil_z} + (1 \text{ponto}) + (1 \text{colonia}) + (1 \text{data_soltura})$	Ambientes hostis reduzem o sucesso de retorno independentemente da distância.
SD4_custo_sem_dist	$\text{retorno} \sim \text{estacao} + \text{custo_acumulado_log_z} + (1 \text{ponto}) + (1 \text{colonia}) + (1 \text{data_soltura})$	O custo funcional acumulado do deslocamento reduz o sucesso de retorno independentemente da distância.