



BÁRBARA DOS SANTOS CONCEIÇÃO LOPES

**Efeitos da orfandade sobre o comportamento e longevidade de operárias de
Scaptotrigona aff. postica (Hymenoptera: Apidae, Meliponini)**

BELÉM

2018

BÁRBARA DOS SANTOS CONCEIÇÃO LOPES

**Efeitos da orfandade sobre o comportamento e longevidade de operárias de
Scaptotrigona aff. postica (Hymenoptera: Apidae, Meliponini)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Área de concentração: Biodiversidade e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia animal.

Orientador: Prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera

BELÉM

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pela autora

- L864e Lopes, Bárbara dos Santos Conceição
 Efeitos da orfandade sobre o comportamento e longevidade de operárias de *Scaptotrigona* aff. *postica* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini) / Bárbara dos Santos Conceição Lopes. - 2018
 33 f. : il. color
- Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-graduação em Zoologia (PPGZOO), Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Pará, Belém, 2018.
 Orientação: Prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera
1. Abelhas sem ferrão. 2. Colônias órfãs. 3. Ninhos com rainha. 4. Organização social. 5. Expectativa de vida. I. Contrera, Felipe Andrés León Contrera, *orient.* II. Título

CDD 591.7

FOLHA DE APROVAÇÃO

BÁRBARA DOS SANTOS CONCEIÇÃO LOPES

**Efeitos da orfandade sobre o comportamento e longevidade de operárias de
Scaptotrigona aff. postica (Hymenoptera: Apidae, Meliponini)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, do convênio da Universidade Federal do Pará e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Zoologia, sendo a COMISSÃO JULGADORA composta pelos seguintes membros:

Prof. Dr. FELIPE ANDRÉS LÉON CONTRERA
Universidade Federal do Pará (UFPA) – Presidente

Prof. Dra. ANA CRISTINA MENDES DE OLIVEIRA
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Prof. Dr. MICHAEL HRNCIR
Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA)

Dra. PATRÍCIA NUNES SILVA
Universidade de Guelph (U de G)

Dra. DENISE DE ARAUJO ALVES
Universidade de São Paulo (USP)

Dra. MÁRCIA MOTTA MAUÉS
Embrapa Amazônia Oriental (CPATU)

Aprovada em: 02 de abril de 2018.

Local de defesa: Modalidade à distância

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por renovar minhas forças todos os dias. À minha mãe, Luzinete Lopes, pelos bons conselhos e ensinamentos; às minhas irmãs, Valquinete Lopes e Stefani Lopes, pelo apoio moral; e ao meu namorado, Victor Boução, pelo companheirismo e cumplicidade. Não tenho dúvidas de que esse carinho só me faz querer dar sempre o melhor de mim a cada dia. A todos muito obrigada pelo amor incondicional e pela paciência durante esses dois anos de mestrado.

Gostaria de agradecer ao prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera, pela orientação, paciência e dedicação. Seu pensamento crítico ajudou a enriquecer meu conhecimento imensamente.

Meus agradecimentos a MSc. Ana Carolina Martins de Queiroz, MSc. Kamila Leão Leão e MSc. Jamille Costa Veiga pela assistência durante o experimento. Também agradeço ao MSc. Rafael Leandro Corrêa Gomes pelo auxílio na análise de sobrevivência, ao Dr. Alistair Campbell pela ajuda essencial na realização das demais análises estatísticas deste trabalho, além de melhor compreensão do programa R, e ao Dr. Cristiano Menezes pelo apoio logístico que encontrei na Embrapa Amazônia Oriental. E aos demais “abelhudos” do laboratório que emprestaram seu tempo me ajudando a marcar as abelhas.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa do mestrado.

Agradeço aos meus queridos amigos, Diene Xavier, Danielson Amaral, Fernanda Barros, Lisbethe Melo e Camilla Cristina pelas vezes que rimos ou choramos juntos ao longo dessa jornada, muito obrigada pela fraterna amizade.

Aos demais familiares e amigos, meus agradecimentos de coração por fazerem parte da construção da história da minha vida!

SUMÁRIO

ÍNDICE DE FIGURAS	6
RESUMO	7
ABSTRACT	8
INTRODUÇÃO	9
Os Insetos sociais.....	9
As Abelhas Sociais.....	10
Organização Social.....	11
Polietismo Etário.....	11
Orfandade.....	12
MATERIAL E MÉTODOS	15
Área de Estudo e Espécie Estudada.....	15
Colônias e Marcação das Operárias.....	16
Coleta de Dados.....	17
Análise de Dados.....	18
RESULTADOS	19
Atividade de Forrageio Colonial.....	19
Idade que as operárias Constroem Células de Cria.....	20
Idade de Forrageio.....	21
Sobrevivência das Operárias.....	22
DISCUSSÃO	24
CONCLUSÕES	28
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 – Imagem de satélite do raio de alcance de voo das abelhas do gênero <i>Scaptotrigona</i> , representado pelo círculo e reta brancos ($r = 1,5$ km), a partir do meliponário (MPN).....	15
Figura 2 – Operárias de <i>Scaptotrigona</i> aff. <i>postica</i> de guardas na entrada da colônia.....	15
Figura 3 – (A) Modelo da caixa de observação, (B) Caixa de observação em cavalete individual, (C) Favos de cria e potes de alimento e (D) Célula real em um favo de cria de <i>Scaptotrigona</i> aff. <i>postica</i>	16
Figura 4 – Operárias de <i>Scaptotrigona</i> aff. <i>postica</i> com a região do tórax marcada com tinta atóxica. À esquerda, abelha com coloração corporal mais escura (operária velha) e à direita, abelha com corpo de cor mais clara (operária jovem). A barra representa a escala de tamanho corporal dessa espécie (comprimento da cabeça ao final do abdômen).....	17
Figura 5 – Exemplo da representação dos grupos de idade de acordo com a cor de dia de nascimento.....	17
Figura 6 – Análise do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) da interação entre tempo (em dias) e condição da colônia (CR e SR) sobre atividade de forrageio de <i>Scaptotrigona</i> aff. <i>postica</i>	20
Figura 7 – Análise do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) da interação entre tempo (em dias) e condição da colônia (CR e SR) sobre idade que as operárias de <i>Scaptotrigona</i> aff. <i>postica</i> constroem células de cria.....	21
Figura 8 – Operárias de <i>Scaptotrigona</i> aff. <i>postica</i> realizando construção de célula de cria em uma colônia sem rainha. A seta indica uma célula de cria isolada contendo três ovos.....	21
Figura 9 – Análise do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) da interação entre tempo (em dias) e condição da colônia (CR e SR) sobre idade de forrageio de <i>Scaptotrigona</i> aff. <i>postica</i>	22
Figura 10 – Curvas de Kaplan-Meier comparando a sobrevivência (em dias) das operárias marcadas de <i>Scaptotrigona</i> aff. <i>postica</i> visíveis dentro das quatro colônias CR ($n = 154$) e quatro SR ($n = 234$).....	23

RESUMO

A morte da rainha fisogástrica pode implicar na desorganização comportamental das operárias de abelhas eussociais, que podem assumir diversas estratégias reprodutivas e comportamentais. Para as operárias a longevidade está relacionada ao esforço fisiológico desempenhado durante sua vida, mas as condições internas da colônia também afetam a longevidade, como a presença ou ausência de rainha. Nesse sentido, o objetivo do trabalho foi estudar o comportamento e a longevidade da população de operárias de abelhas sem ferrão em colônias órfãs, comparando-as com colônias com rainha fisogástrica presente. Para isso, foram utilizadas oito colônias de *Scaptotrigona aff. postica*, sendo quatro colônias com rainha e quatro sem rainha. Cada colônia teve o total de 1.200 operárias marcadas com cores diferentes por dia de nascimento (idade zero), obtendo assim grupos de idade. Durante 100 dias observamos atividade de forrageio colonial, idade das operárias que constroem células de cria, idade de forrageio e longevidade em todas as colônias, com rainha (CR) e sem rainha (SR). Ao longo do tempo em colônias CR a atividade de forrageio diminuiu ligeiramente; entretanto, as colônias SR apresentaram maior redução no número de forrageiras ($X^2 = 48.874$; $G1 = 1$; $p < 0.001$). Em colônias órfãs observamos que ao longo do tempo, além das operárias jovens, as operárias mais velhas também constroem células de cria; já em colônias com rainha as operárias que participaram da construção de novas células de cria foram apenas as de idade jovem ($X^2 = 116.11$; $G1 = 1$; $p < 0.001$). Em ambas as colônias, CR e SR, a idade de forrageio aumentou ao longo do tempo, porém em colônias SR observamos forrageiras com idade muito avançada ($X^2 = 66.546$; $G1 = 1$; $p < 0.001$). A longevidade máxima encontrada para operárias de colônias com rainha foi de 54 dias de idade e para as operárias órfãs foi de 79 dias de idade. As curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier indicaram diferenças significativas entre colônias CR e SR ($p < 0.001$). Dessa forma, concluímos que (1) operárias de *S. aff. postica* em colônias sem rainha realmente diminuem a atividade externa ao longo do tempo; (2) as operárias órfãs de idade avançada continuam construindo células de cria, provavelmente, para tentar produzir machos; (3) é possível que as operárias de colônias SR passam a evitar o forrageio e realizam essa tarefa apenas eventualmente ou elas tendem a realizar essa atividade mais tarde; (4) o comportamento egoísta de se reproduzir, evitando o forrageamento e seus riscos e, assim, permanecendo mais tempo dentro da colônia pode prolongar a longevidade das operárias de *S. aff. postica* em colônias órfãs.

Palavras-chave: Organização social, expectativa de vida, colônias órfãs, ninhos com rainha, abelhas sem ferrão.

ABSTRACT

The death of the physogastric queen may imply the behavioral disorganization of eusocial bees workers, where they can assume diverse reproductive and behavioral strategies. For the worker longevity is related to the physiological effort exerted during their lifetime, but the colony's internal conditions also affect longevity, such as the presence or absence of a queen. In this sense, the objective of the study was to study the behavior and longevity of the population of stingless bee workers in orphaned colonies, comparing them with colonies with the present laying queen. In this sense, the objective of the study was to study the behavior and longevity of the population of stingless bee workers in orphaned colonies, comparing them with colonies with the present physogastric queen. For this, eight colonies of *Scaptotrigona* aff. *postica* were used, of those eight there were four colonies with a queen and four without a queen. Each colony had a total of 1.200 workers marked with different colors by day of birth (age zero), thus obtaining age groups. For 100 days, we observed the colonial foraging activity, the age of the workers who attending brood cells, age of foraging and longevity in all colonies, queenright (QR) and queenless (QL). Over time in QR colonies the foraging activity decreased slightly; however, the QL colonies presented a greater reduction in the number of foragers ($X^2 = 48.874$; $df = 1$; $p < 0.001$). In orphaned colonies we observe that over time, besides the young workers, the older workers also construct the brood cells; in the colonies with queen, the workers who participated in the construction of new brood cells were only those of young age ($X^2 = 116.11$, $df = 1$, $p < 0.001$). In both colonies, QR and QL, the age of foraging increased over time, but in QL colonies we observed foragers with very advanced age ($X^2 = 66.546$; $df = 1$; $p < 0.001$). The maximum longevity found for colonies workers with queen was 54 days of age and for orphaned workers was 79 days of age. Kaplan-Meier survival curves indicated significant differences between colonies QR and QL ($p < 0.001$). Thus, we conclude that (1) workers of *S. aff. postica* in colonies without queen actually decrease the external activity over time; (2) advanced orphan female workers continue to perform breeding cell construction, probably to try to produce males; (3) it is possible that the workers QL colonies start to avoid the foraging and perform this task only occasionally or they tend to perform this activity later; (4) the selfish behavior of reproducing itself, avoiding foraging and its risks, and thus staying longer in the colony can prolong the longevity of *S. aff. postica* in orphaned colonies.

Keywords: Social organization, life expectancy, orphan colonies, queenright nest, stingless bees.

1. INTRODUÇÃO

1.1. Os Insetos Sociais

Cupins, formigas, algumas abelhas e vespas são insetos que vivem em sociedades onde os membros que as compõem apresentam uma coesão forte dentro das suas colônias (Fewell, 2003). Nos insetos sociais existe uma rede de comunicações entre os indivíduos, os quais cooperaram para o funcionamento geral da colônia (Johnson e Linksvayer, 2010). De acordo com Mersch (2016), quando os membros de uma colônia de insetos sociais se ajustam para um propósito comum, eles podem controlar e modular o seu ambiente mais eficientemente do que um indivíduo trabalhando sozinho. Por exemplo, as formigas *Eciton hematum*, constroem pontes vivas e conseguem atravessar obstáculos ao longo de sua trilha de forrageio (Reid et al., 2015). Essa cooperação entre os indivíduos lhes permitir superar desafios como o transporte de alimentos, aumentando os recursos dentro da colônia, além de facilitar a defesa do ninho (Beshers e Fewell, 2001).

Para que uma colônia de insetos cresça e sobreviva é necessária participação de cada um dos indivíduos. As abelhas operárias ajudam no desenvolvimento de uma nova cria, com a construção das células onde serão depositados os ovos pelo indivíduo reprodutivo, a rainha (Moritz e Fuchs, 1998). Nesse contexto, na sociedade de insetos há um controle central, que funciona mais como uma sinalização. Em abelhas sociais isso ocorre através do controle feromonal da rainha, o qual é utilizado para indicar sua presença entre as operárias, regulando alguns comportamentos e a fisiologia destas (Le Conte e Hefetz, 2008).

Os machos jovens de algumas espécies do gênero *Melipona* já foram observados em inatividade ou andando dentro da colônia, além de fazendo autolimpeza e realizando comportamento de desidratação de néctar para se alimentar, essa atividade é mais comum entre as operárias para produção de mel (van Veen et al., 1997). Isso pode representar um papel importante na preparação deles ao saírem do ninho e começarem a se alimentar por conta própria no ambiente. Os machos (ou zangões) de meliponíneos também podem trabalhar com cerume (*Schwarziana quadripunctata*, Imperatriz-Fonseca, 1973). Segundo Nogueira-Neto (1997), o cerume pode ser utilizado na construção do ninho, e essa atividade é realizada pelos machos apenas eventualmente.

Quando os machos amadurecem sexualmente, eles abandonam o ninho permanentemente e passam a viver no ambiente a espera de uma rainha virgem para copular (Velthuis et al., 2005).

1.2. As Abelhas Sociais

Assim como as vespas e as formigas, as abelhas pertencem a ordem Hymenoptera. Todas as abelhas estão reunidas em uma superfamília chamada Apoidea, a qual abrange diversas famílias, das quais a família Apidae compreende a maioria das abelhas eussociais (Romiguier et al., 2016; Peters et al., 2017). Esta se subdivide em subfamílias, das quais na subfamília Apinae encontram-se 19 tribos, quatro destas são: Apini, Bombini, Euglossini e Meliponini, nesta última estão presentes as abelhas sem ferrão (Michener, 2007).

Os meliponíneos são conhecidos como abelhas sem ferrão (ferrão atrofiado) e, tal como acontece em todos os insetos eussociais, a colônia dessas abelhas apresenta sobreposição de gerações e divisão reprodutiva de trabalho. Tem distribuição pelas regiões tropicais do mundo, com a maior diversidade sendo encontrada nos neotrópicos (Michener, 2013). Conforme Kleinert (2005), nas abelhas sem ferrão a rainha mantém o controle sobre as operárias através do seu comportamento de dominância e, provavelmente, pela liberação de feromônios.

As abelhas sociais apresentam duas castas de fêmeas: a rainha, quando fecundada é chamada fisogástrica ou poedeira, logo é a responsável pela produção dos indivíduos; as operárias respondem por todo o trabalho da colônia e diferenciam-se em grupos de atividades, de acordo com a idade. As operárias jovens são responsáveis por alimentar a rainha e as crias, as de idade intermediária cuidam da construção das estruturas internas e limpeza da colônia e as operárias mais velhas realizam tarefas fora da colônia (forrageiras); os machos exibem função de acasalamento com a rainha virgem (Michener, 1974).

As operárias são consideradas uma casta estéril. Entretanto, em algumas espécies de Meliponini elas podem desenvolver seus ovários e produzir ovos de dois

tipos: os tróficos, que serão consumidos pela rainha, e os ovos funcionais haploides que originam machos (Sakagami, 1982) através de partenogênese.

1.3. Organização Social

Nos insetos sociais a divisão de trabalho é diferenciada entre rainha e operárias. Segundo Libbrecht et al. (2013), essa diferenciação nas fêmeas da formiga *Pogonomirmex rugosus* ocorre, frequentemente, por alterações fisiológicas durante o desenvolvimento larval. Uma alimentação diferenciada (geleia real) no desenvolvimento larval entre fêmeas de rainhas e operárias de abelhas melíferas (*Apis mellífera*) influencia em significativas diferenças no desenvolvimento dos indivíduos adultos (Page Jr. e Peng, 2001); larvas fêmeas que parem de receber geleia real se desenvolverão como operárias, enquanto que as que a recebem até o final da fase larval se tornam futuras rainhas.

Diferente das abelhas melíferas, os meliponíneos oferecem alimento larval da mesma qualidade para todas as crias, apenas a quantidade ofertada é diferente. Nesse sentido, as abelhas sem ferrão apresentam três mecanismos que diferenciam as larvas de fêmeas em rainhas e operárias. O primeiro é por determinação genética, em que 25% da prole feminina são rainhas virgens e o restante são operárias, no caso das abelhas do gênero *Melipona*; a segunda maneira ocorre pela construção de células reais, onde operárias constroem uma célula maior que as demais e que irá receber maior quantidade de alimento, desta emergirá uma rainha virgem; por fim, a construção de uma célula acessória apenas com alimento larval próxima de outra que também contenha alimento e um ovo, quando a larva começar a se alimentar do conteúdo das duas células as operárias irão remodelá-las transformando-as em apenas uma célula maior, de onde nascerá uma nova rainha virgem (Hartfelder et al., 2006; Nunes et al., 2014). Esses dois últimos mecanismos de construção de células reais ocorrem na maior parte das abelhas sem ferrão, como nos gêneros *Scaptotrigona*, *Plebeia*, *Frieseomellitta*, dentre outros.

1.4. Polietismo Etário

A divisão de trabalho em insetos sociais é caracterizada pelo polietismo etário (ou temporal), a qual também se aplica as abelhas eussociais (Apini e Meliponini), em que as operárias jovens permanecem dentro do ninho realizando suas atividades; enquanto que as operárias mais velhas realizam tarefas fora da colônia (Beshers et al.,

2001). Segundo Johnson (2008), as abelhas operárias apresentam duas castas temporais distintas, em que as operárias jovens são as abelhas nutrizas e apresentam um pequeno repertório de tarefas, principalmente, relacionado aos cuidados com as crias; já as operárias de idade intermediária percorrem as demais áreas do ninho, variando mais o seu repertório de atividades.

Um aspecto importante na divisão de trabalho, em colônias de insetos sociais, é a plasticidade comportamental das operárias, que podem apresentar realização de trabalhos simultâneos, ao invés de sequenciais, em que esse comportamento flexível contribui para o sucesso reprodutivo da colônia, além do desenvolvimento e crescimento desta (Robinson, 1992).

De acordo com Johnson (2003), as operárias de *A. mellifera*, por exemplo, são bem especializadas em termos fisiológicos e comportamentais, para a realização de trabalhos. Fisiologicamente elas realizam determinadas tarefas que mudam ao longo da idade (polietismo etário); entretanto, elas também exibem certa flexibilidade quanto às atividades desempenhadas, as quais se ajustam conforme as necessidades da colônia (Johnson, 2010).

1.5. Orfandade

Existem algumas possibilidades de uma colônia perder sua rainha, por exemplo, o desaparecimento dela pode ocorrer por um manejo humano inadequado, que a feriu e provocou a sua morte. Ou ela já era velha e, por razões diversas, não conseguiu criar uma nova rainha virgem para substituí-la. Em *A. mellifera* devido à alimentação progressiva oferecida às larvas, as operárias criam uma nova rainha a partir da alimentação constante de larvas fêmeas com geleia real, e antes de nascerem, a rainha velha parte com um grupo de operárias para a fundação de uma nova colônia deixando lugar à nova. Esta, depois de se tornar adulta sai para realizar o voo nupcial e nesse momento pode ser atacada por um predador, não regressando à colônia. Ou ainda, uma condição climática adversa a eliminou no voo nupcial e também não regressou à colônia, deixando a mesma órfã (Lopes et al., 2006).

A retirada ou morte da rainha fisogástrica pode implicar em desorganização no comportamento das operárias. Nieh (2012) mostrou que em colônias órfãs de *A. mellifera* as operárias podem assumir diversas estratégias, tais como estratégias

reprodutivas e comportamentais. Após perder sua rainha as operárias param de produzir e secretar os alimentos destinados às larvas (suas futuras irmãs) e passam a ativar seus ovários (operárias poedeiras), investindo na reprodução de sua própria cria (produção de machos). E numa espécie de abelha sem ferrão (*Plebeia catamarcensis*) também foram observados alguns comportamentos atípicos após a colônia ficar temporariamente órfã, como construção de células de cria irregulares e oviposição pelas operárias (Pinho et al., 2010).

Para abelhas operárias, a longevidade está relacionada ao esforço fisiológico desempenhado durante sua vida, levando em consideração o esforço da procura e coleta de recursos, ou mesmo os riscos da predação fora do ninho (Page Jr. & Peng 2001). As condições internas da colônia também afetam a longevidade, como por exemplo, a presença ou ausência de rainha fisogástrica (Alves et al. 2009). Uma espécie do gênero *Bombus* (*B. diversus*) mostrou que a longevidade das operárias pode ser afetada pela condição da colônia, com rainha e sem rainha; onde a longevidade média dessas operárias de colônias sem rainha é maior, comparada às colônias com rainha, devido à baixa atividade de forrageamento (Katayama, 1996).

Existem estudos confirmando que os ovariolos desenvolvidos por operárias na ausência da rainha pode influenciar diretamente a longevidade das abelhas. Segundo Kuszewska et al. (2017), em colônias com rainha de *A. mellifera* a longevidade média das operárias varia de 18,8 a 25 dias, enquanto em colônias sem rainha varia de 22,6 a 30,2 dias (colônias não-confinadas); e em condições de confinamento a longevidade média das operárias também varia entre colônias com e sem rainha, 20,6 a 24,8 dias e 24,2 a 28,5 dias, respectivamente. Outro trabalho mostrou que a ativação dos ovários por operárias de *Bombus terrestris* que viveram na presença da rainha, e também na sua ausência, teve efeito significativo sobre a longevidade das mesmas (Blacher et al., 2017).

Nesse contexto, existe um vasto conhecimento sobre o que pode acontecer com o comportamento social e a longevidade das operárias de abelhas melíferas, quando passam por algum tipo de estresse interno ou externo à colônia. Por exemplo, no trabalho de Khoury et al. (2011), foi observado que uma elevada taxa de mortalidade das forrageiras influencia no mecanismo social dentro da colônia de *A. mellifera*, causando um feedback no comportamento das outras operárias; onde as abelhas nutrízes

passam a forragear precocemente, o que reestabelece a população de forrageiras mas reduz a expectativa de vida das operárias adultas; e isso diminui a capacidade de crescimento da colônia, no caso da produção das crias e de indivíduos reprodutores (uma nova rainha).

Em *B. atratus* foi observado que a longevidade das operárias não difere significativamente entre colônias com e sem rainha. A longevidade média das operárias em duas colônias com rainha foi de 24,3 dias e 17,6 dias; enquanto em duas outras colônias sem rainha a longevidade média foi de 21,2 dias e 20,2 dias. Isso ocorreu devido a existência uma falsa rainha (operária poedeira dominante) que assume o controle sobre o comportamento das demais operárias, que permanecem realizando as tarefas de manutenção da colônia normalmente (Silva-Matos e Garófalo, 2000).

Entretanto, são poucos os trabalhos que abordam os efeitos da orfandade sobre a população de abelhas sem ferrão. Alves et al. (2009) mostraram que quando uma rainha morre e é substituída algumas operárias de *Melipona scutellaris* comportam-se como poedeiras e passam a parasitar a força de trabalho das operárias da geração seguinte (suas primas). Além disso, essas operárias que se reproduzem tem expectativa de vida aumentada em aproximadamente 110 dias; essa longevidade é 3,5 vezes maior do que de uma operária de colônia normal, apresentando uma média de vida de 31 dias. Nesse sentido, o presente trabalho tem como objetivo estudar o comportamento e a longevidade da população de operárias de *Scaptotrigona aff. postica* em colônias órfãs, comparando-as com colônias com rainha poedeira presente.

Nessa dissertação foram abordadas algumas questões, tais como: (1) existe diferença na atividade de forrageio das operárias de *S. aff. postica* entre colônias sem rainha (SR) e com rainha (CR)? Esperamos que em colônias sem rainha a atividade de forrageio diminua ao longo do tempo; (2) há diferença na idade das operárias que participam da construção de células de cria entre colônias órfãs (SR) e colônias com rainha (CR)? Acreditamos que operárias órfãs permanecem trabalhando na construção de células de cria em idades avançadas; (3) a idade de forrageio das operárias pode ser afetada nas colônias sem rainha (SR), conseqüentemente, aumentando a expectativa de vida das operárias órfãs? Nossa hipótese é de que em colônias sem rainha as operárias evitariam o forrageio, mas continuariam forrageando eventualmente em idades mais

avançadas. Dessa forma, a longevidade das operárias órfãs seria prolongada por mais tempo em relação a das operárias que possuem uma rainha em seus ninhos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo e Espécie Estudada

Este trabalho foi realizado no meliponário localizado na área externa do laboratório de Botânica da Embrapa Amazônia Oriental (1°26'22.49"S, 48°26'33.39"O) em Belém do Pará, Brasil. As áreas ao redor do meliponário são caracterizadas por florestas primária, secundária e áreas de cultivo; sendo que a capacidade de voo das abelhas do gênero *Scaptotrigona* alcança um raio máximo de 1,5 km de distância (Araújo et al., 2004; Figura 1). A espécie de abelha sem ferrão deste estudo é chamada de *Sacaptotrigona* aff. *postica*, sendo o termo “aff.” (abreviatura de affinis) utilizado para indicar relação com a verdadeira espécie, a *S. postica*, porém ainda não é considerada como sendo verdadeiramente dessa espécie, mas que ainda está em revisão (Figura 2).



Figura 1: Imagem de satélite do raio de alcance de voo das abelhas *Scaptotrigona*, representado pelo círculo e reta brancos ($r = 1,5$ km), a partir do meliponário (MPN). Imagem cedida pelo Dr. Alistair Campbell.



Figura 2: Operárias de *Scaptotrigona* aff. *postica* de guardas na entrada da colônia.

2.2. Colônias e Marcação das Operárias

Foram utilizadas oito colônias da espécie estudada, as quais foram transferidas para caixas de observação (30 cm x 30 cm x 22,5 cm) com tampa de acetato, para facilitar a visualização dos indivíduos dentro dos ninhos, além de outra tampa de madeira para reduzir a entrada de luminosidade. As colônias foram colocadas sobre cavaletes ou suportes individuais de madeira a três metros de distância uma da outra, dando as abelhas acesso ao ambiente externo. As condições internas das colônias foram similares, contendo semelhantes quantidades de potes de alimento, favos de cria e tamanho populacional. Destas, quatro colônias continuaram com suas rainhas (tratamento controle) e quatro tiveram suas rainhas e suas rainhas virgens removidas (tratamento experimental), assim como todas as células reais dos favos de cria, para evitar a emergência de novas rainhas (Figura 3).



Figura 3: (A) Modelo da caixa de observação, (B) Caixa de observação em cavalete individual, (C) Favos de cria e potes de alimento e (D) Célula real em um favo de cria de *Scaptotrigona* aff. *postica*.

Ao iniciar o experimento cada colônia teve 60 operárias marcadas por dia, foram quatro dias consecutivos de marcações e dez dias de intervalo, a fim de reduzir o efeito da manipulação dentro das colônias. Em seguida mais marcações foram realizadas nesse mesmo processo, o qual teve duração de 60 dias (somando dias de marcações e dias de intervalos). Ao final desse processo obtivemos 1.200 operárias marcadas por colônia, as quais foram marcadas com tinta atóxica na região central-dorsal do tórax (Figura 4). Nessas marcações foram utilizadas cores diferentes por dia de nascimento (idade zero), obtendo assim grupos de idade, mas não marcações individuais (Figura 5).

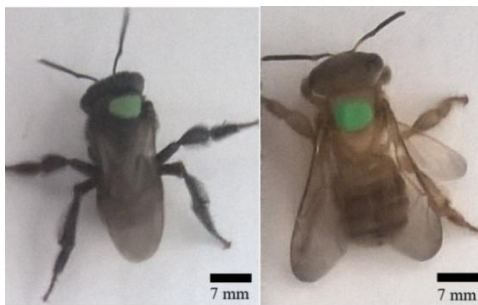


Figura 4: Operárias de *Scaptotrigona* aff. *postica* com a região do tórax marcada com tinta atóxica. À esquerda, abelha com coloração corporal mais escura (operária velha) e à direita, abelha com corpo de cor mais clara (operária jovem). A barra representa a escala de tamanho corporal dessa espécie (comprimento da cabeça ao final do abdômen).

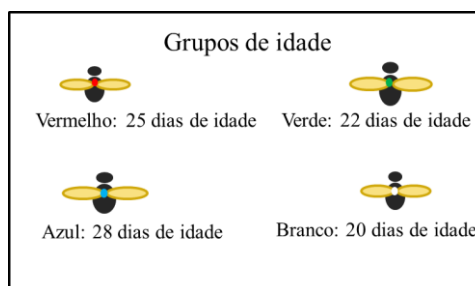


Figura 5: Exemplo da representação dos grupos de idade de acordo com a cor de dia de nascimento.

2.3. Coleta de Dados

Quanto aos parâmetros analisados, (1) a atividade de forrageio colonial foi medida através da observação (5 minutos por colônia a cada hora, das 07h00min às 12h00min) e contagem de todas as forrageiras (não marcadas e marcadas) que retornaram as colônias. Esse experimento iniciou uma semana após orfanar as colônias e teve duração de 100 dias (tempo de duas gerações de operárias, definido pelo tempo de vida após a abelha emergir da célula de cria, que pode alcançar 50 dias de idade). Essas observações foram feitas três vezes por semana, em dias diferentes dos utilizados para as coletas de recaptura das forrageiras marcadas (ver item 3). Desse modo, avaliamos a taxa de forrageio ao longo do tempo (medido em dias) em colônias que perdem sua rainha, comparadas às colônias com rainha fisogástrica. Os valores da atividade de forrageio colonial (número de forrageiras) sofreram transformação por raiz quadrada ($\sqrt{\text{ }}$), para que a distribuição dos dados apresentasse normalidade.

(2) A identificação da idade das operárias que participaram da construção de células de cria foi feita através do método de varredura (observação direta das operárias

marcadas dentro das colônias). Esse experimento foi realizado diariamente e cada observação tinha duração de 5 minutos por colônia a cada hora das 15h00min às 17h40min. Assim, relacionamos a idade das operárias órfãs marcadas que participaram da construção de células de cria ao longo do tempo (medido em dias), comparando com as operárias marcadas das colônias com rainha. Essas observações também iniciaram uma semana após orfanar as colônias e tiveram tempo de duração de 100 dias.

(3) A idade de forrageio foi mensurada através das operárias marcadas assim que elas atingiram 20 dias de idade. Nesse experimento as caixas de observação foram substituídas duas vezes por semana por caixas de espera com alimento artificial e pedaços de invólucro do ninho original, para garantir a permanência das forrageiras dentro dessas caixas, sempre às 11h00min (horário de maior retorno do forrageio pela parte da manhã, com maiores chances de recapturarmos as forrageiras marcadas). Após uma hora as caixas de espera foram fechadas, em seguida as forrageiras marcadas que foram recapturadas foram contadas e tiveram suas cores de dia de nascimento verificadas, as quais corresponderam a sua idade no dia da coleta. Diferente dos demais experimentos, este não teve início uma semana após orfanar as colônias, pois foi necessário aguardarmos as operárias marcadas completarem 20 dias de idade para iniciá-lo. Logo teve tempo de duração de 80 dias. Assim, relacionamos a idade de forrageio das operárias de colônias sem rainha ao longo do tempo (medido em dias), comparadas às colônias com rainha.

(4) As observações de longevidade (medida em dias) das operárias de colônias órfãs e operárias de colônias com rainha também seguiu o método de varredura, em que foram contadas as operárias marcadas sobreviventes visíveis dentro dos ninhos. Nesse experimento as observações foram feitas diariamente e tinham duração de 5 minutos por colônia a cada hora das 15h00min às 17h40min. Dessa maneira, pudemos estimar se haveria diferença nas curvas de sobrevivência entre colônias sem rainha e colônias com rainha. Essas observações também iniciaram uma semana após orfanar as colônias e tiveram tempo de duração de 100 dias.

2.4. Análise de Dados

Para constatar a influência da interação entre a variável preditora contínua (tempo, em dias) e a variável preditora categórica (condição da colônia, com rainha e sem rainha) sobre as variáveis respostas (atividade de forrageio colonial, idade das

operárias que constroem células de cria e idade de forrageio), utilizamos modelos lineares generalizados mistos (Generalized Linear Mixed Models – GLMM), a fim de incluir os efeitos fixos e aleatórios nas análises. Para verificar diferença nas curvas de sobrevivência das operárias de *S. aff. postica* entre colônias sem rainha e com rainha, fizemos curvas de Kaplan-Meier e posterior comparação pelo teste Log-rank. Todas as análises foram feitas utilizando o software R (R Core Team 2016). Foram utilizados os pacotes nlme e lme4 para análises dos modelos mistos (GLMM) e o pacote *Survival* para análise de sobrevivência. Todos os gráficos foram feitos utilizando o pacote ggplot2.

3. RESULTADOS

3.1. Atividade de Forrageio Colonial

Colônias com rainha (CR) apresentaram atividade de forrageio (número de forrageiras) ligeiramente decrescente ao longo do tempo. Entretanto, as colônias sem rainha (SR) apresentaram maior redução da atividade de forrageio ($X^2 = 48.874$; $Gl = 1$; $p < 0.001$; Figura 6a). Colônias SR apresentaram reduzido número de forrageiras (não marcadas e marcadas) retornando aos ninhos, variando de 1 a 6 forrageiras, aproximadamente. Enquanto que colônias CR apresentaram elevada atividade de forrageio (acima de seis forrageiras, não marcadas e marcadas, retornando aos ninhos), mesmo apresentando ligeira redução no número de forrageiras (Figura 6b). A média de forrageamento em colônias CR foi de 62 ± 28 (\pm : desvio padrão) forrageiras por dia; enquanto que em colônias SR a média de atividade externa foi de 30 ± 28 forrageiras por dia. Em média colônias sem rainha apresentaram atividade de forrageamento duas vezes menor do que colônias com rainha ao longo do tempo (Tabela 1).

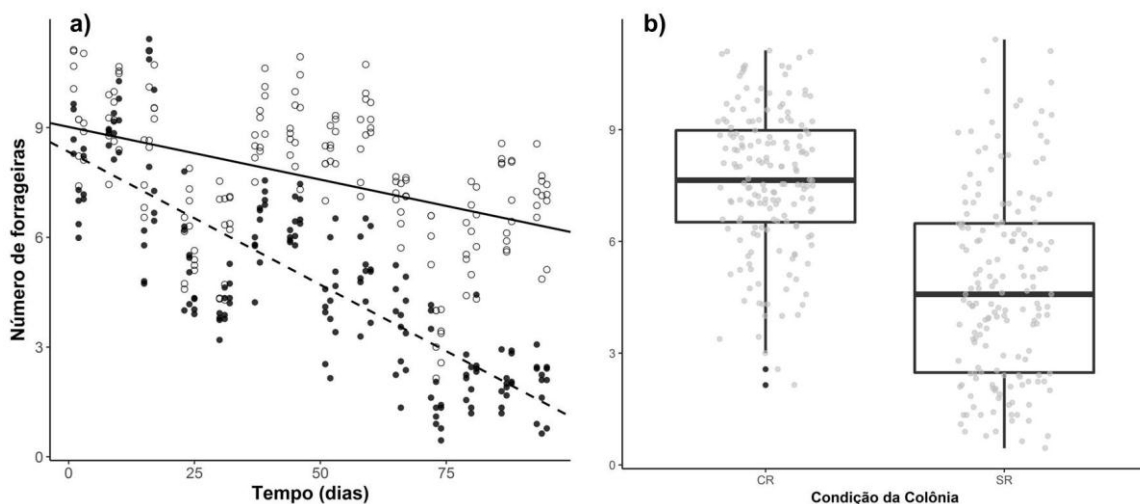


Figura 6: Análise do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) da interação entre tempo (em dias) e condição da colônia (CR e SR) sobre atividade de forrageio colonial (número de forrageiras) de *Scaptotrigona aff. postica*. Em (a) a linha contínua (—) e os círculos abertos (○) representam as forrageiras das colônias com rainha (n = 4) e a linha tracejada (---) com os pontos pretos (●) representam as forrageiras das colônias sem rainha (n = 4). Em (b) os boxplot mostram a comparação da diferença da atividade externa entre a condição das colônias (CR e SR), em que as caixas são os limites dos quartis 25% e 75%, de modo que metade do número de forrageiras que foram contadas está dentro das caixas. A linha central da mediana mostra que metade da população de forrageiras amostradas em colônias SR apresentou atividade de forrageio menor, comparada ao número de forrageiras em colônias CR. Além disso, as linhas fora das caixas mostram como o número de forrageiras por dia varia em ambas as colônias (CR e SR), mas nos ninhos órfãos o número de forrageiras é reduzido nos valores altos.

3.2. Idade das operárias que Constroem Células de Cria

Nas colônias com rainha as operárias que participaram da construção de células de cria foram apenas as jovens, já em colônias órfãs observamos que, além das operárias jovens, as operárias mais velhas também construíram células de cria ao longo do tempo ($X^2 = 116.11$; $Gl = 1$; $p < 0.001$; Figura 7a). Em colônias CR a idade em que as operárias marcadas participaram da construção de células de cria variou de 9 a 15 dias de idade, aproximadamente. Enquanto que em colônias SR a idade das operárias marcadas que realizaram essa mesma tarefa variou de 10 a mais de 30 dias de idade (Figura 7b). A média da idade em que as operárias marcadas participaram da tarefa construção de células de cria em colônias CR foi de 13 ± 2 (\pm : desvio padrão) dias de idade; enquanto que em colônias SR a média da idade das operárias marcadas foi de 20 ± 6 dias de idade. Em média as operárias marcadas que participaram da construção de células de cria em colônias sem rainha são sete dias de idade mais velha do que operárias marcadas que realizaram essa mesma atividade em colônias com rainha (Tabela 1). Próximo da fase final do experimento, em ninhos SR, ainda foi possível visualizar alguns ovos das operárias em células de cria irregulares, contendo até três ovos dentro da mesma célula (Figura 8).

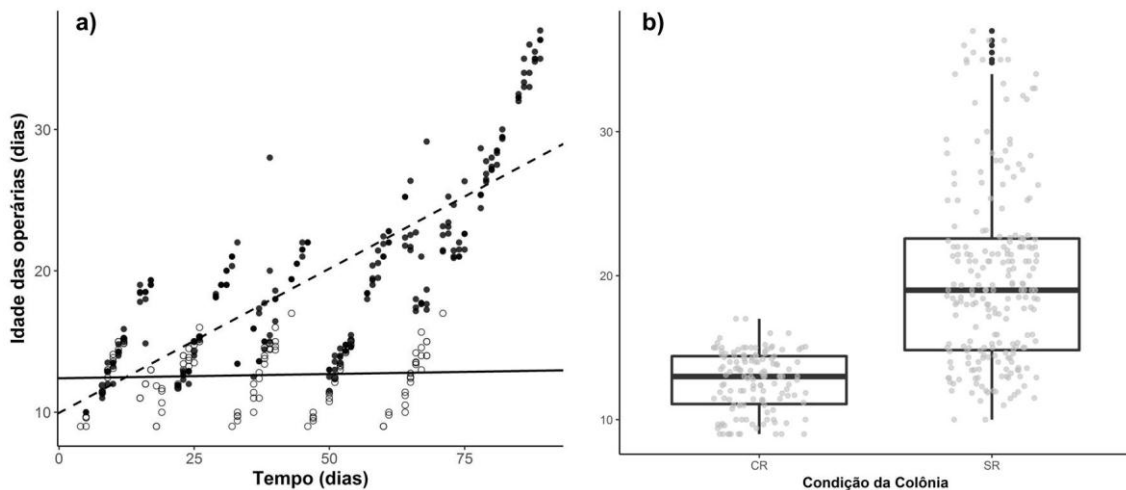


Figura 7: Análise do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) da interação entre tempo (em dias) e condição da colônia (CR e SR) sobre idade das operárias de *Scaptotrigona* aff. *postica* constroem células de cria. Em (a) linha contínua (—) e os círculos abertos (○) representam as operárias marcadas das colônias com rainha ($n = 4$) e a linha tracejada (---) com os pontos pretos (●) representam as operárias marcadas das colônias sem rainha ($n = 4$). Em (b) os boxplot mostram a comparação da diferença na idade das operárias que constroem células de cria entre a condição das colônias (CR e SR), em que as caixas são os limites dos quartis 25% e 75%, de modo que metade das operárias marcadas que foram observadas construindo células de cria em determinada idade estão dentro das caixas. A linha da mediana mostra que metade da população de operárias marcadas amostradas realizando construção de células de cria em colônias SR apresentaram dias de idade mais velha, comparadas às idades das operárias marcadas de colônias CR. Além disso, as linhas fora das caixas mostram como a faixa etária das operárias que constroem células de cria varia mais em colônias sem rainha do que em ninhos com rainha.



Figura 8: Operárias de *Scaptotrigona* aff. *postica* realizando construção de célula de cria em uma colônia sem rainha. A seta indica uma célula de cria isolada contendo três ovos.

3.3. Idade de Forrageio

Em colônias CR e SR a idade de forrageio aumentou ao longo do tempo, porém em colônias SR observamos forrageiras com idade muito avançada ($X^2 = 66.546$; $Gl = 1$; $p < 0.001$; Figura 9a). Em colônias CR a idade das forrageiras marcadas variou de 17

a 38 dias de idade. Enquanto que em colônias SR a idade das forrageiras marcadas variou de 20 a 79 dias de idade (Figura 9b). A média da idade de forrageio em colônias CR foi de 28 ± 6 (\pm : desvio padrão) dias de idade; enquanto que em colônias SR a média de idade das forrageiras foi de 45 ± 13 dias de idade. Em média as forrageiras marcadas em colônias sem rainha são 17 dias mais velha do que as forrageiras marcadas em ninhos com rainha (Tabela 1).

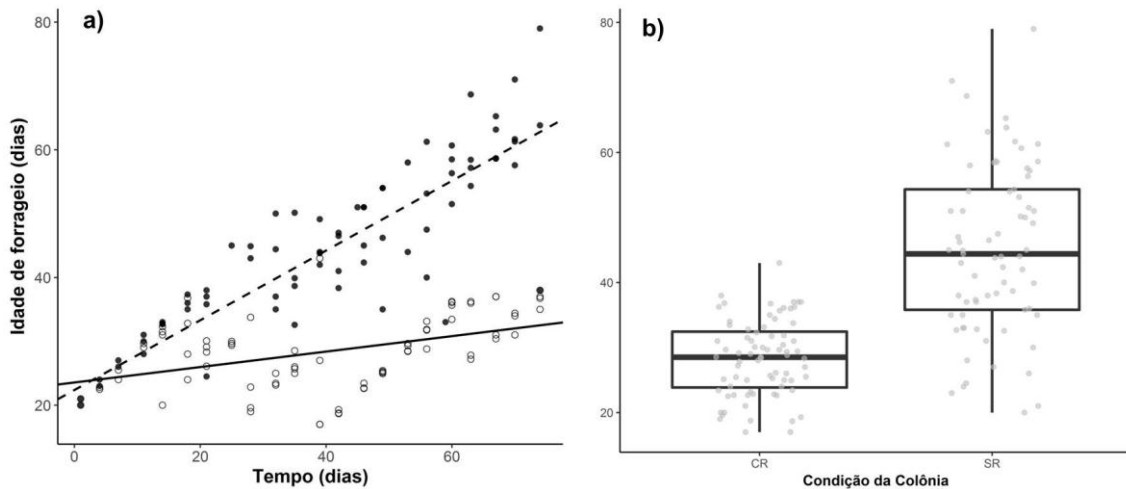


Figura 9: Análise do Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) da interação entre tempo (em dias) e condição da colônia (CR e SR) sobre idade de forrageio de *Scaptotrigona* aff. *postica*. Em (a) a linha contínua (—) e os círculos abertos (○) representam as forrageiras marcadas das colônias com rainha ($n = 4$) e a linha tracejada (---) com os pontos pretos (●) representam as forrageiras marcadas das colônias sem rainha ($n = 4$). Em (b) os boxplot mostram a comparação da diferença na idade de forrageio entre a condição das colônias (CR e SR), em que as caixas são os limites dos quartis 25% e 75%, de modo que metade das forrageiras marcadas que foram recapturadas ao retornarem da atividade externa em determinada idade estão dentro das caixas. A linha da mediana mostra que metade da população das forrageiras marcadas amostradas em colônias SR apresentaram dias de idade mais velha, comparadas à idade de forrageio das operárias de colônias CR. Além disso, as linhas fora das caixas mostram como a faixa de idade das forrageiras marcadas varia mais em colônias sem rainha do que em ninhos com rainha.

3.4. Sobrevivência das operárias

As curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier entre operárias marcadas de colônias CR e SR se mostraram convexas, indicando mortalidade crescente com o aumento da idade ($p < 0.001$; Figura 10). As curvas também indicaram diferenças, quando a proporção de operárias sobreviventes de colônias CR chegou a 50% as operárias marcadas apresentaram 30 dias de idade, aproximadamente. Enquanto que em

colônias SR, quando a proporção de sobreviventes chegou a 50% as operárias apresentaram cerca de 70 dias de idade. A longevidade máxima encontrada para operárias de colônias CR foi de 54 dias de idade e para as operárias órfãs foi de 79 dias de idade. A média da longevidade das operárias em colônias CR foi cerca de 30 dias de idade; enquanto em colônias SR foi de 45 dias de idade. Em média operárias em colônias sem rainha vivem 15 dias a mais do que operárias em colônias CR (Tabela 1).

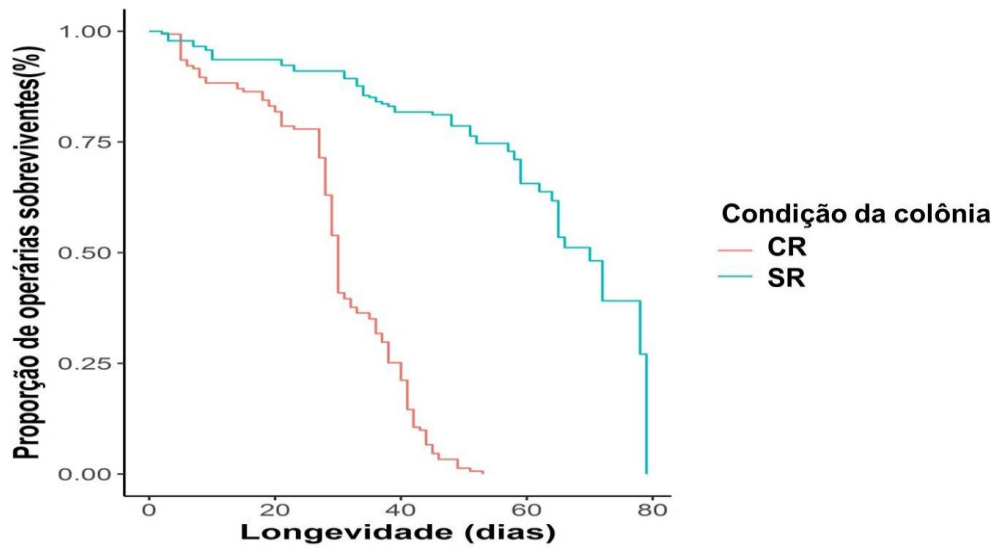


Figura 10: Curvas de Kaplan-Meier comparando a sobrevivência (em dias) das operárias marcadas de *Scaptotrigona* aff. *postica* visíveis dentro das quatro colônias CR (n = 154) e quatro SR (n = 234).

Tabela 1: Comparação da atividade de forrageio (número de forrageiras), idade das operárias que constroem células de cria, idade de forrageio e longevidade das operárias entre as colônias CR (n = 4) e SR (n = 4), além da comparação em cada colônia (C1, C2, C3, C4, C5, C6, C7 e C8) da espécie *Scaptotrigona* aff. *postica*. dp: desvio padrão. n: número de operárias marcadas visíveis que foram observadas dentro dos ninhos, exceto para atividade de forrageio colonial, em que todas as forrageiras (não marcadas e marcadas) foram observadas e contadas.

Condição da colônia	Taxa de forrageio (média±dp)	Idade que constroem células de cria (média±dp)	Idade de forrageio (média±dp)	Longevidade (média±dp)
CR	*62 ± 28 (n = 840)	13 ± 2 (n = 943)	28 ± 6 (n = 617)	30 ± 12 (n = 154)
C1	60 ± 29 (n = 210)	12 ± 2 (n = 247)	26 ± 5 (n = 159)	30 ± 7 (n = 42)
C2	65 ± 31 (n = 210)	12 ± 2 (n = 216)	26 ± 4 (n = 196)	33 ± 9 (n = 32)
C3	57 ± 24 (n = 210)	12 ± 2 (n = 223)	30 ± 5 (n = 135)	27 ± 16 (n = 40)

C4	63 ± 26 (n = 210)	12 ± 2 (n = 257)	29 ± 6 (n = 127)	29 ± 10 (n = 40)
SR	*30 ± 28 (n = 840)	20 ± 6 (n = 1.960)	45 ± 13 (n = 274)	45 ± 16 (n = 234)
C5	32 ± 31 (n = 210)	19 ± 6 (n = 507)	47 ± 9 (n = 99)	45 ± 16 (n = 46)
C6	34 ± 29 (n = 210)	19 ± 6 (n = 514)	44 ± 12 (n = 45)	44 ± 18 (n = 64)
C7	23 ± 24 (n = 210)	20 ± 6 (n = 455)	42 ± 12 (n = 65)	43 ± 15 (n = 61)
C8	28 ± 25 (n = 210)	20 ± 6 (n = 484)	46 ± 15 (n = 65)	45 ± 14 (n = 63)

*As médias apresentadas nesta tabela para atividade de forrageio colonial são dos valores não transformados. Porém, no gráfico foram utilizados os valores transformados por raiz quadrada (Sqrt).

4. DISCUSSÃO

Nosso estudo mostrou que a atividade de forrageamento de *Scaptotrigona aff. postica* diminui ao longo do tempo de orfandade. Provavelmente, porque sem rainha não há postura de ovos que dariam origem tanto a machos quanto as novas operárias, as quais substituiriam as forrageiras que morrem. Uma abelha em forrageamento tem chance de morte aumentada por estar exposta aos riscos externos à colônia, além do esforço fisiológico excessivo realizado por ela (Visscher e Dukas, 1997). Enquanto que nas colônias com rainha, durante todos os dias do nosso experimento, nasciam novas operárias, que ao envelhecerem podiam assumir essa tarefa, mantendo a atividade externa constante.

Em nosso trabalho a condição de orfandade alterou o tamanho da população colonial. Nós não mensuramos a taxa de postura e de nascimentos para verificar a quantidade de crias ao longo do tempo, mas foi visível que nas colônias sem rainha o número de abelhas emergindo das células de cria foi diminuindo ao longo do tempo. E isso, provavelmente, deve ter afetado a atividade de forrageio, já que houve uma redução acentuada na população de forrageiras por não haver mais gerações que pudessem assumir essa tarefa mais tarde.

Outra hipótese seria que a ausência da rainha, mais a falta de novas crias fez com que as forrageiras cessassem a entrada de pólen na colônia. Este recurso é oferecido como alimento para as crias da rainha, ou seja, para as larvas em desenvolvimento (Schlindwein et al., 2005). Logo a quantidade de crias, possivelmente, também pode influenciar na redução da atividade externa de *Scaptotrigona aff. postica*.

Operárias mudam seu comportamento conforme as necessidades da colônia. O comportamento das forrageiras pode ser afetado pelo tamanho da população; em colônias com uma elevada quantidade de crias o forrageio é constante, principalmente, na coleta de pólen, pois este recurso é fonte de proteína para as abelhas sendo oferecido como parte do alimento larval; mas os estoques de pólen nessas colônias eram pequenos. Já em colônias cuja população estava baixa houve um aumento na coleta e estoque de pólen, para auxiliar no crescimento dessas colônias ao longo do experimento (Eckert et al., 1994).

Analisar os estoques alimentares não era um dos nossos objetivos principais, mas no final do experimento foi possível observar grande quantidade de alimento (pólen) estocado em colônias órfãs e um estoque pequeno desse mesmo recurso em ninhos com rainha. Ao contrário do que ocorreu no estudo de Eckert et al. (1994) com *A. mellifera*, presumimos que em nosso trabalho essa grande quantidade de pólen não se deve a um maior esforço das forrageiras para aumentar o tamanho da população, mas sim porque não haviam crias nem rainha para serem alimentados; logo isso explicaria muito alimento ter sido estocado mas pouco desse recurso ter sido consumido.

Outro parâmetro avaliado foi a idade das operárias de *S. aff. postica* que participam da construção de células de cria. E como esperado isso também é afetado pelo tempo e condição da colônia (com e sem rainha), já que mesmo depois de um tempo sem rainha na colônia as operárias velhas continuam realizando essa tarefa. Provavelmente, essas operárias órfãs permanecem construindo células de cria na tentativa de produzir suas próprias crias (produção de ovos que originam machos). Segundo Cruz-Landim (2000), em ninhos onde a rainha está ausente os ovários das operárias de algumas espécies de abelhas sem ferrão desenvolvem-se e produzem ovos; após um período de orfandade a quantidade de ovariolos nas operárias é semelhante ao número de ovariolos de rainhas do gênero *Melipona* e da espécie *Plebeia remota* Holmberg.

De acordo com Bego (1982), operárias do gênero *Scaptotrigona* em colônias com rainha fisogástrica, geralmente, não são vistas fazendo esse comportamento de postura de ovos; contudo, em condição de orfandade elas podem realizar oviposição. Provavelmente esse comportamento das operárias órfãs de *S. aff. postica*, na produção

de machos, possibilite que a colônia sobreviva até o aparecimento de uma nova rainha virgem ou recém-acasalada vinda de outros ninhos, que poderá se estabelecer nessa colônia. Essa questão de uma rainha recém-acasalada invadir colônias órfãs já foi observada em *M. scutellaris* (Oystaeyen et al., 2013). Ou se uma nova rainha não permanecer no ninho órfão, os machos ainda assim podem cruzar com uma rainha virgem da mesma espécie, transferindo e perpetuando os genes da colônia que ficou órfã. Os machos de meliponíneos são indivíduos que dentro da colônia contribuem pouco para manutenção dela, mas quando estão sexualmente maduros iniciam seus voos fora do ninho e no ambiente permanecem até encontrarem um agregado para reprodução com as rainhas virgens (Velthuis et al., 2005).

Os dados apresentados neste estudo mostram que a idade em que as operárias de *S. aff. postica* forrageiam também pode ser afetada pelo tempo e condição da colônia (com rainha e sem rainha). Em nosso trabalho foram observadas algumas operárias de colônias sem rainha forrageando em idade longeva para essa atividade e outras também em idade de forrageio permanecendo dentro do ninho. No caso de colônias sem rainha de *Apis mellifera capensis* e *A. m. cerana* foi observado que após algumas operárias ativarem seus ovários e começarem a ovipositar, algumas delas passaram a evitar o forrageio ou passaram para transição de forrageamento tardiamente; ao contrário das operárias também órfãs, mas não reprodutivas, que iniciaram o forrageio normalmente (Roth et al., 2014; Tan et al., 2015). Foi observado em *Bombus impatiens* que no final do ciclo da colônia, numa fase sem rainha, algumas operárias reprodutivas colocavam ovos e cuidavam da sua cria; enquanto as outras operárias não reprodutivas continuavam a realizar as tarefas de desenvolvimento normal da colônia, possivelmente, para ajudar a aumentar a prole das suas irmãs (Jandt e Dornhaus, 2011).

Dessa forma, acreditamos que, provavelmente, algumas operárias órfãs de *S. aff. postica* também evitam o trabalho arriscado fora da colônia e permanecem dentro da mesma competindo pela oviposição, já que não havia rainha poedeira para suprimir esse comportamento e, em nosso trabalho foram visualizados os ovos dessas operárias em células de cria irregulares. Mas algumas forrageiras de colônias sem rainha com idade avançada foram capturadas ao retornarem da atividade externa, seja porque estavam forrageando eventualmente ou porque teriam iniciado esse trabalho mais tardiamente; as

forageiras de colônias com rainha realizaram essa tarefa constantemente, por isso nenhuma foi capturada em idade longeva.

Nesse sentido, operárias de insetos sociais que evitam trabalhos arriscados podem garantir benefícios, como a oportunidade de uma potencial reprodução e aumento na sua sobrevivência (Ratnieks e Reeve, 1992). Em nosso estudo verificamos que a longevidade das operárias de *S. aff. postica* em colônias órfãs é prolongada por mais tempo em relação a das operárias que possuem rainha dentro do ninho.

A reprodução por parte das operárias de colônias sem rainha é um dos fatores que regula sua longevidade (Dixon et al., 2014). Nós não examinamos a fundo a questão da reprodução por operárias de *S. aff. postica*, pois não era nosso objetivo. Contudo, observamos ovos colocados por operárias nas colônias órfãs, o que poderia explicar a permanência de algumas operárias mais tempo dentro do ninho; assim, elas ficam protegidas dos perigos do ambiente externo à colônia e não gastam energia física procurando e coletando recursos para o ninho todos os dias. Provavelmente, por isso que poucas operárias da espécie deste estudo morreram em ninhos sem rainha (ou não foram mais vistas dentro das colônias).

Segundo Sakagami e Fukuda (1968), a curva de sobrevivência é diretamente correlacionada com a divisão de trabalho (em *A. mellifera*). Nosso estudo mostrou que a proporção de operárias sobreviventes das colônias com rainha de *S. aff. postica* declinou fortemente, provavelmente, após o início das atividades fora do ninho; enquanto que nas colônias órfãs a proporção de sobreviventes reduziu progressivamente.

Trabalhos recentes (Rueppell et al., 2007; Gomes et al., 2015) mostram como o início da atividade externa influencia significativamente a longevidade das abelhas operárias, onde forrageiras precoces tem vida mais curta em relação aquelas que começam forragear tardiamente. Em nosso estudo não foi possível observar a idade de início de forrageio das operárias de *S. aff. postica*, pois não foram feitas marcações individuais. Entretanto, nossos resultados sugerem que operárias de colônias com rainha executam a tarefa de forrageamento frequentemente, por isso, acabam sendo expostas diariamente aos riscos fora do ninho, além do esforço despendido durante essa atividade. Já em colônias sem rainha as operárias marcadas em idade de forrageio foram

visualizadas mais vezes dentro do ninho, sugerindo que elas não saem todos os dias para o campo, reduzindo assim suas chances de morte e prolongando sua longevidade, estratégia esta também sugerida por Gomes et al., (2015) para outra espécie amazônica, *Melipona fasciculata*.

Isso pode corroborar a nossa hipótese, pois até o final e após o experimento foram observadas operárias marcadas vivas andado pelas quatro colônias sem rainha. E em três das quatro colônias com rainha nenhuma operária marcada sobreviveu ou não foi mais vista dentro do ninho até o final do experimento, e nenhuma foi visualizada ovipositando, mas em uma das colônias com rainha apenas uma operária marcada ainda foi vista retornando do forrageio com pólen preso a corbícula, após o término das observações.

5. CONCLUSÕES

Concluimos que operárias de *Scaptotrigona aff. postica* em colônias sem rainha diminuem a atividade externa ao longo do tempo, em comparação às colônias com rainha que conseguem manter um forrageamento constante, devido a oviposição pela rainha também ser constante e, dessa maneira, gerar novas operárias que serão a geração de futuras forrageiras. Haja vista que nas colônias com rainha também há redução natural no número de forrageiras ao longo do tempo. As operárias órfãs também continuam realizando construção de células de cria em idade avançada, para tentar produzir machos e, assim, fazer com que a colônia sobreviva até aparecimento de uma rainha recém-acasalada ou introdução artificial de uma rainha; ou ainda que esse “boom de machos” possibilite a perpetuação dos genes da colônia órfã, caso ela venha perecer; em colônias com rainha operárias muito velhas não são mais vistas trabalhando na construção de células de cria, pois já estão realizando apenas o forrageio e esse comportamento de oviposição é suprimido pela presença da rainha, através do controle feromonal e pela dominância imposta por ela. Nesse sentido, é possível que as operárias de ninhos sem rainha passem a evitar o trabalho arriscado diário e realizem apenas forrageio eventualmente ou elas tendem progredir para essa fase mais tarde, por isso, forrageiras com idade avançada para essa atividade podem ser capturadas no ambiente. Em ninhos com rainha fisogástrica as forrageiras realizam atividade externa frequentemente, correndo os riscos externos à colônia; logo essas forrageiras não vivem

muito, por isso, não são capturadas em idade longa. Nesse contexto, operárias órfãs de *S. aff. postica* apresentam expectativa de vida aumentada em relação as operárias de colônias com rainha; o comportamento egoísta de se reproduzir, evitando o forrageamento e seus riscos e, assim, permanecendo mais tempo dentro da colônia prolonga a longevidade das operárias de colônias sem rainha.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves DA, Imperatriz-Fonseca VL, Franoy TM, Santos-Filho PS, Nogueira-Neto P, Billen J, Wenseleers T (2009) The queen is dead – long live the workers: intraspecific parasitism by workers in the stingless bee *Melipona scutellaris*. *Molecular Ecology*. 18: 4102-4111. doi: [10.1111/j.1365-294X.2009.04323.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04323.x)
- Araújo FD, Costa M, Chaud-Netto J, Fowler HG (2004) Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): Inference of flight range and possible ecological implications. *Brazilian Journal of Biology*. 64 (3B): 563-568.
- Bego LR (1982) On social regulation in *Nannotrigona* (*Scaptotrigona*) *postica* Latreille, with special reference to male production cycles (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Boletim Zoologia*. Universidade de São Paulo. 7: 181-196.
- Beshers SN, Fewell JH (2001) Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology*. 46: 413-440. doi:10.1146/annurev.ento.46.1.413
- Beshers SN, Huang ZY, Oono Y, Robinson GE (2001) Social Inhibition and the Regulation of Temporal Polyethism in Honey Bees. *Journal Theoretical Biology*. 213: 461-479. doi:[10.1006/jtbi.2001.2427](https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2427)
- Blacher P, Huggins TJ, Bourke AFG (2017) Evolution of ageing, costs of reproduction and the fecundity–longevity trade-off in eusocial insects. *Proceedings of the Royal Society B* (284): 20170380. doi: [org/10.1098/rspb.2017.0380](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0380)
- Cruz-Landin C (2000) Ovarian development in Meliponine bees (Hymenoptera: Apidae): the effect of queen presence and food on worker ovary development and egg production. *Genetics and Molecular Biology*. 23: 1, 83-88.
- Dixon L, Kuster R, Rueppell O (2014) Reproduction, social behavior, and aging trajectories in honeybee workers. *Age*. 36: 89-101. doi: [10.1007/s11357-013-9546-7](https://doi.org/10.1007/s11357-013-9546-7)
- Eckert CD, Winston ML, Ydenberg RC (1994) The relationship between population size, amount of brood, and individual foraging behaviour in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Oecologia*. 97: 248-255.
- Fewell JH (2003) Social Insect Networks. *Science*. 301: 1867-1870. doi: [10.1126/Science.1088945](https://doi.org/10.1126/Science.1088945)
- Gomes RLC, Menezes C, Contrera FAL (2015) Worker longevity in an Amazonian *Melipona* (Apidae, Meliponini) species: effects of season and age at foraging onset. *Apidologie* (46): 133-143. doi: [10.1007/s13592-014-0309-y](https://doi.org/10.1007/s13592-014-0309-y)
- Hartfelder K, Makert GR, Judice CC, Pereira GAG, Santana WC, Dallacqua R, Bitondi MMG (2006) Physiological and genetic mechanisms underlying caste development, reproduction and division of labor in stingless bees. *Apidologie*, Springer Verlag. 37(2): 144-163. [Hal: 00892195](https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00892195)
- Imperatriz-Fonseca VL (1973) Miscellaneous observations on the behaviour of *Schwarziana quadripunctata* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Boletim de Zoologia e Biologia Marinha*. (30): 633-640. doi: [10.11606/issn.2526-3366.bzbm.1973.121366](https://doi.org/10.11606/issn.2526-3366.bzbm.1973.121366)

- Jandt JM, Dornhaus A (2011) Competition and cooperation: bumblebee spatial organization and division of labor may affect worker reproduction late in life. *Behavioral Ecology and Sociobiology* (65): 2341-2349. doi: [10.1007/s00265-011-1244-9](https://doi.org/10.1007/s00265-011-1244-9)
- Johnson BR (2003) Organization of work in the honeybee: a compromise between division of labour and behavioural flexibility. *The Royal Society*. 270: 147-152. doi: [10.1098/rspb.2002.2207](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2207)
- Johnson BR (2008) Within-nest temporal polyethism in the honey bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62: 777-784. doi: [10.1007/s00265-007-0503-2](https://doi.org/10.1007/s00265-007-0503-2)
- Johnson BR (2010) Division of labor in honeybees: form, function, and proximate mechanisms. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 64: 305-316. doi: [10.1007/s00265-009-0874-7](https://doi.org/10.1007/s00265-009-0874-7)
- Johnson BR, Linksvayer TA (2010) Deconstructing the Superorganism: Social Physiology, Groundplans, and Sociogenomics. *The Quarterly Review of Biology*. 85: 57-79.
- Katayama E (1996) Survivorship Curve and Longevity for Workers of *Bombus ardens* Smith and *Bombus diversus* Smith (Hymenoptera, Apidae). *Jpn. J. Ent.* 64(1): 111-121.
- Khoury DS, Myerscough MR, Barron AB (2011) A Quantitative Model of Honey Bee Colony Population Dynamics. *PLoS ONE*. 6(4): e18491. doi: [10.1371/journal.pone.0018491](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018491)
- Kleinert AMP (2005) Colony Strength and Queen Replacement in *Melipona marginata* (APIDAE: MELIPONINI). *Brazilian Journal of Biology*, 65(3): 469-476.
- Kuszevska K, Miler K, Rojek W, Woyciechowski M (2017) Honeybee workers with higher reproductive potential live longer lives. *Experimental Gerontology* (98): 8-12. doi: [org/10.1016/j.exger.2017.08.022](https://doi.org/10.1016/j.exger.2017.08.022)
- Le Conte Y, Hefetz A (2008) Primer Pheromones in Social Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*. 53: 523-542. doi: [10.1146/annurev.ento.52.110405.091434](https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091434)
- Libbrecht R, Corona M, Wende F, Azevedo DO, Serrão JE, Keller L (2013) Interplay between insulin signaling, juvenile hormone, and vitellogenin regulates maternal effects on polyphenism in ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110: 11050-11055. doi: [10.1073/pnas.1221781110](https://doi.org/10.1073/pnas.1221781110)
- Lopes MTR, Pereira FM, Camargo RCR, Wolf LF, Vieira-Neto JM (2006) Manejo Produtivo das Colméias. Teresina: Embrapa Meio-Norte, p. 39.
- Mersch DP (2016) The social mirror for division of labor: what network topology and dynamics can teach us about organization of work in insect societies. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 70: 1087-1099.
- Michener CD (1974) *The Social Behavior of the Bees*. Harvard University Press, Cambridge, 404pp.
- Michener CD (2007) *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 953pp.

- Michener CD (2013) The Meliponini, In: VIT P, Pedro SRM, Roubik DH (Orgs.), Pot-Honey: um legacy of stingless bees. New York: Springer, 3-17.
- Moritz FRA, Fuchs S (1998) Organization of honeybee colonies: characteristics and consequences of a superorganism concept. *Apidologie*. 29: 7-21.
- Nieh JC (2012) Animal Behavior: The Orphan Rebellion. *Current Biology*. 22: 280-281. doi: [10.1016/j.cub.2012.03.018](https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.018)
- Nogueira-Neto P (1997) Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão. São Paulo, Nogueirapis, 445 pp.
- Nunes TM, Heard TA, Venturieri GC, Oldroyd BP (2014) Emergency queens in *Tetragonula carbonaria* (Smith, 1854) (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Austral Entomology*. 54: 154-158. doi: [10.1111/aen.12104](https://doi.org/10.1111/aen.12104)
- Oystaeyen AV, Alves DA, Oliveira RC, Nascimento DL, Nascimento FS, Billen J, Wenseleers T (2013) Sneaky queens in *Melipona* bees selectively detect and infiltrate queenless colonies. *Animal Behaviour*. 1-7. doi: [10.1016/j.anbehav.2013.07.001](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.07.001)
- Page Jr. RE, Peng CYS (2001) Aging and development in social insects with emphasis on the honey bee, *Apis mellifera* L. *Experimental Gerontology*. 36: 695-711.
- Peters RS, Krogmann L, Mayer C, Donath A, Gunkel S, Meusemann K, Kozlov A, Podsiadlowski L, Petersen M, Lanfear R, Diez PA, Heraty J, Kjer KM, Klopstein S, Meier R, Polidori C, Schmitt T, Liu S, Zhou X, Wappler T, Rust J, Misof B, Niehuis O (2017) Evolutionary history of the hymenoptera. *Current Biology*. 27(7): 1013-1018. doi: [10.1016/j.cub.2017.01.027](https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.01.027)
- Pinho OC, Manente-Balestieri FCL, Balestieri, J. B. P. (2010) Respostas de colônias de *Plebeia catamarcensis* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Meliponina) à orfandade. *Revista Brasileira de Biociências*. 8: 201-207.
- Ratnieks FLW, Reeve HK (1992) Conflict in Single-queen Hymenopteran Societies: the Structure of Conflict and Processes that Reduce Conflict in Advanced Eusocial Species. *Journal of Theoretical Biology*. 158: 33-65.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <https://www.R-project.org/>
- Reid CR, Lutz MJ, Powell S, Kao AB, Cousin ID, Garnier S (2015) Army ants dynamically adjust living bridges in response to a cost–benefit trade-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 112(49): 15113-15118. doi: [10.1073/pnas.1512241112](https://doi.org/10.1073/pnas.1512241112)
- Robinson GE (1992) Regulation of Division of Labor in Insect Societies. *Annual Review Entomology*. 37: 637-665.
- Romiguier J, Cameron SA, Woodard SH, Fischman BJ, Keller L, Praz CJ (2016) Phylogenomics Controlling for base compositional bias reveals a single origin of eusociality in corbiculate bees. *Molecular Biology and Evolution*. 33(3): 670-678. doi: [10.1093/molbev/msv258](https://doi.org/10.1093/molbev/msv258)

Roth KM, Beekman M, Allsopp MH, Goudie F, Wossler TC, Oldroyd BP (2014) Cheating workers with large activated ovaries avoid risky foraging. *Behavioral Ecology*. 25(3): 668-674. doi:[10.1093/beheco/aru043](https://doi.org/10.1093/beheco/aru043)

Rueppell O, Bachelier C, Fondrk MK, Page Jr. RE (2007) Regulation of life history determines lifespan of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Experimental Gerontology* (42): 1020-1032. doi:[10.1016/j.exger.2007.06.002](https://doi.org/10.1016/j.exger.2007.06.002)

Sakagami SF, Fukuda H (1968) Life tables for worker honeybee. *Researches on Population Ecology*. 10: 127-139.

Sakagami SF (1982). Stingless bees. In: Hermann HR (Ed.). *Social Insects*. New York: Academic Press. 3: 316-423.

Schlindwein C, Wittmann D, Martins CF, Hamm A, Siqueira JA, Schiffler D, Machado IC (2005) Pollination of *Campanula rapunculus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Systematics Evolution*. 250: 147-156. doi: [10.1007/s00606-004-0246-8](https://doi.org/10.1007/s00606-004-0246-8)

Silva-Matos EV, Garófalo CA (2000) Worker life tables, survivorship and longevity in colonies of *Bombus (Fervidobombus) atratus* (Hymenoptera: Apidae). *Revista de Biología Tropical*. 48(2/3): 657-664.

Tan K, Wang Y, Dong S, Liu X, Zhuang D, Chen W, Oldroyd BP (2015) Associations between reproduction and work in workers of the Asian hive bee *Apis cerana*. *Journal of Insect Physiology*. 82: 33-37.

van Veen JW, Sommeijer MJ, Meeuwssen S (1997) Behaviour of drones in *Melipona* (Apidae, Meliponinae). *Insectes sociaux*. 44: 435-447. doi: [10.1007/s000400050063](https://doi.org/10.1007/s000400050063)

Velthuis HHW, Koedan D, Imperatriz-Fonseca VL (2005) The males of *Melipona* and other stingless bees, and their mothers. *Apidologie* 36: 169-185. doi: [10.1051/apido:2005014](https://doi.org/10.1051/apido:2005014)

Visscher PK, Dukas R (1997) Survivorship of foraging honey bees. *Insectes sociaux*. 44: 1-5. doi: [10.1007/s000400050017](https://doi.org/10.1007/s000400050017)