



ARTIGO

Respostas de colônias de *Plebeia catamarcensis* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Meliponina) à orfandade

Oldimar Cantú de Pinho^{1,2*}, Fátima Cristina De Lazari Manente-Balestieri¹
e José Benedito Perrella Balestieri¹

Recebido: 04 de junho de 2009

Recebido após revisão: 31 de março de 2010

Aceito: 23 de abril de 2010

Disponível on-line em <http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1267>

RESUMO: (Respostas de colônias de *Plebeia catamarcensis* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Meliponina) à orfandade). Estudos comportamentais foram realizados em oito colônias órfãs de *Plebeia catamarcensis*. Destas oito, seis apresentaram emergências de rainhas e destas, quatro colônias tiveram êxito no processo de estabelecimento da rainha. A rainha recém-emergida é muito atrativa e ativa; ela movimenta-se pela colônia chamando a atenção dos demais indivíduos, causando tumulto no ninho. Os indivíduos deixam suas atividades e voltam suas atenções para a nova rainha. As operárias a cercam atacam-na com suas antenas e pernas, principalmente na região do abdômen. A partir deste momento, a rainha pode ter dois destinos: ou é morta pelas operárias ou é aceita no ninho. Em todos os quatro casos, as aceitação das rainhas só ocorreram após o 26º dia da orfandade. As rainhas que emergiram antes deste período foram mortas pelas operárias. Observaram-se também posturas de operárias, que foram responsáveis também pela construção de uma câmara real e de células de cria dispersas.

Palavras-chave: colônias órfãs, operárias, rainhas virgens.

ABSTRACT: (Colony responses of *Plebeia catamarcensis* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Meliponina) to orphanhood). Behaviour studies were carried out in eight orphanage colonies of *Plebeia catamarcensis*. Of these eight, in six colonies, the emergence of a queen was registered and, in four out of these six, the establishment process of a queen was successful. The recently emerged queen is very attractive and active. She moves around the colony calling other individuals' attention and creating a buzz in the nest. The individuals in the nest leave their routine activities behind and turn their attention to the new queen. The workers surround the queen and start to attack her with their antenna and legs mainly in the abdominal area. From this moment on, the queen can have two destinies: she is either killed by the worker bees which surround her or accepted into the hive. In all four observed acceptances, the queens were only accepted after the 28th day of orphanhood. The queens which emerged before this period were killed by the worker bees. The behaviour of worker was also observed as they were responsible for building a royal chamber and scattered brood cells.

Key words: orphan colonies, worker, virgin queen.

INTRODUÇÃO

Os meliponíneos apresentam a população de sua colônia dividida em duas castas de fêmeas (operárias e rainhas) e machos. Geralmente, encontra-se apenas uma rainha em atividade. Esta mantém seu domínio sobre a colônia através da produção e da liberação de substâncias químicas (feromônios) e de comportamentos agressivos sobre as demais castas (Sakagami 1982, Kleinert 2005), embora em alguns grupos como *Apis* não se sabe quem realmente detém a dominância sobre a colônia (Barron *et al.* 2001).

As rainhas de meliponíneos podem emergir atrativas ou não. Quando não emergem atrativas, geralmente não apresentam pigmentação nem despertam o interesse das operárias e andam livremente pelo ninho sem serem molestadas (Imperatriz-Fonseca & Kleinert-Giovannini 1988, Imperatriz-Fonseca & Zucchi 1995, Silva 1972). Este tipo de rainha é visto em *Scaptotrigona*, *Paratrigona*, *Schwarziana* e *Nannotrigona* (Imperatriz-Fonseca &

Zucchi 1995). Com o passar dos dias, é possível a estas rainhas o desenvolvimento de glândulas produtoras de feromônios, o que as tornam atrativas, como ocorre em espécies de *Paratrigona* (Imperatriz-Fonseca & Kleinert-Giovannini 1988), *Nannotrigona* (Imperatriz-Fonseca *et al.* 1997) e *Melipona* (Abdalla *et al.* 2004).

Por outro lado, quando as rainhas emergem atrativas, elas atraem constantemente a atenção das operárias, alterando o desenvolvimento de atividades no interior da colônia (Bentzen *et al.* 1995, Imperatriz-Fonseca & Kleinert-Giovannini 1988, Imperatriz-Fonseca & Zucchi 1995), como o processo de construção de células de cria (Imperatriz-Fonseca & Zucchi 1995), liberando reações das operárias (Imperatriz-Fonseca 1978, Imperatriz-Fonseca & Kleinert-Giovannini 1988, Imperatriz-Fonseca & Zucchi 1995, Juliani 1962, 67, Silva 1972). Esse tipo de comportamento ocorre em espécies do gênero *Plebeia*, *Frieseomelitta*, *Tetragonula*, *Meliponula* e *Friesella* (Imperatriz-Fonseca & Zucchi 1995).

As rainhas que emergiram atrativas ou as que se

1. Universidade Federal da Grande Dourados, Faculdade de Ciências Biológicas Ambientais, Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade. Rodovia Dourados-Itahum, km 12, 79804-970, Caixa Postal 533, Dourados-MS, Brasil.

2. Bolsista Capes.

*Autor para contato. E-mail: bioldi@yahoo.com.br

tornaram após a emergência, podem se esconder em câmaras reais construídas pelas operárias (por exemplo, em *Plebeia*), ou por elas mesmas, e também em potes vazios (por exemplo em *Paratrigona*), até que o desenvolvimento fisiológico de suas glândulas esteja completo ou até rearmazenarem substâncias de atração, sempre correndo o risco de serem eliminadas pelas operárias (Imperatriz-Fonseca & Kleinert-Giovannini 1988, Imperatriz-Fonseca & Zucchi 1995, Juliani 1962).

Análises recentes destas substâncias de atração liberados pelas glândulas de Dufour de *Melipona bicolor* Lepeletier indicam que as rainhas virgens liberam secreções constituídas principalmente por hidrocarbonetos, enquanto que as rainhas fisiogástricas liberam, além de hidrocarbonetos, outros compostos como ésteres isobutíricos e acéticos. Estas substâncias teriam a função de atuar na atração das operárias para que estas auxiliem em processos como o de oviposição e provisionamento (Velthuis *et al.* 2001, Abdala *et al.* 2004), chamando a atenção das operárias da colônia (Abdala & Cruz-Landim 2001). Recentemente, Jarau (2009) e Jarau *et al.* (2009), demonstraram que rainhas de virgens de *Melipona beecheii* Bennett, têm mais chances de serem mortas quando estas apresentam comportamento agitado e se deslocam pelo ninho correndo e batendo as asas, fazendo alarme de sua presença, do que as que apresentam um comportamento mais calmo que por sua vez teriam a uma maior chance de substituir a rainha fisiogástrica.

Em algumas espécies, pode ocorrer que duas rainhas virgens possam conviver durante algum período sem despertar interesse ou reação uma pela outra. Geralmente, este convívio entre estas rainhas ocorre até o período de enxameagem ou de substituição de rainhas, como *Plebeia julianii* Moure (Juliani 1967), *Plebeia droryana* Friese, (Silva 1972), *Plebeia Wittmanni* Moure & Camargo, entre outras espécies de meliponíneos (Freitas & Wittmann 1997).

Embora haja vasta bibliografia sobre comportamentos de rainhas em ninhos de meliponíneos, são poucos os trabalhos sobre as reações de colônias de meliponíneos à orfandade e ao aparecimento de rainhas virgens. Recentemente, Kleinert (2005) observou este tipo de reação em ninhos orfanados pela remoção da rainha poedeira. Os resultados se mostraram promissores, evidenciando dados comportamentais importantes para a compreensão deste processo em abelhas sem ferrão. Sendo assim, este trabalho visa observar aspectos comportamentais em ninhos órfãos de *Plebeia catamarcensis* Holmberg, uma espécie importante e praticamente não estudada.

MATERIAIS E MÉTODOS

O trabalho foi realizado no Laboratório de Abelhas Nativas (LAN) da FCBA/Universidade Federal da Grande Dourados, km 12 da Rodovia Dourados/Itahum, Dourados-MS (22°11'41,87"S e 54°55'46,40"O). Foram utilizadas oito (n1, n2, n3, n3, n5, n6, n7, n8) colônias de *Plebeia catamarcensis* Holmberg, sendo

n4, n7 e n8 oriundas da Fazenda Coimbra, localizada no km 32 da rodovia Itaporã/Placa do Abadio, Itaporã-MS (22°00'47,67"S e 55°00'13,66"O), e n1, n2, n3, n5 e n6 da região urbana do município de Dourados-MS (22°13'10"S e 54°49'01"O), no período compreendido entre 22/11/2006 e 23/10/2007.

O método de estudo compreendeu a observação direta. Para isso, as colônias foram acondicionadas em caixas de madeira com dimensões 20x10x7 cm, com tampa (teto) de vidro para permitir as observações. Para que se alterasse o mínimo o comportamento dos indivíduos da colônia, foi colocado sobre o teto vidro uma folha de papel celofane vermelho.

As colônias foram divididas de maneira que metade de suas células de cria, potes de alimento e seus indivíduos (operárias e machos) foram transferidos para uma nova caixa. Para que houvesse mais controle da emergência das rainhas, os favos de cria emergentes foram acondicionados em placas de Petri e levados a BOD sob uma temperatura de aproximadamente 28°C. Operárias foram adicionadas nestes favos para que auxiliassem na emergência dos demais indivíduos. Logo após a emergência, os indivíduos foram marcados com tinta à base de nitrocelulose e devolvidos à nova colônia resultante da divisão da colônia original.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados obtidos foram agrupados em seis tópicos, discutidos a seguir. Alguns comportamentos foram frequentes, enquanto outros foram observados em apenas uma única colônia.

Confronto entre rainhas virgens e operárias

Nos primeiros momentos, após a sua emergência, a rainha virgem tem suas atividades limitadas quase que exclusivamente a autolimpeza e caminhada pelo ninho, até que fosse percebida pelas operárias da colônia. A primeira reação destas ao contato com a rainha virgem foi o alvoroço, com saída em disparada pelo ninho, batendo as asas. Algumas pareciam emitir algum zunido, possivelmente alertando as demais para a presença da rainha. Num período de dois minutos, várias operárias cercaram e tocaram a rainha virgem em seu abdômen, com as antenas e patas anteriores. Em seguida, saíram em disparada pelo ninho (potes de alimento, células de cria, etc.), esbarrando em indivíduos que executavam outras atividades. Passados de 10 a 30 minutos, a rainha virgem foi cercada por mais operárias que, por sua vez, começaram a atacá-la.

Primeiramente, a rainha virgem esquivava-se dos ataques, por movimentos de defesa do abdômen e giros rápidos. Quando percebia que não seria aceita, iniciava uma caminhada pelo ninho, tentando livrar-se das operárias que a perseguiam.

De forma geral, as operárias cercaram a rainha virgem constantemente e tocavam-na com as antenas e pernas, desferindo ataques na forma de mordidas, de duas manei-

ras: com o corpo das rainhas virgens na posição normal ou com o dorso para baixo.

Quando os ataques se deram com a rainha virgem na posição normal, foram direcionados a pernas, asas e abdômen. Em alguns casos, observou-se que operárias chegaram até a “montar” sobre a rainha, para lhe morderem as asas, fazendo aderir a ela pelotas de resina, imobilizando-a e facilitando os golpes.

Por outro lado, quando as abelhas agarravam as rainhas virgens pelas pernas e as colocavam com o dorso para baixo, a imobilização se dava por meio de mordidas nas pernas e em alguns casos nas antenas e no aparelho bucal, enquanto outras operárias desferiam-lhe mordidas pelo restante do corpo. Fosse com o corpo na posição normal ou com o dorso para baixo, os ataques sempre foram letais. Comportamentos como este foram observados por Juliani (1967) em *P. julianii*. As operárias agarravam as rainhas virgens pelas pernas e viravam-nas de dorso para baixo, segurando-as e puxando-as em direções opostas. Ao mesmo tempo, enquanto outras abelhas lhe mordiam o abdômen, em *P. julianii*, a primeira reação da operária que notava a presença da rainha virgem era a agitação das asas e a emissão de um zumbido chamando a atenção das demais operárias. A partir deste momento, as rainhas virgens eram seguidas por um número considerável de abelhas, que às vezes a tocavam. Em outras, tentavam segura-lá. A rainha, em várias ocasiões, escapava com movimentos rápidos do abdômen.

Fato semelhante ocorre com rainhas virgens de *P. droryana* que, após a emergência, correm pelo ninho passando pelos potes, lamelas, favos de cria, parando de vez enquanto para realizar movimentos de autolimpeza, sempre seguidas por um grande número de operárias que lhe fazem a corte e oferecem alimento sempre que a rainha para (Silva 1972). Em *Paratrigena subnuda* Moure, a rainha virgem recém-nascida movimentava-se pela colmeia muito rapidamente, seguida de perto pelas operárias que lhe fazem a corte. Algumas operárias trazem alimento e fazem trofaláxis, enquanto outras correm pelo ninho alertando para a presença da rainha tocando constantemente seu abdômen (Imperatriz-Fonseca 1978).

Reações agressivas ao aparecimento de nova rainha virgem também foram vistos em *M. beecheii* por Wenseleers *et al* (2004). Nesta espécie, as rainhas virgens introduzidas no ninho podem ter dois destinos possíveis: ou elas são decapitadas por uma operária que sobe sobre ela e difere fortes mordidas entre a inserção do tórax e a cabeça, ou são mortas por um ataque grupal realizados pelas operárias, que grudam suas mandíbulas nas extremidades (pernas, antenas, topo do abdômen, partes da boca, etc.) da rainha, puxando-a em direções opostas, arrastando-a pela colônia, arrancando partes de seu corpo, ocasionando sua morte. Em geral, 69% das rainhas virgens introduzidas foram mortas por uma destas duas maneiras.

Aceitação das rainhas virgens pelas operárias

Como no confronto entre rainhas virgens e operárias

acima, a primeira reação da colônia ao aparecimento da possível substituta da rainha foi o alvoroço. Houve uma grande agitação por parte dos indivíduos, que aos poucos se aproximaram e começaram a tocar a nova rainha com suas antenas, principalmente no abdômen. Isso provavelmente se deve ao fato de que essa região apresenta glândulas cujas secreções têm, com raras exceções, função feromonal (Cruz-Landim *et al.* 2006).

Gradativamente, o número de operárias que cercavam a rainha virgem aumentou, até que ela ficasse totalmente cercada. Naquele momento, a rainha recebia alimento das operárias através da trofaláxis. As operárias tentavam, de todas as maneiras, tocar a rainha, mas esta fazia movimentos evitando o contato, principalmente através de giros bruscos e batidas de seu abdômen, muitas vezes furando o cerco feito das operárias e escondendo-se entre os potes de alimento. Esse comportamento se repetiu durante os primeiros dois dias do aparecimento das rainhas virgens. Após três a quatro dias, as operárias não mais cercavam a rainha, que agora caminhava livremente pelo ninho. Às vezes, uma ou outra operária se aproximava para oferecer alimento.

Dos oito ninhos analisados, seis (n1, n2, n3, n4, n7 e n8) apresentaram emergência de rainhas virgens porém, em apenas quatro (n1, n4, n7 e n8), elas foram aceitas. Os ninhos n5 e n6 não apresentaram emergências de rainhas virgens e pereceram. Os ninhos n2 e n3 apresentaram emergências de rainhas porém, no n2, isso se deu por volta do 20º dia e no n3, por volta do oitavo e nono dias após as divisões.

Essa espécie apresentou um período mínimo para a aceitação de uma nova rainha, observado-se que somente as emergidas após o 26º dia das divisões foram aceitas.

Construção de células de cria pelas operárias

Quando as colônias estavam órfãs, ou quando a rainha não se apresentava fecundada ou ainda não havia iniciado a atividade de postura, foi possível observar, em algumas colônias, operárias envolvidas em atividades não registradas em ninhos com rainha fecundada. As operárias construíam células de cria isoladas, de maneira desorganizada, durante um período de construção longo, em torno de três a cinco dias para uma única célula, enquanto em ninhos com rainha em atividade de oviposição, o número de células construídas foi de cerca de nove ao dia. Em colônias órfãs de *Plebeia saiqui* Friese, a construção de uma célula de cria geralmente dura de 5 a 6 horas, mas pode chegar a 23 horas. Em casos especiais, as construções podem levar cerca de 2 a 3 dias para cada célula. Muitas vezes estas são destruídas pelas operárias (Imperatriz-Fonseca & Oliveira 1976).

Essas células poderiam ser construídas, preenchidas com alimento e ovipositadas pelas operárias, enquanto outras eram preenchidas com alimento e fechadas sem oviposição. Outras ainda simplesmente eram construídas e fechadas sem alimento ou ovos. Quando a rainha virgem estava no ninho e não se apresentava em atividade

de postura, uma única célula desse tipo foi observada.

O fato de algumas células terem sido ovipositadas pode ser explicado tendo em vista que algumas operárias provavelmente têm seus ovários desenvolvidos, podendo fazer postura, o que ocorre com boa parte das espécies de meliponíneos como *P. droryana*, inclusive na presença da rainha (Sakagami *et al.* 1963). Essas células foram totalmente destruídas no máximo quatro dias após seu fechamento. Logo após, foi iniciada a construção de mais destas células em outro local. Ao observar a construção dessas células, a rainha virgem não esboçou qualquer reação. As construções só cessaram quando as operárias começaram a construir favos de cria para serem ovipositados pela rainha recém-fecundada. Juliani (1967) denominou essas células de “dispersas”, fato que ele observou uma única vez em um ninho de *P. julianii*. Em orfandade, após a introdução de uma rainha, cessou a construção dessas células para se iniciar a construção das células dos favos de cria.

Operárias

Apenas em um dos oito ninhos, as abelhas apresentaram comportamento não observado em quaisquer dos outros estudados. Cerca de sete dias após a divisão do ninho, emergiu a primeira rainha virgem. Esta foi cercada pelas operárias, que apresentaram o comportamento descrito anteriormente. Em alguns minutos, a rainha foi imobilizada.

Enquanto algumas operárias mordiam suas pernas, de maneira a não deixá-la caminhar, outras mordiam seu abdômen. Uma delas permaneceu grudada à mandíbula da rainha por aproximadamente 15 minutos, tempo esse que as abelhas levaram para matar a rainha virgem. Cerca de 45 minutos após a emergência da rainha, seus restos foram encontrados na lixeira. Ataques como estes ao abdômen de rainhas foram relatados por Juliani (1967), para *P. julianii*. Segundo Imperatriz-Fonseca (1978), ataques ao abdômen são muito frequentes em rainhas fisiogástricas de *P. subnuda*, que se encontram velhas e a ponto de serem substituídas. Isso ocorre, pois o abdômen possui grande parte das glândulas.

Um dia após a emergência da primeira rainha virgem, emergiu a segunda, que foi igualmente esquartejada pelo mesmo grupo de operárias que atacou a primeira. Neste momento, o ninho apresentava quase todas as células de cria abertas, com as abelhas já emergidas, não havendo mais possibilidade de novas rainhas nos favos.

Passados 38 dias da divisão da colônia, as operárias iniciaram a construção de favos de cria. No primeiro dia, foram construídas cinco células, das quais duas foram fechadas com alimento e ovipositadas, duas foram fechadas sem alimento, e uma ficou aberta e sem alimento, estas três últimas células construídas após 12 dias de sua construção, foram destruídas pelas operárias. No total, foram construídas 60 células, das quais 29 (48,35%) foram preenchidas com alimento e fechadas, para serem destruídas ao longo dos dias. As demais 31 (51,65%) foram ovipositadas pelas operárias e os ovos (óvulos)

deram origem a 31 machos.

As construções seguidas pela destruição das células de cria são comuns em *M. bicolor*. Koedam *et al.* (2007) observou que, de um total de 468 células ovipositadas pela rainha, cerca de 190 (40,6%) foram destruídas, enquanto que o número de células ovipositadas pelas operárias foi bem menor (33). Porém, tiveram uma porcentagem maior de destruição (57,5%) das células ovipositadas pelas operárias.

As operárias são consideradas uma casta não reprodutiva. Porém, alguns meliponíneos podem desenvolver seus ovários e produzir ovos de dois tipos: os tróficos, que serão comidos pela rainha, e os ovos que originaram os machos (Sakagami *et al.* 1963, Beig 1972, Sakagami 1982, Koedam *et al.* 1999, Velthuis *et al.* 2002, Koedam *et al.* 2007).

Cruz-Landim (2000), partindo da possibilidade do desenvolvimento de ovários por meliponíneos, estudou algumas espécies de abelhas sem ferrão. Os resultados indicaram que os ovários das operárias desenvolvem-se e elas são capazes de produzir ovos. As operárias de meliponíneos apresentam cerca de quatro ovariolos por ovário, igual ao número de ovariolos das rainhas de abelhas do gênero *Melipona* e de rainhas-anãs de *Plebeia remota* Holmberg. O desenvolvimento ovariano é observado com mais clareza em ninhos orfanados de meliponíneos, nos quais se evidencia mais claramente a oviposição de ovos reprodutivos por operárias. Acredita-se que a presença da rainha tenha um papel supressor no desenvolvimento do ovário das operárias. Esta produção de ovos pode ser bem observada em ninhos órfãos, exceto em *Frieseomelitta silvestrii* Friese que, quando na presença da rainha, não foi observado efeito inibidor sobre o desenvolvimento do ovário das operárias, exceto em casos particulares como em *Leurotrigona muelleri* Friese, de acordo com Imperatriz-Fonseca & Oliveira (1976).

Nos meliponíneos, existe uma condição especial na qual a maioria das operárias, em determinados estágios de vida adulta, desenvolvem ovários e podem fazer postura de ovos tróficos e ovos reprodutivos (Beig 1985).

As observações indicaram que a operária responsável pela construção e o provisionamento final da célula era a que a ovipositava. Este comportamento foi descrito por Sommeijer *et al.* (1984b), em *Trigona* (*Frieseomelitta*) *nigra* Cresson, e Albuquerque & Machado (1987), em operárias de *Melipona scutellaris* Latreille (Alves *et al.* 2009). Na fase de construção de alvéolos de cria, apresentaram desenvolvimento ovariano e puderam ovipositar na célula destinada a oviposição da rainha. Além de *M. scutellaris*, operárias de outras espécies do gênero *Melipona*, como *Melipona subnitida* Ducke, (Contel & Kerr 1976, Koedam *et al.* 2005), *Melipona favosa* Fabricius, (Sommeijer *et al.* 1999), *Melipona marginata* Lepeletier, *M. scutellaris*, *Melipona quadrifasciata* Lepeletier, (Tóth *et al.* 2002) e *M. bicolor* (Koedam *et al.* 2007), podem desenvolver seus ovários e realizar oviposições.

A oviposição das operárias de *P. catamarcensis* durava cerca de seis segundos, iniciando-se com um bater de

asas muito rápido, seguido pela introdução do abdômen na célula, com leves contrações. Logo após o processo, as operárias fecharam a célula, dobrando suas bordas para o interior desta, como ocorre em colônias órfãs de *P. saiqui* Friese (Imperatriz-Fonseca & Oliveira 1976).

Em ninhos com rainha em atividade de postura, como em *Melipona*, há uma alta taxa de reprodução de operárias (Tóth *et al.* 2004). Cerca de 95% dos machos emergidos das células de cria da espécie *M. favosa* se originaram de ovos postos pelas operárias (Sommeijer *et al.* 1999), porcentagem parecida com a de espécies como *Scaptotrigona postica* Latreille, onde acredita-se que cerca de 85% dos machos sejam filhos das operárias (Velthuis *et al.* 2005). Porém, Palmer *et al.* (2002), analisando genótipos de machos de algumas espécies de Trigonas (*Trigona clypearis* Friese, *Trigona hockingsi* Cockerell e *Trigona mellipes* Friese), concluíram que todos os machos analisados tinham sido emergidos de ovos postos pelas rainhas. Ainda neste mesmo trabalho, os autores afirmam que em *Austroplebeia symei* Rayment, cerca de 13% de machos produzidos em uma única colônia tinham como origem materna as operárias embora, como afirma Bego (1982, 1990) em *Scaptotrigona*, as operárias geralmente não são vistas fazendo postura. Quando o ninho se encontra em orfandade, algumas operárias podem assumir a postura de ovos na tentativa de salvar a colônia. Porém, estes ovos originaram apenas machos (Imperatriz-Fonseca & Oliveira 1976, Sakagami 1982, Sommeijer 1984a, Kleinert 2005).

A construção dos favos de cria pelas operárias de *P. catamarcensis* durou 62 dias, sendo que as células construídas nos últimos dias não foram terminadas, ficando abertas e depois abandonadas pelas operárias.

Enquanto um grupo de operárias construía os favos de cria, outro construía células de cria isoladas, que não foram ovipositadas nem preenchidas com alimento, que logo foram destruídas. Cinco meses após a divisão, a colônia foi considerada morta. Apesar de desta divisão não ter tido sucesso, demonstrou a possibilidade de produção de machos para esta espécie pelas operárias, importante para possíveis cruzamentos com rainhas virgens de outros ninhos da espécie.

Confronto entre rainhas virgens e resposta da colônia

Em um dos oito ninhos estudados, ocorreram duas emergências de rainhas virgens, no mesmo dia, estando dessa forma, duas possíveis reprodutoras convivendo dentro do mesmo ninho. Fato como este foi visto em *P. droryana*, de acordo com Silva (1972), e *P. wittmanni*, segundo Freitas e Wittmann (1997), com possibilidade de serem fecundadas e se tornarem rainhas poedeiras na colônia.

Após as emergências, as rainhas virgens correram pelo ninho batendo suas asas, assinalando sua presença para aos demais indivíduos. Porém, quando as duas se encontravam, elas se atacavam, tentando morder as pernas da

adversária ou com ataques na região do tórax, mais precisamente nas asas. Os ataques eram rápidos e logo elas se afastavam uma da outra, tomando direções opostas. Em um espaço de tempo entre 10 a 20 minutos, tornaram a se encontrar, o que se repetiu por duas ou três horas.

As operárias ficaram muito ativas com o movimento das rainhas virgens pelo ninho. Três horas após o início de convívio entre as rainhas virgens, as operárias começaram a construção de uma câmara real, possivelmente para proteger uma das rainhas dos ataques. No mesmo dia do início da construção da câmara real, as operárias eliminaram uma das rainhas virgens presentes no ninho e fizeram o cerco da outra, impedindo que ela abandonasse a câmara que era construída. No dia seguinte, a segunda rainha virgem foi encontrada morta, depositada na lixeira do ninho.

Em ninhos de abelhas do gênero *Plebeia*, as rainhas virgens não são encontradas com frequência no ninho. Já em *Melipona*, as rainhas que podem substituir a rainha poedeira convivem livremente com a rainha fisiogástrica na colônia (Silva 1972) ou ficam escondidas em “refúgios” por longos períodos, preservando um grande número de rainhas que podem vir a substituir a rainha em atividade (Kleinert & Imperatriz-Fonseca 1994).

Os investimentos em rainhas variam entre as espécies de meliponíneos. Para as espécies do gênero *Melipona*, em média, 5 a 15% das larvas desenvolvem-se em rainhas (Velthuis *et al.* 2005). Em contrapartida, em outras espécies como *P. remota* e *Schwarziana quadripunctata* Lepeletier, as porcentagens de produção de rainhas não chegam a 1% (Santos-Filho *et al.* 2006). Para a espécie *P. remota*, mais especificamente, esta porcentagem fica em torno de 0,08% (Alves *et al.* 2009). Espécies de abelhas que não constroem células de reais (*Melipona*) têm uma tendência a uma maior produção de rainhas. Consequentemente, necessitam fazer um investimento maior em energia para a produção destas quando comparada com outras espécies (*P. remota* e *S. quadripunctata*), que produzem poucas rainhas e, por consequência, o custo de produção destas é mais baixo quando comparado a *Melipona* (Santos-Filho *et al.* 2006).

Juliani (1967) também observou o aprisionamento de rainhas virgens em câmaras reais, quando a rainha fisiogástrica está ativa, o que evita confronto entre elas. Quando a rainha fisiogástrica morre ou é retirada, uma das rainhas presas nas câmaras reais é posta em liberdade para substituir a rainha perdida. Entretanto, já foram relatados casos nos quais havia cerca de cinco rainhas virgens aprisionadas nas câmaras reais, ao mesmo tempo, e todas desapareceram. Em outras ocasiões, observou-se que, retirando a rainha-mãe e havendo células reais, as abelhas que delas emergiam eram também aprisionadas. Ainda Juliani (1962), em estudos pioneiros sobre o aprisionamento de rainhas virgens em colônias de meliponíneos, afirmou que a manutenção de rainhas aprisionadas é vantajosa, pois funciona como garantia da colônia contra a orfandade é uma forma de manter rainhas de reserva. A reclusão de

rainhas virgens recém-emergidas é comum em ninhos onde a rainha fisiogástrica encontra-se em atividade de postura. Possivelmente, as operárias aprisionem rainhas virgens para possibilitar uma futura substituição da rainha poedeira. Esse fenômeno é bem conhecido em ninhos de *P. julianii*.

Não se conhece o motivo pelo qual as operárias escolheram especificamente uma rainha, nem porque mataram a última rainha destinada à câmara real. Porém, pode-se afirmar com clareza, a partir das observações realizadas, que o grupo de operárias que atacou a primeira rainha virgem foi o mesmo responsável pelo cerco à segunda rainha virgem, que ficaria presa. Entretanto, em alguns momentos, as operárias deste grupo até ajudaram na construção da câmara real.

Excreção de rainha virgem

Após um mês da aceitação da rainha virgem para uma das colônias, notou-se que esta dirigiu-se à lixeira para defecar. Uma operária foi até o local e “comeu” as fezes da rainha. Minutos depois, a operária saiu pelo ninho, recrutando outras operárias, que raspavam o local da excreção. Raspavam-no a ponto de retirar pedaços da madeira no local de contato com as excretas. Segundo Silva D.L.N. (Inf. Pessoal *apud* Imperatriz-Fonseca 1973), a substância de rainha pode ser eliminada juntamente com suas fezes. Isso pode explicar o comportamento das operárias. Essa substância (feromônio) pode sinalizar uma tentativa de dominância e aceitação de uma nova rainha (Kleinert 2005). Imperatriz-Fonseca et al. (1975) fizeram menção a fato semelhante, com rainhas aprisionadas em câmaras reais de *P. remota*. Porém, não constataram se alguma operária ingeriu as fezes deixadas pela rainha virgem. Atualmente, com as técnicas existentes para análises químicas de alta definição, com pequenas quantidades de material biológico é possível avançar o conhecimento nestas questões, anteriormente focalizadas de modo empírico.

As colônias órfãs de *P. catamarcensis* são muito resistentes à aceitação de uma nova rainha. As reações das operárias deixaram isso bem claro. Rainhas que emergiram antes do 26º dia da orfandade foram todas mortas e isso explica-se provavelmente pelo fato de as operárias ainda estarem sob a influência dos feromônios da rainha, presente no ninho mãe utilizado na divisão. Por isso, as operárias atacaram as rainhas recém emergidas, como ocorre com frequência em ninhos com rainhas em plena atividade.

O fato de operárias terem sido observadas construindo e ovipositando células de cria demonstra a possibilidade de desenvolvimento ovariano destas, fato este evidenciado para várias espécies de meliponíneos (Imperatriz-Fonseca & Oliveira 1976, Sakagami 1982, Sommeijer et al. 1999, Palmer et al. 2002, Tóth et al. 2004). As oviposições só foram vistas em ninhos orfanados. Não se observou a oviposição das operárias em ninhos com rainha em atividade de postura e a orfandade pode ter contribuído para que esse processo acontecesse.

AGRADECIMENTOS

À Capes, pelo apoio financeiro. Ao Professor Odival Faccenda (UEMS), pelo auxílio nas análises. Ao Professor Edson Proni (UEL), pelas correções sugeridas e ao Professor João Maria Franco de Camargo (USP-RP), por ter se disponibilizado a identificar a espécie utilizada neste trabalho.

REFERÊNCIAS

- ABDALLA, F.C. & CRUZ-LANDIM, C. 2001. Behavioral responses evoked in honey bee workers by Dufour gland extracts (Hymenoptera: Apidae). *Sociobiology*, 37(B): 673-677.
- ABDALLA, F. C., JONES, G. R., MORGAN, D. & CRUZ-LANDIM, C. 2004. Chemical Composition of the Dufour Gland Secretion in Queens of *Melipona bicolor* (Hymenoptera, Meliponini). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 15(5): 621-625. <http://doi.10.1590/S0103-50532004000500002>.
- ALBUQUERQUE, P.M.C. & MACHADO, L.C. 1987. Número de ovariolos em rainhas e operárias de *Melipona scutellaris* (Hymenoptera-Apidae). *Anais da Sociedade Nordestina de Zoologia*, 2(2): 199-205.
- ALVES, D.A., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & SANTOS-FILHO, P.S. 2009. Production of workers, queens and males in *Plebeia remota* colonies (Hymenoptera, Apidae, Meliponini), a stingless bee with reproductive diapause. *Genetics and Molecular Research*, 8(2): 672-683. <http://doi.10.4238/vol8-2kerr030>.
- BARRON, A.B., OLDROYD, B.P. & RATNIEKS, F.L.W. 2001. Worker reproduction in honey-bees (*Apis*) and the anarchic syndrome: a review. *Behaviour Ecology Sociobiology*, 50: 199-208. <http://doi.10.1007/s002650100362>.
- BEGO, L.R., 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.
- BEGO, L.R., 1990. On social regulation in *Nannotrigona* (*Scaptotrigona*) *postica* Latreille, with special reference to productivity of colonies (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 34: 721-738.
- BEIG, D. 1972. The production of males in queenright colonies of the *Trigona* (*Scaptotrigona*) *postica*. *Journal Apiculture Research*, 11(1): 33-39.
- BEIG, D., BUENO, O.C. & MÜLLER, T.J. 1985. Características dos Alvéolos de Cria e Postura de Operárias em *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Naturalia*, 10: 75-81.
- BENTHEM, V.F.D.J., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & VELTHUIS, H.H.W. 1995. Biology of the bee *Plebeia remota* (Holmberg): observations and evolutionary implications. *Insectes Sociaux*, 42: 71-87. <http://doi.10.1007/BF01245700>.
- CONTEL, E.P.B. & KERR, W.E. 1976. Origin of males in *Melipona subnitida* estimated from data of an isozymic polymorphic system. *Genetica*, 46: 271-277.
- CRUZ-LANDIM, 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. <http://doi.10.1590/S1415-47572000000100015>.
- CRUZ-LANDIM, C., ABDALLA, F.C. & GRACIOLI-VITTI, L.F. 2006. Class III glands in the abdomen of Meliponini. *Apidologie*, 37: 164-174. <http://doi.10.1051/apido:2006024>.
- FREITAS, S.W. & WITTMANN, D. 1997. Poligenia temporária em *Plebeia wittmanni* Moure & Camargo, 1989. (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Biociências*, 5(2): 61-69.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1973. Miscellaneous observations on the behaviour of *Schwarziana quadripunctata*. *Boletim de Zoologia e Biologia Marinha*, 30: 633-640.

- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & OLIVEIRA, M.A.C. & IWAMA, S. 1975. Notas sobre comportamento de rainhas virgens de *Plebeia* (*Plebeia*) *remota* Holmberg (Apidae, Meliponinae). *Ciência e Cultura*, 27(6): 665-669.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & OLIVEIRA, M.A.C. 1976. Observations on a queenless colony of *Plebeia saiqui* (Friese) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 1: 299-312.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1978. Studies on *Paratrigona subnuda* (Moure) Hymenoptera, Apidae, Meliponinae – III: Queen Supersedure. *Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 3: 153-162.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & KLEINERT-GIOVANNINI, A. 1988. As rainhas virgens das abelhas sem ferrão. *Apicultura no Brasil*, 23: 31-32.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & ZUCCHI, R. 1995. Virgin queens in stingless bee colonies: a review. *Apidologie*, 26(3): 231-244. <http://doi.10.1051/apido:19950305>.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., CRUZ-LANDIM, C. & MORAES, R.L.M.S. 1997. Dwarf gynes in *Nannotrigona testaceicornis* (Apidae, Meliponinae, Trigonini), Behaviour, exocrine gland morphology and reproductive status. *Apidologie*, 28: 113-122. <http://doi.10.1051/apido:19970302>.
- JARAU, S. 2009. Catch me if you can: Virgin queens' behaviour triggers their execution in the stingless bee *Melipona beecheii*. In: Deutsche Zoologische Gesellschaft, 102 Annual Meeting Regensburg. Disponível em: <http://www.dzg2009.de/DZG_Abstractband.pdf>. Acessado em: 30 set. 2009.
- JARAU, S., VAN VEEN, J.W., AGUILAR, I. & MANFRED, A. 2009. Virgin queen execution in the stingless bee *Melipona beecheii*: The sign stimulus for worker attacks. *Apidologie*, 40(4): 496-507. <http://doi.10.1051/apido/2009022>.
- JULIANI, L.A. 1962. O aprisionamento de rainhas virgens em colônias de trigonini (Hymenoptera- Apoidea). *Boletim da Universidade do Paraná*, 20: 01-11.
- JULIANI, L.A. 1967. Descrição do ninho e alguns dados biológicos sobre a abelha *Plebeia julianii* Moure, 1962 (Hymenoptera, Apoidea). *Revista Brasileira de Entomologia*, 12(1): 31-60.
- KLEINERT, A.M.P. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1994. Virgin queens refuges in colonies of *Melipona marginata* (Apidae, Meliponinae). *Revista Brasileira de Biologia*, 54(2): 247-261.
- KLEINERT, A.M.P. 2005. Colony strength and queen replacement in *Melipona marginata* (Apidae: Meliponini). *Brazilian Journal Biology*, 65(3): 469-476. <http://doi.10.1590/S1519-69842005000300012>.
- KOEDAM, D., CONTRERA, F.A.L. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1999. Clustered male production by workers in the stingless bee *Melipona subnitida* Ducke (Apidae, Meliponinae). *Insectes sociaux*, 46(4): 387-391. <http://doi.10.1007/s000400050161>.
- KOEDAM, D., CONTRERA, F.A.L., FIDALGO, A.O. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2005. How queen and workers share in male production in the stingless bees *Melipona subnitida* Ducke (Apidae, Meliponini). *Insectes Sociaux*, 52(2): 114-121. <http://doi.10.1007/s00040-004-0781-x>.
- KOEDAM, D., CEPEDA APONTE, O.I. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2007. Egg laying and oophagy by reproductive workers in the polygynous stingless bee *Melipona bicolor* (Hymenoptera, Meliponini). *Apidologie*, 38(1): 55-66. <http://doi.10.1051/apido:2006053>.
- PALMER, K.A., OLDROYD, B.P., QUEZADA-EUÁN, J.J.G., PAXTON, R.J. & MAY-ITZA, W.J. 2002. Paternity frequency and maternity of males in some stingless bee species. *Molecular Ecology*, 11: 2107-2113. <http://10.1046/j.1365-294X.2002.01589.x>.
- SANTOS-FILHO, P.S., ALVES, D.A., E.TEROVIC, A., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., KLEINERT, A.M.P. 2006. Numerical investment in sex and caste by stingless bees (Apidae: Meliponini): a comparative analysis. *Apidologie*, 37(2): 207-221. <http://doi.10.1051/apido:2006015>.
- SAKAGAMI, S.F. 1982. Stingless bees. In: HERMANN, H.R. (Ed.). *Social Insects*. v. 3. New York: Academic Press. p. 316-423.
- SAKAGAMI, S.F., BEIG, D., ZUCCHI, R. & AKAHIRA, Y. 1963. Occurrence of ovary-developed in queenright colonies of stingless bees. *Revista Brasileira de Biologia*, 23(2): 115-129.
- SILVA, D.L.N. 1972. Considerações em Torno de um Caso de Substituição de Rainha em *Plebeia* (*Plebeia*) *droryana* (Friese, 1900). (Hymenoptera, Apidae). In: LANDIN et al. (eds.). *Homenagem ao 50º aniversário de W. E. Kerr*. Rio Claro. p. 267-273.
- SOMMEIJER, M. J., DOHMEN, M. R. & VAN ZEIJL, M. 1984a. Morphological differences between worker-laid eggs from a queenright colony and a queenless colony of *Melipona rufiventris* paraensis (Hymenoptera, Apidae). *Entomologische Berichten*, 44: 91-95.
- SOMMEIJER, M.J., HOUTEKAMER, J.L. & BOS, W. 1984b. Cell construction and egg laying in *Trigona nigra paupera*, with a note on the adaptive significance of the typical oviposition behavior of stingless bees. *Insectes Sociaux*, 31(2): 199-217. <http://doi.10.1007/BF02232715>.
- SOMMEIJER, M.J., CHINH, T.X. & MEEUWSEN, F.J.A.J. 1999. Behavioural data on the production of males by workers in the stingless bee *Melipona favosa* (Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux*, 46(1): 92-93. <http://doi.10.1007/s000400050118>.
- TÓTH, E.; QUELLER, D.C.; DOLLIN & STRASSMANN, J.E. 2004. Conflict over male parentage in stingless bees. *Insectes sociaux*, 51: 1-11. <http://doi.10.1007/s000400030707-z>.
- TÓTH, E.; STRASSMANN, J.E.; NOGUEIRA-NETO, P.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & QUELLER, D.C. 2002. Male production in stingless bees: variable outcomes of queen-worker conflict. *Molecular Ecology*, 11: 2661-2667. <http://doi.10.1046/j.1365-294X.2002.01625.x>.
- VELTHUIS, H.H.W., ALVES, D.A., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & DUCHATEAU, M.J. 2002. Worker bees and the fate of their eggs. *Proceedings Experimental and Applied Entomology Nev Amsterdam*, 13: 97-102.
- VELTHUIS, H.H.W., KOEDAM, D. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2005. The males of *Melipona* and other stingless bees, and their mothers. *Apidologie*, 36(2): 169-185. <http://doi.10.1051/apido:2005014>.
- VELTHUIS, H.H.W., ROELING, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2001. Repartition of reproduction among queens in the polygynous stingless bee *Melipona bicolor*. *Proceedings Experimental and Applied Entomology Nev Amsterdam*, 12: 45-49. Acessado em 07/09/2009 <http://eco.ib.usp.br/beelab/Velthuis2001.pdf>.
- WENSELEERS, T., HART, A.G., RATNIEKS, F.L.W. & QUEZADA-EUÁN, J.J.G. 2004. Queen execution and caste conflict in the stingless bee *Melipona beecheii*. *Ethology*, 110(9): 725-736. <http://10.1111/j.1439-0310.2004.01008.x>.