Patrícia Nunes Silva

**A organização e a ritmicidade no
forrageamento e na enxameação de *Plebeia
remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera,
Apidae, Meliponini).**

São Paulo
2007

Patrícia Nunes Silva

**A organização e a ritmicidade no
forrageamento e na enxameação de *Plebeia
remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera,
Apidae, Meliponini).**

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, para
a obtenção de Título de Mestre
em Ciências, na Área de Ecologia.

Orientador(a): Profa. Dra. Vera
Lucia Imperatriz Fonseca.

São Paulo
2007

Nunes-Silva, Patrícia

**A organização e a ritmicidade no
forrageamento e na enxameação de *Plebeia
remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera,
Apidae, Meliponini).**

Número de páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto
de Biociências da Universidade de São
Paulo. Departamento de Ecologia.

☐ *Plebeia remota* ☐ forrageamento
☐ ritmicidade I. Universidade de São
Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Orientador(a)

**Dedico esse trabalho a meus pais Francisco
e Márcia e a meu irmão Bruno,
por sempre estarem comigo
me apoiando e me amando.**

*Ticking away the moments that make up a dull day
You fritter and waste the hours in an offhand way
Kicking around on a piece of ground in your home town
Waiting for someone or something to show you the way*

*Tired of lying in the sunshine staying home to watch the rain
You are young and life is long and there is time to kill today
And then one day you find ten years have got behind you
No one told you when to run, you missed the starting gun*

*And you run and you run to catch up with the sun, but it's sinking
And racing around to come up behind you again
The sun is the same in the relative way, but you're older
Shorter of breath and one day closer to death*

*Every year is getting shorter, never seem to find the time
Plans that either come to naught or half a page of scribbled lines
Hanging on in quiet desperation is the English way
The time is gone the song is over, thought I'd something more to say.*

(Time, Pink Floyd)

Agradecimentos

À Profa. Dra. Vera Lúcia Imperatriz-Fonseca, principalmente pela orientação durante a realização desse trabalho, mas também pela amizade e pelos conselhos, além de ser sempre uma pessoa inspiradora pela sua vida acadêmica.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro (processo: 305074/005-0).

Aos professores que se dispuseram a participar da comissão julgadora dessa dissertação.

Aos funcionários e professores do Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Ao Dr. Sergio Dias Hilário, não somente pela imensa ajuda durante a realização das observações e das filmagens e análise dos dados, mas também por toda a amizade dedicada.

À Denise Araujo Alves, pelo enorme auxílio na obtenção dos dados e pela grande amizade que construímos. Obrigada por ter me recebido de braços abertos.

Aos demais colegas de dia-a-dia no laboratório, que sempre ajudavam de uma forma ou de outra e também me ofereceram uma ótima amizade.

Aos colegas da pós-graduação, Flávia Mazzini, Marcos Bissaro, entre outros, pela amizade e companhia nas disciplinas e nos momentos de lazer.

Aos novos colegas de laboratório de Ribeirão Preto, principalmente Gisele e Cristiano, pela amizade e apoio na fase final do mestrado.

À minha família, meu pai Francisco, minha mãe Márcia e meu irmão Bruno, pelo apoio, amor, carinho, amizade e compreensão. Pelo menos dessa vez eu estava bem pertinho. Vocês constituem meus bens mais preciosos. Um dos meus estímulos é ser motivo de orgulho para vocês, que tanto acreditam na minha capacidade.

Ao meu avô Azor Nunes, que me apoiou e me incentivou durante toda a minha vida, seja nas coisas mais simples como “comer direito” quanto nas mais complicadas como ir atrás dos meus objetivos, mas ambas muito importantes. Muito obrigada por todo o seu carinho.

Ao meu tio Pedro e minha tia e madrinha Heloisa e primos Tatiana, Rodrigo e Vitor, pelo amor, apoio e incentivo não só durante a realização do mestrado, mas durante toda a minha vida.

Às minhas grandes amigas, Mariana T. Rodrigues, Angélica C. M. Cucolo e Gisele Guimarães, que mesmo estando longe, sempre estão comigo, pelo apoio, carinho e conselhos e por me ouvirem sempre que preciso.

À Tiago Maurício Franco, pelas dicas e correções de textos e artigos. E pelo mais importante de tudo, pela amizade, a preocupação, o carinho, o

amor, o apoio, a compreensão, o incentivo e a grande paciência. Por todos os momentos que passamos juntos.

Aos meus amigos de longa data, Graziane e Gabriel, que sempre estão lá pra me ouvir quando preciso e sempre me apoiaram em minhas decisões e na minha escolha profissional.

Às minhas amigas Renata, Juliana, Patrícia, Julianne, Charlene, Silmara e Meire que me receberam em suas vidas com o maior carinho, amor e doçura do mundo. Com certeza quando eu lembrar do meu mestrado, vou me lembrar de vocês, pelo apoio, amizade, amor, carinho, companhia, baladas, churrascos, fotos, momentos de loucura e muitas outras coisas que não caberiam aqui. Poderia fazer um agradecimento para cada uma, com suas particularidades, cada uma de vocês dá um toque especial na minha vida.

Às minhas amigas de São Paulo, Roberta, Talitha, Elis, Mariana e Marília, pela amizade, diversão, companheirismo e divisão das dificuldades da cidade grande.

A todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para a realização dessa dissertação.

Índice

Capítulo 1. Introdução geral.	1
Capítulo 2. Padrões de forrageamento em <i>Plebeia remota</i> durante os períodos de diapausa reprodutiva e de postura da rainha.	10
Capítulo 3. Divisão de trabalho e divisão de tarefas no forrageamento de <i>Plebeia remota</i> (Holmberg, 1901) e a influência da ritmicidade nesses processos.	49
Capítulo 4. O processo de enxameação e o estabelecimento do novo ninho de <i>Plebeia remota</i> (Holmberg, 1901).	69
Capítulo 5. Discussão geral.	83

Capítulo 1

Introdução geral

Capítulo 1: Introdução Geral

Abstract

The meliponine are bees that occur in the tropical and subtropical regions of the Earth. In this moment that the global changes attract so much scientific interest, we consider opportune the detailed study of the social organization of *Plebeia remota*, a bee species that present reproductive diapause in autumn and winter. Although other researches had been made in this species, indicating mainly the effects of abiotic factors on the flight activity, the division of labor among the workers during the foraging had not been studied either in the diapause period or in the queen oviposition period. The absence of brood cells construction during some months in the colony, and the restart of this activity in august, imply profound physiologic alterations in a group of workers and in the queen, increasing the complexity of the division of labor and social organization. We analyzed the workers activities individually in the two periods and considered the individual behavior in the construction of the collective on the foraging activities. One of the approaches was the rhythm of the foragers in these two periods. We also studied the effect of temperature and relative humidity on the foraging pattern. Furthermore, another process of great importance to the reproduction of the colonies was studied, the swarming. Either the biology of the swarms as the rhythm of the construction of brood cells and of the POP in the beginning of the establishment of the colonies was studied. We also discussed the factors that may have been involved in the initial growth of the colonies and their establishment. The foraging and the swarming are processes very important to the growth and the reproduction of the colonies, and their comprehension is important to the development of management techniques and measurements to the promotion of conservation of bees.

Resumo

Os meliponíneos são abelhas que ocorrem nas regiões tropicais e subtropicais da Terra. Neste momento em que as mudanças globais atraem tanto interesse científico, consideramos oportuno o estudo detalhado da organização social de *Plebeia remota*, espécie de abelha que apresenta diapausa reprodutiva no outono e inverno. Embora outras pesquisas tenham sido realizadas nesta espécie, indicando principalmente os efeitos dos fatores abióticos sobre a atividade de vôo, a divisão de trabalho entre as operárias durante o forrageamento não tinha sido estudada, tanto no período de diapausa quanto no período em que ocorre oviposição pela rainha. A ausência da construção de células de cria durante alguns meses na colônia, e o reinício desta atividade em agosto, implicam em profundas alterações fisiológicas em um grupo de operárias e na rainha, aumentando a complexidade da divisão de trabalho e da organização social. Analisamos as atividades de operárias individualmente nos dois períodos, e tratamos do comportamento individual na construção do coletivo nas atividades de forrageamento. Uma das abordagens foi a ritmicidade das forrageiras nesses dois períodos. Também estudamos o efeito da temperatura e da umidade relativa no padrão de forrageamento. Além disso, outro processo de grande importância para a reprodução das colônias foi estudado, a enxameação. Tanto a biologia dos enxames quanto a ritmicidade da construção de células e do POP no início do estabelecimento das colônias recém-enxameadas foram estudadas. Também discutimos os fatores que podem estar envolvidos no crescimento inicial das colônias e seu estabelecimento. O forrageamento e a enxameação são processos muito importantes para o crescimento e reprodução das colônias, e a compreensão deles são importantes para o desenvolvimento de técnicas de manejo e de medidas para a promoção da conservação das abelhas.

Introdução

O ciclo de vida das colônias é constituído por três estágios: a fundação, o crescimento (estágio ergonômico) e a reprodução. Uma grande variação dessas fases é encontrada entre as diversas espécies de insetos sociais. Há dois tipos fundamentais de fundação, a fundação independente e a enxameação. Na fundação independente, os indivíduos reprodutivos fundam os ninhos sozinhos. Já na enxameação, os indivíduos reprodutivos são acompanhados por operários. Durante a fundação da colônia, o ninho é construído e a produção de novos indivíduos é iniciada. Após esse estágio inicial, ocorre o estágio de crescimento, no qual ocorre um crescimento exponencial da colônia, podendo variar, por exemplo, com a disponibilidade de alimento. Mais tarde nesse estágio, conforme a densidade de forrageiras aumenta, a energia disponível para cada operária cai e o crescimento populacional desacelera. Em um determinado ponto (que pode variar de meses a anos), a colônia começa a produzir indivíduos reprodutivos e a reprodução da colônia se torna possível. Esse é o estágio reprodutivo, no qual os reprodutivos saem de suas colônias e fundam novas, recomeçando o ciclo (OSTER & WILSON, 1978).

Uma das atividades ligada ao crescimento da colônia, e, portanto, à reprodução da mesma, é o forrageamento (BOGGS, 1990; BIESMEIJER, 1997), o qual consiste na coleta de alimento (pólen e néctar) e outros materiais, como barro e resina.

1.1. Forrageamento, diapausa e ritmicidade.

Plebeia remota (Holmberg, 1903) ocorre em Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (WITTMANN and HOFFMANN, 1990; SILVEIRA *et al.*, 2002; MOUGA, 2004). Entre essas populações, as populações de Cunha (São Paulo) e de Prudentópolis (Paraná) foram as mais estudadas, e diferem na duração da diapausa reprodutiva e na arquitetura do ninho durante a mesma (RIBEIRO *et al.*, 2003), na composição da secreção da glândula de Dufour de operárias e rainhas (PATRÍCIO & IMPERATRIZ-FONSECA, 2004) e na morfologia do escutelo da rainha (PATRÍCIO & IMPERATRIZ-FONSECA não publicado), na atividade de vôo das forrageiras, no controle da temperatura do ninho (HILÁRIO, 2005) e também em polimorfismos de DNA mitocondrial e microsatélites (ARIAS *et al.*, 2003). Recentemente, a análise morfométrica de asas de operárias de colônias originadas de Cunha e Prudentópolis confirmou que elas constituem dois grupos distintos (FRANCOY *et al.*, 2006; NUNES-SILVA *et al.*, 2006; OLIVEIRA-SILVA, 2006). A produção de rainhas, machos e operárias foi avaliada durante um ano por VAN BENTHEM *et al.* (1995) em abelhas de Prudentópolis e por ALVES *et al.* (2004) nas duas populações. Entretanto, é a parada de construção de células de cria no outono e inverno, chamada de diapausa reprodutiva, que tem sido o ponto marcante do ciclo anual desta espécie (VAN BENTHEM, 1995; RIBEIRO *et al.*, 2003).

Esse fenômeno de parada de construção de células de cria como resposta a flutuações ambientais e ao fotoperíodo é conhecido também em outros meliponíneos (mencionado para várias espécies de *Plebeia*, como *P. droryana* (TERADA *et al.*, 1975), *P. juliani* (JULIANI, 1967), *P. wittmanni* (WITTMANN, 1989)). Ele tem diversas implicações na organização social da colônia. Durante esse período, há modificação até no comportamento de defesa do ninho (PÉRICO, 1997). KLEINERT-GIOVANNINI (1982) conclui que é possível que a diapausa possa influenciar muito a atividade de forrageamento das colônias de *P. emerina*. Durante a diapausa dessa espécie, houve uma diminuição no período de maior atividade de vôo. Já em *P. saiqui*, tanto o pico das atividades de vôo quanto a amplitude diária de vôo variaram entre esses dois períodos (PICK & BLOCHTEIN, 2002). Entretanto, as mudanças que ocorrem no forrageamento durante o período de diapausa ainda foram pouco estudadas.

O forrageamento é uma das características consideradas mais notáveis dos insetos sociais, as quais são consequências do esforço coletivo de inúmeros indivíduos (ROBINSON & PAGE, 1989). O enorme sucesso desses insetos geralmente é atribuído à divisão de trabalho,

visto que a divisão de trabalho entre as operárias é fundamental para a manutenção e o desenvolvimento da colônia. A coordenação facilmente observável entre os membros da força de trabalho da colônia é um dos fenômenos mais fascinantes do reino animal (CALDERONE, 1998). Essa divisão de trabalho entre as operárias das abelhas sociais é temporal e dinâmica e varia com a idade, necessidades da colônia e condições ambientais; envolve não apenas o comportamento, mas também a fisiologia dos indivíduos (MICHENER, 1974; revisto por CALDERONE, 1998). Além disso, muita da variabilidade observada no comportamento das operárias (pelo menos em *Apis mellifera*) é consequência da variabilidade genética (ROBINSON & PAGE, 1989). Nas abelhas sem ferrão, a influência dos genes no comportamento é praticamente desconhecida (BIESMEIJER & SLAA, 2004).

Nas colônias de insetos sociais, há dois níveis de organização interdependentes, o nível individual e o colonial. O comportamento individual é regulado pelas necessidades da colônia, mas em troca, o comportamento individual também influencia o estado colonial (FEWELL & WINSTON, 1992). Da mesma forma, o padrão colonial de forrageamento é reflexo da atividade individual, pois o comportamento individual das forrageiras molda o padrão geral da atividade da colônia (DE BRUIJN & SOMMEIJER, 1997). Dessa maneira, esclarecimentos sobre os mecanismos e sobre a evolução do comportamento colonial podem surgir através da identificação dos fatores que determinam as atividades de operárias individuais (ROBINSON & PAGE, 1989).

A divisão de trabalho entre as operárias de *P. remota* foi estudada por VAN BENTHEM (1995), sem considerar, entretanto, o comportamento isolado de cada operária, e o contexto colonial definido por elas. Além disso, os efeitos dos fatores abióticos sobre a atividade de vôo tanto na diapausa quanto no período de postura da rainha foi estudado (HILÁRIO, 2005), porém, ainda não foram avaliados se os padrões de forrageamento em relação ao tipo de material coletado variam entre esses dois períodos e a atividade de vôo individual de cada operária também ainda não foi estudada.

Poucos estudos analisam o comportamento individual das forrageiras de abelhas sem ferrão. SOMMEIJER *et al.* (1983) observaram que mais de 70% das forrageiras de *Melipona favosa* coletaram apenas um tipo de recurso alimentar (pólen ou néctar) em um período de dias. Já BIESMEIJER & TÓTH (1998), estudando *Melipona beecheii*, constataram que 50% das forrageiras se especializaram na coleta de somente um tipo de recurso; padrão também encontrado em *Apis mellifera* (RIBBANDS, 1952) e em *Trigona* (INOUE *et al.*, 1985).

Outro aspecto que envolve o comportamento individual quanto colonial é a ritmicidade. Em *Apis mellifera*, a atividade das operárias na colônia não é sincronizada, pois não foi encontrada ritmicidade em todos os comportamentos relacionados a uma tarefa, eles foram realizados a qualquer hora dia e noite. Dessa maneira, a ausência de ritmo no nível colonial é derivada da arritmicidade das operárias individuais, que trabalham em tempos aleatórios. Apesar dessa ausência de ritmicidade, há uma ontogenia para a ritmicidade comportamental na colônia de *A. mellifera*, entretanto, ainda não foi definitivamente estabelecido que esse ritmo, adquirido gradualmente enquanto a operária envelhece, é circadiano (MOORE *et al.*, 1998). Já as abelhas adultas de *A. mellifera* possuem ritmos circadianos de atividade comportamental, especialmente em relação ao forrageamento (ver MOORE *et al.*, 1998). Os ritmos circadianos nessa espécie são um importante componente do processo de desenvolvimento do comportamento social que sustenta a divisão de trabalho das colônias (BLOCH & ROBINSON, 2001).

No entanto, MOORE (2001) afirma que estamos apenas começando a entender como os ritmos comportamentais das operárias individuais estão integrados na divisão de trabalho da colônia. Dentro desse contexto, o forrageamento é o comportamento mais estudado, principalmente em *A. mellifera*. Ainda se sabe muito pouco sobre os ritmos em abelhas sem ferrão (FOURCASSIÉ *et al.*, 1999). Alguns estudos foram realizados com *Scaptotrigona aff. depilis* e ritmos circadianos foram encontrados na respiração de forrageiras e operárias que participam do POP (GIANNINI, 1998) e na atividade das forrageiras (BELLUSCI, 1998; BELLUSCI & MARQUES, 2001). Em *Melipona bicolor* existem ritmos diários na atividade de vôo, de coleta

de pólen e de outros materiais e na eliminação de detritos. Esse ritmo diário varia com o tamanho da colônia (HILÁRIO *et al.*, 2003). Nada se sabe sobre a ritmicidade das forrageiras de *P. remota*, entretanto, essa ritmicidade, se existente, pode ser um importante componente para a divisão de trabalho, como em *A. mellifera* (BLOCH & ROBINSON, 2001).

1.2. Enxameação e ritmicidade

As rainhas das abelhas de *Apis* e das abelhas sem ferrão são incapazes de fundar novas colônias independentemente, pois são incapazes de forragear, e os indivíduos não conseguem sobreviver sozinhos; conseqüentemente, as colônias se multiplicam por enxameação, isto é, a rainha e um número de operárias partem da colônia-mãe para fundar uma nova. No entanto, o comportamento enxameatório das abelhas sem ferrão é muito diferente daquele observado em *Apis*. Nesse grupo, a enxameação é abrupta e completa, sendo que o enxame é acompanhado pela rainha velha. Já nas abelhas sem ferrão, a enxameação é um processo longo que pode durar de dias a meses, mesmo que a rainha virgem já tenha migrado para a colônia-filha. Durante esse período, há transporte de materiais de construção e de alimento da colônia-mãe para a colônia-filha. Ao contrário, os enxames de *Apis* nunca retornam para a colônia-mãe. Além disso, nas abelhas sem ferrão, são as rainhas virgens que deixam a colônia-mãe, não a rainha mãe, como em *Apis* (NOGUEIRA-NETO, 1954; MICHENER, 1974; SAKAGAMI, 1982; NOGUEIRA-NETO, 1997).

A seqüência do processo de enxameação foi primeiramente descrita por NOGUEIRA-NETO (1954), baseada em suas observações de enxames de várias espécies. Poucos trabalhos estudaram o comportamento enxameatório das abelhas sem ferrão (DA SILVA *et al.*, 1972; TERADA, 1972; WILLE & OROZCO, 1975; INOUE *et al.*, 1984; NOGUEIRA-FERREIRA & SOARES, 1998; VAN VEEN & SOMMEIJER, 2000). O processo geral de enxameação consiste nos seguintes passos: uma abelha escoteira encontra um lugar adequado para a construção do novo ninho; as operárias da colônia-mãe trazem cerume e constroem um tubo de entrada; elas também retiram qualquer lixo que exista no local de nidificação e cobrem as paredes com batume; potes de alimento são construídos e em seguida a rainha virgem chega com o enxame; a rainha realiza o vôo nupcial e ao retornar, nunca mais deixará o ninho; as operárias constroem células de cria e a rainha inicia a oviposição; enquanto isso, as forrageiras tornam a colônia-filha cada vez mais independente da colônia-mãe (ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA, 1990).

Há poucas informações sobre a condição da colônia-mãe antes da enxameação, o investimento (operárias e recursos) na colônia-filha e a influência dos fatores ambientais nesse processo (INOUE *et al.*, 1984; ROUBIK, 1989; ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA, 1990). INOUE *et al.* (1984) avaliaram quantitativamente o processo enxameatório de *Trigona* (*Tetragonula*) *laeviceps*. Nessa espécie, 50% das operárias que enxamearam retornaram à colônia-mãe no dia seguinte, provavelmente este comportamento ajuda a ajustar o número de operárias na colônia-filha. Além disso, cerca de 30% das operárias da colônia-mãe se deslocaram para a colônia-filha e o transporte de recursos foi pequeno, quando comparado às reservas existentes na colônia-mãe e dependeu do estado da cavidade. Ademais, ocorreu por apenas o período de uma semana após a chegada da rainha virgem. Durante esse período, as operárias da colônia-filha já forrageavam ativamente por recursos.

Em *Tetragonisca angustula*, a quantidade de recursos transportada para a colônia-filha também foi pequena quando comparada às reservas da colônia-mãe e as operárias da colônia-filha também forrageavam ativamente. O maior investimento foi em operárias e cerume, visto que pouco pólen e mel foram transferidos da colônia-mãe para a colônia-filha. Após o acasalamento da rainha virgem, o desenvolvimento da colônia-filha foi rápido. A postura foi iniciada em até uma semana após o acasalamento e nesse período, já foram encontrados potes de alimento (mel e pólen) (VAN VEEN & SOMMEIJER, 2000).

O processo de escolha do local de nidificação ainda não está esclarecido. As abelhas escoteiras devem ser atraídas pelo odor do cerume ou por outro estímulo existente nos locais

previamente utilizados e os recursos já presentes podem significar uma economia em trabalho e materiais (NOGUEIRA-NETO, 1954). Dois dos quatro enxames de *T. angustula* observados por VAN VEEN & SOMMEIJER (2000) ocuparam caixas que eram anteriormente ocupadas por colônias da mesma espécie. É importante notar que, embora cada espécie deva escolher o local para nidificação de acordo com características específicas, há várias observações sobre sucessivas ocupações do mesmo ninho, tanto homo como heteroespecíficas (MICHENER, 1946; SCHWARZ, 1948; KERR, 1951; NOGUEIRA-NETO, 1954; SAKAGAMI & LAROCA, 1963).

A ritmicidade da colônia-filha no início de seu desenvolvimento nunca foi estudada, inclusive em relação ao POP (processo de aprovisionamento e oviposição – “provisioning and oviposition process”). O POP de *Plebeia remota* é caracterizado por uma construção sincrônica das células, todas são aprovisionadas simultaneamente e ovipositadas em rápida sucessão (SAKAGAMI & ZUCCHI, 1974; ZUCCHI *et al.*, 1999). Cada ciclo de construção e oviposição dura de quatro a seis horas e meia, sendo que a construção de novas células requer 85% do tempo necessário para completar o ciclo; dessa maneira, ocorrem de quatro a seis ciclos por dia (VAN BENTHEM *et al.*, 1995). Dessa maneira, é interessante verificar se uma colônia no seu início de desenvolvimento já possui certa regularidade em suas oviposições ou se essa regularidade só ocorre mais tarde com o desenvolvimento da colônia.

Considerando a importância do forrageamento e da enxameação no ciclo de vida das colônias de abelhas, tratamos diferentes aspectos dessas duas atividades nos próximos capítulos. No capítulo 2, verificamos os padrões diários de forrageamento das colônias de *P. remota* durante os períodos de diapausa e de postura da rainha, além da influência dos fatores climáticos (temperatura e umidade relativa) nesse padrão de coleta dos diferentes recursos (néctar, pólen e resina) e de retirada de detritos da colônia. No capítulo 3, estudamos a organização do forrageamento em *P. remota* durante a diapausa e no período em que há postura da rainha, analisando a especialização das forrageiras em determinado recurso e a ritmicidade das forrageiras nesses dois períodos. No capítulo 4, analisamos o estabelecimento de enxames de *P. remota*, abordando a biologia dos enxames, o crescimento do ninho durante o primeiro mês de vida e a ritmicidade durante a construção de células de cria e oviposição nesse período, assim como a comparação desse item dois anos após a enxameação.

Em geral, esse estudo baseou-se na observação direta das abelhas durante o forrageamento e a enxameação. No caso dos enxames, utilizamos também filmagens. Para a análise do forrageamento foram estudadas duas colônias de *P. remota* provenientes de Cunha e 400 abelhas em cada colônia foram marcadas com o código de cores de Sakagami para reconhecimento individual. Já para a análise da enxameação foram observados e filmados três enxames em 2004 e dois em 2005. Os três enxames sobreviventes foram novamente filmados cerca de dois anos depois para comparação da ritmicidade do POP. Nos próximos capítulos serão providos maiores detalhes dos materiais e métodos de cada análise.

Referências Bibliográficas

- ALVES, D.A., RIBEIRO, M.F. SANTOS-FILHO, P.S. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2004. Production of gynes and males in *Plebeia remota* Holmberg, 1903 (Apidae, Meliponini). *Proceedings of the 8th IBRA International Conference on Tropical Bees and VI Encontro sobre Abelhas*. p.753.
- ARIAS, M.C., FRANCISCO, F.O. & SILVESTRE, D. 2003. O DNA mitocondrial em estudos populacionais e evolutivos de meliponíneos. In: G. A. R. Melo & I. Alves dos Santos (eds.), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESCO, Criciúma. p.305-309.
- BELLUSCI, S. 1998. **Caracterização do ritmo de atividade/repouso em livre-curso de *Scaptotrigona aff depilis* (Moure, 1942) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae)**. Dissertação, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil. 65 p.
- BELLUSCI, S. & MARQUES, M.D. 2001. Circadian activity rhythm of the foragers of a eusocial bee (*Scaptotrigona aff depilis*, Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) outside the nest. **Biological Rhythm Research** v.32, n.2, p.117-124.
- BENTHEM VAN, F. D. J.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; VELTHUIS H. H. W. 1995. Biology of the stingless bee *Plebeia remota* (Holmberg): observations and evolutionary implications. **Insectes Sociaux** v.42, p.71-87.
- BRUIJN DE, L.L.M. & SOMMEIJER, M.J. 1997. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. **Insectes Sociaux** v.44, p.35-47.
- BIESMEIJER, J.C. 1997. **The organisation of foraging in stingless bees of the genus *Melipona*: an individual-oriented approach**. Tese, Universidade de Utrecht, Utrecht, Holanda. 263p.
- BIESMEIJER, J.C. & SLAA, E.J. 2004. Information flow and organization of stingless bee foraging. **Apidologie** v.35, p.143-157.
- BIESMEIJER, J.C. & TÓTH, E. 1998. Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Insectes Sociaux** v.45, p.427-443.
- BOGGS, C.L. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. **Functional Ecology** v.6, n.5, p.508-518.
- BLOCH, G. & ROBINSON, G.E. 2001. Reversal of honeybee behavioural rhythms. **Nature** v.410, n.26, p.1048.
- CALDERONE, N. W. 1998. Proximate mechanisms of age polyethism in the honey bee, *Apis mellifera* L. **Apidologie** v.29, p.127-158.
- ENGELS, W. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1990. Caste development, reproductive strategies, and control of fertility in honey bees and stingless bees. In: W. Engels (ed.), *Social Insects. An evolutionary approach to castes and reproduction*. Springer-Verlag, Berlin. p. 67-230.
- FEWELL, J.H. & WINSTON, M.L. 1992. Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera* L. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.30, p.387-393.
- FOURCASSIÉ, V.J.L., SCHATZ, B. & BEUGNON, G. 1999. Temporal information in social insects. In: C. Detrain; J.L. Deneubourg & J.M. Pasteels (eds.), *Information processing in social insects*. Birkhäuser Verlag, Basel, p.261-275.
- FRANCISCO, F.O. 2002. **Diversidade genética de populações da abelha sem ferrão *Plebeia remota*: análise do DNA mitocondrial e microsatélites**. Dissertação, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 140 p.

- FRANCISCO, F.O., SILVESTRE, D. & ARIAS, M.C. 2002. Mitochondrial DNA characterization of five species of *Plebeia* (Apidae, Meliponini): RPD and restriction maps. **Apidologie**, v.22, p.323-332.
- FRANCOY, T.M., NUNES-SILVA, P.N., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & WITTMANN, D. 2006. Patterns of wing venation corroborates populational differences in *Plebeia remota*. In: *Association of Institutes for Bee Research, Report of the 53rd seminar in Hohenheim*. p.613. **Apidologie** v.37, p.588-648.
- GIANNINI, K.M. 1998. **Interpretação do Processo de Aproveitamento e Oviposição de *Scaptotrigona aff depilis* (Moure, 1942) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) segundo um enfoque cronobiológico**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 60 p.
- HILÁRIO, S.D, GIMENES, M. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2003. The influence of colony size in diel rhythms of flight activity of *Melipona bicolor* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). In: G. A. R. Melo & I. Alves dos Santos (eds.), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma. p.191-197.
- HILÁRIO, S.D. 2005. **Atividade de vôo e termorregulação de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 124 p.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., KLEINERT-GIOVANNINI, A & PIRES, J.M. 1985. Climatic variations on the flight activity of *Plebeia remota* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Entomologia** v. 29, n. 3/4, p. 427-434.
- INOUE, T., SAKAGAMI, S., SALMAH, S. & YAMANE, S. 1984. The process of colony multiplication in the Sumatran stingless bee *Trigona (Tetragonula) laeviceps*. **Biotropica** v.16, p.100-111.
- INOUE, T., SALMAH, S., ABBAS, I. & YUSUF, E. 1985. Foraging behavior of individual workers and foraging dynamics of colonies of three Sumatran stingless bees. **Researches on Population Ecology** v.27, p.373-392.
- JULIANI, L. A. 1967. Descrição do ninho e alguns dados biológicos sobre a abelha *Plebeia Juliani* Moure, 1962 (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Entomologia** v.12, p.31-58.
- KERR, W.E. 1951. Bases para o estudo da genética de populações dos Hymenoptera em geral e dos Apinae sociais em particular. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"** v.8, p.221-354.
- KLEINERT-GIOVANNINI, A. 1982. The influence of climatic factors on flight activity of *Plebeia emerina* Friese (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) in winter. **Revista Brasileira de Entomologia** v.26, n.1, p.1-13.
- MOUGA, S.M.D.S (2004) **As comunidades de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em Mata Atlântica na região nordeste do Estado de Santa Catarina, Brasil**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 253 p.
- MICHENER, C.D. 1946. Notes on the habits of some Panamanian stingless bees (Hymenoptera, Apidae). **Journal of the New York Entomological Society** v.54: 179-197.
- MICHENER, C.D. 1974. *The Social Behavior of the Bees: a comparative study*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 404 p.
- MOORE, D., ANGEL, J.E., CHEESEMAN, I.M., FAHRBACH, S.E. & ROBINSON, G.E. 1998. Timekeeping in the honey bee colony: integration of circadian rhythms and division of labor. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.43, p.147-160.

- NOGUEIRA-FERREIRA, F.H. & SOARES, A.E.E. 1998. Male aggregations and mating flight in *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Iheringia, sér. Zool., Porto Alegre**, v.84, p.141-144.
- NOGUEIRA-NETO, P. 1954. Notas bionômicas sobre Meliponíneos. III. Sobre a enxameagem. **Arquivos do Museu Nacional**, v.42, p.419-451.
- NOGUEIRA-NETO, P. 1997. *Vida e criação das abelhas indígenas sem ferrão*. Editora Nogueirapis, São Paulo. 442p.
- NUNES-SILVA, P., FRANCOY, T.M.; WITTMANN, D. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2006. Ausência de fluxo gênico entre populações de *Plebeia remota*. *Anais do VII Encontro sobre Abelhas*. p.722.
- OLIVEIRA-SILVA, R.A. 2006. A morfometria geométrica e a diferenciação de espécies do gênero *Plebeia* (Apidae, Meliponini). Monografia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil. 43p.
- OSTER, G. F. & WILSON, E. O. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton. 352p.
- PATRÍCIO, E.F.R.A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2004. S.E.M and GC-MS studies of *Plebeia remota* (Hymenoptera, Meliponini). *Proceedings of the 8th IBRA International Conference on Tropical Bees and IV Encontro sobre Abelhas*. p.739.
- PÉRICO, E. 1997. **Comunicação química em cinco espécies do gênero *Plebeia* com ênfase nos mecanismos de defesa contra a abelha cleptobiótica *Lestrimelitta limão* (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae)**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 220p.
- PICK, R. A. & BLOCHTEIN, B. 2002. Atividades de voo de *Plebeia saiqui* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) durante o período de postura da rainha e em diapausa. **Revista Brasileira de Zoologia** v.19, n.3, p.827-839.
- RIBBANDS, C.R. 1952. Division of labour in the honeybee community. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences** v.140, p.32-43.
- RIBEIRO, M. F., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. & SANTOS FILHO, P. S. 2003. A interrupção da construção de células de cria e postura em *Plebeia remota* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). In: G.A.R. Melo & I. Alves dos Santos (eds.), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma, p.177-188
- ROBINSON, G.E. & HUANG, ZHI-YONG. 1998. Colony integration in honey bees: genetic, endocrine and social control of division of labor. **Apidologie** v.29, p.159-170.
- ROBINSON, G. E.; PAGE JR., R. E. 1989. Genetic basis for division of labor in an insect society. In: M. D. Breed & R. E. Page Jr. (eds), *The Genetics of Social Evolution*. Westview Press, Boulder. p.61-80.
- ROUBIK, S.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York. 514p.
- SAKAGAMI, S.F. 1982. Stingless bees. In: H.R. Hermann (ed.), *Social insects Vol. III*. Academic Press Inc., New York. p.361-423.
- SAKAGAMI, S.F. & LAROCA, S. 1963. Additional observations on the habits of the cleptobiotic stingless bees, the genus *Lestrimelitta* Friese (Hymenoptera, Apoidea). **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology** v.15, n.2, p.319-339.
- SAKAGAMI, S.F. & ZUCCHI, R. 1974. Oviposition behavior of two dwarf stingless bees, *Hypotrigona (Leurotrigona) muelleri* and *H. (Trigonisca) duckei*, with notes on the temporal

- articulation of oviposition process in stingless bees. **Journal of the Faculty of Science Hokkaido University Series VI., Zoology** v.19, n.2, p.361-421.
- SCHWARZ, H.F. 1948. Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere. **Bulletin of the American Museum of Natural History** v.90, p.1-546.
- SILVA DA, D.L.N., ZUCCHI, R. & KERR, W.E. 1972. Biological and behavioural aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera: Apidae, Meliponinae). **Animal Behaviour** v.20, p.123-132.
- SILVEIRA, F.A., MELO, G.A.R. & ALMEIDA, E.A.B. 2002. *Abelhas Brasileiras: sistemática e identificação*. Fundação Araucária, Belo Horizonte. 253p.
- SOMMEIJER, M.J., ROOY DE, G.A., PUNT, W. & BRUJIN DE, L.L.M. 1983. A comparative study of foraging behaviour and pollen resources of various stingless bees (Hym., Meliponinae) and honey bees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies. **Apidologie** v.14, p.205-224.
- TERADA, Y. 1972. Enxameagem em *Frieseomelitta varia* Lep. (Hymenoptera, Apidae). In: C. da Cruz-Landim, N.I. Hebling, E. de Lello & C.S. Takahashi (eds), **Homenagem a Warwick E. Kerr**, p. 293-299.
- TERADA, Y., GARÓFALO, C. A. & SAKAGAMI, S. F. 1975. Age-survival curves for workers of two eusocial bees (*Apis mellifera* and *Plebeia droryana*) in a subtropical climate, with notes on worker polyethism in *P. droryana*. **Journal of Apicultural Research**, v.14, n.3/4, p.161-170.
- WILLE, A. & OROZCO, E. 1975. Observations on the founding of a new colony by *Trigona cupira* (Hymenoptera: Apidae) in Costa Rica. **Revista de Biologia Tropical** v.22, p.253-287.
- WITTMANN, D. 1989. Nest architecture, nest site preferences and distribution of *Plebeia wittmanni* (Moure and Camargo, 1989) in Rio Grande do Sul, Brazil (Apidae, Meliponinae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** v.24, n.1, p.17-23.
- WITTMANN, W. & HOFFMAN, M. 1990. Bess of Rio Grande de Sul, Southern Brazil. **Iheringia, Série Zoologia** 70: 17 - 43.
- VEEN VAN, J.W. & SOMMEIJER, M.J. 2000. Colony reproduction in *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponini). **Insectes Sociaux** v.47, p.70-75.
- ZUCCHI, R., SILVA-MATOS, E.V., NOGUEIRA-FERREIRA, F.H. & AZEVEDO, G.G. 1999. On the cell provisioning and oviposition process (POP) of the stingless bees - nomenclature reappraisal and evolutionary considerations (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Sociobiology** v.34, n.1, p.65-86.

Capítulo 2

Padrões de forrageamento em *Plebeia remota* durante os períodos de diapausa reprodutiva e de postura da rainha.

(Colônia 416, janeiro 2007: período de postura da rainha)

Capítulo 2: Padrões de forrageamento em *Plebeia remota* durante os períodos de diapausa reprodutiva e de postura da rainha.

Abstract

Foraging is one of the most important activities for bee colonies. This activity is connected to the growth of the colony and to its reproduction. In *Plebeia remota*, the foraging presented different patterns in reproductive diapause period and in queen oviposition period. Along the reproductive diapause, the most collected resource was nectar and the activity peak occurred between 11:00 and 13:00am. However, in the queen oviposition period, the most collected resource was pollen and the peak of activity occurred earlier, between 9:00 and 11:00am. The influence of temperature and relative humidity on the foraging is discussed.

Resumo

O forrageamento é uma das atividades mais importantes para as colônias de abelhas. Esta atividade está ligada ao crescimento da colônia e à sua reprodução. Em *Plebeia remota*, o forrageamento apresentou padrões diferentes nos períodos de diapausa reprodutiva e de postura da rainha. Durante a diapausa reprodutiva, o recurso mais coletado foi o néctar e o pico de atividade ocorreu entre 11:00 e 13:00h. Entretanto, no período de postura da rainha, o recurso mais coletado foi o pólen e o pico de atividade ocorreu mais cedo, entre 9:00 e 11:00h. A influência da temperatura e da umidade relativa no forrageamento é discutida.

Introdução

O conhecimento da variedade de recursos que as abelhas usam para construir e defender seus ninhos, manter seu metabolismo e reproduzir auxilia a compreensão da ecologia das abelhas. Essas atividades certamente influenciaram a evolução de seus caracteres morfológicos, fisiológicos e comportamentais (ROUBIK, 1989). Durante o forrageamento, as abelhas coletam uma grande variedade de recursos, principalmente produtos vegetais, como pólen, néctar, resina, látex, folhas, pêlos de plantas, fragrâncias, óleos, sementes, entre outros. Também coletam fezes de animais, barro, água e esporos de fungos, entre outros produtos não vegetais (SAKAGAMI, 1982; ROUBIK, 1989; ELTZ *et al.*, 2002). Entre esses recursos, pólen e néctar são usados como alimento, podendo ser utilizados para o crescimento das larvas, para a manutenção dos adultos, para a produção de secreções nutritivas pelas operárias para larvas e outros adultos, para a produção de ovos tróficos pelas operárias e para a produção de ovos reprodutivos pelas operárias e rainhas. Eles também podem ser armazenados e posteriormente utilizados para um desses propósitos (MICHENER, 1974). Dessa maneira, apesar de seus hábitos alimentares generalistas, as abelhas sem ferrão são dependentes da exploração de fontes florais ricas em pólen e néctar para manter a grande biomassa de suas colônias perenes e a alta troca de forrageiras ao longo do ano (RAMALHO, 2004).

Os outros materiais coletados pelas abelhas podem ser utilizados para várias funções. As resinas são utilizadas principalmente para a construção do ninho, como proteção, visto que possuem substâncias antifúngicas, anti-bacterianas e anti-virais, ou então como material de construção propriamente dito, sozinhas ou misturadas com cera ou barro. Também podem conter substâncias repelentes de outros insetos (MICHENER, 1974; ROUBIK, 1989). Todavia, a atividade de vôo das abelhas não ocorre somente para forragear, também ocorre para retirar o lixo, chamado de detrito, do interior da colônia, o qual é formado por fezes, restos de favo, abelhas mortas, exúvias larvais e pupais, entre outros (SAKAGAMI, 1982; ROUBIK, 1989; HILÁRIO *et al.*, 2001). Nos meliponíneos, existem áreas especiais no ninho onde as fezes são depositadas (NOGUEIRA-NETO, 1953).

O forrageamento varia sazonalmente ao longo do ano, principalmente em relação à quantidade de pólen coletada pelas colônias. Obviamente, a atividade de forrageamento é influenciada por fatores meteorológicos, como temperatura, intensidade de luz, vento, chuva e umidade relativa, os quais também podem influenciar a oferta de recursos pelas plantas. Além disso, essa atividade também é influenciada por fatores internos das colônias, como o tamanho da colônia e a quantidade de alimento estocado (MICHENER, 1974; KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; ROUBIK, 1989; HILÁRIO *et al.*, 2000). Dessa forma, apesar das grandes colônias de insetos sociais não possuírem um controle central, elas funcionam como unidades e ajustam com flexibilidade suas atividades em resposta ao ambiente (BIESMEIJER & SLAA, 2004).

Algumas espécies de meliponíneos já tiveram sua atividade de vôo e seu forrageamento estudados (IWAMA, 1977; OLIVEIRA, 1973a, 1973b; KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1985; KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986; HILÁRIO *et al.*, 2000; HILÁRIO *et al.*, 2001; HILÁRIO & IMPERATRIZ-FONSECA, 2002; NAGATMITSU & INOUE, 2002; PICK & BLOCHTEIN, 2002a; PIERROT & SCHLINDWEIN, 2003; CONTRERA *et al.*, 2004; BORGES & BLOCHTEIN, 2005; HILÁRIO, 2005; KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005; SOUZA *et al.*, 2006), em relação a vários aspectos, como a influência dos fatores climáticos e das condições internas das colônias, do tamanho e da fisiologia das abelhas e da disponibilidade de recursos florais, e também quanto ao padrão diário e sazonal dessa atividade. Entretanto, entre as espécies que possuem diapausa, o padrão de forrageamento e a atividade de vôo em relação aos períodos de diapausa e de postura da rainha foram estudados comparativamente somente em *P. saiqui*. Nesta espécie, durante a diapausa houve uma redução de quatro horas na amplitude diária de atividade de vôo e o pico dessa atividade passou a ocorrer entre 13:00 e 14:00h ao invés de entre 11:00 e 12:00h (PICK & BLOCHTEIN, 2002b).

A diapausa reprodutiva é caracterizada pela interrupção da construção das células de cria, pelas operárias, e da postura pela rainha durante o outono e inverno (VAN BENTHEM *et al.*, 1995; RIBEIRO *et al.*, 2003). Isso também ocorre em outros meliponíneos (mencionado para várias espécies de *Plebeia*, como *P. droryana* (TERADA *et al.*, 1975), *P. Juliani* (JULIANI, 1967), *P. wittmanni* (WITTMANN, 1989)). Nesse período, ocorrem mudanças na arquitetura do ninho e no comportamento das operárias e rainhas de *P. remota* (RIBEIRO *et al.*, 2003). Até o comportamento de defesa das abelhas é modificado durante a diapausa (PÉRICO, 1997). HILÁRIO (2005) analisou a influência dos fatores climáticos (temperatura, umidade relativa, pressão barométrica, radiação solar, precipitação e velocidade do vento) sobre a atividade de vôo dessa espécie ao longo de dois anos. O pesquisador constatou que, em geral, a atividade de vôo dessa espécie foi correlacionada positivamente com a radiação solar e a temperatura, mas negativamente com a precipitação pluviométrica e a umidade relativa. Além disso, a intensidade das correlações variou de acordo com a época do ano, sendo que os diferentes fatores climáticos tiveram distintos efeitos na atividade de vôo dependendo da estação do ano. Entretanto, nesses estudos, não foi analisado o padrão de forrageamento, ou seja, as diferenças na coleta dos diferentes recursos nos períodos de diapausa reprodutiva e de postura da rainha.

Dessa maneira, neste capítulo, estudamos comparativamente o padrão diário de forrageamento de néctar, pólen e resina e de retirada de detritos da colônia durante os períodos de diapausa reprodutiva e de postura da rainha, assim como a influência da temperatura e da umidade relativa nessas atividades.

Materiais e Métodos

Os experimentos foram realizados no Laboratório de Abelhas localizado no Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (23°33'S, 46°43'O). Duas colônias de *Plebeia remota*, provenientes de Cunha - SP (23°05'S, 44°55'O), foram utilizadas. Tais colméias estavam instaladas no interior do laboratório, em caixas de observação de cedro cobertas com placas de vidro para possibilitar a análise interna. O acesso ao exterior foi permitido pela presença de um tubo plástico que conecta o interior do ninho ao lado externo do laboratório.

O forrageamento de cada colônia foi observado durante 20 minutos por hora, 10 vezes por dia (entre 8:00 e 18:00h). Nessas observações foram monitorados: o número de abelhas entrando na colônia e o tipo de material coletado por essas abelhas (néctar, pólen ou resina); o número de abelhas saindo com lixo; e o número das operárias individualmente marcadas, seu horário de saída da colônia e de retorno e o tipo de material coletado por elas. Não foi possível distinguir entre abelhas entrando com néctar e abelhas sem carga ou com água. Desse modo, abelhas entrando sem pólen ou resina foram consideradas como retornando com néctar.

Essas observações foram realizadas por 30 dias distribuídos durante o período de 08/05/2006 a 06/07/2006 na diapausa reprodutiva (colônia 416: final de abril a final de julho; colônia 69: final de abril a início de agosto) e por 30 dias ao longo do período de 13/11/2006 a 24/01/2007 no período de postura da rainha. As observações ocorreram no mínimo três vezes por semana e no máximo cinco vezes. No total, cada colônia foi observada por 100 horas durante a diapausa e por 100 horas durante o período de postura da rainha, totalizando 200 horas de observação por colônia, ou seja, 400 horas de observação.

Utilizando os programas Microsoft Excel e Statistica 6.0, foram calculadas as médias de entradas com néctar, pólen e resina e a média de saídas com lixo por hora, assim como os desvios padrões e os números mínimos e máximos. O número de abelhas saindo com lixo foi subtraído do número de abelhas entrando com néctar, a fim de não superestimar esse último, visto que não foi possível distinguir entre abelhas com ou sem néctar. Para verificar se os dados obtidos apresentam distribuição normal foi aplicado o teste de Shapiro-Wilk nos dados de todos os horários de todos os dias em conjunto (dias 1 a 30, de 8:00 a 18:00h) referentes à entrada total, ao néctar, ao pólen, à resina e à retirada de lixo. Nenhum dos conjuntos de dados apresentou distribuição normal ($p=0,000$). Dessa maneira, visto que grande parte dos dados requeria testes não-paramétricos para análise, optou-se pelo teste de Mann-Whitney para a comparação entre dois grupos e pelo teste de Kruskal-Wallis para a comparação entre três grupos (ZAR, 1999).

A influência dos fatores climáticos foi analisada através do teste de correlação de Spearman. Os dados climáticos foram fornecidos pelo Laboratório de Climatologia e Biogeografia do Departamento de Geografia da FFLCH-USP, que possui uma estação meteorológica experimental. Os dados foram fornecidos na forma de médias de temperatura (°C) e umidade relativa (%) ocorridas no período de cinco minutos. Como realizamos observações de 20 minutos, nas análises foram utilizadas médias das médias de temperatura dos períodos de cinco minutos (no caso, quatro períodos).

Resultados

1. Padrão de forrageamento durante os períodos de diapausa e de postura da rainha.

Os padrões de forrageamento durante os períodos de diapausa reprodutiva e de postura da rainha foram diferentes (figura 1 e 2). Durante a diapausa reprodutiva (tabelas 1 e 2), ocorreu um aumento no número de forrageiras trazendo recursos (néctar, pólen ou resina) de 8:00 a 11:00h. Após 11:00h o número de forrageiras trazendo recursos permaneceu constante até 13:00h. Dessa maneira, ocorreu um pico na coleta de recursos entre 11:00 e 13:00h. Após esse período, houve uma diminuição gradativa na entrada de recursos até 18:00h. Esse padrão foi encontrado tanto na colônia 416 (figura 1) quanto na 69 (figura 2). Já durante o período de postura da rainha (tabelas 3 e 4), o pico de coleta de recursos foi antecipado, ocorrendo entre 9:00 e 11:00h. A partir de 11:00h, ocorreu uma queda gradativa na coleta de recursos até 18:00h, havendo um ligeiro aumento na entrada de forrageiras entre 16:00 e 17:00h. Ambas as colônias apresentaram esse padrão.

O número total de abelhas trazendo recursos durante a diapausa foi diferente do observado no período de postura da rainha (colônia 69: $Z=2,43$, $p=0,015$, $N_{\text{diapausa}}=296$ e $N_{\text{período de postura}}=286$; colônia 416: $Z=-5,54$, $p=0,000$, $N_{\text{diapausa}}=296$ e $N_{\text{período de postura}}=285$) (figuras 1c e 2c).

Tabela 1. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras entrando com recursos na colônia 416 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	5	0	73	17
9:00 - 10:00	30	29	0	156	45
10:00 - 11:00	30	78	0	252	63
11:00 - 12:00	30	108	0	257	66
12:00 - 13:00	30	111	1	245	66
13:00 - 14:00	30	98	0	203	59
14:00 - 15:00	30	77	0	196	54
15:00 - 16:00	29	64	0	141	41
16:00 - 17:00	29	59	0	149	42
17:00 - 18:00	29	26	0	134	37

Tabela 2. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras entrando com recursos na colônia 69 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	2	0	18	5
9:00 - 10:00	30	31	0	157	40
10:00 - 11:00	30	111	0	415	104
11:00 - 12:00	30	135	0	411	120
12:00 - 13:00	30	139	0	464	123
13:00 - 14:00	30	118	1	346	112
14:00 - 15:00	30	98	0	286	89
15:00 - 16:00	28	70	0	250	63
16:00 - 17:00	29	64	0	237	59
17:00 - 18:00	29	27	0	226	49

Tabela 3. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras entrando com recursos na colônia 416 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	98	10	287	65
9:00 - 10:00	30	122	29	263	60
10:00 - 11:00	29	118	31	189	48
11:00 - 12:00	29	99	27	176	41
12:00 - 13:00	29	83	5	137	32
13:00 - 14:00	30	79	11	226	44
14:00 - 15:00	28	66	8	102	27
15:00 - 16:00	25	64	13	146	32
16:00 - 17:00	28	67	2	173	42
17:00 - 18:00	27	54	6	143	38

Tabela 4. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras entrando com recursos na colônia 69 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	65	9	174	39
9:00 - 10:00	30	81	24	178	36
10:00 - 11:00	30	80	30	141	29
11:00 - 12:00	30	69	31	122	24
12:00 - 13:00	29	60	24	106	23
13:00 - 14:00	30	55	24	109	22
14:00 - 15:00	28	50	19	87	21
15:00 - 16:00	26	46	11	102	25
16:00 - 17:00	26	49	19	113	30
17:00 - 18:00	27	40	6	123	33

Figura 1. Padrão de forrageamento da colônia 416 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

Figura 2. Padrão de forrageamento da colônia 69 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

2. Padrão de forrageamento de néctar durante os períodos de diapausa e de postura da rainha.

O padrão de forrageamento por néctar apresentou um padrão similar ao padrão de forrageamento geral da colônia durante a diapausa reprodutiva, ou seja, ocorreu um aumento no número de forrageiras trazendo néctar entre o período de 8:00 a 11:00h, um pico de coleta de néctar entre 11:00 e 13:00h e uma diminuição gradativa na entrada de néctar entre 13:00 e 18:00h (figuras 3 e 4). Esse padrão foi encontrado tanto na colônia 416 (tabela 5) quanto na 69 (tabela 6). Entretanto, no período de postura da rainha, ocorreu um aumento na entrada de forrageiras com néctar somente entre o período entre 8:00 e 10:00h. Após 10:00h, o número de forrageiras entrando com néctar permaneceu constante ao longo até 18:00h, nas duas colônias (figuras 3 e 4; tabelas 7 e 8).

Embora o padrão de coleta de néctar tenha sido diferente nos dois períodos estudados, o número total de entradas com néctar não foi diferente entre os períodos de diapausa e de postura da rainha (colônia 69: $Z=-0,3$, $p=0,754$, $N_{\text{diapausa}}=296$ e $N_{\text{período de postura}}=286$; colônia 416: $Z=-1,0$, $p=0,332$, $N_{\text{diapausa}}=297$ e $N_{\text{período de postura}}=285$), ou seja, não houve diferença na quantidade de néctar coletado durante os períodos de diapausa e de postura da rainha.

Tabela 5. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 416 de *Plebeia remota* coletoras de néctar entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	4	0	68	15
9:00 - 10:00	30	26	0	144	42
10:00 - 11:00	30	72	0	231	58
11:00 - 12:00	30	101	0	235	62
12:00 - 13:00	30	102	1	227	62
13:00 - 14:00	30	90	0	190	55
14:00 - 15:00	30	70	0	177	52
15:00 - 16:00	29	59	0	131	38
16:00 - 17:00	29	53	0	141	39
17:00 - 18:00	29	24	0	120	34

Tabela 6. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 69 de *Plebeia remota* coletoras de néctar entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	2	0	14	4
9:00 - 10:00	30	28	0	149	38
10:00 - 11:00	30	105	0	412	103
11:00 - 12:00	30	128	0	396	117
12:00 - 13:00	30	132	0	455	121
13:00 - 14:00	30	113	1	334	109
14:00 - 15:00	30	93	0	277	86
15:00 - 16:00	28	65	0	236	61
16:00 - 17:00	29	61	0	232	58
17:00 - 18:00	29	26	0	221	48

Tabela 7. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 416 de *Plebeia remota* coletoras de néctar entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	37	3	137	29
9:00 - 10:00	30	57	8	133	31
10:00 - 11:00	29	64	10	147	31
11:00 - 12:00	29	57	11	122	24
12:00 - 13:00	29	54	2	96	22
13:00 - 14:00	30	57	6	178	37
14:00 - 15:00	28	53	4	91	25
15:00 - 16:00	25	54	9	133	31
16:00 - 17:00	28	58	2	165	41
17:00 - 18:00	27	48	5	136	37

Tabela 8. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 69 de *Plebeia remota* coletoras de néctar entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	33	4	121	29
9:00 - 10:00	30	44	10	137	30
10:00 - 11:00	30	50	12	96	23
11:00 - 12:00	30	46	11	105	22
12:00 - 13:00	29	44	11	100	22
13:00 - 14:00	30	46	16	88	20
14:00 - 15:00	28	44	13	78	20
15:00 - 16:00	26	41	10	93	24
16:00 - 17:00	26	45	13	110	28
17:00 - 18:00	27	37	5	116	32

Figura 3. Padrão de forrageamento de néctar da colônia 416 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

Figura 4. Padrão de forrageamento de néctar da colônia 69 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

3. Padrão de forrageamento de pólen durante os períodos de diapausa e de postura da rainha.

O padrão de coleta de pólen durante a diapausa reprodutiva caracterizou-se por um número muito baixo de entradas (tabelas 9 e 10). O número de forrageiras trazendo pólen para a colônia aumentou entre o período de 8:00 e 11:00h e um pico na coleta de pólen ocorreu entre 11:00 e 12:00h. Após 12:00h, houve uma queda gradativa na coleta desse recurso (figuras 5 e 6). Contudo, no período de postura da rainha, o padrão de coleta de pólen foi diferente do encontrado durante a diapausa reprodutiva. Nesse período, houve um pico de entrada de forrageiras com este recurso entre o período de 8:00 e 10:00h. A partir desse horário, a entrada desse recurso diminuiu gradativamente até 18:00h (figuras 5 e 6).

Além disso, o número de forrageiras entrando com pólen durante o período de postura da rainha foi diferente que o número observado durante a diapausa reprodutiva (colônia 69: $Z=-11,0$, $p=0,000$, $N_{\text{diapausa}}=296$ e $N_{\text{período de postura}}=286$; colônia 416: $Z=-16,8$, $p=0,000$, $N_{\text{diapausa}}=297$ e $N_{\text{período de postura}}=285$), sendo maior durante o período de postura da rainha (tabelas 11 e 12).

Tabela 9. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 416 de *Plebeia remota* coletoras de pólen entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão.
8:00 - 9:00	30	0	0	2	0
9:00 - 10:00	30	1	0	9	2
10:00 - 11:00	30	2	0	8	2
11:00 - 12:00	30	3	0	10	2
12:00 - 13:00	30	3	0	10	3
13:00 - 14:00	30	2	0	8	2
14:00 - 15:00	30	2	0	8	2
15:00 - 16:00	29	1	0	5	1
16:00 - 17:00	29	1	0	4	1
17:00 - 18:00	29	0	0	7	1

Tabela 10. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 69 de *Plebeia remota* coletoras de pólen entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	0	0	4	1
9:00 - 10:00	30	2	0	7	2
10:00 - 11:00	30	5	0	22	5
11:00 - 12:00	30	6	0	18	5
12:00 - 13:00	30	5	0	14	4
13:00 - 14:00	30	4	0	16	4
14:00 - 15:00	30	4	0	12	4
15:00 - 16:00	28	4	0	12	3
16:00 - 17:00	29	2	0	5	2
17:00 - 18:00	29	1	0	13	3

Tabela 11. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 416 de *Plebeia remota* coletoras de néctar entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	59	2	199	45
9:00 - 10:00	30	63	7	163	43
10:00 - 11:00	29	51	6	119	32
11:00 - 12:00	29	40	2	103	29
12:00 - 13:00	29	27	0	103	23
13:00 - 14:00	30	20	0	64	18
14:00 - 15:00	28	11	0	38	10
15:00 - 16:00	25	8	0	33	10
16:00 - 17:00	28	6	0	28	7
17:00 - 18:00	27	4	0	17	4

Tabela 12. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 69 de *Plebeia remota* coletoras de néctar entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	29	5	61	15
9:00 - 10:00	30	35	5	66	16
10:00 - 11:00	30	28	5	68	16
11:00 - 12:00	30	21	3	50	13
12:00 - 13:00	29	14	1	45	12
13:00 - 14:00	30	8	0	26	8
14:00 - 15:00	28	4	0	16	4
15:00 - 16:00	26	3	0	13	4
16:00 - 17:00	26	3	0	15	4
17:00 - 18:00	27	2	0	6	2

Figura 5. Padrão de forrageamento de pólen da colônia 416 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

Figura 6. Padrão de forrageamento de pólen da colônia 69 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

4. Padrão de forrageamento de resina durante os períodos de diapausa e de postura da rainha.

Não foi observado um padrão geral no forrageamento por resina para duas colônias durante a diapausa reprodutiva. Nesse período, houve uma preferência na coleta desse recurso entre 12:00 e 14:00h na colônia 416 (figura 7 e tabela 13). Contudo, isto não foi observado na colônia 69 (figura 8 e tabela 14). No período de postura da rainha, a coleta de resina foi constante ao longo do período de 8:00 a 18:00h (figuras 7 e 8 e tabelas 15 e 16).

A intensidade de coleta de resina foi diferente entre o período de diapausa e de postura da rainha (colônia 69: $Z=-3,6$, $p=0,000$, $N_{\text{diapausa}}=296$ e $N_{\text{período de postura}}=286$; colônia 416: $Z=3,9$, $p=0,000$, $N_{\text{diapausa}}=297$ e $N_{\text{período de postura}}=285$). Situações contrárias foram observadas nas duas colônias. A colônia 69 teve um maior número de forrageiras coletando resina durante o período de postura da rainha (figura 8), enquanto a colônia 416 apresentou um maior número de forrageiras trazendo resina na diapausa (figura 7).

Tabela 13. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 416 de *Plebeia remota* coletoras de resina entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	1	0	15	3
9:00 - 10:00	30	1	0	8	2
10:00 - 11:00	30	4	0	15	4
11:00 - 12:00	30	5	0	19	4
12:00 - 13:00	30	6	0	16	4
13:00 - 14:00	30	6	0	21	5
14:00 - 15:00	30	5	0	15	3
15:00 - 16:00	29	4	0	14	3
16:00 - 17:00	29	4	0	13	4
17:00 - 18:00	29	2	0	14	3

Tabela 14. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 69 de *Plebeia remota* coletoras de resina entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	0	0	3	1
9:00 - 10:00	30	1	0	6	1
10:00 - 11:00	30	1	0	4	1
11:00 - 12:00	30	2	0	10	2
12:00 - 13:00	30	2	0	9	2
13:00 - 14:00	30	1	0	7	2
14:00 - 15:00	30	2	0	8	2
15:00 - 16:00	28	1	0	5	1
16:00 - 17:00	29	1	0	5	1
17:00 - 18:00	29	0	0	2	1

Tabela 15. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 416 de *Plebeia remota* coletoras de resina entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	2	0	6	2
9:00 - 10:00	30	3	0	9	3
10:00 - 11:00	29	2	0	6	2
11:00 - 12:00	29	2	0	8	2
12:00 - 13:00	29	2	0	6	2
13:00 - 14:00	30	2	0	5	2
14:00 - 15:00	28	2	0	5	2
15:00 - 16:00	25	2	0	5	2
16:00 - 17:00	28	2	0	7	2
17:00 - 18:00	27	2	0	6	2

Tabela 16. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 69 de *Plebeia remota* coletoras de resina entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	2	0	12	2
9:00 - 10:00	30	2	0	9	2
10:00 - 11:00	30	2	0	6	2
11:00 - 12:00	30	2	0	7	2
12:00 - 13:00	29	2	0	4	1
13:00 - 14:00	30	1	0	11	2
14:00 - 15:00	28	2	0	10	2
15:00 - 16:00	26	1	0	6	2
16:00 - 17:00	26	1	0	7	2
17:00 - 18:00	27	1	0	5	2

Figura 7. Padrão de forrageamento de resina da colônia 416 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

Figura 8. Padrão de forrageamento de resina da colônia 69 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

5. Padrão de retirada de lixo durante os períodos de diapausa e de postura da rainha.

Na colônia 416, a retirada do lixo aumentou gradativamente entre 8:00 e 16:00h. Um pico dessa atividade ocorreu entre 16:00 e 17:00h, diminuindo então até 18:00h. Esse padrão foi observado tanto no período de diapausa quanto no período de postura da rainha (figura 9). Na colônia 69 observou-se a mesma situação durante a diapausa, exceto que o pico de retirada do lixo ocorreu entre 15:00 e 17:00h. Já no período de postura da rainha, a retirada do lixo permaneceu constante até 14:00h, quando aumentou até 16:00h, horário em que ocorreu o pico dessa atividade, até 17:00h. Entre 17:00 e 18:00h, há uma queda na retirada do lixo (figura 10).

Outra diferença entre as colônias 416 e 69 foi o número de forrageiras saindo com lixo nos períodos de diapausa e de postura da rainha (tabelas 17 a 20). Na colônia 416 foi observada uma maior intensidade de retirada do lixo no período de postura da rainha do que na diapausa ($Z=-2,3$, $p=0,024$, $N_{\text{diapausa}}=297$ e $N_{\text{período de postura}}=285$), porém, a colônia 69 apresentou um comportamento inverso ($Z=7,5$, $p=0,000$, $N_{\text{diapausa}}=296$ e $N_{\text{período de postura}}=286$).

Tabela 17. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 416 de *Plebeia remota* removedoras de lixo entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	0	0	7	1
9:00 - 10:00	30	1	0	11	3
10:00 - 11:00	30	3	0	10	3
11:00 - 12:00	30	2	0	13	3
12:00 - 13:00	30	4	0	10	3
13:00 - 14:00	30	7	0	20	5
14:00 - 15:00	30	11	0	32	8
15:00 - 16:00	29	15	0	38	11
16:00 - 17:00	29	20	0	63	16
17:00 - 18:00	29	9	0	55	13

Tabela 18. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 69 de *Plebeia remota* removedoras de lixo entre 8:00 e 18:00 horas durante a diapausa. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	0	0	0	0
9:00 - 10:00	30	1	0	9	2
10:00 - 11:00	30	3	0	16	4
11:00 - 12:00	30	3	0	16	5
12:00 - 13:00	30	7	0	30	10
13:00 - 14:00	30	9	0	41	11
14:00 - 15:00	30	14	0	47	14
15:00 - 16:00	28	18	0	61	20
16:00 - 17:00	29	17	0	71	21
17:00 - 18:00	29	9	0	85	18

Tabela 19. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 416 de *Plebeia remota* removedoras de lixo entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	1	0	9	2
9:00 - 10:00	30	2	0	11	3
10:00 - 11:00	29	4	0	17	6
11:00 - 12:00	29	6	0	23	7
12:00 - 13:00	29	9	0	32	10
13:00 - 14:00	30	14	0	53	15
14:00 - 15:00	28	18	0	81	21
15:00 - 16:00	25	24	0	96	24
16:00 - 17:00	28	25	0	91	24
17:00 - 18:00	27	21	0	68	18

Tabela 20. Números médios, mínimos e máximos e desvios padrões de forrageiras da colônia 69 de *Plebeia remota* removedoras de lixo entre 8:00 e 18:00 horas durante o período de postura da rainha. N: número de observações.

Horário	N	Média	Mínimo	Máximo	Desvio Padrão
8:00 - 9:00	30	0	0	0	0
9:00 - 10:00	30	0	0	4	1
10:00 - 11:00	30	0	0	1	0
11:00 - 12:00	30	0	0	2	0
12:00 - 13:00	29	0	0	4	1
13:00 - 14:00	30	0	0	2	0
14:00 - 15:00	28	0	0	3	1
15:00 - 16:00	26	1	0	7	2
16:00 - 17:00	26	1	0	6	2
17:00 - 18:00	27	1	0	4	1

Figura 9. Padrão de retirada do lixo da colônia 416 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

Figura 10. Padrão de retirada do lixo da colônia 69 de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 horas. A) Período de diapausa reprodutiva. B) Período de postura da rainha. C) Comparação entre o padrão de forrageamento dos dois períodos. Pontos: média. Whiskers: $\pm 0,95$ Intervalo de Confiança. D: diapausa. FD: fora da diapausa.

5. Comparação entre os padrões de forrageamento dos diferentes recursos (néctar, pólen e resina) e da retirada de lixo durante os períodos de diapausa e de postura da rainha.

Diferenças entre o número de abelhas forrageando pelos diferentes recursos foram encontradas tanto nos períodos de diapausa quanto de postura da rainha (colônia 416: diapausa - $H=290,4$, $p=0,000$ e $N=291$; período de postura da rainha - $H=497,0$, $p=0,000$ e $N=855$; colônia 69: diapausa - $H=301,6$, $p=0,000$ e $N=888$; período de postura da rainha - $H=535,0$, $p=0,000$ e $N=859$) (figura 11). Durante a diapausa, néctar foi o recurso mais coletado tanto na colônia 416 quanto na colônia 69. Diferenças entre as colônias foram encontradas em relação à coleta de pólen e de resina. Na colônia 416, a coleta de resina foi maior que a de pólen nesse período (figura 11a). Já na colônia 69, ocorreu o contrário (figura 11b). A remoção do lixo foi mais freqüente quando a coleta de recursos (néctar, pólen e resina) diminuía no final da tarde (entre 16:00 e 17:00h) (figura 11).

No período de postura da rainha, a coleta de néctar nos diferentes horários do dia foi, geralmente, igual ou menor que a coleta de pólen na colônia 416 (figura 12a), entretanto, na colônia 69, a coleta de néctar continuou a ser maior que a de pólen, em geral (figura 12b). A resina foi o recurso menos coletado durante esse período e a retirada do lixo continuou a ser mais freqüente quando a coleta de recursos (néctar, pólen e resina) diminuía no final da tarde (entre 16:00 e 17:00h) do que nos outros horários do dia (figura 12).

Figura 11. Comparação do padrão de forrageamento de néctar, pólen e resina e da remoção de lixo de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 (observações de 20 minutos) durante o período de diapausa. A) colônia 416. B) colônia 69.

Figura 12. Comparação do padrão de forrageamento de néctar, pólen e resina e da remoção de lixo de *Plebeia remota* entre 8:00 e 18:00 (observações de 20 minutos) durante o período de postura da rainha. A) colônia 416. B) colônia 69.

6. Influência dos fatores climáticos no forrageamento durante os períodos de diapausa e de postura da rainha

A temperatura e a umidade relativa foram diferentes nos dois períodos estudados (tabela 20). Na diapausa, para a colônia 416, a temperatura mínima registrada para que ocorresse forrageamento foi de 14,3°C, enquanto que a temperatura mínima registrada durante esse período foi de 11,6°C (tabela 21). Todavia, somente uma abelha foi observada retornando à colônia sob a temperatura de 14,3°C. Nas outras temperaturas ocorridas entre 11,6°C e 16,3°C foram observadas nenhuma abelha ou no máximo três abelhas retornando à colônia com algum recurso, e entre 16,3 °C e 16,9 °C foram observadas de 0 a 34 abelhas. Em temperaturas a partir de 17,0°C até 26,7°C (maior valor de temperatura registrado no período

- tabela 21), embora tenha acontecido casos de não serem observadas abelhas entrando na colônia em horários no início da manhã e do final da tarde, ocorreu forrageamento mais intensamente.

Durante a observação do forrageamento da colônia 69, na diapausa, a menor temperatura registrada foi de 11,3°C (tabela 22). A temperatura mínima registrada para que ocorresse forrageamento foi de 14,7°C, porém, foi observada somente uma entrada na colônia. Sob outras temperaturas entre 11,3°C e 16,2°C foram registradas nenhuma abelha ou no máximo quatro abelhas retornando à colônia, e entre 16,3°C e 16,9°C foram observadas de 0 a 30 abelhas forrageando. De 17,0°C a 27,0°C (maior valor de temperatura registrado no período - tabela 22) ocorreu forrageamento de forma mais intensa, apesar de em algumas observações não ter sido registrado nenhuma abelha retornando à colônia, predominantemente ao redor de 8:00 e de 17:00h.

No período de postura da rainha, na colônia 416, não houve observações em que não ocorreu forrageamento, sendo que o menor número observado de abelhas entrando na colônia foi dois sob a temperatura de 20,9°C. Todavia, isso não é um indicativo de que essa temperatura seja limitante para o forrageamento, visto que números maiores de abelhas forrageando foram observados em temperaturas menores (até 17,8°C, temperatura mínima registrada - tabela 21). Nenhuma das temperaturas registradas (máximo de 27,2°C - tabela 21) pareceu restringir o forrageamento. Isso também aconteceu na colônia 69, mas o menor número observado de abelhas entrando na colônia foi seis sob a temperatura de 21,5°C, sendo que as temperaturas mínima e máxima observadas foram de 17,5°C e 32,4°C, respectivamente (tabela 22).

No período de diapausa, em ambas as colônias, a coleta de néctar e de pólen apresentou correlação positiva e significativa com a temperatura, mas uma correlação negativa e significativa com a umidade relativa (tabelas 23 e 24). Isso também ocorreu com a coleta de resina e a retirada do lixo (tabelas 23 e 24). Consequentemente, o número de entradas também apresentou esses tipos de correlações com a temperatura e a umidade relativa (tabelas 23 e 24). No período em que ocorre oviposição pela rainha, essa situação foi observada também para a coleta de néctar (ambas as colônias) e de resina (colônia 69) e para o número de entradas em relação à temperatura (ambas as colônias) e à umidade (colônia 69) (tabela 24). O forrageamento por pólen da colônia 69 teve uma correlação negativa e significativa com a temperatura, porém positiva e significativa com a umidade relativa, situação contrária à observada na diapausa (tabela 24). A retirada de lixo nessa colônia apresentou correlação negativa e significativa com a temperatura, entretanto, não houve correlação significativa entre essa atividade e a umidade relativa (tabela 24). Para o forrageamento de pólen e resina da colônia 416, a correlação com a temperatura não foi significativa, já a relação com a umidade relativa foi significativa e positiva (tabela 23). Não houve correlação significativa entre a retirada do lixo e a temperatura e a umidade relativa. O número de entradas também não apresentou correlação significativa com a umidade relativa (tabela 23).

Dessa maneira, o forrageamento durante a diapausa ocorre preferencialmente em temperaturas mais altas, mas em umidades relativas mais baixas (figura 13). Já no período de postura da rainha, temperaturas mais altas implicam em um forrageamento mais intenso, com pouca influência da umidade relativa (figura 14), entretanto, a coleta de pólen tendeu a ocorrer preferencialmente em temperaturas mais amenas e em umidades relativas mais altas (figura 15). A retirada do lixo também mostrou mesma situação (evidente na colônia 416; figura 16). Já a coleta de resina não sofreu a influencia dos fatores climáticos da mesma forma nas duas colônias.

Figura 13. Correlação entre temperatura (°C), umidade relativa e número de entradas em *Plebeia remota* no período de diapausa reprodutiva. A) Colônia 416. B) Colônia 69.

Tabela 20. Valores dos testes de Mann-Whitney referentes à comparação da temperatura e umidade relativa entre os períodos de diapausa e de postura da rainha das colônias 416 e 69 de *Plebeia remota*.

	Colônia 416		Colônia 69	
	U	p	U	p
Temperatura	13381,5	0,000	13496,5	0,000
Umidade relativa	32569,5	0,000	32372,5	0,000

Figura 14. Correlação entre temperatura (°C), umidade relativa e número de entradas em *Plebeia remota* no período de postura da rainha. A) Colônia 416. B) Colônia 69.

Tabela 21. Valores mínimos e máximos e médias de temperatura e umidades relativa registrados durante as observações do forrageamento da colônia 416 de *Plebeia remota*.

	Diapausa		Período de postura	
	Temperatura (°C)	Umidade relativa (%)	Temperatura (°C)	Umidade relativa (%)
Média	19,9	58,2	24,5	64,8
Desvio Padrão	3,2	15,3	3,1	15,4
Mínimo	11,6	27,9	17,8	24,5
Máximo	26,7	96,0	32,4	93,3

Figura 15. Correlação entre temperatura (°C), umidade relativa e número de entradas com pólen em *Plebeia remota* no período de postura da rainha. A) Colônia 416. B) Colônia 69.

Tabela 22. Valores mínimos e máximos e médias de temperatura e umidades relativa registrados durante as observações do forrageamento da colônia 69 de *Plebeia remota*.

	Diapausa		Período de postura	
	Temperatura (°C)	Umidade relativa (%)	Temperatura (°C)	Umidade relativa (%)
Média	20,0	58,0	24,5	64,6
Desvio Padrão	3,2	15,4	3,1	15,2
Mínimo	11,3	28,3	17,5	26,3
Máximo	27,0	95,2	32,4	93,3

Figura 16. Correlação entre temperatura (°C), umidade relativa e número de abelhas retirando lixo em *Plebeia remota* no período de postura da rainha. A) Colônia 416. B) Colônia 69.

Tabela 23. Valores dos índices de correlação de Spearman (R) nos dois períodos observados de forrageamento da colônia 416 de *Plebeia remota*. N_{diapausa}: 297 dias. N_{postura}: 285 dias.

	Diapausa		Período de postura	
	R	p	R	p
Temperatura vs Umidade relativa	-0,898	0,000	-0,723	0,000
Néctar vs Temperatura	0,651	0,000	0,423	0,000
Néctar vs Umidade relativa	-0,524	0,000	-0,296	0,000
Pólen vs Temperatura	0,329	0,000	-0,115	0,053
Pólen vs Umidade relativa	-0,172	0,003	0,153	0,009
Resina vs Temperatura	0,722	0,000	-0,034	0,564
Resina vs Umidade relativa	-0,592	0,000	0,215	0,000
Lixo vs Temperatura	0,666	0,000	-0,001	0,986
Lixo vs Umidade relativa	-0,565	0,000	0,051	0,393
Entradas vs Temperatura	0,671	0,000	0,139	0,019
Entradas vs Umidade relativa	-0,537	0,000	0,030	0,613

Tabela 24. Valores dos índices de correlação de Spearman (R) nos dois períodos observados de forrageamento da colônia 69 de *Plebeia remota*. N_{diapausa}: 296 dias. N_{postura}: 286 dias.

	Diapausa		Período de postura	
	R	p	R	p
Temperatura vs Umidade relativa	-0,899	0,000	-0,729	0,000
Néctar vs Temperatura	0,518	0,000	0,457	0,000
Néctar vs Umidade relativa	-0,390	0,000	-0,392	0,000
Pólen vs Temperatura	0,437	0,000	-0,179	0,002
Pólen vs Umidade relativa	-0,298	0,000	0,234	0,000
Resina vs Temperatura	0,351	0,000	0,212	0,000
Resina vs Umidade Relativa	-0,291	0,000	-0,172	0,004
Lixo vs Temperatura	0,328	0,000	-0,142	0,016
Lixo vs Umidade Relativa	-0,182	0,002	0,025	0,673
Entradas vs Temperatura	0,514	0,000	0,284	0,000
Entradas vs Umidade Relativa	-0,379	0,000	-0,205	0,000

Discussão

O padrão de forrageamento de *P. remota* encontrado durante o período de diapausa foi diferente do encontrado durante o período de postura da rainha. Durante o período de diapausa, a entrada de abelhas concentrou-se principalmente durante as horas mais quentes do dia, entre 10:00 e 15:00h, com um pico entre 11:00 e 13:00h, semelhante ao encontrado para a mesma espécie por IMPERATRIZ-FONSECA *et al.* (1985) e por HILÁRIO (2005) ao estudarem sua atividade de voo. Já no período de postura da rainha, o forrageamento foi mais intenso no período da manhã, entre 8:00 e 12:00h (pico entre 9:00 e 11:00h). Esse padrão também foi verificado por HILÁRIO (2005), porém, esse pesquisador também observou outro pico nessa atividade no período da tarde, após uma diminuição no forrageamento entre 12:00 e 13:00, porém, esses picos correspondem à entrada e à saída de abelhas do ninho e em nosso estudo, foi observado somente a entrada de abelhas.

O padrão de forrageamento de *P. remota* não foi observado em *Plebeia saiqui*, cujo pico de atividade de voo foi observado somente no início da tarde (entre 13:00 e 14:00h) durante a diapausa e no final da manhã (entre 11:00 e 13:00h) durante o período de postura da rainha (PICK & BLOCHTEIN, 2002b). *P. droryana*, espécie do mesmo gênero, teve seu pico de atividade entre 13:30 e 16:00h (OLIVEIRA, 1973). *P. pugnax* (HILÁRIO & IMPERATRIZ-FONSECA, 2002) e *Tetragonisca angustula angustula* (IWAMA, 1977) apresentam pico de forrageamento semelhante ao que foi observado nesse estudo em *P. remota* durante a diapausa, ou seja, entre 11:00 e 13:00h. GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA (1984) observaram a ocorrência de um pico na atividade de voo de *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* entre 7:00 e 11:00h. A atividade de voo de *M. marginata marginata* e *M. marginata obscurior* apresentaram pico de atividade entre 11:00 e 13:00h (KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986). Em *Melipona asilvai*, o pico de atividade ocorreu entre 13:01 e 14:00h (SOUZA *et al.*, 2006). No gênero *Trigona*, a atividade de voo de *T. hyalinata* foi mais intensa no início da manhã, diminuindo de 10:00 a 14:00h, aumentando após esse horário (CONTRERA *et al.*, 2004). Na Uganda, KAJOBE & ECHAZARRETA (2005) verificaram que o pico de atividade de *Meliponula ferruginea* e *Meliponula nebulata* ocorre entre 10:00 e 14:00h.

As diferentes espécies de abelhas apresentam diferentes picos de atividades. Essas diferenças podem resultar da influência de fatores ambientais, visto que mudanças ambientais e ciclos diários ou sazonais influenciam as atividades internas e externas das abelhas (HILÁRIO *et al.*, 2000). Dentro dessas mudanças estão os recursos oferecidos por flores tropicais, que são fontes de alimento que variam em quantidade e qualidade, mesmo em um mesmo dia (ROUBIK, 1989) e, dessa maneira, como esses estudos foram realizados em diferentes locais e muitas vezes em diferentes épocas do ano, tais diferenças podem derivar desses fatores. No entanto, diferentes espécies de abelhas possuem estratégias de forrageamento e preferências florais distintas, o que pode evitar uma possível competição interespecífica (RAMALHO *et al.*, 1989; HILÁRIO *et al.*, 2001) e causar essas diferenças nos picos de atividades. Outros fatores que devem causar essas diferenças são: o estado das colônias (KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986), a estratégia de coleta e as preferências florais (HILÁRIO *et al.*, 2000), entre outros.

Além da diferença entre o padrão de forrageamento observado nos períodos de diapausa e de postura da rainha, também foi verificado uma diferença no esforço de coleta dos diferentes recursos nesses dois períodos. Durante o período de diapausa, o esforço de coleta de néctar foi maior que o ocorrido no período de postura. Isso provavelmente ocorre porque logo antes e durante a diapausa ocorre um aumento do número de potes de alimento na colônia. Em minhas observações internas das colônias, percebi somente a presença de potes de mel e após o término da diapausa, o número de potes de alimento diminuiu. Dessa forma, a maior quantidade de potes de alimento durante a diapausa corrobora a maior coleta de néctar durante a diapausa. Uma das hipóteses é que esse estoque de néctar durante o período da diapausa deve ocorrer porque o mel é o principal alimento energético das abelhas e, provavelmente, será necessário em grande quantidade quando as abelhas voltarem a

realizar todas as atividades após o término da diapausa. Durante a diapausa, as abelhas permanecem imóveis dentro da colônia, sendo que o forrageamento é a única tarefa realizada. No entanto, esse aumento na quantidade de néctar estocado pode apenas refletir uma diminuição no seu consumo durante a diapausa, visto que não há emergência de novas abelhas e há diminuição da população. Uma outra hipótese possível está relacionada à termorregulação. As abelhas *Apis mellifera* podem manter a temperatura corpórea desde que tenham açúcar em seu papo (HEINRICH, 1993). Não sabemos se isso se aplica a *P. remota*, mas se o açúcar, e consequentemente o mel, for importante dessa maneira em *P. remota*, a diferença nos estoques de mel durante a diapausa, que ocorre nos meses frios, e o período em que há postura da rainha, nos meses mais quentes, é explicado pela necessidade de açúcar para a manutenção da temperatura. Essas hipóteses precisam ser testadas.

O esforço de coleta de pólen durante o período de postura da rainha também foi distinto do esforço dessa atividade durante a diapausa reprodutiva. Um maior forrageamento por pólen ocorreu durante o período de postura da rainha. Essa diferença na coleta de pólen entre os dois períodos também foi observada em *P. saiqui* (PICK & BLOCHTEIN, 2002a). O pólen é a principal fonte de nitrogênio para a maioria das abelhas e é coletado em quantidade para aprovisionar as células de cria (ELTZ *et al.*, 2002). Em *Apis mellifera*, a quantidade de cria e de pólen estocado pelas abelhas é um dos estímulos que afetam forrageamento de pólen (para revisão ver CALDERONE & JOHNSON, 2002). Dessa forma, o fato da coleta de pólen durante o período de postura pela rainha ser mais intenso que no período de diapausa deve refletir mais a influência das condições internas da colônia do que dos fatores climáticos, visto que, durante a diapausa, não há POP (processo de aprovisionamento e oviposição) e, consequentemente, células para aprovisionar. Além disso, uma possibilidade é que as operárias de inverno comam menos pólen que as operárias de verão, como as operárias de inverno de *A. mellifera* (CRAILSHEIM *et al.*, 1993). Dessa forma, a menor intensidade de forrageamento por pólen no inverno provavelmente é reflexo do menor consumo de pólen pelas abelhas nesse período e uma adaptação ao período de diapausa reprodutiva, visto que, como dito por HRASSNIGG & CRAILSHEIM (1998), estudando *A. mellifera*, as operárias respondem aos diferentes níveis de quantidade de cria através do ajuste de seu comportamento e fisiologia, aumentando ou diminuindo o consumo de pólen de acordo com as necessidades da colônia e possivelmente alterando sua atividade de vôo. Esses pesquisadores afirmam que como as atividades de cuidado a prole e de forrageamento restringem a longevidade das abelhas, estas adaptações permitem que as abelhas vivam mais para trabalhar quando houver cria novamente.

Outra semelhança encontrada entre a coleta de pólen de *P. remota* e *P. saiqui* foram os picos diários dessa atividade durante o período de postura da rainha. Nas duas espécies, o pico de coleta de pólen ocorreu no início da manhã, entre 9:00 e 10:00h (PICK & BLOCHTEIN, 2002 - 1). Entretanto, em *P. pugnax*, o pico de coleta de pólen ocorreu mais cedo, ao redor das 8:00h, e também ocorreu um outro pico no final da tarde (HILÁRIO *et al.*, 2001), o qual não foi observado nessas outras duas espécies de *Plebeia*. Geralmente, pólen é coletado mais intensamente no início da manhã e néctar no final da manhã, podendo ocorrer um segundo pico de coleta desses recursos no final da tarde (ROUBIK, 1989). *P. remota* apresentou esse padrão somente em relação à coleta de pólen no período de dezembro a janeiro (período de postura da rainha), não havendo um segundo pico de coleta desse recurso, e a coleta de néctar foi constante ao longo do dia. *M. scutellaris* (PIERROT & SCHLINDWEIN, 2003) e *M. bicolor bicolor* (HILÁRIO *et al.*, 2000) também apresentaram um pico de coleta de pólen no início da manhã, com uma diminuição gradativa dessa atividade durante o dia. Ademais, a coleta de néctar de *M. scutellaris* também foi relativamente constante ao longo do dia (período de outubro a janeiro) (PIERROT & SCHLINDWEIN, 2003). Esse padrão de coleta de néctar ao longo do dia também foi observado em *Meliponula ferruginea* e *Meliponula nebulata*, no entanto, o pólen também foi coletado de forma constante durante o dia, não sendo registrado pico de coleta desse recurso (KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005). Em *Tetragonisca angustula*, o pico de coleta de pólen ocorreu por volta de 11:00h, também com uma

diminuição gradativa na coleta após esse horário, e o forrageamento por néctar foi constante (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997), como em *P. remota* durante os meses quentes. Durante a diapausa (meses frios), porém, o néctar foi mais intensamente coletado no final da manhã pelas forrageiras de *P. remota*, de acordo com esse modelo de ROUBIK (1989), porém, nesse período, a coleta de pólen não mostrou picos, em outras espécies de abelha já foi encontrado esse padrão (*M. fasciata*, *M. beecheii* e *M. favosa* - DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997; *P. pugnax* - HILÁRIO *et al.*, 2001 e HILÁRIO & IMPERATRIZ-FONSECA, 2002; *M. marginata obscurior* - BORGES & BLOCHTEIN, 2005; *M. asilvai* - SOUZA *et al.*, 2006).

Em relação aos picos de coleta de cada recurso, notamos que durante a diapausa reprodutiva, o pico de coleta de néctar coincidiu com o pico de forrageamento. Todavia, durante o período de postura, o pico de forrageamento coincidiu com o pico de coleta de pólen. Esse fato pode ser reflexo do esforço diferencial de coleta desses recursos nas diferentes épocas estudadas.

O transporte de detritos para o exterior da colônia ocorreu, preferencialmente, no final da tarde. As duas colônias apresentaram comportamento distinto em relação ao esforço de retirada de lixo nos diferentes períodos estudados (diapausa e postura da rainha). Assim, esse esforço deve ter uma maior influência das condições internas da colônia do que do período do ano e dos fatores climáticos. SOUZA *et al.* (2006) sugeriram que um maior crescimento da colônia influencia diretamente a quantidade de lixo produzido pelas colônias, visto que encontrou correlação entre a entrada de néctar e pólen e a remoção de detritos da colônia. Em *P. pugnax* o padrão dessa atividade é diferente, a retirada de detritos da colônia ocorre principalmente entre 11:00h e 13:00h, no período de janeiro a fevereiro (HILÁRIO & IMPERATRIZ-FONSECA, 2002), e entre 15:00h e 17:00h no período de julho a outubro, porém, ao estudar seis colônias nesse ultimo período HILÁRIO *et al.* (2001) concluíram que essa atividade foi maior a partir de 10:00h nessa espécie. Já em *M. scutellaris*, a remoção do lixo da colônia ocorreu mais frequentemente de manhã (PIERROT & SCHLINDWEIN, 2003), assim como em *Meliponula ferruginea*, *Meliponula nebulata* (KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005) e *Melipona bicolor bicolor* (HILÁRIO *et al.*, 2000). Nesta última, também ocorre um pico de retirada de detritos no final da tarde.

A coleta de resina em *P. remota* foi bem distribuída ao longo do dia, nos dois períodos estudados, assim como em *M. scutellaris* (PIERROT & SCHLINDWEIN, 2003) e em *P. pugnax* (HILÁRIO *et al.*, 2001). Entretanto, em *M. bicolor bicolor* a coleta de resina aumentou gradualmente ao longo do dia, atingindo o pico no final da tarde (HILÁRIO *et al.*, 2000) e em *M. beecheii*, este recurso foi coletado principalmente no início da manhã e após 15:00h, coincidindo com os períodos de menor atividade de forrageamento de pólen e néctar, como em *M. fasciata* (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997). *Tetragonisca angustula* apresentou padrão contrário no forrageamento de resina, ou seja, este recurso foi coletado nos horários de maior coleta de resina e néctar (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997).

A influência dos fatores climáticos sobre a atividade de vôo de *P. remota* já foi estudada por HILÁRIO (2005). O pesquisador constatou que, em geral, a atividade de vôo dessa espécie foi correlacionada positivamente com a radiação solar e a temperatura, mas negativamente com a precipitação pluviométrica e a umidade relativa. Além disso, a intensidade das correlações variou de acordo com a época do ano, sendo que os diferentes fatores climáticos tiveram distintos efeitos na atividade de vôo dependendo da estação do ano. Nossos resultados corroboram com os de HILÁRIO (2005) e também com os de HILÁRIO & IMPERATRIZ-FONSECA (2002) para *P. pugnax*. Esses pesquisadores também verificaram que durante os meses quentes (janeiro e fevereiro) há um pequeno aumento do forrageamento com um aumento da umidade relativa, e que durante os meses frios (julho e outubro) ocorre uma correlação negativa entre essa atividade e esse fator climático. Como neste estudo, nas diferentes espécies de abelhas geralmente é observado uma correlação positiva entre a temperatura do ambiente e a atividade de vôo e/ou uma correlação negativa entre a umidade relativa e essa atividade (*Tetragonisca angustula* - IWAMA, 1977; *M. marginata marginata* - KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986; *M. marginata obscurior* -

KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986 e BORGES & BLOCHTEIN, 2005; *P. saiqui* - PICK & BLOCHTEIN, 2002; *Meliponula ferruginea* e *Meliponula nebulata* - KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005; *M. asilvai* - SOUZA *et al.*, 2006). Entretanto, relação contrária foi observada por CONTRERA *et al.* (2004) em *T. hyalinata*. Além disso, *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* (GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA, 1984) e *Melipona bicolor bicolor* (HILÁRIO *et al.*, 2000) apresentaram aumento na atividade de vôo com o aumento da umidade relativa. É interessante notar que essas duas espécies vivem em ambientes com alta umidade relativa (HILÁRIO *et al.*, 2000). Dessa maneira, a influência diferencial dos fatores climáticos sobre as diferentes espécies de abelhas deve refletir a adaptação dessas abelhas a seus ambientes.

Nesse estudo, correlacionamos a coleta dos diferentes recursos com a temperatura e a umidade relativa e observamos que esses fatores climáticos podem afetar diferentemente o forrageamento por diferentes recursos nos meses quentes (dezembro - janeiro). Ao contrário da coleta de néctar, a coleta de pólen tendeu a ocorrer preferencialmente em temperaturas mais amenas e em umidades relativas mais altas. BORGES & BLOCHTEIN (2005) não observaram influência significativa da temperatura e da umidade relativa nas atividades de coleta de pólen de *Melipona marginata obscurior* na primavera-verão. A retirada de detritos teve a mesma influência da temperatura e da umidade relativa que a coleta de pólen.

A temperatura mínima para que houvesse forrageamento em *P. remota* foi ao redor de 14°C. Esse valor foi menor ao valor mínimo anteriormente registrado para essa espécie (16°C) por IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1985, provavelmente porque estes autores realizaram o estudo durante os meses de outubro a fevereiro, período com temperaturas superiores ao período de maio a julho no qual ocorreu parte desse trabalho. No entanto, HILÁRIO (2005) verificou que a temperatura mínima para a atividade de vôo dessa espécie de abelha foi de 10,2°C, uma temperatura menor ainda que a observada aqui. *P. pugnax* apresentou a mesma temperatura mínima para início das atividades externas (14°C - HILÁRIO *et al.*, 2001) que a observada nesse estudo. HILÁRIO *et al.* (2001) havia constatado que *P. pugnax* era a espécie que tinha voado na temperatura mais baixa para o gênero, apesar de seu reduzido tamanho; no entanto, nesse estudo, *P. remota* forrageou em temperatura muito similar à observada nessa espécie e o próprio pesquisador constatou uma temperatura menor para *P. remota*. PICK & BLOCHTEIN (2002b), em um estudo posterior ao realizado por esse pesquisador, registraram que *P. saiqui* voou em temperatura menor (11°C) que *P. pugnax* e semelhante à *P. remota*. Dessa maneira, atualmente *P. remota* é a espécie do gênero que voa nas menores temperaturas, corroborando a hipótese de que abelhas menores voam em temperaturas mais altas que abelhas maiores (STONE & WILLMER, 1989; HILÁRIO *et al.*, 2000). Para *P. saiqui*, uma temperatura mais alta (16°C) para que a atividade de vôo começasse foi observada por OLIVEIRA (1973). Duas espécies de abelhas sem ferrão africanas (*Meliponula ferruginea* e *Meliponula nebulata* - KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005) iniciaram suas atividades de vôo na mesma temperatura em que *P. remota* iniciou seu forrageamento (14°C).

Temperaturas mínimas menores que as registradas para o início das atividades de vôo de *P. remota* também foram observadas em *M. bicolor bicolor* (11°C - HILÁRIO *et al.*, 2000), *M. quadrifasciata quadrifasciata* (13°C - GUIBU & IMPERATRIZ-FONSECA, 1984). Já temperaturas mínimas maiores que as registradas para o início das atividades de vôo em *P. remota* foram observadas em *Plebeia emerina* (16°C - KLEINERT-GIOVANNINI, 1982), *Plebeia droryana* (17°C - OLIVEIRA, 1973), *M. marginata marginata* (16-17 °C - KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986), *M. marginata obscurior* (17- 18°C KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986), *Trigona carbonaria* (18°C - HEARD & HENDRIKZ, 1993), *Trigona hyalinata* (19°C - CONTRERA *et al.*, 2004) e em *Meliponula ferruginea* marrom (18°C - KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005).

Nota-se grande variação nas temperaturas mínimas para o início da atividade de vôo, ou seja, para o forrageamento. Essa variação pode ser resultado das características específicas de cada espécie, como cor, tamanho e presença de pêlos (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997; PEREBOOM & BIESMEIJER, 2003; TEIXEIRA & CAMPOS, 2005).

KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA (1986) observaram que mesmo em condições climáticas aparentemente ótimas para a atividade externa de *M. marginata marginata* e *M. marginata obscurior* pode ocorrer declínio na atividade de vôo, indicando a existência de um ritmo diário dessa atividade sob condições ambiental favoráveis.

A duração da diapausa reprodutiva de *P. remota* é bem variável. RIBEIRO *et al.* (2003) verificaram que a maioria das colônias provenientes de Cunha inicia a diapausa reprodutiva de abril a julho. Já as colônias provenientes de Prudentópolis interrompem sua atividade de construção de células de fevereiro a maio. No entanto, há colônias que iniciam a diapausa já em janeiro e algumas somente em junho. O reinício das atividades acontece em julho ou agosto para a maioria das colônias das duas populações. Exceções também ocorrem quanto ao reinício, algumas colônias reiniciam suas atividades em junho ou setembro. A duração da diapausa das colônias observadas nesse estudo (colônia 416: final de abril a final de julho; colônia 69: final de abril a início de agosto) corresponde aos resultados encontrados por Ribeiro *et al.* (2003) para as colônias provenientes de Cunha e também corrobora com o período verificado por VAN BENTHEM *et al.* (1995). PICK & BLOCHTEIN (2002) verificaram que o período de diapausa em *P. saiqui* varia de 76 e 168 dias, período similar ao da diapausa de *P. remota*.

Referências Bibliográficas

- BENTHEM VAN, F.D.J., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & VELTHUIS, H.H.W. 1995. Biology of the stingless bee *Plebeia remota* (Holmberg): observations and evolutionary implications. **Insectes sociaux** v.42, p.71-87.
- BIESMEIJER, J.C. & SLAA, E.J. 2004. Information flow and organization of stingless bee foraging. **Apidologie** v.35, p.143-157.
- BORGES, F.B. & BLOCHTEIN, B. 2005. Atividades externas de *Melipona marginata obscurior* Moure (Hymenoptera, Apidae), em distintas épocas do ano, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** v.22, n.3, p.680-686.
- BRUJIN DE, L.L.M. & SOMMEIJER, M.J. 1997. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. **Insectes sociaux** v.44, p.35-47.
- CALDERONE, N.W. & JOHNSON, B.R. 2002. The within-nest behaviour of honeybee pollen foragers in colonies with a high or low need for pollen. **Animal Behaviour** v.63, p.749-758.
- CONTRERA, F.A.L., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & NIEH, J.C. 2004. Temporal and climatological influences on flight activity in the stingless bee *Trigona hyalinata* (Apidae, Meliponini). **Revista Tecnologia e Ambiente**, v.10, n.2, p.35-43.
- CRAILSHEIM, K., HRASSNIGG, N., GMEINBAUER, R., SZOLDERITS, M.J., SCHNEIDER, L.H.W. & BROSCHE, U. 1993. Pollen utilization in non-breeding honeybees in winter. **Journal of Insect Physiology** v.39, n.5, p.369-373.
- ELTZ, T., BRÜHL, C.A. & GÖRKE, C. 2002. Collection of mold (*Rhizopus* sp.) spores in lieu of pollen by the stingless bee *Trigona collina*. **Insectes sociaux** v.49, p.28-30.
- GUIBU, L.S. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1984. Atividade externa de *Melipona quadrifasciata* Lepelletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Ciência e Cultura** v.36, n.7, p.623.
- HEARD, T.A. & HENDRIKZ, J.K. 1993. Factors influencing flight activity of colonies of the stingless bee *Trigona carbonaria* (Hymenoptera: Apidae). **Australian Journal of Zoology** v.41, p.343-353.

- HEINRICH, B. 1993. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlin. 601p.
- HILÁRIO, S.D. 2005. **Atividade de vôo e termorregulação de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 124p.
- HILÁRIO, S.D. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2002. Seasonality influence on flight activity of *Plebeia pugnax* Moure (*in litt.*) (Hymenoptera, Apinae, Meliponini). **Naturalia** v.27, p.115-123.
- HILÁRIO, S.D., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & KLEINERT, A.M.P. 2000. Flight activity and colony strength in the stingless bee *Melipona bicolor bicolor* (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia** v.60, n.2, p.299-306.
- HILÁRIO, S.D., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & KLEINERT, A.M.P. 2001. Responses to climatic factors by foragers of *Plebeia pugnax* Moure (*in litt.*) (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia** v.61, n.2, p.191-196.
- HRASSNIGG, N. & CRAILSHEIM, K. 1998. The influence of brood on the pollen consumption of worker bees (*Apis mellifera* L.). **Journal of Insect Physiology** v.44, p.393-404.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., KLEINERT-GIOVANNINI, A. & PIRES, J.T. 1985. Climate variations influence on the flight activity of *Plebeia remota* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Entomologia** v.29, n.3/4, p.427-434.
- IWAMA, S. 1977. A influência dos fatores climáticos na atividade externa de *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae). **Boletim do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo** v.2, p.189-201.
- JULIANI, L. A. 1967. Descrição do ninho e alguns dados biológicos sobre a abelha *Plebeia Juliani* Moure, 1962 (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Entomologia** v.12, p.31-58.
- KATOJE, R. & ECHAZARRETA, C.M. Temporal resource partitioning and climatological influences on colony flight and foraging of stingless bees (Apidae; Meliponini) in Ugandan tropical forests. **African Journal of Ecology** v.43, p.267-275.
- KLEINERT-GIOVANNINI, A. 1982. The influence of climatic factors on flight activity of *Plebeia emerina* Friese (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) in winter. **Revista Brasileira de Entomologia** v.26, n.1, p.1-13.
- KLEINERT-GIOVANNINI, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1986. Flight activity and responses to climatic conditions of two subspecies of *Melipona marginata* Lepeletier (Apidae, Meliponinae). **Journal of Apicultural Research** v.25, n.1, p.3-8.
- NAGAMITSU, T. & INOUE, T. 2002. Foraging activity and pollen diets of subterranean stingless bee colonies in response to general flowering in Sarawak, Malaysia. **Apidologie** v.33, p.303-314.
- MICHENER, C.D. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 404 p.
- NOGUEIRA-NETO, P. 1953. *A criação de abelhas indígenas sem ferrão*. Editora Chácaras e Quintais, São Paulo. 268p.
- OLIVEIRA, M.A.C. 1973. **Algumas observações sobre a atividade externa de *Plebeia saiqui* e *Plebeia droryana* (Hymenoptera, Meliponinae)**. Dissertação, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 79p.
- PEREBOOM, J.J.M. & BIESMEIJER, J.C. 2003. Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. **Oecologia** v.137, p.42-50.

- PÉRICO, E. 1997. **Comunicação química em cinco espécies do gênero *Plebeia* com ênfase nos mecanismos de defesa contra a abelha cleptobiótica *Lestrimelitta limão* (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae)**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 220p.
- PIERROT, L.M. & SCHLINDWEIN, C. 2003. Variation in daily flight activity and foraging patterns in colonies of urucu - *Melipona scutellaris* Latreille (Apidae, Meliponini). **Revista Brasileira de Zoologia** v.20, n.4, p.565-571.
- PICK, R.A. & BLOCHTEIN, B. 2002a. Atividades de coleta e origem floral do pólen armazenado em colônias de *Plebeia saiqui* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) no sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** v.19, n.1, 289-300.
- PICK, R.A. & BLOCHTEIN, B. 2002b. Atividades de vôo de *Plebeia saiqui* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) durante o período de postura da rainha e em diapausa. **Revista Brasileira de Zoologia** v.19, n.3, 827-839.
- RAMALHO, M. 2004. Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. **Acta Botanica Brasilica** v.18, n.1, p.37-47.
- RAMALHO, M., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & KLEINERT-GIOVANNINI, A. 1989. Utilization of floral resources by species of *Melipona* (Apidae, Meliponinae): floral preferences. **Apidologie** v.20, p.185-195.
- RIBEIRO, M. F., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. & SANTOS FILHO, P. S. 2003. A interrupção da construção de células de cria e postura em *Plebeia remota* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). In: G.A.R. Melo & I. Alves dos Santos (eds.), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma, p.177-188.
- ROUBIK, D.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York. 514p.
- SAKAGAMI, S.F. 1982. Stingless bees. In: H.R. Hermann (ed.), *Social insects Vol. III*. Academic Press Inc., New York. p.361-423.
- SOUZA, B.A., CARVALHO, C.A. & ALVES, R.M.O. 2006. Flight activity of *Melipona asilvai* Moure (Hymenoptera: Apidae). **Brazilian Journal of Biology** v.66, n.2B, p.731-737.
- STONE, G.N. & WILLMER, P.G. 1989. Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. **Journal of Experimental Biology** v.147, p.303-328.
- TEIXEIRA, L.V. & CAMPOS, F.N.M. 2005. Início da atividade de vôo em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae): influência do tamanho da abelha e da temperatura ambiente. **Revista Brasileira de Zoociências** v.7, n.2, p.195-202.
- TERADA, Y., GARÓFALO, C. A. & SAKAGAMI, S. F. 1975. Age-survival curves for workers of two eusocial bees (*Apis mellifera* and *Plebeia droryana*) in a subtropical climate, with notes on worker polyethism in *P. droryana*. **Journal of Apicultural Research**, v.14, n.3/4, p.161-170.
- WITTMANN, D. 1989. Nest architecture, nest site preferences and distribution of *Plebeia wittmanni* (Moure and Camargo, 1989) in Rio Grande do Sul, Brazil (Apidae, Meliponinae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** v.24, n.1, p.17-23.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall Inc., New Jersey. 123p.

Capítulo 3

Divisão de trabalho e divisão de tarefas no forrageamento de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) e a influência da ritmicidade nesses processos.

(Colônia 416, julho 2006: reinício da construção de células)

Capítulo 3: Divisão de trabalho e divisão de tarefas no forrageamento de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) e a influência da ritmicidade nesses processos.

Abstract

The work in a social insect colony is organized through two great processes, the division of labor and the task partitioning. Besides, there are two levels of organization, the colonial and the individual level. Many factors act on this organization, like the rhythms. Diel rhythms in the foraging of *Plebeia remota* were found. The individual work of foragers shapes the general pattern of work presented by the colony since the acrophases of nectar and pollen foraging and the exit of foragers coincide with the acrophases of the colony foraging. The age of foragers ranged from 42 to 107 days during the reproductive diapause and from 43 to 90 in the period of queen oviposition. This is probably a reflex of the difference of bee longevity in these two periods. The reproductive diapause appeared to be a factor of great importance in the organization of foraging. There is task partitioning on nectar collection and on removal of detritus of the colony, that is, these works are made by more than one worker.

Resumo

O trabalho em uma colônia de insetos sociais é organizado por dois grandes processos, a divisão de trabalho e a divisão de tarefas. Além disso, existem dois níveis de organização, o nível colonial e o individual. Vários fatores atuam nessa organização, como os ritmos. Ritmos diários no forrageamento de *Plebeia remota* foram encontrados. O trabalho das forrageiras individuais molda o padrão geral de trabalho apresentado pela colônia, visto que as acrofases de forrageamento por néctar e pólen e a saídas das forrageiras coincidem com a acrofase de forrageamento da colônia. A idade das forrageiras de *P. remota* variou de 42 a 107 dias durante a diapausa reprodutiva e de 43 a 90 no período de postura da rainha. Isso provavelmente é reflexo da diferença de longevidade das abelhas nesses dois períodos. A diapausa reprodutiva pareceu ser um fator de grande importância na organização do forrageamento. Houve divisão de tarefas na coleta de néctar e na retirada de detritos da colônia, ou seja, esses trabalhos são realizados por mais de uma operária.

Introdução

Nos insetos sociais o trabalho é organizado por dois grandes processos, a divisão de trabalho e a divisão de tarefas. A divisão de trabalho consiste na divisão dos diferentes trabalhos existentes em uma colônia (como construção de células, alimentação da cria e forrageamento) entre as operárias da colônia. Já a divisão de tarefas é a divisão de uma determinada tarefa (unidade discreta de trabalho que deve ser completada) entre diferentes operárias, como por exemplo, a coleta de néctar em *Apis mellifera* – as forrageiras transferem o néctar para operárias que trabalham no ninho (receptoras ou armazenadoras), as quais depositam o néctar nas células. Existem vários exemplos de divisão de tarefas relacionados à coleta de alimento e de outros recursos, envolvendo tipicamente forrageiras e armazenadoras ou transportadoras. Em *A. mellifera*, exceto pólen, todos os outros recursos coletados pelas forrageiras (néctar, resina e água) são transferidos para outras operárias no ninho. No entanto, a existência de forrageamento sem partição é extremamente comum e há casos em que pode ou não haver partição de tarefas dependendo do tamanho da colônia (ver RATNIEKS & ANDERSON, 1999; ANDERSON & RATNIEKS, 1999).

Nas abelhas sem ferrão também ocorre partição de tarefas no forrageamento de néctar. A transferência de néctar entre uma forrageira e uma outra operária ocorre em várias espécies, como em *Melipona beecheii* (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997; HART & RATNIEKS, 2002), *M. fasciata*, *M. favosa*, *Tetragonisca angustula* (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997), *Trigona nigra*, *Plebeia frontalis*, *Scaptotrigona pectoralis* e *Nannotrigona perilampoides* (HART & RATNIEKS, 2002).

A divisão de trabalho é comum a todas as sociedades de insetos e é considerada uma das características mais importantes para seu sucesso ecológico (WILSON, 1971; ver

ROBINSON, 1992). A plasticidade é um fator chave para a divisão de trabalho nas sociedades de insetos, visto que permite que as colônias respondam às mudanças nas condições internas e externas através do ajuste do número de operárias individuais engajadas nas diferentes tarefas. Isso é alcançado, em grande parte, devido à flexibilidade comportamental das próprias operárias, e contribui para o sucesso reprodutivo da colônia, pois possibilita o crescimento e o desenvolvimento contínuo e a produção de uma nova geração de sexuais (ROBINSON, 1992). Um exemplo dessa plasticidade são as colônias de *A. mellifera*. Elas ajustam o esforço de forrageamento principalmente através da mudança do número de forrageiras de néctar e não através da mudança na atividade dessas forrageiras. Isto deve permitir que as colônias explorem fontes efêmeras de néctar rapidamente, visto que um maior número de forrageiras irá coletar esse recurso simultaneamente, tornando a tarefa mais eficiente do que se fosse realizada através de um aumento no número de vôos individuais (THOM *et al.*, 2000). Além disso, quando necessário, essas abelhas podem retornar a certos comportamentos arrítmicos, por exemplo, as forrageiras podem voltar a serem nutrizas, fase em que são arrítmicas, mostrando a plasticidade da ritmicidade (BLOCH, G. & ROBINSON, 2001).

Nas colônias de insetos sociais, há dois níveis de organização interdependentes, o nível individual e o colonial. O comportamento individual é regulado pelas necessidades da colônia, no entanto, o comportamento individual também influencia o estado colonial (FEWELL & WINSTON, 1992). Nesse sentido, a decisão individual de uma operária em realizar um trabalho é o coração da divisão de trabalho. Essa decisão também é tomada em relação às condições internas (fatores genéticos, neurais e hormonais e a experiência) e externas (estímulos que causem a realização do trabalho e interações entre as operárias) simultaneamente (BESHERS & FEWELL, 2001). Da mesma forma, o padrão colonial de forrageamento é reflexo da atividade individual, pois o comportamento individual das forrageiras molda o padrão geral da atividade da colônia (DE BRUIJN & SOMMEIJER, 1997). Assim, os padrões coletivos de forrageamento emergem da variedade das atividades das forrageiras individuais que, como dito, tomam decisões baseadas em informações intrínsecas ou outras adquiridas (BIESMEIJER & SLAA, 2004).

Um dos problemas centrais para a biologia dos insetos sociais é esse, a integração colonial, ou seja, como a interação entre as operárias resulta nos padrões característicos do comportamento colonial, e como esse comportamento é regulado (WILSON, 1971; ROBINSON, 1992). Um entendimento completo da fisiologia social das colônias de insetos só pode ser atingido se for possível conectar esses dois níveis, os mecanismos de comportamento individual e os padrões que emergem desse comportamento no nível colonial. A observação de indivíduos marcados permite a análise do papel da experiência prévia e da informação social na tomada de decisão individual, assim como a observação dos grupos de operárias nos processos coloniais, como a alocação das operárias entre as tarefas e a defesa da colônia e o forrageamento (BIESMEIJER & SLAA, 2004). Nesse estudo, utilizamos esse método de marcação individual das operárias para observar sua alocação entre as tarefas de forrageamento (coleta de néctar, pólen e resina; retirada de detritos da colônia).

O forrageamento das abelhas sem ferrão é, como na maioria dos insetos sociais, auto-organizado (BIESMEIJER & SLAA, 2004). No entanto, poucos estudos analisam o comportamento individual das forrageiras de abelhas sem ferrão. SOMMEIJER *et al.* (1983) observaram que mais de 70% das forrageiras de *Melipona favosa* coletaram apenas um tipo de recurso alimentar (pólen ou néctar) em um período de dias. Já BIESMEIJER & TÓTH (1998), estudando *Melipona beecheii*, constataram que 50% das forrageiras se especializaram na coleta de somente um tipo de recurso; padrão também encontrado em *Apis mellifera* (RIBBANDS, 1952) e em *Trigona* (INOUE *et al.*, 1985). Considerando o padrão individual na construção do padrão colonial, DE BRUIJN & SOMMEIJER (1997) afirmam que o padrão colonial de forrageamento das abelhas sem ferrão é parcialmente o reflexo da atividade individual. Em *Plebeia remota*, a divisão de trabalho entre as operárias foi estudada por VAN BENTHEM (1995),

sem considerar, entretanto, o comportamento isolado de cada operária, e o contexto colonial definido por elas.

Outro aspecto que envolve o comportamento individual quanto colonial é a ritmicidade. Enquanto as abelhas adultas jovens de *Apis mellifera* que cuidam da cria trabalham dentro do ninho o tempo todo sem apresentar ritmo circadiano, sendo arrítmicas, as abelhas mais velhas e as que forrageiam por néctar e pólen no mundo externo possuem ritmo circadiano (ver MOORE, 2001). No interior do ninho, a ausência de ritmo colonial é derivada da arritmicidade das operárias individuais, que trabalham em tempos aleatórios (MOORE *et al.*, 1998) e os períodos comuns de atividade e descanso do conjunto de abelhas na colônia resultam da sincronização social dos ritmos das abelhas individuais (FRISCH & KOENIGER, 1994). Essa sincronização social também é importante para a organização da colônia. Cada indivíduo pode realizar o repertório completo de tarefas existentes em uma colônia, entretanto, cada abelha não executa sempre todos os trabalhos, mas somente os requeridos em um determinado momento. Provavelmente, a sincronização social das atividades dentro da colônia contribui para a coordenação eficiente dos comportamentos nela (FRISCH & KOENIGER, 1994). A coordenação do ritmo entre as operárias é em parte alcançada por flutuações de temperatura que atuam como um Zeitgeber dentro do grupo. A trofaláxis não é necessária para a sincronização (MORITZ & KRYGER, 1994). Entretanto, a temperatura deve influenciar os ritmos circadianos de locomoção em conjunto com outros Zeitgebers. Existem outros zeitgebers, como os ciclos claro/escuro (revisto por MOORE, 2001).

As abelhas apresentam desenvolvimento pós-embrionário do ritmo circadiano, ou seja, conforme envelhecem, as abelhas adquirem gradualmente ritmicidade, tanto as operárias quanto os machos (SPANGLER, 1972; MOORE *et al.*, 1998; TOMA *et al.*, 2000; revisto por MOORE, 2001). Aparentemente, este processo está ligado à ontogenia do comportamento social, contribuindo para a organização social da colônia baseada na divisão de trabalho; sendo assim, os ritmos circadianos são um importante componente neste processo (BLOCH *et al.*, 2001; BLOCH & ROBINSON, 2001). Dentro desse contexto, o forrageamento é o comportamento mais estudado, principalmente em *A. mellifera*. Vários estudos mostraram que as forrageiras são capazes de associar virtualmente qualquer hora do dia com uma recompensa alimentar e que este senso de tempo (Zeitgedächtnis) é baseado em uma oscilação circadiana (MOORE, 2001). No entanto, MOORE (2001) afirma que estamos apenas começando a entender como os ritmos comportamentais das operárias individuais estão integrados na divisão de trabalho da colônia. Além disso, ainda sabemos muito pouco sobre os ritmos em abelhas sem ferrão (FOURCASSIÉ *et al.*, 1999). Alguns estudos foram realizados com *Scaptotrigona aff. depilis* e ritmos circadianos foram encontrados na respiração de forrageiras e operárias que participam do POP (GIANNINI, 1998). As forrageiras desta espécie apresentaram ritmo circadiano de atividade, sincronizado com o ciclo de claro/escuro e provavelmente também influenciado por outros ciclos ambientais, como temperatura e disponibilidade de recursos (BELLUSCI & MARQUES, 2001). Em *Melipona bicolor* existem ritmos diários na atividade de vôo, de coleta de pólen e de outros materiais e na eliminação de detritos. Esse ritmo diário varia com o tamanho da colônia (HILÁRIO *et al.*, 2003).

Ritmos diários também foram encontrados na atividade de vôo de *Plebeia remota* ao longo do ano todo. Nessa espécie, o ritmo diário dessa atividade também variou com o tamanho da colônia e as acrofases da atividade externa das colônias de maior tamanho ocorreram mais cedo do que as das colônias menores. Também houve diferença nas acrofases entre os meses quentes e frios; nos meses quentes as acrofases de atividade de vôo ocorreram mais cedo que nos meses frios. Além disso, houve correlação entre a acrofase do ritmo anual de atividade de vôo e a duração da diapausa reprodutiva do ano anterior (HILÁRIO, 2005). A acrofase é a medida de tempo transcorrido entre um instante (fase) de referência e a fase na qual é maior a probabilidade de se encontrado o valor mais elevado de uma variável (ZAR, 1999; MARQUES & MENNA-BARRETO, 1997), ou seja, é, nesse caso, o horário em que ocorrem os maiores valores de atividade de vôo. Nada se sabe sobre a

ritmicidade das forrageiras individuais de *P. remota*, entretanto, essa ritmicidade, se existente, pode ser um importante componente para a divisão de trabalho, como em *A. mellifera* (BLOCH & ROBINSON, 2001).

Neste capítulo, procuramos entender a organização do forrageamento em *P. remota*, durante os períodos de diapausa reprodutiva e de postura da rainha, através da análise da alocação das operárias nas diferentes tarefas do forrageamento e do ritmo das mesmas durante essa atividade. Analisaremos os dois períodos – diapausa e postura da rainha – porque há variação dos ritmos diários nas diferentes épocas do ano (HILÁRIO, 2005) e durante a diapausa há mudança no comportamento das operárias (PÉRICO, 1997; RIBEIRO *et al.*, 2003).

Materiais e Métodos

Os experimentos foram realizados no Laboratório de Abelhas localizado no Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (23°33'S, 46°43'O). Duas colônias de *Plebeia remota*, provenientes de Cunha – SP (23°05'S, 44°55'O), foram utilizadas. Tais colméias estavam instaladas no interior do laboratório, em caixas de observação de cedro cobertas com placas de vidro para possibilitar a análise interna. O acesso ao exterior foi permitido pela presença de um tubo plástico que conecta o interior do ninho ao lado externo do laboratório. No exterior do laboratório, esse tubo plástico tinha o comprimento de cerca de 15 cm, para possibilitar a visualização da atividade das abelhas no tubo.

Para estudar o padrão individual de forrageamento, além do padrão colonial, as abelhas foram marcadas individualmente (figura 1) com tinta a base de nitrocelulose, no máximo um dia após a emergência, usando-se o código de cores sugerido por Sakagami. Foram marcadas 400 operárias de cada colônia.

O forrageamento de cada colônia foi observado durante 20 minutos por hora, 10 vezes por dia (entre 8:00 e 18:00h). Nessas observações foram monitorados: o número de abelhas entrando na colônia e o tipo de material coletado por essas abelhas (néctar, pólen ou resina); o número de abelhas saindo com lixo; e o número das operárias individualmente marcadas, seu horário de saída da colônia e de retorno e o tipo de material coletado por elas. Não foi possível distinguir entre abelhas entrando com néctar e abelhas sem carga ou com água. Desse modo, abelhas entrando sem pólen ou resina foram consideradas como retornando com néctar.

Essas observações foram realizadas por 30 dias distribuídos durante o período de 08/05/2006 a 06/07/2006 na diapausa reprodutiva (colônia 416: final de abril a final de julho; colônia 69: final de abril a início de agosto) e por 30 dias ao longo do período de 13/11/2006 a 24/01/2007 no período de postura da rainha. As observações ocorreram no mínimo três vezes por semana e no máximo cinco vezes. No total, cada colônia foi observada por 100 horas durante a diapausa e por 100 horas durante o período de postura da rainha, totalizando 200 horas de observação por colônia, ou seja, 400 horas de observação.

As abelhas foram analisadas individualmente verificando o que coletaram (néctar, pólen e resina) e se retiraram ou não detritos da colônia, assim como quantificando quantas vezes realizaram essas tarefas e por quantos dias. A partir desses dados, foram calculadas porcentagens para quantificar o forrageamento das abelhas marcadas em relação ao forrageamento da colônia inteira e o grau de especialização das forrageiras: (a) porcentagem de retiradas de detritos (lixo) realizadas pelas forrageiras marcadas do total de retiradas realizadas pela colônia; (b) porcentagem de coletas realizadas pelas forrageiras marcadas do total de coletas realizadas pela colônia; (c) porcentagem de coletas de néctar, pólen e resina do número total de coletas realizadas por cada forrageira marcada; (d) porcentagem de retiradas de detritos (lixo) do número total de vôos de coleta ou retirada de cada forrageira marcada; (e) porcentagem das abelhas marcadas que se especializaram na coleta de néctar, pólen ou resina; (f) porcentagem das abelhas marcadas que se especializaram na retirada de

detritos; (g) porcentagem das abelhas marcadas que coletaram dois ou três recursos (néctar e pólen, néctar e resina, pólen e resina ou néctar, pólen e resina, em vôos separados). Abelhas que coletaram em 80% ou mais de suas coletas um determinado tipo de recurso (néctar, pólen ou resina) foram consideradas especializadas na coleta desse recurso (BIESMEIJER & TÓTH, 1998). Também foi verificado o número de dias em que as abelhas marcadas coletaram recursos e então calculado o número médio de dias nos quais foram coletados cada recurso e o número médio de dias em que a abelha realizou atividades de forrageamento (coleta de um recurso ou retirada de detritos). Para o cálculo do número médio de dias de coleta de cada recurso, só foram consideradas as abelhas que forragearam por esse recurso, isto é, para o cálculo do número médio de dias em que as abelhas coletaram néctar, só as abelhas que o fizeram foram consideradas.

A presença de acrofase no forrageamento colonial e individual, ou seja, se é significativa ou não, foi testada usando o teste de Rayleigh (ZAR, 1999). As acrofases foram significativas quando $p < 0,05$ e foram obtidas na hora local (hr:min), sendo o valor de referência meia noite local. Também foram calculados os valores das acrofases do forrageamento colonial e individual (quando a abelha marcada realizou seis ou mais atividades), o desvio angular das acrofases e o vetor médio r , que é um indicador da concentração dos dados, quanto maior o r , menor a dispersão dos dados ao redor da acrofase (ZAR, 1999). Também foram verificadas as idades médias, mínimas e máximas em que as forrageiras marcadas coletaram néctar e pólen e saíram de suas colônias.

Nos gráficos das figuras foram utilizados somente os indivíduos com número de atividade maior que seis e que apresentaram teste de Rayleigh significativo ($p < 0,05$). Nos gráficos comparativos do forrageamento colonial com o forrageamento de abelhas marcadas, a idade média de 41 foi atribuída ao conjunto de dados de forrageamento colonial (indicado como todas) apenas para situar esse dado no gráfico, visto que só era conhecido a idade média das abelhas marcadas.

Figura 1. Abelhas recém-emergidas de *Plebeia remota* após marcação individual.

Resultados

Durante a diapausa reprodutiva, foram observadas apenas 32 (8%) abelhas forrageando na colônia 416; já na colônia 69, 131 (32,75%) forrageiras foram observadas. No período de postura da rainha, um número menor ainda de abelhas marcadas foi observado, sendo seis (1,5%) na colônia 416 e oito (2%) na colônia 69. Outras abelhas foram observadas, entretanto, somente saindo da colônia, e, dessa forma, não foram consideradas nas análises.

Na diapausa reprodutiva, foram realizadas 17291 coletas de néctar na colônia 416 e 22316 na colônia 69. As forrageiras marcadas contribuíram com 2,76% e 8% dessas coletas nas colônias 416 e 69, respectivamente. Como visto no capítulo 1, nesse período a coleta de pólen é bem menor que a de néctar. Foram realizadas apenas 472 coletas de pólen na colônia 416 e 974 na colônia 69. Desse total, somente 0,21% foi coletado pelas forrageiras marcadas na colônia 416; na colônia 69, as forrageiras marcadas foram responsáveis por 5,85% do total de pólen coletado. Em relação à resina, das 1114 coletas que ocorreram, só uma (0,09%) foi realizada por uma forrageira marcada na colônia 416. Na colônia 69, foram observadas 349 coletas de resina, seis delas (1,72%) foram realizadas por forrageiras marcadas. Considerando esses três recursos em conjunto, ou seja, néctar, pólen e resina, nesse período, as abelhas marcadas foram responsáveis por 2,55% das coletas desses na colônia 416 e por 8,08% na colônia 69.

Durante o período de postura da rainha, como esperado pela baixa porcentagem de abelhas marcadas observadas, a contribuição dessas abelhas para o total de recursos coletados pela colônia foi muito reduzido. Na colônia 416, foram observadas 15364, 8483 e 627 coletas de néctar, pólen e resina, respectivamente. Desses totais, apenas 0,06% e 0,32% da coleta de néctar e pólen, respectivamente, foram realizadas pelas forrageiras marcadas. Nenhuma forrageira marcada foi vista retornando com resina nesse período. Na colônia 69, foram observadas 12332, 4406 e 466 coletas de néctar, pólen e resina, respectivamente. Desses totais, apenas 0,3% e 0,36% da coleta de néctar e pólen, respectivamente, foram realizadas pelas forrageiras marcadas. Também não foi observada nenhuma forrageira marcada retornando com resina nesse período na colônia 69. As abelhas marcadas foram responsáveis por 0,15% e 0,31% da coleta total de néctar, pólen e resina das colônias 416 e 69, respectivamente, nesse período.

Em relação à retirada de lixo da colônia, não foi observado abelhas marcadas realizando esse trabalho durante o período de postura da rainha, entretanto, no período de diapausa reprodutiva, foi observado somente uma abelha em cada colônia retirando detritos. Na colônia 416, a única abelha marcada observada foi a abelha 350, que foi responsável sozinha por 7,21% dos vôos de retirada de detritos dessa colônia no período de diapausa reprodutiva. Já na colônia 69, a única abelha observada foi a abelha 280, porém, essa abelha foi responsável somente por 0,04% (um único vôo) da retirada de detritos dessa colônia no mesmo período.

Também foi analisada a porcentagem de coleta de cada recurso em relação ao total de número de coletas realizadas para verificar o grau de especialização das forrageiras. Na colônia 416, durante a diapausa reprodutiva, 87,5% das abelhas marcadas coletaram apenas um tipo de recurso nos dias em que foram observadas coletando recursos. Essas abelhas coletaram apenas néctar. Somente duas abelhas (6,35%) coletaram tanto néctar quanto pólen durante o período em que coletou recursos. A coleta desses dois recursos ocorreu em vôos separados e as porcentagens de coleta de néctar e pólen do total de coletas realizadas por essas abelhas foram de 80,8% (abelha 184) e 94,1% (abelha 217) de néctar e 19,2% (abelha 184) e 5,9% (abelha 217) de pólen, ou seja, apesar dessas abelhas terem coletado os dois tipos de recursos, elas ainda se especializaram na coleta de néctar. Uma única abelha (3,125%) coletou néctar e resina em vôos separados, sendo que em 90% de suas coletas o material trazido foi néctar. Como visto anteriormente, uma abelha marcada (3,125%) retirou o lixo em 100% das vezes em que foi observada. Já na colônia 69, 86,2% das abelhas marcadas observadas coletaram apenas néctar em todas as suas coletas. Abelhas marcadas que coletaram tanto

pólen quanto néctar, em viagens separadas, perfizeram um total de 8,4% das operárias marcadas observadas no período. Dessas abelhas, apenas uma (9,1% das coletoras de néctar e pólen) realizaram mais viagens de coleta de pólen (66,7%) do que viagens para coleta de néctar (33,3%); as outras (dez abelhas: 81,8% das coletoras de néctar e pólen) tiveram o comportamento inverso, coletando mais néctar (média $\pm$ desvio padrão: 88,1% $\pm$ 11,1%) do que pólen (média $\pm$ desvio padrão: 11,9% $\pm$ 11,1%) (tabela 1). Todas essas abelhas, exceto uma (abelha 54; tabela 1), foram consideradas especialistas na coleta de néctar, visto que coletaram esse recurso em mais de 80% de suas coletas. Apenas 1,5% das forrageiras (duas) especializaram-se na coleta de pólen e uma (0,8%) na coleta de resina. Somente duas abelhas (1,5%) coletaram néctar e resina, em vôos separados; uma delas foi considerada especialista na coleta de néctar (99,2% das coletas foi de néctar e 0,8% de resina), mas a outra forrageira não (75% das coletas de néctar e 25% de resina). Uma única abelha (0,8%) realizou somente retirada de detritos da colônia e não coletou recursos. Nessa colônia, uma abelha (0,8%) foi observada coletando tanto néctar (33,3% das coletas) quanto pólen (16,7% das coletas) e resina (50% das coletas), em viagens separadas. Dessa maneira, durante o período de diapausa reprodutiva, na colônia 416 e na colônia 69, respectivamente 96,9% e 94,6% das abelhas se especializaram na coleta de néctar.

Abelha	Porcentagem de coletas de néctar (%)	Porcentagem de coletas de pólen (%)
1	88,9	11,1
6	98,9	1,1
20	83,3	16,7
54	61,5	38,5
60	85,2	14,8
115	92,5	7,5
130	97,8	2,2
186	98,1	1,9
229	91,2	8,8
310	83,6	16,4
Média $\pm$ DP (%)	88,1 $\pm$ 11,1	11,9 $\pm$ 11,1

Tabela 1. Porcentagem de coletas de néctar e de pólen do total de coletas realizadas por forrageiras marcadas de *Plebeia remota* que coletaram os dois recursos em vôos separados na colônia 69 no período de diapausa reprodutiva.

Durante o período de postura da rainha, na colônia 416, grande parte das abelhas (66,7%) coletou apenas pólen nos vôos que em foram observadas coletando recursos. O restante das abelhas (33,3%) não se especializou na coleta de néctar ou pólen, coletando ambos os recursos. Dessas abelhas, uma coletou mais pólen (60%) do que néctar (40%) e a outra realizou o contrário (66,7% das coletas foi néctar e 33,3% das coletas foi pólen). Na colônia 69, 37,5% das abelhas coletou somente néctar em seus vôos e 25% apenas pólen. Três abelhas (37,5%) coletaram néctar e pólen, em vôos separados, durante suas atividades de forrageamento. Uma delas especializou-se na coleta de néctar, coletando esse recurso em 94,4% de suas viagens e pólen em 5,6%. As outras duas coletaram mais néctar do que pólen (abelha 60: 52,2% de néctar e 47,8% de pólen; abelha 100: 75% de néctar e 25% de pólen), mas como coletaram néctar em menos de 80% de suas viagens de coleta, não foram consideradas especialistas no forrageamento por esse recurso. Assim, durante o período de postura da rainha, o número de abelhas que coletou somente pólen ou néctar e pólen aumentou em relação ao período de diapausa reprodutiva.

O número de dias em que uma forrageira coletou determinado tipo de recurso foi variável. Na diapausa reprodutiva, as forrageiras marcadas da colônia 416 coletaram néctar por 4,4 dias, em média (desvio padrão: 3,6 dias; 31 abelhas), sendo que o número máximo de

dias de coleta de néctar realizado por uma forrageira foi de 13 dias. As duas abelhas que coletaram pólen, a forrageira 184 e 217, realizaram essa atividade durante dois e um dia, respectivamente. A única abelha marcada que coletou resina o fez em apenas um dia e a que retirou detritos da colônia realizou essa tarefa por cinco dias. A média de dias em que as forrageiras marcadas forragearam (coletaram algum recurso ou retiraram detritos; 32 abelhas) foi de 4,5 dias (desvio padrão: 3,5 dias), realizando essa tarefa por 13 dias, no máximo. Já na colônia 69, o número médio de dias que as abelhas forragearam por néctar foi de 3,3 dias (desvio padrão: 3,5 dias; 126 abelhas), por pólen 1,9 dias (desvio padrão: 1,1 dias; 16 abelhas) e por resina 1,3 dias (desvio padrão: 0,5 dias; quatro abelhas). Os números máximos de dias em que as abelhas coletaram néctar, pólen e resina foram, respectivamente, de 16, 4 e dois dias e o mínimo foi de um dia, para os três recursos. A média de dias em que as forrageiras marcadas forragearam (coletaram algum recurso ou retiraram detritos; 131 abelhas) foi de 3,4 dias (desvio padrão: 3,6 dias), sendo que o máximo de dias em que forragearam foi 16 dias.

No período de oviposição da rainha, na colônia 416, duas abelhas marcadas coletaram néctar, as forrageiras 60 e 100, realizando essa atividade durante dois e três dias, respectivamente. As forrageiras marcadas dessa colônia coletaram pólen por 2,7 dias, em média (desvio padrão: 1,6 dias; seis abelhas), sendo que o número máximo de dias de coleta de néctar realizado por uma forrageira foi de cinco dias, sendo o mínimo de um dia. A média de dias em que as forrageiras marcadas forragearam (coletaram algum recurso ou retiraram detritos; seis abelhas) foi de 3,3 dias (desvio padrão: 2,3 dias), sendo que o máximo de dias em que forragearam foi seis dias. As forrageiras marcadas da colônia 69 coletaram néctar por 2,2 dias, em média (desvio padrão: 1,5 dias; seis abelhas), sendo que o número máximo de dias de coleta de néctar realizado por uma forrageira foi de quatro dias. A coleta de pólen ocorreu por 1,4 dias, em média (desvio padrão: 0,9 dias; cinco abelhas), e no máximo por três dias. A média de dias em que as forrageiras marcadas forragearam (coletaram algum recurso ou retiraram detritos; oito abelhas) foi de 2,3 dias (desvio padrão: 2,1 dias), sendo que o máximo de dias em que forragearam foi seis dias.

Além desses aspectos quantitativos do forrageamento individual, também foi analisada a ritmicidade individual e colonial. Acrofases foram detectadas no forrageamento por néctar, pólen e na saída das abelhas marcadas (tabela 2). Essas acrofases ocorreram em horários diferentes na diapausa reprodutiva e no período de postura da rainha, exceto as acrofases da coleta de néctar (figuras 2 e 3; tabela 2). A acrofase de coleta de pólen ocorreu mais cedo durante o período de postura da rainha do que durante o período de diapausa reprodutiva (tabela 3). Além disso, a variação ao redor da acrofase (desvio angular) foi similar entre esses dois períodos (tabelas 2 e 3).

Embora grande variabilidade tenha sido observada, durante a diapausa reprodutiva as forrageiras são mais velhas que as forrageiras do período de postura da rainha (figuras 2, 3 e 4; tabela 2), tanto na colônia 416 quanto na 69, embora diferenças possam ser observadas entre as duas colônias.

A comparação entre o forrageamento colonial, todas as abelhas marcadas em conjunto e abelhas individuais mostrou que a acrofase das abelhas marcadas em conjunto ou individualizadas, embora mostrem desvios da acrofase do forrageamento colonial, estão dentro do intervalo apresentado por este. Isso ocorreu tanto na coleta de néctar (figuras 5 e 6; tabela 3) quanto na de pólen (figuras 7 e 8; tabela 3), tanto no período de diapausa reprodutiva quanto no de oviposição pela rainha. Os desvios angulares das acrofases do forrageamento individual (abelhas marcadas em conjunto ou individualizadas) podem ser maiores ou menores que o desvio angular da acrofase do forrageamento colonial e ultrapassarem os desvios angulares da acrofase do forrageamento colonial. Isso indica que o forrageamento das abelhas marcadas foi representativo do forrageamento colonial.

Tabela 2. Acrofases (Ac; hr:min) e desvios angulares (DA; hr:min), idades médias (IM; dias) e desvios padrões (DP; dias), idades mínimas (IMin) e máximas (IMax) vetores médios (r), número de atividades (NA) e número de abelhas marcadas observadas (Nab) no forrageamento (F) por néctar (N) e pólen (P) e da saída (S) das abelhas marcadas das colônias 416 e 69 de *Plebeia remota*, durante o período (Per) de diapausa reprodutiva (DR) e de postura da rainha (PR). Todas as acrofases foram significativas pelo teste de Rayleigh ($p < 0,05$).

	Per	F	Ac $\pm$ DA	IM $\pm$ DP	IMin	IMax	r	NA	NAb
Colônia 416	DR	S	12:04 $\pm$ 01:55	80,8 $\pm$ 13,9	55	107	0,874	455	32
		N	12:26 $\pm$ 01:59	81,5 $\pm$ 13,9	55	107	0,864	481	32
		P	12:30 $\pm$ 01:41	75,0 $\pm$ 6,1	68	79	0,903	6	2
	PR	S	10:21 $\pm$ 02:15	63,6 $\pm$ 12,9	43	79	0,825	27	5
		N	12:37 $\pm$ 02:37	67,6 $\pm$ 12,8	45	76	0,763	10	2
		P	09:52 $\pm$ 01:49	67,9 $\pm$ 12,9	43	90	0,885	27	6
Colônia 69	DR	S	12:04 $\pm$ 02:02	67,3 $\pm$ 14,8	42	105	0,856	1469	120
		N	12:17 $\pm$ 02:05	65,4 $\pm$ 12,4	42	95	0,851	1791	128
		P	11:45 $\pm$ 1:51	73,1 $\pm$ 14,6	50	101	0,882	58	16
	PR	S	10:57 $\pm$ 02:23	57,5 $\pm$ 9,5	38	73	0,804	42	9
		N	12:19 $\pm$ 02:32	59,2 $\pm$ 10,0	44	78	0,779	37	6
		P	11:05 $\pm$ 02:14	57,3 $\pm$ 7,7	48	70	0,827	16	5

Durante as observações do forrageamento de *P. remota* foi observado que nessa espécie ocorre a transferência de néctar de uma forrageira que chega do campo para outra operária do ninho, nesse caso, que se encontra no tubo de entrada. Este comportamento não foi quantificado, pois as observações não se destinavam a isso, mas este comportamento de trofalaxis ocorreu diversas vezes no tubo de entrada, sendo que em algumas ocasiões, a forrageira que chegava saía novamente da colônia logo após esse comportamento. Dessa maneira, em *P. remota* existe partição de trabalho na coleta de néctar.

A retirada de lixo nessa espécie também é uma tarefa particionada. Durante as observações, freqüentemente foram observadas operárias, que carregavam na mandíbula uma pelota de detrito, paradas no tubo de entrada. Outra operária (forrageira) pegava essa pelota com a mandíbula e com as pernas posteriores e a levava para fora da colônia. Muitas vezes, a forrageira pegava a pelota de operária logo que entrava no tubo de entrada e imediatamente a levava para fora da colônia. Essa transferência de pelotas de detrito podia ser espontânea (a operária doadora não mostrava resistência) ou não, ou seja, a operária que carregava a pelota de detritos não a largava e, muitas vezes, fugia da operária que estava tentando pegar a pelota.

Figura 2. Acrofasas com respectivos desvios angulares (eixo y) e idades médias com respectivos desvios médios do forrageamento por néctar e pólen e da saída de abelhas marcadas da colônia 416 de *Plebeia remota*, durante o período de diapausa reprodutiva (A) e de postura da rainha (B).

Figura 3. Acrofasas com respectivos desvios angulares (eixo y) e idade média com respectivos desvios médios (eixo x) do forrageamento por néctar e pólen e da saída de abelhas marcadas da colônia 69 de *Plebeia remota*, durante o período de diapausa reprodutiva (A) e de postura da rainha (B).

Figura 4. Comparação da faixa etária das forrageiras coletoras que saíram da colônia e que coletaram néctar e pólen no período de diapausa reprodutiva (DR) e de postura da rainha (FD). A, C e E: colônia 416. B, D e F: colônia 69.

Figura 6. Comparação das acrofases com respectivos desvios angulares (eixo y) e idade média (eixo x – somente das abelhas marcadas) do forrageamento colonial de néctar com o forrageamento das abelhas marcadas por néctar da colônia 69 de *Plebeia remota*, durante o período de diapausa reprodutiva (A) e de postura da rainha (B).

Tabela 3. Acrofases (Ac) e desvios angulares (DA) do número total de abelhas forrageando por néctar e pólen e de abelhas marcadas das colônias 416 e 69 de *Plebeia remota*, durante o período de diapausa reprodutiva e de postura da rainha. Todas as acrofases foram significativas pelo teste de Rayleigh ($p < 0,05$).

		Período	Recurso	Conjunto de abelhas	Ac ± DA
Colônia 416	Diapausa	Néctar	Todas	12:38 ± 2:05	
			Marcadas	12:26 ± 01:59	
		Pólen	Todas	12:10 ± 01:51	
			Marcadas	12:30 ± 01:41	
	Postura da rainha	Néctar	Todas	12:32 ± 02:39	
			Marcadas	12:37 ± 02:37	
Pólen		Todas	10:17 ± 02:04		
		Marcadas	09:52 ± 01:49		
Colônia 69	Diapausa	Néctar	Todas	12:32 ± 02:01	
			Marcadas	12:17 ± 02:05	
		Pólen	Todas	12:25 ± 02:04	
			Marcadas	11:45 ± 01:51	
	Postura da rainha	Néctar	Todas	12:28 ± 02:39	
			Marcadas	12:19 ± 02:32	
Pólen		Todas	10:11 ± 02:00		
		Marcadas	11:05 ± 02:14

Figura 7. Comparação das acrofases com respectivos desvios angulares (eixo y) e idade média (eixo x – somente das abelhas marcadas) do forrageamento colonial de pólen com o forrageamento das abelhas marcadas por pólen da colônia 416 de *Plebeia remota*, durante o período de diapausa reprodutiva (A) e de postura da rainha (B).

Figura 8. Comparação das acrofases com respectivos desvios angulares (eixo y) e idade média (eixo x – somente das abelhas marcadas) do forrageamento colonial por pólen com o forrageamento por pólen das abelhas marcadas da colônia 69 de *Plebeia remota*, durante o período de diapausa reprodutiva (A) e de postura da rainha (B).

Discussão

P. remota, como outras abelhas sociais, apresentam uma divisão de trabalho dependente da idade (polietismo etário). A primeira atividade poucos dias após a emergência da operária é a construção na área dos favos (pilares, invólucros e manutenção da superfície dos favos) e na área dos potes de armazenamento. Após essa tarefa, as operárias passam a trabalhar nos favos velhos, ajudando as jovens operárias a emergir e alimentando-as, e então, começam a participar do processo de provisionamento e postura (POP). Poucas operárias participam da construção, do provisionamento e da operculação das células, assim, estas atividades são realizadas por um grupo especializado de operárias. Iniciam-se então as atividades relacionadas ao forrageamento: a desidratação do néctar, o recebimento desse recurso das forrageiras via trofaláxis e o forrageamento, sucessivamente. O forrageamento é o estágio final da vida de uma operária e tem início 30 dias após sua emergência. Foi realizado por 46% das operárias marcadas durante o outono e o inverno (VAN BENTHEM, 1995). Neste estudo, uma porcentagem parecida de operárias marcadas realizou forrageamento em uma das colônias (colônia 69: 32,75%) durante esse período, entretanto, na outra colônia observada, somente 8% das operárias marcadas foram observadas forrageando. Por volta de 60% das operárias marcadas de *Melipona bicolor bicolor* realizaram forrageamento (BEGO, 1983) e 40% das operárias marcadas de *Scaptotrigona postica* também o fizeram (SIMÕES, 1974). *Friesella* apresentou uma porcentagem (34%; CAMILLO-ATIQUE, 1977) muito parecida com *P. remota* de operárias marcadas realizando o forrageamento. Em *Melipona compressipes fasciculata*, uma porcentagem maior de operárias forragearam (88,3%; GIANNINI, 1997).

A idade das forrageiras de *P. remota* variou de 42 a 107 dias durante a diapausa reprodutiva e de 43 a 90 no período de postura da rainha. VAN BENTHEM (1995) encontrou uma amplitude 30 a 87 dias para a idade das forrageiras da mesma espécie no período de outono e inverno (diapausa reprodutiva). A diferença de idade das forrageiras do período de diapausa reprodutiva e de oviposição pela rainha (as forrageiras da diapausa são significativamente mais velhas) provavelmente é reflexo da diferença de longevidade das abelhas nesses dois períodos. As abelhas de inverno em *P. remota* possuem longevidade maior do que as abelhas de verão, vivendo de 25 a 100% a mais (VAN BENTHEM, 1995).

As operárias de *Plebeia droryana* também foram observadas até mais de 100 dias durante a diapausa e começam a forragear a partir de 35 dias de idade (TERADA *et al.*, 1975). Resultados semelhantes foram observados em operárias de *M. bicolor bicolor*; as operárias dessa espécie forragearam em maior frequência entre 41 e 45 dias de idade, realizando essa atividade até sua morte (tempo médio de vida: $44,00 \pm 8,99$ dias); essas forrageiras realizam essa atividade durante cerca de seis dias (BEGO, 1983). As operárias de *M. compressipes fasciculata* forragearam por 10 dias, em média, e de 15 a 85 dias de idade (GIANNINI, 1997). A idade das forrageiras de *M. beecheii* varia de 16 até mais de 60 dias (BIESMEIJER & TÓTH, 1998). Dessa maneira, há indícios de que as forrageiras das espécies de *Melipona* começam essa atividade mais cedo que as operárias de *P. remota*. Operárias de *S. postica* forragearam de 20 a 60 dias de idade, por 3 a 7 dias (SIMÕES, 1974) e as operárias de *Friesella* forragearam de 17 a 41 dias de idade (CAMILLO-ATIQUE, 1977).

As forrageiras de *M. beecheii* especialistas em néctar coletaram esse recurso por três dias em média (de dois a quatro dias) (BIESMEIJER & TÓTH, 1998). Em média, as forrageiras de néctar de *P. remota* coletaram esse recurso durante um número similar de dias na diapausa reprodutiva e no período de postura da rainha, entretanto, a variação (até 13 dias na colônia 416) durante a diapausa reprodutiva foi maior do que a observada nessa espécie de *Melipona*. A coleta de pólen e de resina pelas forrageiras de *P. remota* foi realizada por um período menor do que pelas forrageiras de *M. beecheii* (BIESMEIJER & TÓTH, 1998). Analisando essas espécies de abelha sem ferrão, nota-se que as forrageiras desempenham suas atividades por menos de 10 dias, geralmente.

Nas abelhas sem ferrão, o forrageamento colonial é baseado na decisão individual das operárias. Cada uma delas tem que decidir quando começar a forragear e se continuam ou não a realizar essa atividade. Essas decisões são tomadas usando informações intrínsecas da abelha, como informações genéticas, memória (informações aprendidas e experiência prévia), desenvolvimento e hormônios, e informações extrínsecas, ou seja, da ambiente colonial (recursos estocados, informações de outras forrageiras, odores, entre outros) ou externo da colônia (disponibilidade de flores, competição nas fontes de alimento, etc.) (BIESMEIJER *et al.*, 1998; BIESMEIJER & SLAA, 2000). A necessidade por um determinado recurso alimentar pode aumentar devido às condições climáticas ou à longa ausência desse recurso no campo. Parece ser altamente adaptativo para a colônia ser capaz de ajustar seu esforço de forrageamento para esse recurso. Em *P. tobagoensis*, a escolha inicial de um indivíduo por um recurso é influenciada pelo estoque de alimento da colônia, indicando que os indivíduos são capazes de perceber as condições desse estoque e usam essas informações para decidir sobre o seu forrageamento (HOFSTEDE & SOMMEIJER, 2006). Apesar de ainda não haver estudos sobre a influência desses fatores no forrageamento de *P. remota*, tais fatores também devem afetar o forrageamento dessa espécie, no entanto, a diapausa reprodutiva apresentou-se como um fator de grande importância na organização do forrageamento durante esse período.

Durante esse período, a arquitetura do ninho muda, havendo a construção de um invólucro ao redor dos favos de cria e de potes de alimento contendo mel em cima deles, e não há mais a construção de células de cria (RIBEIRO *et al.*, 2003). Como as operárias colocam todo o alimento larval na célula de cria antes da rainha ovipositar na célula (POP, característico dos meliponíneos – SAKAGAMI, 1982) e após o fechamento as operárias não reabrem essa célula para alimentar as larvas, mesmo enquanto ainda há células de cria para emergir no início da diapausa, não há mais cria para alimentar. O pólen é coletado em quantidade para aprovisionar as células de cria, além de ser a principal fonte de nitrogênio para a maioria das abelhas (ELTZ *et al.*, 2002). Em *Apis mellifera*, a quantidade de cria e de pólen estocado pelas abelhas é um dos estímulos que afetam forrageamento de pólen (para revisão ver CALDERONE & JOHNSON, 2002). Dessa maneira, a ausência de cria no período de diapausa reprodutiva deve ter sido um dos fatores mais importantes que influenciaram na tomada de decisão individual das abelhas, visto que a maioria das forrageiras coletou apenas néctar ou néctar e outro recurso (pólen ou resina), mas sempre especializadas na coleta de néctar (coletaram esse alimento em 80% ou mais de suas viagens de coleta – BIESMEIJER & TÓTH, 1998). No período de postura da rainha, ocasião em que há células de cria para aprovisionar, os resultados foram diferentes para as duas colônias. Na colônia 416, grande parte das operárias marcadas observadas se especializou na coleta de pólen, porém, na colônia 69, foram observadas abelhas especialistas na coleta de néctar e de pólen e também abelhas que coletaram os dois recursos sem se especializar. Entretanto, o número de abelhas especialistas na coleta de pólen, ou que também coletaram pólen, aumentou relativamente nesse período quando comparado ao período de diapausa reprodutiva, mostrando a importância da presença de células de cria, e consequentemente de cria, para o forrageamento. É importante ressaltar que outros fatores, citados anteriormente, também devem estar influenciando no forrageamento.

Corroborando com os resultados de HILÁRIO (2005), ritmos diários no forrageamento de *P. remota* foram encontrados e as acrofases detectadas foram similares, quando comparamos as acrofases de atividade de vôo observadas por HILÁRIO (2005) com as acrofases da coleta de néctar observadas nesse estudo. Ritmos diários no forrageamento também ocorrem em *M. bicolor* (HILÁRIO *et al.*, 2003). Nesta espécie de *Melipona*, as acrofases de atividade de vôo das colônias maiores ocorreram mais cedo que as acrofases das colônias menores e essas acrofases ocorreram mais cedo no verão do que no inverno. No verão, a atividade de vôo foi mais ampla (maior desvio angular) que no inverno e a coleta de pólen também foi mais concentrada em um horário no inverno. Isso não foi observado em *P. remota*, os desvios angulares dos dois períodos foram similares, com uma diferença máxima

de cerca de 30 minutos. Além disso, em *M. bicolor* (HILÁRIO *et al.*, 2003) as acrofases de coleta de pólen ocorreram mais tarde no verão do que no inverno, em *P. remota* ocorreu o contrário, ou seja, as forrageiras coletaram pólen em um horário mais cedo no verão. As colônias de *Apis mellifera* também apresentam ritmos nas atividades de voo e de forrageamento (SPANGLER, 1972). As forrageiras de *Scaptotrigona aff. depilis* apresentam ritmo circadiano de atividade, sincronizado pelo ciclo claro/escuro e provavelmente influenciado por outros fatores ambientais como temperatura e disponibilidade de alimento (BELLUSCI & MARQUES, 2001). GIMENES E COL. (1996) afirmam que a adaptação temporal das abelhas tem um papel central na interação entre flores e seus visitantes, visto que as acrofases dos ritmos de coleta de néctar e pólen na espécie de planta *Ludwigia elegans* (Onagraceae) coincidem com o horário em que os estigmas dessa planta estão mais receptivos, aumentando a possibilidade de ocorrer polinização. Esses pesquisadores sugerem que o ciclo ambiental de claro/escuro é o principal zeitgeber para a coleta de néctar e pólen e que a temperatura deve ser um zeitgeber secundário ou um agente de mascaramento.

Como indicado por BIESMEIJER & SLAA (2000), o método de marcação de abelhas é um método eficiente na análise da construção do contexto colonial através do comportamento individual. Nossas observações, assim como as de DE BRUJIN & SOMMEIJER (1997), mostram que o padrão colonial de atividade é parcialmente reflexo da atividade individual. As forrageiras coletam néctar ao longo do dia todo, mas as acrofases de coleta de néctar ocorrem ao redor de 12:00h, tanto no período de diapausa reprodutiva quanto no de postura da rainha, horários que coincidem com um maior forrageamento colonial. Isso também foi observado no forrageamento por pólen, no período de diapausa reprodutiva, já no período de postura a acrofase de coleta de pólen ocorreu ao redor de 9:00h (colônia 416) e de 11:00h (colônia 69), mas também correspondeu à acrofase de coleta de pólen colonial. Dessa maneira, o comportamento individual das forrageiras molda o padrão geral de atividade da colônia (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997). Em *A. mellifera*, existem diferentes grupos de forrageiras, em relação ao horário de forrageamento, dentro da colônia e estes grupos se comportam de maneira independente (MOORE *et al.*, 1989). Assim, a ritmicidade dos indivíduos, além dos fatores citados que influenciam a tomada de decisões das abelhas individuais, apresenta um importante papel nesse processo, pelo menos em *A. mellifera*, visto também que há indícios da existência de uma sincronização mútua entre os indivíduos dessa espécie dentro da colônia devido à existência de ciclos comuns de atividade e descanso que são mantidos por semanas em todos os indivíduos da colônia (FRISCH & ASCHOFF, 1987). Abelhas que são colocadas em outra colônia procuram forragear em seu horário e também no horário da colônia hospedeira, provavelmente estimuladas por pistas sociais (MEDUGORAC & LINDAUER *apud* FRISCH & ASCHOFF, 1987). Contatos físicos são pistas cruciais (SOUTHWICK & MORITZ, 1987).

A coleta de néctar é uma tarefa particionada no forrageamento de *P. remota*, assim como em muitas abelhas sem ferrão – em *Melipona beecheii* (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997; HART & RATNIEKS, 2002), *M. fasciata*, *M. favosa*, *Tetragonisca angustula* (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997), *Trigona nigra*, *Plebeia frontalis*, *Scaptotrigona pectoralis* e *Nannotrigona perilampoides* (HART & RATNIEKS, 2002), por exemplo – e em *A. mellifera*. A partição de tarefas no forrageamento tem benefícios e custos. Um dos custos é o tempo gasto para a passagem do material entre os indivíduos direta ou indiretamente. Ademais, quando há transferência direta do material entre os indivíduos, atrasos podem ocorrer quando as forrageiras esperam receptoras para as quais possam passar o material ou quando as receptoras esperam forrageiras, dependendo qual grupo está em excesso e isso talvez possa constituir em uma importante informação para as operárias sobre a necessidade de um determinado recurso pela colônia, pelo menos em *A. mellifera* (ANDERSON & RATNIEKS, 1999; HART & RATNIEKS, 2001). Também ocorre partição de tarefa na retirada de detritos da colônia, entretanto, esse comportamento precisa ser estudado em detalhes, visto que é praticamente desconhecido nas abelhas sem ferrão.

Referências Bibliográficas

- ANDERSON, C. & RATNIEKS, F.L.W. 1999. Task partitioning in foraging: general principles, efficiency and information reliability of queueing delays. In: C. Detrain, J.L. Deneuborg & J.M. Pasteels (eds.), *Information Processing in Social Insects*. Birkhäuser Verlag, Berlin. p.31-50.
- BELLUSCI, S. & MARQUES, M.D. 2001. Circadian activity rhythm of the foragers of a eusocial bee (*Scaptotrigona aff depilis*, Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) outside the nest. **Biological Rhythm Research** v.32, n.2, p.117-124.
- BENTHEM VAN, F. D. J.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; VELTHUIS H. H. W. 1995. Biology of the stingless bee *Plebeia remota* (Holmerg): observations and evolutionary implications. **Insectes Sociaux** v.42, p.71-87.
- BESHES, S.N. & FEWELL, J.H. 2001. Models of division of labor in social insects. **Annual Review of Entomology** v.46, p.413-440.
- BIESMEIJER, J.C., NIEUWSTADT VAN, M.G.L., LUCKÁCS, S. & SOMMEIJER, M.J. 1998. The role of internal and external information in foraging decisions of *Melipona* workers (Hymenoptera: Meliponinae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** v.42, p.107-116.
- BIESMEIJER, J.C. & SLAA, E.J. 2004. Information flow and organization of stingless bee foraging. **Apidologie** v.35, p.143-157.
- BIESMEIJER, J.C. & TÓTH, E. 1998. Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Insectes Sociaux** v.45, p.427-443.
- BLOCH, G. & ROBINSON, G.E. 2001. Reversal of honeybee behavioural rhythms. **Nature** v.410, n.26, p.1048.
- BLOCH, G., TOMA, D.P. & ROBINSON, G.E. 2001. Behavioral rhythmicity, age, division of labor and *period* expression in the honey bee brain. **Journal of Biological Rhythms** v.16, n.5, p.444-456.
- BRUIJN DE, L.L.M. & SOMMEIJER, M.J. 1997. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. **Insectes Sociaux** v.44, p.35-47.
- CALDERONE, N.W. & JOHNSON, B.R. 2002. The within-nest behaviour of honeybee pollen foragers in colonies with a high or low need for pollen. **Animal Behaviour** v.63, p.749-758.
- CAMILLO-ATIQUE, C. 1977. **Estudo da variabilidade etológica de *Friesella* incluindo a caracterização de espécies crípticas (Hym. Meliponinae)**. Tese, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil. 203 p.
- CRAILSHEIM, K., HRASSNIGG, N., GMEINBAUER, R., SZOLDERITS, M.J., SCHNEIDER, L.H.W. & BROSCHE, U. 1993. Pollen utilization in non-breeding honeybees in winter. **Journal of Insect Physiology** v.39, n.5, p.369-373.
- ELTZ, T., BRÜHL, C.A. & GÖRKE, C. 2002. Collection of mold (*Rhizopus* sp.) spores in lieu of pollen by the stingless bee *Trigona collina*. **Insectes sociaux** v.49, p.28-30.
- FEWELL, J.H. & WINSTON, M.L. 1992. Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera* L. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.30, p.387-393.
- FRISCH, B. & KOENIGER, N. 1994. Social synchronization of the activity rhythms of honeybees within a colony. **Behavioral Ecology and Sociobiology** v.35, p.91-98.

- GIANNINI, K.M. 1997. Labor division in *Melipona compressipes fasciculata* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** v.26, n.1, p.153-162.
- GIMENES, M., BENEDITO-SILVA, A.A. & MARQUES, M.D. 1996. Circadian rhythms of pollen and nectar collection by bees on the flowers of *Ludwigia elegans* (Onagraceae). **Biological Rhythm Research** v.27, n.3, p.281-290.
- HART, A.G. & RATNIEKS, F.L.W. 2001. Why do honey-bee (*Apis mellifera*) foragers transfer nectar to several receivers? Information improvement through multiple sampling in a biological system. **Behavioral Ecology and Sociobiology** v.49, p.244-250.
- HART, A.G. & RATNIEKS, F.L.W. 2002. Task-partitioned nectar transfer in stingless bees: work organisation in a phylogenetic context. **Ecological Entomology** v.27, p.163-168.
- HILÁRIO, S.D. 2005. **Atividade de vôo e termorregulação de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 124 p.
- HILÁRIO, S.D, GIMENES, M. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2003. The influence of colony size in diel rhythms of flight activity of *Melipona bicolor* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). In: G. A. R. Melo & I. Alves dos Santos (eds.), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma. p.191-197.
- HOFSTEDE, F.E. & SOMMEIJER, M.J. 2006. Influence of environmental and colony factors on the initial commodity choice of foragers of the stingless bee *Plebeia tobagoensis* (Hymenoptera, Meliponini). **Insectes Sociaux** v.53, p.258-264.
- INOUE, T., SALMAH, S., ABBAS, I. & YUSUF, E. 1985. Foraging behavior of individual workers and foraging dynamics of colonies of three Sumatran stingless bees. **Researches on Population Ecology** v.27, p.373-392.
- MARQUES, N. & MENNA-BARRETO, L. 1997. *Cronobiologia: princípios e aplicações*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo. 321p.
- MOORE, D. 2001. Honey bee circadian clocks: behavioral control from individual workers to whole-colony rhythms. **Journal of Insect Physiology** v.47, p.843-857.
- MOORE, D., ANGEL, J.E., CHEESEMAN, I.M., FAHRBACH, S.E. & ROBINSON, G.E. 1998. Timekeeping in the honey bee colony: integration of circadian rhythms and division of labor. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.43, p.147-160.
- MOORE, D., SIEGFRIED, D., WILSON, R. & RANKIN, M.A. 1989. The influence of time of day on the foraging behavior of the honeybee, *Apis mellifera*. **Journal of Biological Rhythms** v.4, n.3, p.305-325.
- MORITZ, R.F.A. & KRYGER, P. 1994. Self-organization of circadian rhythms in groups of honeybees (*Apis mellifera* L.). **Behavioral Ecology and Sociobiology** v.34, p.211-215.
- O'DONNELL, S.O., REICHARDT, M. & FOSTER, R. 2000. Individual and colony factors in bumble bee division of labor (*Bombus bifarius nearcticus* Handl; Hymenoptera, Apidae). **Insectes Sociaux** v.47, p.164-170.
- PÉRICO, E. 1997. **Comunicação química em cinco espécies do gênero *Plebeia* com ênfase nos mecanismos de defesa contra a abelha cleptobiótica *Lestrimelitta limão* (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae)**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 220p.
- RATNIEKS, F.L.W. & ANDERSON, C. 1999. Task partitioning in insect societies. **Insectes Sociaux** v.46, p.95-108.
- RIBBANDS, C.R. 1952. Division of labour in the honeybee community. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences** v.140, p.32-43.

- RIBEIRO, M. F., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. & SANTOS FILHO, P. S. 2003. A interrupção da construção de células de cria e postura em *Plebeia remota* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). In: G.A.R. Melo & I. Alves dos Santos (eds.), *Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure*. Editora UNESC, Criciúma, p.177-188.
- ROBINSON, G.E. 1992. Regulation of division of labor in insect societies. **Annual Review of Entomology** v.37, p.637-665.
- SAKAGAMI, S.F. 1982. Stingless bees. In: H.R. Hermann (ed.), *Social insects Vol. III*. Academic Press Inc., New York. p.361-423.
- SIMÕES, D. 1974. Estudos sobre a regulação social em *Nannotrigona* (*Scaptotrigona*) *postica* Latreille, com especial referência a aspectos comportamentais (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). Dissertação, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Brasil. 92 p.
- SOMMEIJER, M.J., ROOY DE, G.A., PUNT, W. & BRUJIN DE, L.L.M. 1983. A comparative study of foraging behaviour and pollen resources of various stingless bees (Hym., Meliponinae) and honey bees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies. **Apidologie** v.14, p.205-224.
- SOUTHWICK, E.E & MORITZ, R.F.A. 1987. Social synchronization of circadian rhythms of metabolism in honeybees (*Apis mellifera*). **Physiological Entomology** v.12, p.209-212.
- SPANGLER, H.G. 1972. Daily activity rhythms of individual worker and drone honey bees. **Annals of the Entomological Society of America** v.65, n.5, p.1073-1076.
- TERADA, Y., GAROFALO, C.A. & SAKAGAMI, S. 1975. Age-survival curves for workers of two eusocial bees (*Apis mellifera* and *Plebeia droryana*) in a subtropical climate, with notes on worker polyethism in *P. droryana*. **Journal of Apicultural Research** v.14, n.1/4, p.161-170.
- THOM, C., SEELEY, T.D. & TAUTZ, J. 2000. A scientific note on the dynamics of labor devoted to nectar foraging in a honey bee colony: number of foragers versus individual foraging activity. **Apidologie** v.31, p.737-738.
- TOMA, D.P., BLOCH, G., MOORE, D. & ROBINSON, G.E. 2000. Changes in *period* mRNA levels in the brain and division of labor in honey bee colonies. **PNAS** v.97, n.12, p.6914-6919.
- WILSON, E.O. 1971. *The insects societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Massachussetts. 548p.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall Inc., New Jersey. 123p.

Capítulo 4

O processo de enxameação e o estabelecimento do novo ninho de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903).

(Seqüência temporal da construção dos primeiros favos da colônia 4)

Capítulo 4: O processo de enxameação e o estabelecimento do novo ninho de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903).

Abstract

In honey bees and stingless bees colony multiplication occurs through swarming. This is the first report about the swarming process of *Plebeia remota*. In this study, we observed the sequence of the colony foundation process and the initial growth of the combs and discussed some features that may determine the success of a newly founded colony. During the beginning of the establishment of the new colony, all swarmed colonies used superseded colonies' build materials that were inside the hives they occupied. The period between the starting of occupation and the beginning of queen oviposition was variable and ranged from 4 to 13 days. The colonies did not have the same initial growth. The presence of resources in the occupied cavity is one factor that might influence the success of a new colony. The periods between each oviposition varied more in the beginning of the queen oviposition than two years after the swarming, including the number of cells in each POP (provisioning and oviposition process), but it was not found differences between the periods of the two moments.

Resumo

Nas abelhas do mel e nas abelhas sem ferrão, a multiplicação da colônia ocorre através da enxameação. Este é o primeiro relato sobre o processo de enxameação de *Plebeia remota*. Neste estudo, nós observamos a sequência do processo de fundação da colônia e o crescimento inicial dos favos e discutimos alguns fatores que podem determinar o sucesso inicial de colônias recém-fundadas. Durante o início do estabelecimento da nova colônia, todas as colônias que enxamearam usaram os materiais de construção das colônias mortas que estavam dentro das colméias que elas ocuparam. O período entre o começo da ocupação e o início da oviposição pela rainha foi variável e compreendeu de 4 a 13 dias. As colônias não tiveram o mesmo crescimento inicial. A presença de recursos na cavidade ocupada é um fator que deve influenciar o sucesso da nova colônia. Os períodos entre cada oviposição variaram mais no início das posturas do que dois anos após a enxameação, incluindo o número de células em cada POP (processo de aprovisionamento e postura), mas não foi encontrada diferença entre os períodos dos dois momentos.

Introdução

Por causa de sua grande especialização, tanto as rainhas das abelhas do mel quanto as rainhas das abelhas sem ferrão são incapazes de fundar novas colônias sozinhas. Conseqüentemente, as colônias devem se multiplicar por enxameação, isto é, a rainha e um número de operárias partem da colônia mãe para fundar uma nova colônia. Entretanto, várias diferenças podem ser encontradas entre o comportamento enxameatório das abelhas sem ferrão e as abelhas do gênero *Apis*. Neste último grupo, o processo de enxameação é abrupto e completo. Nas abelhas sem ferrão, esse processo é longo e pode durar de dias a meses. Durante esse período, há transporte de materiais de construção e alimento da colônia mãe para a colônia filha, mesmo se a rainha virgem já tenha migrado para o novo ninho. Já as abelhas do mel nunca retornam à colônia mãe. Além disso, é a rainha virgem que deixa a colônia mãe nas abelhas sem ferrão, não a rainha mãe como em *Apis* (NOGUEIRA-NETO, 1954; MICHENER, 1974; SAKAGAMI, 1982; NOGUEIRA-NETO, 1997).

A primeira descrição da sequência do processo de enxameação foi feita por NOGUEIRA-NETO (1954), baseado em suas observações de várias espécies de abelhas. Desde então, poucos estudos abordaram o comportamento enxameatório das abelhas sem ferrão (e.g. DA SILVA *et al.*, 1972; TERADA, 1972; WILLE & OROZCO, 1975; INOUE *et al.*, 1984; NOGUEIRA-FERREIRA & SOARES, 1998; VAN VEEN & SOMMEIJER, 2000). Em geral, o processo de enxameação consiste em encontrar um local adequado para nidificação, seguido pelo

transporte de materiais para construção, construção de uma entrada, remoção do lixo e recobrimento das paredes com batume; então, potes de alimento são construídos e a rainha virgem chega com o enxame; a rainha realiza o vôo nupcial e as operárias constroem células de cria e inicia-se a oviposição; enquanto isso, as forrageiras tornam a colônia filha progressivamente mais independente da colônia mãe (ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA, 1990).

Há pouca informação sobre a condição da colônia mãe antes da enxameação, o investimento dela (operárias e recursos) na colônia filha e a influência dos fatores ambientais neste processo (INOUE *et al.*, 1984; ROUBIK, 1989; ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA, 1990). Em *Trigona (Tetragonula) laeviceps*, após uma noite de estadia na colônia filha, metade das operárias do enxame retornaram à colônia mãe. Quando a colônia se tornou independente (cerca de uma semana após a enxameação) a proporção de operárias que permaneceu na colônia filha era de 30% das operárias da colônia mãe (INOUE *et al.*, 1984). Uma pequena quantidade de recursos (materiais de construção e alimento), quando comparada ao estoque da colônia mãe, foi transportada da colônia mãe para a colônia filha (INOUE *et al.*, 1984), assim como no processo enxameatório de *Tetragonisca angustula* (VAN VEEN & SOMMEIJER, 2000).

O processo de escolha do local de nidificação não está claro. As abelhas escoteiras devem ser atraídas pelo odor do cerume ou outro estímulo presente nos locais de nidificação que já foram habitados e os recursos presentes nesses locais devem significar uma economia em trabalho e material (NOGUEIRA-NETO, 1954). É importante notar que, embora distintas espécies possam escolher o local para nidificação de acordo com características específicas, há várias observações de sucessivas ocupações do mesmo ninho, tanto homo quanto heteroespecíficas (MICHENER, 1946; SCHWARZ, 1948; KERR, 1951; NOGUEIRA-NETO, 1954; SAKAGAMI & LAROCA, 1963; JULIANI, 1967; VAN VEEN & SOMMEIJER, 2000; HILÁRIO & IMPERATRIZ-FONSECA, 2003).

O ritmo do processo de aprovisionamento e postura (POP) da colônia-filha no início de seu desenvolvimento nunca foi estudado, na verdade, nenhum aspecto desse comportamento nesse momento inicial da colônia. O POP de *Plebeia remota* é caracterizado por uma construção sincrônica das células, todas são aprovisionadas simultaneamente e ovipositadas em rápida sucessão (SAKAGAMI & ZUCCHI, 1974; ZUCCHI *et al.*, 1999). Cada ciclo de construção e oviposição dura de quatro a seis horas e meia, ocorrendo de quatro a seis ciclos por dia (VAN BENTHEM *et al.*, 1995). Dessa maneira, é interessante verificar se uma colônia no seu início de desenvolvimento já possui certa regularidade em suas oviposições ou se essa regularidade só ocorre mais tarde com o desenvolvimento da colônia.

Em 2004, quatro colônias de *Plebeia remota* enxamearam em colméias vazias que já tinham sido habitadas, possibilitando o estudo do estabelecimento do novo ninho e do desenvolvimento das colônias. Este foi o primeiro relato sobre o processo de enxameação de *P. remota*. O gênero *Plebeia* compreende por volta de 30 espécies, com uma grande distribuição geográfica que varia do México à Argentina (MICHENER, 2000). Entre essas espécies, *P. remota*, popularmente conhecida como mirim-guaçu ou mirim remota (NOGUEIRA-NETO, 1997), está amplamente distribuída no sul do Brasil, ocorrendo em Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (WITTMANN & HOFFMANN, 1990; SILVEIRA *et al.*, 2002; MOUGA, 2004).

Neste capítulo, estudamos a sequência do processo de fundação da colônia, o crescimento dos favos e discutimos alguns fatores que devem determinar o sucesso de colônias recém-fundadas. Também analisamos o processo de postura da rainha em relação à ritmicidade, verificando se há ritmicidade, se o ritmo é estável, se houve diferença entre os o início da fundação e dois anos após o estabelecimento das colônias e se houve modificação do ritmo ao longo do tempo.

Materiais e Métodos

Em novembro de 2004, três enxames de *P. remota* ocuparam três colméias vazias localizadas dentro do Laboratório de Abelhas do IB-USP (23°33'S, 46°43'O). Um desses enxames não sobreviveu após uma briga com outras abelhas dentro da colméia e a mesma colméia foi ocupada por outro enxame da mesma espécie em fevereiro de 2005.

As colméias ocupadas possuíam as seguintes dimensões:

- A. Colméia ocupada pelo enxame 1, chamado posteriormente de colônia 1 e também pelo enxame 4 (colônia 4), após a morte da colônia 1: 12 cm de altura, 37 cm de comprimento e 29 cm de largura. Esta colméia estava dentro de uma caixa de termostato de 16,5 cm de altura, 61,5 cm de comprimento e 50 cm de largura. Ocupada anteriormente por *Melipona bicolor*.
- B. Colméia ocupada pelo enxame 2, chamado posteriormente de colônia 2, 2: 12 cm de altura, 37 cm de comprimento e 29 cm de largura. Esta colméia estava dentro de uma caixa de termostato de 19 cm de altura, 62 cm de comprimento e 50 cm de largura. Ocupada anteriormente por *Schwarziana quadripunctata*.
- C. Colméia ocupada pelo enxame 3, chamado posteriormente de colônia 3: 18 cm de altura, 37 cm de comprimento e 28 cm de largura. Ocupada anteriormente por *Schwarziana quadripunctata*.

Para observar a construção de células de cria das colônias recém-enxameadas, as três primeiras colônias que enxamearam foram filmadas quase que continuamente durante um mês e a quarta fotografada diariamente também por um mês. O número de células construídas a cada 24 horas foi contado e as médias do número de células construídas por dia por colônia foram calculadas e posteriormente então comparadas usando o teste de Kruskal-Wallis. Apenas favos terminados foram considerados nas análises. Também foi construído um histograma de frequências acumuladas, que utilizam a soma das frequências de uma classe e de todas as outras classes que a antecedem, dessa maneira, na figura obtida (figura 1), temos em cada barra, a soma de todas as células já construídas. Depois de aproximadamente dois anos após a enxameação, avaliamos as condições das três colônias que sobreviveram contando o número total de potes de alimento e células de cria (de favos terminados) em cada colônia. Não consideramos o número médio de células construídas por favo porque a colônia 4 tinha favos de tamanho muito variáveis. Além disso, as colônias 2, 3 e 4 foram filmadas continuamente por sete dias, para avaliação do ritmo de construção de células e de posturas da rainha.

O ritmo de construção de células foi analisado através do período entre as oviposições. Foi possível analisar 23 seqüências das filmagens realizadas quase que continuamente durante um mês nas colônias recém-enxameadas. Essas seqüências variaram de oito a 24 horas. As filmagens realizadas após cerca de dois anos após a enxameação permitiram a análise de sete seqüências de 24 horas (sete dias contínuos de filmagem). O período foi calculado através do periodograma de Enright, que investiga os períodos de oscilação de uma série temporal e consiste em organizar os dados de uma série temporal em uma tabela Buys-Ballot (ENRIGHT, 1965; MINORS & WATERHOUSE, 1989; BENEDITO-SILVA, 1997). Dessa maneira, tabelas de Buys-Ballot foram construídas para as seqüências e periodogramas de Enright utilizados para determinar o período (P), nessas seqüências, da construção e oviposição pela rainha. Períodos de 2 a 8 horas foram testados dentro de cada série e um teste de significância (Q_p) realizado com os mesmos (SOKOLOVE & BUSHELL, 1978). Para a construção das tabelas (mostradas nos resultados), somente os períodos (P) com maior significância, ou seja, com menores valores de p, foram utilizados na representação de cada seqüência.

Também foram calculadas as médias dos períodos nos dois momentos – início das oviposições da rainha logo após a enxameação e dois anos após a enxameação – e o desvio padrão dessas médias, além da porcentagem de períodos significativos em cada colônia em cada momento. No entanto, a média não foi considerada uma boa medida para expressar o

período predominante na seqüência analisada e, dessa forma, também foi calculada a moda dessas seqüências, medida que indica a concentração dos dados em um valor (Zar, 1999), nesse caso, o período que se repetiu mais em uma seqüência. Calculamos também a proporção freqüência da moda/total de períodos. Utilizando o teste de Mann-Whitney, verificamos se os períodos entre as posturas no primeiro momento era igual aos períodos do segundo momento, comparando-se o primeiro momento da colônia 1 com o segundo momento da colônia 4 (que a substituiu) e o primeiro momento da colônia 2 e 3 com os seus respectivos segundos momentos. Nestas análises foram considerados somente os períodos significantes. No entanto, na análise da mudança dos períodos ao longo do tempo e sua variação, foram considerados também os períodos não significantes.

Resultados

Durante o início do estabelecimento da nova colônia, todas as colônias que enxamearam usaram os materiais de construção existentes nas colméias que ocuparam, materiais que eram das colônias que habitaram anteriormente essas caixas. Não foi observado o transporte desses materiais da colônia mãe para a colônia filha (não foram vistas forrageiras chegando com esses recursos). As operárias transformaram o cerume presente nos pilares de cerume típicos do invólucro de *P. remota*. A colônia 4, como já mencionado, enxameou na colméia previamente ocupada pela colônia 1, cujos materiais de construção e potes de alimento também estavam na colméia. Dessa maneira, essa colônia também pode ter aproveitado o alimento que possivelmente estava presente. Antes do início da oviposição, já foram encontrados novos potes de alimento no ninho. O período entre o início da ocupação e o começo da oviposição da rainha foi variável, compreendendo entre 4 e 13 dias (tabela 1).

O número médio de células construídas e operculadas por dia por cada colônia foi diferente ($H = 52.0567$; $p = 0.0000$; tabela 2) e o tamanho dos favos construídos pelas diferentes colônias também foi diferente ($H = 9.8692$; $p = 0.0197$; tabela 3). O número médio de células construídas por dia é maior na colônia 4, seguido pelo número médio de células construídas por dia pelas colônias 3, 2 e 1. Assim como o número médio de células construídas por dia, durante o mesmo período de dias, o crescimento das colônias, medido em número total de células operculadas (figura 1), foi maior na colônia 4, seguido pelo crescimento das colônias 3, 2 e 1, respectivamente. Dessa maneira, é evidente que as colônias não apresentaram o mesmo crescimento inicial. Enquanto as colônias 1, logo após 18 dias de postura da rainha, e 2, após 27 dias, parecem ter atingido um platô na construção de células, as colônias 3 e 4 continuam a crescer exponencialmente até o final do período de observação.

Após o período de observação, houve uma briga dentro da colônia 1 e a rainha foi morta, ocasionando o não estabelecimento dessa colônia. Supomos que tenha sido um ataque. Após essa briga, a colônia enfraqueceu e logo morreu. Isto também ocorreu na colônia 2, no final do período de observação, mas embora tenha causado uma parada na construção de células (ocorreu no 29º dia de observação), a rainha não foi morta e essa colônia sobreviveu.

A avaliação do número de potes de alimento e de células de cria presentes nas colônias 2, 3 e 4 depois de dois anos de existência mostrou que a colônia 4 tinha o maior número de potes de alimento (222) e de células de cria (3299 células em quatro favos). A colônia 3 tinha 160 potes de alimento e 2594 células (em cinco favos) e a colônia 2 tinha 25 potes de alimento e 1857 células (em cinco favos).

Tabela 1. Datas do início da ocupação das colméias e começo da oviposição pela rainha das colônias de *Plebeia remota*.

	Início da ocupação	Começo da oviposição	Período sem construção de células
Colônia 1	05/11/2004	13/11/2004	8 dias
Colônia 2	05/11/2004	18/11/2004	13 dias
Colônia 3	20/11/2004	26/11/2004	6 dias
Colônia 4	25/02/2004	01/03/2005	4 dias

Figura 1. Histograma acumulativo mostrando o crescimento, em número total de células construídas e ovipositadas, durante os primeiros 30 dias de oviposição da rainha de quatro colônias recém-enxameadas de *Plebeia remota*.

Tabela 2. Números mínimo, máximo e médio de células construídas por dia por colônias recém-enxameadas de *Plebeia remota*, e respectivos desvios padrões.

	Dias de observação	Mínimo	Máximo	Média	Desvio padrão
Colônia 1	35	0	61	22,2	16,8
Colônia 2	31	0	92	35,7	25,6
Colônia 3	30	2	126	74,2	31,7
Colônia 4	31	2	149	85,3	42,5

Tabela 3. Tamanho dos favos (número de células) construídos por colônias recém-enxameadas de *Plebeia remota*. *favos não terminados no final do período de observação não foram considerados na análise.

	Colônia 1	Colônia 2	Colônia 3	Colônia 4
Favo 1	178	83	89	160
Favo 2	262	200	171	344
Favo 3	280	235	161	463
Favo 4	57*	218	309	429
Favo 5	-	234	334	498
Favo 6	-	139	306	428
Favo 7	-	-	325	340
Favo 8	-	-	317	13*
Favo 9	-	-	215*	-
Número médio de células por favo	240,0 ±	184,8 ±	251,5 ±	380,3 ±
± desvio padrão	54,4	61,2	95,5	113,1

A porcentagem de períodos significantes no início das posturas pela rainha foi 34,8%, 43,5% e 52,2% nas colônias 1, 2 e 3, respectivamente. Dois anos após a enxameação, a porcentagem de períodos significantes entre as oviposições foi de 100%, 57,1% e 100%, nas colônias 2, 3 e 4, nessa ordem.

A comparação dos períodos entre as posturas da rainha logo após a enxameação e no dois anos depois não mostrou diferença entre os períodos dos dois momentos ($p > 0,05$). Durante o momento inicial de postura da rainha nas colônias recém-enxameadas, o valor dos períodos variou bastante (tabela 4, figura 2), variação essa expressa pela frequência da moda em relação ao total de períodos da sequência, ou seja, do número de repetições da moda no momento em relação ao número total de períodos desse momento (tabela 5). Assim, o período entre cada oviposição variou mais (menor proporção frequência da moda/total de períodos) no início da oviposição da rainha logo após a enxameação do que dois anos após o estabelecimento das colônias (figura 2). O tipo de análise aplicada também leva em consideração o número de células em cada POP. Dessa forma, também ocorreu uma variação maior no número de células ovipositadas nas primeiras posturas.

Uma questão formulada é se o ritmo das posturas mudou ao longo do tempo, mesmo na fase inicial. Nesse caso, os períodos não significantes também são importantes. Se considerarmos três momentos na fase inicial de postura, notamos que o período entre as oviposições tendeu a aumentar, apesar da grande variação (tabela 6), havendo, portanto, mudança ao longo do tempo. Os períodos dos primeiros dias (primeiro momento do início das posturas) são similares aos períodos de dois anos depois (tabela 6). Não podemos dizer que o ritmo foi adquirido com o passar do tempo, ele simplesmente variou.

	Colônia 1				Colônia 2				Colônia 3			
	Dia	Período	p		Dia	Período	p		Dia	Período	p	
Início das oviposições pela rainha	2	5	0,011		4	6	0,038		1	4	0,022	
	3	6	0,038		5	5	0,006		2	4	0,017	
	8	5	0,009		8	6	0,029		6	5	0,005	
	11	5	0,048		9	5	0,013		7	6	0,018	
	13	9	0,028		13	12	0,017		11	5	0,005	
	15	11	0,033		19	9	0,045		12	5	0,005	
	22	8	0,033		20	3	0,034		13	5	0,005	
	23	10	0,350		21	11	0,023		14	6	0,035	
					22	9	0,022		16	7	0,034	
					23	10	0,025		17	6	0,035	
Média ± DP 7,4 ± 2,4					Média ± DP 7,6 ± 3,0				Média ± DP 5,2 ± 1,1			
Moda (NR) 5 (3)					Moda (NR) Múltiplas*				Moda (NR) 5 (4) e 6 (3)			
	Colônia 4				Colônia 2				Colônia 3			
	Dia	Período	p		Dia	P	p		Dia	P	p	
Dois anos após a enxameação	1	5	0,001		1	6	0,030		2	5	0,024	
	2	5	0,028		2	6	0,045		3	5	0,003	
	3	5	0,042		3	3	0,009		5	5	0,022	
	4	5	0,003		4	6	0,000		6	9	0,025	
	5	11	0,015		5	6	0,022					
	6	9	0,021		6	6	0,033					
	7	5	0,015		7	6	0,000					
Média ± DP 6,4 ± 2,5					Média ± DP 5,6 ± 1,1				Média ± DP 6,0 ± 2,0			
Moda (NR) 5 (5)					Moda (NR) 6 (6)				Moda (NR) 5 (3)			

Tabela 4. Períodos significantes entre as oviposições da rainha de *Plebeia remota*, dias em que ocorreram durante o início das oviposições das colônias recém—enxameadas e dois anos após a enxameação, médias e desvios padrões desses períodos e modas desses períodos. NR: número de repetições da moda. * 3 modas: 5 (2), 6 (2) e 9 (2).

Figura 2. Período nas colônias de *Plebeia remota* no primeiro momento observado (início das oviposições logo após a enxameação) (A) e no segundo momento observado (dois anos após a enxameação) (B). Símbolos cheios: período significativo a 5% de confiança. Símbolos vazados: não significativo.

Tabela 5. Proporção do número de repetições da moda dos períodos do total de períodos dos dois momentos (início da postura da rainha e dois anos após a enxameação). * e **: conjunto dos períodos, considerando também os períodos que não foram significativos ($p>0.05$). NRm: número de repetições da moda. ***de cada moda (3 modas). ****da moda de maior repetição.

		Colônia 1	Colônia 4	Colônia 2	Colônia 3
Início da postura da rainha	NRm/Total de períodos significativos	0,375	-	0,200***	0,400****
	Moda todos* os períodos (NR)	5	-	5	5
	NRm/Total de períodos**	0,304	-	0,217	0,304
Dois anos após a enxameação	NRm/Total de períodos significativos	-	0,714	0,857	0,750
	Moda todos* os períodos (NR)	-	5	6	5
	NRm/Total de períodos**	-	0,714	0,857	0,571

Tabela 5. Proporção do número de repetições da moda dos períodos do total de períodos dos dois momentos (início da postura da rainha, dividido em três momentos, e dois anos após a enxameação). Todos os períodos (significativos ou não a 5% de confiança) foram considerados. NRm: número de repetições da moda.

			Colônia 1	Colônia 4	Colônia 2	Colônia 3	
Início das posturas	Primeiro momento	Moda todos os períodos (NR)	5 (5)	-	5 (3)	4 (3)	
		NRm/Total de períodos	0,625	-	0,375	0,375	
	Segundo momento	Moda todos os períodos (NR)	11 (2)	-	9 (2)	5 (4)	
		NRm/Total de períodos	0,250	-	0,250	0,500	
	Terceiro momento	Moda todos os períodos (NR)	8 (2)	-	9 (2)	6 (3)	
		NRm/Total de períodos	0,250	-	0,286	0,428	
Dois anos após a enxameação			Moda todos os períodos (NR)	-	5 (5)	6 (6)	5 (4)
			NRm/Total de períodos	-	0,714	0,857	0,571

Discussão

A seqüência observada durante o processo de enxameação dessas quatro colônias de *P. remota* foi similar à seqüência encontrada no processo de enxameação de outras espécies de abelhas sem ferrão (ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA, 1990). Como VAN VEEN & SOMMEIJER (2000), também verificamos a presença de potes de alimento logo que a rainha começou a ovipositar. Entretanto, não foi observado o transporte de materiais de construção da colônia mãe para a colônia filha como em muitos outros estudos (TERADA, 1972; WILLE & OROZCO, 1975; INOUE *et al.*, 1984; VAN VEEN & SOMMEIJER, 2000). Ao invés disso, as novas colônias usaram os recursos que já existiam nas colméias que elas ocuparam, como também verificado por NOGUEIRA-NETO (1954). Assim, a intensidade de transporte de recursos da colônia mãe deve ser dependente das condições do local de nidificação da nova colônia, como descrito por INOUE *et al.* (1984). Nesses quatro casos de enxameação, havia muito material de construção no local de nidificação, e no caso da colônia 4, até alimento, o que pode ter fornecido condições para o desenvolvimento das colônias sem a necessidade de transporte desses recursos da colônia mãe. Considerando este fato e que as colônias não tiveram o mesmo desenvolvimento, supomos que a colônia 4 teve um maior crescimento por causa da existência de recursos na colméia, além dos materiais de construção que estavam disponíveis também para as outras três colônias. Isto pode ter facilitado o crescimento dessa colônia e conseqüentemente, ela cresceu mais rapidamente.

Muitos fatores afetam a produção, o desenvolvimento e a sobrevivência de uma colônia, como a disponibilidade de locais para nidificação, materiais de construção e alimento (ROUBIK, 1989), e o esforço reprodutivo (operárias, recursos e duração da dependência) da colônia mãe na colônia filha (INOUE *et al.*, 1984). Assim, a condição inicial da colônia pode ter um impacto no desenvolvimento futuro dessas novas colônias, porque mesmo após dois anos depois da enxameação, as colônias que tiveram um maior desenvolvimento inicial ainda são as mais fortes.

Segundo OSTER & WILSON (1978), o ciclo de vida das colônias é constituído por três estágios: a fundação, o crescimento (estágio ergonômico) e a reprodução (enxameação). Após o estágio inicial de construção do ninho e começo da produção de novos indivíduos (fundação), ocorre o estágio de crescimento, no qual ocorre um crescimento exponencial da colônia, podendo variar, por exemplo, com a disponibilidade de alimento. Mais tarde nesse estágio, conforme a densidade de forrageiras aumenta, a energia disponível para cada operária cai e o crescimento populacional desacelera. Estas fases foram observadas no primeiro mês após a enxameação dessas quatro colônias de *P. remota*: após um crescimento inicial, as colônias começaram a crescer exponencialmente, até atingirem um ponto a partir do qual se inicia um platô e o crescimento desacelera (ver figura 1 nos resultados). Esse crescimento foi medido em número de células, assim, pelo menos por esse parâmetro, não foi por causa da diminuição de energia por operária que o crescimento desacelerou. Provavelmente, o que ocorreu foi o início da morte das operárias que vieram com o enxame.

Concordamos com NOGUEIRA-NETO (1954) que a presença de cerume na cavidade de nidificação possa ser um atrativo para as abelhas que procuram os lugares de nidificação, visto que nós observamos a ocupação de colméias com esse material, mas raramente observamos a ocupação de colméias vazias e sem uso mantidas fora do nosso laboratório. Embora não saibamos se as brigas que ocorreram dentro das colônias 1 e 2 foram ataques ou brigas internas (uma hipótese muito improvável), é possível que fossem ataques de outros enxames atraídos pelo mesmo local de nidificação, já que existem várias observações de sucessivas ocupações do mesmo ninho, tanto homo quanto heteroespecíficas (MICHENER, 1946; SCHWARZ, 1948; KERR, 1951; NOGUEIRA-NETO, 1954; SAKAGAMI & LAROCA, 1963; JULIANI, 1967; VAN VEEN & SOMMEIJER, 2000; HILÁRIO & IMPERATRIZ-FONSECA, 2003).

O período entre cada POP em *P. remota* varia de quatro a seis horas e meia (VAN BENTHEM *et al.*, 1995). Aqui, verificamos períodos de quatro a seis horas, sendo que os períodos de cinco e seis horas foram os mais comuns, corroborando com os resultados anteriormente obtidos. O que nós chamamos de período neste capítulo corresponde ao tempo entre um ciclo de oviposição e outro. Este ciclo tem duração característica em cada espécie (SAKAGAMI & ZUCCHI, 1974). Dessa forma, é esperado que os períodos encontrados no início das posturas não sejam diferentes dos períodos observados dois anos após a enxameação. No entanto, verificamos que o período entre as primeiras oviposições é mais variável que o período encontrado após dois anos, incluindo o número de células ovipositadas por POP. Isto mostra que a colônia ainda está em processo de adaptação e as condições dessa devem variar muito nesse momento, visto que os estoques de alimento ainda estão sendo armazenados, o que deve ocasionar uma flutuação maior de alimento disponível para aprovisionar as células. Houve casos em que abelhas, provavelmente forrageiras, depositaram suas cargas de pólen diretamente nas células de cria e a rainha ovipositou nessas células, que foram operculadas. A mudança do ritmo nas posturas iniciais, mostrada nas análises dos três primeiros momentos do início, também revela este aspecto transitório. Após dois anos de existência, as colônias já possuem estoques de alimento, o que pode favorecer uma maior regularidade do período entre as oviposições. Esta é uma hipótese a ser testada e a dimensão da flutuação referida está relacionada à escala de tempo observada, sendo que oscilações devem ser comuns. Não é possível descartar a influência de outros fatores, como a da temperatura (VELTHUIS *et al.*, 1999), que não foram controlados nesse estudo.

Referências Bibliográficas:

- BENEDITO-SILVA, A.A. 1997. Aspectos metodológicos da cronobiologia. In: MARQUES, N. & MENNA-BARRETO, L. (eds.), *Cronobiologia: princípios e aplicações*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo. p.215-238.
- DA SILVA D.L.N., ZUCCHI R. & KERR W.E. 1972. Biological And Behavioural aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera: Apidae, Meliponinae). **Animal Behaviour** v.20, p.123-132.
- ENGELS W. & IMPERATRIZ-FONSECA V.L. 1990. Caste development, reproductive strategies, and control of fertility in honey bees and stingless bees. In: Engels W. (ed.), *Social Insects: An evolutionary approach to castes and reproduction*, Springer-Verlag, Berlin. p. 167-230.
- ENRIGHT, J.T. 1965. The search for rhythmicity in biological time series. **Journal of Theoretical Biology** v.8, p.426-468.
- HILÁRIO, S.D. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2003. Thermal evidence of the invasion of a stingless bee nest by a mammal. **Brazilian Journal of Biology** v.63, n.3, p.457-462.
- INOUE T., SAKAGAMI S., SALMAH S. & YAMANE S. 1984. The process of colony multiplication in the Sumatran stingless bee *Trigona (Tetragonula) laeviceps*. **Biotropica** v.16, p.100-111.
- JULIANI L.A. 1967. A descrição do ninho e alguns dados biológicos sobre a abelha *Plebeia julianii* Moure, 1962 (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Entomologia** v.12, p.31-58.
- KERR, W.E. 1951. Bases para o estudo da genética de populações dos Hymenoptera em geral e dos Apinae sociais em particular. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"** v.8, p.221-354.
- MICHENER C.D. 1946. Notes on the habits of some Panamanian stingless bees (Hymenoptera, Apidae). *J. N. Y. Entomol. Soc.* 54: 179-197.
- MICHENER C.D. 1974. *The Social Behavior of the Bees: a comparative study*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 404 pp.
- MICHENER C.D. 2000. *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, London. 952 p.
- MINORS, D.S. & WATERHOUSE, J.M. 1989. Analysis of biological time series. In: Arendt, J., Minors, D. S., and Waterhouse, J. M. (eds.), *Biological Rhythms in Clinical Practice*, Wright, London, p. 272-293.
- MOUGA S.M.D.S. 2004. As comunidades de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em Mata Atlântica na região nordeste do Estado de Santa Catarina, Brasil. Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 253 pp.
- NOGUEIRA-FERREIRA F.H. & SOARES A.E.E. 1998. Male aggregations and mating flight in *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Iheringia, Série Zoológica** v.84, p.141-144.
- NOGUEIRA-NETO P. 1954. Notas bionômicas sobre Meliponíneos. III. Sobre a enxameagem. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro** 42: 419-451.
- NOGUEIRA-NETO P. 1997. *Vida e criação das abelhas indígenas sem ferrão*. Editora Nogueirapis, São Paulo. 442 p.

- OSTER, G. F. & WILSON, E. O. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton. 352p.
- ROUBIK, S.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York. 514p.
- SAKAGAMI, S.F. 1982. Stingless bees. In: H.R. Hermann (ed.), *Social insects Vol. III*. Academic Press Inc., New York. p.361-423.
- SAKAGAMI, S.F. & LAROCA, S. 1963. Additional observations on the habits of the cleptobiotic stingless bees, the genus *Lestrimelitta* Friese (Hymenoptera, Apoidea). **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology** v.15, n.2, p.319-339.
- SAKAGAMI, S.F. & ZUCCHI, R. 1974. Oviposition behavior of two dwarf stingless bees, *Hypotrigona* (*Leurotrigona*) *muelleri* and *H. (Trigonisca) duckei*, with notes on the temporal articulation of oviposition process in stingless bees. **Journal of the Faculty of Science Hokkaido University Series VI, Zoology** v.19, n.2, p.361-421.
- SCHWARZ, H.F. 1948. Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere. **Bulletin of the American Museum of Natural History** v.90, p.1-546.
- SILVEIRA, F.A., MELO, G.A.R. & ALMEIDA, E.A.B. 2002. *Abelhas Brasileiras: sistemática e identificação*. Fundação Araucária, Belo Horizonte. 253p.
- SOKOLOVE, P.G., & BUSHELL, W.N. 1978. The chi square periodogram: its utility for analysis of circadian rhythms. **Journal of Theoretical Biology** 72: 131-160.
- TERADA, Y. 1972. Enxameagem em *Frieseomelitta varia* Lep. (Hymenoptera, Apidae). In: C. da Cruz-Landim, N.I. Hebling, E. de Lello & C.S. Takahashi (eds), *Homenagem a Warwick E. Kerr*, p. 293-299.
- WILLE A. & OROZCO E. 1975. Observations on the founding of a new colony by *Trigona cupira* (Hymenoptera: Apidae) in Costa Rica. **Revista de Biologia Tropical** v.22, p.253-287.
- WITTMANN W. & HOFFMAN M. 1990. Bees of Rio Grande de Sul, Southern Brazil. **Iheringia, Série Zoológica** v.70, p.17 - 43.
- VAN VEEN J.W. & SOMMEIJER M.J. 2000. Colony reproduction in *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponini). **Insectes Sociaux** v.47, p.70-75.
- VELTHUIS H.H.W., KOEDAM D. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1999. The rate of brood cell production in the stingless bee *Melipona bicolor* fluctuates with nest box temperature. **Revista de Etologia** v.2, p.141-145.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall Inc., New Jersey. 123p.
- ZUCCHI, R., SILVA-MATOS, E.V., NOGUEIRA-FERREIRA, F.H. & AZEVEDO, G.G. 1999. On the cell provisioning and oviposition process (POP) of the stingless bees - nomenclature reappraisal and evolutionary considerations (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Sociobiology** v.34, n.1, p.65-86.

Capítulo 5

Discussão Geral

Capítulo 5: Discussão Geral

Abstract

The foraging and the swarming processes are very important for the growth and reproduction of bee colonies. The comprehension of them as well as of the factors that influence them are important for the development of management techniques and measures for the promotion of the conservation of bees. The foraging organization in *Plebeia remota* is defined by the division of labor, that is, the foragers are divided in the tasks of nectar, pollen and resin collection and of taking the detritus out of the colony, and by the task partitioning (nectar collection and taking out the detritus). Furthermore, the foragers' individual behavior shaped the general activity pattern of the colony. The rhythm of the individuals was important in this process. The recently swarmed colonies of *P. remota* passed through the stages of foundation, initial growth and exponential growth, until the growth diminished and reached a plateau.

Resumo

O forrageamento e a enxameação processos muito importantes para o crescimento e reprodução das colônias de abelhas. A compreensão deles como dos fatores que os influenciam são importantes para o desenvolvimento de técnicas de manejo e de medidas para a promoção da conservação das abelhas. A organização do forrageamento em *Plebeia remota* é definida pela divisão de trabalho, ou seja, as forrageiras estão divididas nas tarefas de coleta de néctar, pólen e resina e de retirada de detritos da colônia, e pela partição de tarefas (coleta de néctar e retirada de lixo da colônia). Além disso, o comportamento individual das forrageiras moldou o padrão geral da atividade da colônia. O ritmo dos indivíduos foi importante nesse processo. As colônias recém-enxameadas de *P. remota* passaram pelos estágios de fundação, crescimento inicial e crescimento exponencial da colônia, até que o crescimento diminuiu e atingiu um platô.

As principais conclusões dessa dissertação foram:

- 1) O padrão de forrageamento de *Plebeia remota* encontrado durante o período de diapausa foi diferente do encontrado durante o período de postura da rainha. Durante o período de diapausa, a entrada de abelhas concentrou-se principalmente durante as horas mais quentes do dia, entre 10:00 e 15:00h, com um pico entre 11:00 e 13:00h, semelhante ao encontrado para a mesma espécie por IMPERATRIZ-FONSECA *et al.* (1985) e por HILÁRIO (2005) ao estudarem sua atividade de voo. Já no período de postura da rainha, o forrageamento foi mais intenso no período da manhã, entre 8:00 e 12:00h (pico entre 9:00 e 11:00h). Esse padrão também foi verificado por HILÁRIO (2005), porém, esse pesquisador também observou outro pico nessa atividade no período da tarde, após uma diminuição no forrageamento entre 12:00 e 13:00; porém, esses picos correspondem à entrada e à saída de abelhas do ninho e em nosso estudo, foi observado somente a entrada de abelhas.
- 2) Durante o período de diapausa, o esforço de coleta de néctar foi maior que o ocorrido no período de postura. Três hipóteses foram levantadas: (a) como a maior quantidade de potes de alimento durante a diapausa corrobora com a maior coleta de néctar durante a diapausa, esse estoque de néctar durante o período da diapausa deve ocorrer porque o mel é o principal alimento energético das abelhas e, provavelmente, será necessário em grande quantidade quando as abelhas voltarem a realizar todas as atividades após o término da diapausa; (b) o aumento de néctar estocado reflete a diminuição do seu consumo durante a diapausa, pois as abelhas permanecem imóveis dentro da colônia, sendo que o forrageamento é a única tarefa realizada, não há emergência de novas abelhas e há diminuição da população; (c) as abelhas *Apis mellifera* podem manter a temperatura corpórea desde que tenham açúcar em seu papo

(HEINRICH, 1993). Não sabemos se isso se aplica a *P. remota*, mas se o açúcar, e consequentemente o mel, for importante dessa maneira em *P. remota*, a diferença nos estoques de mel durante a diapausa, que ocorre nos meses frios, e o período em que há postura da rainha, nos meses mais quentes, é explicado pela necessidade de açúcar para a manutenção da temperatura.

3) O esforço de coleta de pólen durante o período de postura da rainha também foi distinto do esforço dessa atividade durante a diapausa reprodutiva. Um maior forrageamento por pólen ocorreu durante o período de postura da rainha. O pólen é a principal fonte de nitrogênio para a maioria das abelhas e é coletado em quantidade para aprovisionar as células de cria (ELTZ *et al.*, 2002). Além disso, em *Apis mellifera*, a quantidade de cria e de pólen estocado pelas abelhas é um dos estímulos que afetam forrageamento de pólen (para revisão ver CALDERONE & JOHNSON, 2002) e no inverno, as operárias consomem menos pólen do que no verão (HRASSNIGG & CRAILSHEIM, 1998). Esses fatores devem influenciar a coleta de pólen e promover a diferença encontrada nesses dois períodos, pois durante a diapausa reprodutiva não há cria para alimentar e talvez as abelhas adultas consumam menos esse recurso.

4) Durante a diapausa reprodutiva, o pico na coleta de néctar ocorreu no final da manhã, assim como o de pólen (sempre com pequeno número de abelhas), mas no período de postura da rainha, a coleta de néctar não apresentou picos. Já a coleta de pólen apresentou um pico de coleta no início da manhã. O transporte de detritos para o exterior da colônia ocorreu, preferencialmente, no final da tarde. As duas colônias apresentaram comportamento distinto em relação ao esforço de retirada de lixo nos diferentes períodos estudados (diapausa e postura da rainha). Assim, esse esforço deve ter uma maior influência das condições internas da colônia do que do período do ano e dos fatores climáticos. A coleta de resina em *P. remota* foi bem distribuída ao longo do dia, nos dois períodos estudados.

5) Encontramos uma correlação positiva entre a temperatura do ambiente e a atividade de vôo e/ou uma correlação negativa entre a umidade relativa e essa atividade, como em muitas outras espécies de abelhas (*Tetragonisca angustula* - IWAMA, 1977; *M. marginata marginata* - KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986; *M. marginata obscurior* - KLEINERT-GIOVANNINI & IMPERATRIZ-FONSECA, 1986 e BORGES & BLOCHTEIN, 2005; *P. saiqui* - PICK & BLOCHTEIN, 2002; *Meliponula ferruginea* e *Meliponula nebulata* - KAJOBE & ECHAZARRETA, 2005; *M. asilvai* - SOUZA *et al.*, 2006). Correlacionamos a coleta dos diferentes recursos com a temperatura e a umidade relativa e observamos que esses fatores climáticos podem afetar diferentemente o forrageamento por diferentes recursos nos meses quentes (dezembro - janeiro). Ao contrário da coleta de néctar, a coleta de pólen tendeu a ocorrer preferencialmente em temperaturas mais amenas e em umidades relativas mais altas. A retirada de detritos teve a mesma influência da temperatura e da umidade relativa que a coleta de pólen.

6) A temperatura mínima para que houvesse forrageamento em *P. remota* foi ao redor de 14°C. Esse valor foi menor ao valor mínimo anteriormente registrado para essa espécie (16°C) por IMPERATRIZ-FONSECA *et al.*, 1985. No entanto, HILÁRIO (2005) verificou que a temperatura mínima para a atividade de vôo dessa espécie de abelha foi de 10,2°C, uma temperatura menor ainda que a observada neste estudo.

7) A idade das forrageiras de *P. remota* variou de 42 a 107 dias durante a diapausa reprodutiva e de 43 a 90 no período de postura da rainha. VAN BENTHEM (1995) encontrou uma amplitude 30 a 87 dias para a idade das forrageiras da mesma espécie no período de outono e inverno (diapausa reprodutiva). A diferença de idade das forrageiras do período de diapausa reprodutiva e de oviposição pela rainha (as forrageiras da diapausa são significativamente mais velhas) provavelmente é reflexo da diferença de longevidade das abelhas nesses dois períodos. As abelhas de inverno em *P. remota* possuem longevidade maior do que as abelhas de verão, vivendo de 25 a 100% a mais (VAN BENTHEM, 1995).

8) Comparando o número de dias em que as forrageiras de *P. remota* realizam suas atividades com o de outras abelhas (ver discussão do capítulo 3), conclui-se que as forrageiras desempenham suas atividades por menos de 10 dias, geralmente.

9) Vários fatores influenciam quando e o que uma forrageira irá coletar, como informações genéticas, memória (informações aprendidas e experiência prévia), desenvolvimento e hormônios, e informações extrínsecas, ou seja, da ambiente colonial (recursos estocados, informações de outras forrageiras, odores, entre outros) ou externo da colônia (disponibilidade de flores, competição nas fontes de alimento, etc.) (BIESMEIJER *et al.*, 1998; BIESMEIJER & SLAA, 2000). Apesar de ainda não haver estudos sobre a influência desses fatores no forrageamento de *P. remota*, tais fatores também devem afetar o forrageamento dessa espécie, no entanto, a diapausa reprodutiva apresentou-se como um fator de grande importância na organização do forrageamento durante esse período.

10) Corroborando com os resultados de HILÁRIO (2005), ritmos diários no forrageamento de *P. remota* foram encontrados e as acrofases detectadas foram similares, quando comparamos as acrofases de atividade de vôo observadas por HILÁRIO (2005) com as acrofases da coleta de néctar observadas nesse estudo. Os desvios angulares dos dois períodos foram similares, com uma diferença máxima de cerca de 30 minutos, ou seja, as atividades de forrageamento não foram mais amplas (maior desvio angular) em um período que em outro. As forrageiras coletaram pólen em um horário mais cedo no verão.

11) Nossas observações, assim como as de DE BRUJIN & SOMMEIJER (1997), mostram que o padrão colonial de atividade é parcialmente reflexo da atividade individual. As forrageiras coletam néctar ao longo do dia todo, mas as acrofases de coleta de néctar ocorrem ao redor de 12:00h, tanto no período de diapausa reprodutiva quanto no de postura da rainha, horários que coincidem com um maior forrageamento colonial. Isso também foi observado no forrageamento por pólen no período de diapausa reprodutiva. No período de postura a acrofase de coleta de pólen ocorreu ao redor de 9:00h (colônia 416) e de 11:00h (colônia 69), mas também correspondeu à acrofase de coleta de pólen colonial. Assim, a ritmicidade dos indivíduos, além dos fatores citados que influenciam a tomada de decisões das abelhas individuais, apresenta um importante papel na construção do padrão colonial a partir do padrão de atividade individual.

12) A coleta de néctar é uma tarefa particionada no forrageamento de *P. remota*, assim como em muitas abelhas sem ferrão – em *Melipona beecheii* (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997; HART & RATNIEKS, 2002), *M. fasciata*, *M. favosa*, *Tetragonisca angustula* (DE BRUJIN & SOMMEIJER, 1997), *Trigona nigra*, *Plebeia frontalis*, *Scaptotrigona pectoralis* e *Nannotrigona perilampoides* (HART & RATNIEKS, 2002), por exemplo – e em *A. mellifera*. Também ocorre partição de tarefa na retirada de detritos da colônia, entretanto, esse comportamento precisa ser estudado em detalhes, visto que é praticamente desconhecido nas abelhas sem ferrão.

13) A seqüência observada durante o processo de enxameação dessas quatro colônias de *P. remota* foi similar à seqüência encontrada no processo de enxameação de outras espécies de abelhas sem ferrão (ENGELS & IMPERATRIZ-FONSECA, 1990). As novas colônias usaram os recursos que já existiam nas colméias que elas ocuparam, como também verificado por NOGUEIRA-NETO (1954). Assim, a intensidade de transporte de recursos da colônia mãe deve ser dependente das condições do local de nidificação da nova colônia, como descrito por INOUE *et al.* (1984). Muitos fatores afetam a produção, o desenvolvimento e a sobrevivência de uma colônia, como a disponibilidade de locais para nidificação, materiais de construção e alimento (ROUBIK, 1989), e o esforço reprodutivo (operárias, recursos e duração da dependência) da colônia mãe na colônia filha (INOUE *et al.*, 1984). Assim, a condição inicial da colônia pode ter um impacto no desenvolvimento futuro dessas novas colônias, porque mesmo após dois anos depois da enxameação, as colônias que tiveram um maior desenvolvimento inicial ainda são as mais fortes. Além disso, concordamos com NOGUEIRA-NETO (1954) que a presença de cerume na

cavidade de nidificação possa ser um atrativo para as abelhas que procuram os lugares de nidificação.

14) Os períodos encontrados no início das posturas não sejam diferentes dos períodos observados dois anos após a enxameação. No entanto, verificamos que o período entre as primeiras oviposições é mais variável que o período encontrado após dois anos, incluindo o número de células ovipositadas por POP. Essas constatações e a verificação de que ocorre mudança do ritmo nas posturas iniciais, mostrada nas análises dos três primeiros momentos do início, revela um aspecto transitório durante o início das posturas influenciado, provavelmente pelo estoque de alimento das colônias. Não é possível descartar a influência de outros fatores, como a da temperatura, fatores não controlados nesse estudo.

O forrageamento e a enxameação são, respectivamente, processos muito importantes para o crescimento (BOGGS, 1990; BIESMEIJER, 1997) e reprodução das colônias (OSTER & WILSON, 1978) e a compreensão deles e dos fatores que os influenciam são importantes para o desenvolvimento de técnicas de manejo e de medidas para a promoção da conservação das abelhas.

A organização do forrageamento em *P. remota* é definida tanto pela divisão de trabalho, ou seja, as forrageiras estão divididas nas tarefas de coleta de néctar, pólen e resina (provavelmente água) e de retirada de detritos da colônia, quanto pela divisão (partição) de tarefas. Nesse caso, foi observado que a coleta de néctar e a retirada de lixo da colônia foram realizadas por mais de uma operária.

Na análise do padrão de forrageamento, verificamos diferenças (listadas acima) entre o período em que ocorre a diapausa reprodutiva e de postura da rainha. Essas diferenças de padrão temporal também foram constatadas pela abordagem cronobiológica (acrofases, também descritas acima e no capítulo 2). A observação das abelhas marcadas também revelou essas diferenças temporais e, nesse caso, também quantitativas, que corroboram com o padrão colonial, apoiando a idéia de que o comportamento individual das forrageiras molda o padrão geral da atividade da colônia (DE BRUIJN & SOMMEIJER, 1997).

Isso pode ser exemplificado pela coleta de pólen. Um maior forrageamento por pólen ocorreu durante o período de postura da rainha. A ausência de cria durante a diapausa reprodutiva deve ter sido um dos fatores mais importantes que influenciaram na tomada de decisão individual das abelhas, visto que a maioria das forrageiras coletou apenas néctar ou néctar e outro recurso (pólen ou resina), mas sempre especializadas na coleta de néctar (coletaram esse alimento em 80% ou mais de suas viagens de coleta – BIESMEIJER & TÓTH, 1998). No período de postura da rainha, ocasião em que há células de cria para aprovisionar, o número de abelhas especialistas na coleta de pólen, ou que também coletaram pólen, aumentou relativamente quando comparado ao período de diapausa reprodutiva. É importante ressaltar que outros fatores, citados anteriormente, também devem estar influenciando no forrageamento. Da mesma maneira, durante a diapausa, a intensidade de forrageamento por pólen foi muito menor que durante o período em que ocorre postura da rainha, padrão resultante da menor quantidade de abelhas especialistas na coleta desse recurso ou que também o coletam e da maior quantidade de abelhas especialistas na coleta de néctar.

Em relação ao processo de enxameação, o capítulo 4 contribuiu para o entendimento da biologia e dos fatores que determinam o sucesso dos enxames, que claramente depende, entre outros fatores, dos recursos disponíveis para a nova colônia, assim como depende a escolha do local de nidificação. Entretanto, a enxameação ainda é pouco estudada nas abelhas sem ferrão e ainda estamos começando a entender as regras que comandam a reprodução das colônias. Verificamos que no início das posturas da rainha, logo após a enxameação, há grande variação nos períodos entre as posturas e no número de células ovipositadas, quando comparado com o período entre as posturas de dois anos depois. Entretanto, esses períodos foram iguais

(geralmente de 5 ou 6 horas), sendo um padrão da espécie. A análise do crescimento do ninho, em número de células construídas e operculadas, através do histograma de frequências acumuladas, mostrou que após a enxameação, as colônias de *P. remota* passaram pelos estágios descritos por OSTER & WILSON (1978): na fundação, os ninhos são construídos e inicia-se a produção de novos indivíduos; depois, ocorre o estágio de crescimento exponencial da colônia, até que há um aumento na densidade de forrageiras com uma diminuição de energia por operária e o crescimento desacelera. No caso de *P. remota*, o crescimento pode ter desacelerado por causa do início da mortalidade das operárias que vieram com o enxame. O último estágio seria a produção de indivíduos reprodutivos e a enxameação dessas colônias, mas não avaliamos esses estágios.

O crescimento da colônia, além de depender da disponibilidade de recursos no local de nidificação, claramente depende da disponibilidade de recursos no campo e, dessa forma, depende do forrageamento, que é afetado também pelas condições da colônia, como quantidade de pólen armazenado. Assim, enxameação e forrageamento estão ligados na fundação, desenvolvimento e manutenção do ninho.

Referências Bibliográficas:

- BENTHEM VAN, F.D.J., IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. & VELTHUIS, H.H.W. 1995. Biology of the stingless bee *Plebeia remota* (Holmberg): observations and evolutionary implications. **Insectes sociaux** v.42, p.71-87.
- BIESMEIJER, J.C. 1997. **The organisation of foraging in stingless bees of the genus *Melipona*: an individual-oriented approach**. Tese, Universidade de Utrecht, Utrecht, Holanda. 263p.
- BIESMEIJER, J.C., NIEUWSTADT VAN, M.G.L., LUCKÁCS, S. & SOMMEIJER, M.J. 1998. The role of internal and external information in foraging decisions of *Melipona* workers (Hymenoptera: Meliponinae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** v.42, p.107-116.
- BIESMEIJER, J.C. & SLAA, E.J. 2004. Information flow and organization of stingless bee foraging. **Apidologie** v.35, p.143-157.
- BIESMEIJER, J.C. & TÓTH, E. 1998. Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Insectes Sociaux** v.45, p.427-443.
- BOGGS, C.L. 1992. Resource allocation: exploring connections between foraging and life history. **Functional Ecology** v.6, n.5, p.508-518.
- BORGES, F.B. & BLOCHTEIN, B. 2005. Atividades externas de *Melipona marginata obscurior* Moure (Hymenoptera, Apidae), em distintas épocas do ano, em São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** v.22, n.3, p.680-686.
- BRUIJN DE, L.L.M. & SOMMEIJER, M.J. 1997. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. **Insectes Sociaux** v.44, p.35-47.
- CALDERONE, N.W. & JOHNSON, B.R. 2002. The within-nest behaviour of honeybee pollen foragers in colonies with a high or low need for pollen. **Animal Behaviour** v.63, p.749-758.
- ELTZ, T., BRÜHL, C.A. & GÖRKE, C. 2002. Collection of mold (*Rhizopus* sp.) spores in lieu of pollen by the stingless bee *Trigona collina*. **Insectes sociaux** v.49, p.28-30.

- ENGELS W. & IMPERATRIZ-FONSECA V.L. 1990. Caste development, reproductive strategies, and control of fertility in honey bees and stingless bees. In: Engels W. (ed.), *Social Insects: An evolutionary approach to castes and reproduction*, Springer-Verlag, Berlin. p. 167-230.
- HART, A.G. & RATNIEKS, F.L.W. 2002. Task-partitioned nectar transfer in stingless bees: work organisation in a phylogenetic context. **Ecological Entomology** v.27, p.163-168.
- HEINRICH, B. 1993. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlin. 601p.
- HILÁRIO, S.D. 2005. **Atividade de vôo e termorregulação de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 124 p.
- HRASSNIGG, N. & CRAILSHEIM, K. 1998. The influence of brood on the pollen consumption of worker bees (*Apis mellifera* L.). **Journal of Insect Physiology** v.44, p.393-404.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V.L., KLEINERT-GIOVANNINI, A & PIRES, J.M. 1985. Climatic variations on the flight activity of *Plebeia remota* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Entomologia** v. 29, n. 3/4, p. 427-434.
- INOUE T., SAKAGAMI S., SALMAH S. & YAMANE S. 1984. The process of colony multiplication in the Sumatran stingless bee *Trigona (Tetragonula) laeviceps*. **Biotropica** v.16, p.100-111.
- IWAMA, S. 1977. A influência dos fatores climáticos na atividade externa de *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae). **Boletim do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo** v.2, p.189-201.
- KAJOBE, R. & ECHAZARRETA, C.M. Temporal resource partitioning and climatological influences on colony flight and foraging of stingless bees (Apidae; Meliponini) in Ugandan tropical forests. **African Journal of Ecology** v.43, p.267-275.
- KLEINERT-GIOVANNINI, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 1986. Flight activity and responses to climatic conditions of two subspecies of *Melipona marginata* Lepeletier (Apidae, Meliponinae). **Journal of Apicultural Research** v.25, n.1, p.3-8.
- OSTER, G. F. & WILSON, E. O. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton. 352p.
- NOGUEIRA-NETO P. 1954. Notas bionômicas sobre Meliponíneos. III. Sobre a enxameagem. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro** 42: 419-451.
- PICK, R.A. & BLOCHTEIN, B. 2002b. Atividades de vôo de *Plebeia saiqui* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) durante o período de postura da rainha e em diapausa. **Revista Brasileira de Zoologia** v.19, n.3, 827-839.
- ROUBIK, S.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press, New York. 514p.
- SOUZA, B.A., CARVALHO, C.A. & ALVES, R.M.O. 2006. Flight activity of *Melipona asilvai* Moure (Hymenoptera: Apidae). **Brazilian Journal of Biology** v.66, n.2B, p.731-737.