

ESTUDOS BIONÔMICOS EM COLÔNIAS MISTAS DE MELIPONINAE (HYMENOPTERA, APOIDEA)

DORA LEMASSON NAVES DA SILVA †

1. INTRODUÇÃO

Dentre as abelhas que vêm sendo objeto de pesquisas há algum tempo, destaca-se *Apis mellifera*, de considerável importância econômica pela sua produção de mel.

No Brasil, os Meliponinae foram estudados por Ihering e, mais recentemente, por Kerr, Nogueira-Neto, Moure, Sakagami e respectivos discípulos. Os aspectos abrangidos pelas pesquisas em questão compreendem genética, evolução, morfologia, sistemática, histologia, citologia e comportamento, entre outros. Valiosa contribuição aos diversos aspectos foi verificada na soma do trabalho de vários especialistas.

Quanto ao comportamento, devido às múltiplas maneiras pelas quais o assunto pode ser abordado, têm os pesquisadores desenvolvido seus estudos dentro de aspectos mais ou menos limitados, tais como: local de nidificação, arquitetura e construção dos ninhos, comportamentos reprodutivos, comportamentos relacionados à polinização e comportamento de comunicação.

Trabalhos sobre a dinâmica interna das colônias das abelhas em geral, e dos Meliponinae em particular, esbarravam sempre na problemática de se conseguir um tipo de colmeia que, favorecendo observações de fenômenos internos da colônia, acarretassem o mínimo de prejuízo à população.

Para os Meliponinae, uma colmeia desse tipo foi desenvolvida (Sakagami e Zucchi, 1963; Sakagami, 1966) e possibilitou, pela primeira vez, dentro de condições praticamente normais, estudos prolongados e constantes das atividades internas das colônias.

Desse modo, o comportamento de várias espécies pôde ser estudado (Sakagami e Zucchi, 1963, 1966, 1967, 1968; Sakagami e Oniki, 1963; Beig e Sakagami, 1964; Sakagami, Beig e Kyan, 1964; Sakagami, Beig e Akahira, 1964; Buschinelli e Stort, 1965; Sakagami, Montenegro e Kerr, 1965; Fonseca, 1970; Silva, Zucchi e Kerr, 1972). Como resultado, aspectos eto-sociológicos de várias espécies de Meliponinae foram detalhadamente descritos.

Convém salientar que todos os trabalhos acima relatados, com exceção apenas dos de Sakagami, Beig e Akahira (1964), Buschinelli e Stort (1965) e Silva, Zucchi e Kerr (1972), tratam do comportamento em colônias normais e, preferen-

cialmente, do comportamento relacionado à construção e postura das células de cria que, segundo Sakagami e Zucchi (1966), caracterizam uma espécie.

O trabalho de Nogueira-Neto (1950) sobre colônias mistas de abelhas do grupo Meliponinae, sugeriu o estudo do comportamento de colônias formadas por mais de uma espécie ou sub-espécie de abelhas, objeto da presente pesquisa. Segundo Nogueira-Neto (1950), "O campo é vastíssimo e resta ainda muito que explorar. O objetivo do autor foi apenas o de preparar o caminho para um conhecimento mais amplo do assunto"

A primeira tentativa de formar uma colônia mista com abelhas do grupo Meliponinae foi feita por Kerr (1948a), trabalhando com duas espécies de *Melipona*. Nogueira-Neto (1950), no trabalho citado, levantou muitas questões, principalmente pelo fato de ter realizado seus estudos em colmeias comuns que não permitiam a observação dos fenômenos internos. Seguiram-se a esses dois primeiros trabalhos os seguintes: Sakagami (1959), Hebling, Kerr e Kerr (1964), Juliani (1967), Rezende (1967), Atwal e Sharma (1967) e Oliveira e Fonseca (1973).

O presente trabalho procurou levar a efeito os seguintes aspectos:

- a) Análise do comportamento sob condições normais e em colônias mistas. Medida qualitativa e quantitativa das alterações comportamentais surgidas nas espécies submetidas à condição de colônia mista, dando ênfase especial ao processo de "construção e postura das células de cria" Numa colônia normal esse processo desenvolve-se da seguinte maneira: construção das células, fixação da rainha (processo pelo qual a rainha "define" a(s) célula(s) em que vai botar), provisão da(s) célula(s), postura de operárias (facultativo), postura da rainha e operulação da(s) célula(s).
- b) Estudos sobre a determinação de castas e produção de machos. No gênero *Melipona* as castas são definidas a partir da interação de fatores ambientais e genéticos (Kerr e Nielsen, 1966).

Procurou-se verificar o resultado da variação da quantidade e qualidade de alimento recebido por uma determinada larva, o que poderia ocorrer se uma rainha de uma espécie botasse em célula construída e provisionada por operárias de outra espécie ou sub-espécie. Poderia haver alteração no equilíbrio da determinação das castas fixadas em 25% de rainhas e 75% de operárias por Kerr (1946, 1948b). Procurou-se, ainda, pelo mesmo sistema, testar a hipótese de Perez (1895, apud Kerr, 1948b), segundo a qual as rainhas da tribo Trigonini seriam produzidas por maior quantidade de alimento ingerido pelas larvas em células reais.

A descoberta de Beig (1972) de que 95% dos machos da espécie *Scaptotrigona postica* resultam de posturas de operárias determinou o estudo do mesmo assunto em colônias mistas, onde poderia ser reconhecida, com facilidade, a ascendência dos machos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material

Foram utilizadas abelhas, favos de cria e outros materiais das colônias constantes do Quadro I (p.).

Quadro I

E s p e c i	Procedência	Colônia
<u>Melipona marginata marginata</u> Lepeletier	Poços de Caldas (MG)	Mmm- 87
<u>Melipona nigra schencki</u> Gribodo	Pocinhos do Rio Verde (MG)	Mns- 38 Mns-119
<u>Melipona quadrifasciata anthidioides</u> Lepeletier	Rio Claro (SP) Pocinhos do Rio Verde (MG)	Mqa- 63 Mqa- 81 Mqa- 82 Mqa- 90 Mqa- 91 Mqa- 94 Mqa- 97 Mqa-100 Mqa-117 Mqa-118
<u>Melipona quadrifasciata quadrifasciata</u>	Camboriu (SC) Urussanga (SC)	Mqq-47 Mqq- 54 Mqq-65 Mqq-114 Mqq-115 Mqq-116
<u>Melipona subnitida</u> Ducke	Mossorô (RN)	MS- 120
<u>Lestrimelitta limao</u> (Smith)	Aragarças (GO)	Ll- 121
<u>Nannotrigona testaceicornis</u> (Lepeletier)	Rio Claro (SP)	Nt 67 Nt 86 Nt 92 Nt -106
<u>Plebeia (Fricella) schrottkyi</u> (Friese)	Rio Claro (SP)	PFs-26
<u>Plebeia (Plebeia) droryana</u> (Friese)	Pocinhos do Rio Verde (MG) Poços de Caldas (MG)	PPd- 51 PPd- 93
<u>Scaptotrigona postica</u> (Latreille)	Rio Claro (SP)	S 15 Sp 18 Sp 24 Sp 25 Sp 30 Sp 64
<u>Scaptotrigona tubiba</u> (Smith)	Pocinhos do Rio Verde (MG)	St 95

Adotou-se a nomenclatura sugerida por Tarelho (1973)

Tabela I

Combinações efetuadas para a formação de colônias mistas

Nº da colônia	espécies introd./recep.	componentes introd./recep.	data do início	duração em dias
1	Mqa- 63/Mqq- 65	Rf / Co	10/05/1967	50
2	Mqa- 81/Mqq- 54	Rf / Co	11/10/1968	40
3	Mqa- 91/Mqq- 47	Rf / Co	01/10/1969	32
4	Mqa- 90/Mqq-114	Rf / Co	11/01/1971	520
5	Mqa-117/Mqq-115	Rf / Co	27/03/1972	64
6	Mqa-118/Mqq-116	Rf / Co	27/03/1972	64
7	Mqq- 65/Mqa- 63	Rf / Co	10/05/1967	50
8	Mqq- 54/Mqa- 81	Rf / Co	11/10/1968	40
9	Mqq- 47/Mqa- 91	Rf / Co	01/10/1969	32
10	Mqq-114/Mqa- 90	Rf / Co	11/01/1971	520
11	Mqq-115/Mqa-117	Rf / Co	27/03/1972	64
12	Mqq-116/Mqa-118	Rf / Co	27/03/1972	64
13	Ms -120/Mqa-97,100	Rf / Or ,Fv	03/03/1971	42
14	Mns-58/Mqa- 90	Rv / Or	24/01/1969	(minutos)
15	Mns-58/Mqa- 82	Fv / Or	25/01/1969	2
16	Mns-58/Mqa- 90	Fv / Cn	29/03/1969	22
17	Mns-119/Mqa-97,100	Rf / Or	18/08/1971	121
18	Mqa- 90/Mns- 58	Fv / Cn	29/03/1969	22
19	Mqa- 82/Mmm- 87	Fv / Cn	29/03/1969	113
20	Sp - 15/Mmm- 87	Fv / Cn	24/07/1968	80
21	Mqa- 82/Sp- 24	Or ,Fv/Or ,Fv	15/01/1970	9
22	Mqq- 47/Sp- 18	Rv / Or Fv	04/02/1969	1
23	Mqq- 47/Sp - 18	Rv / Or Fv	12/02/1969	6
24	Mqq- 47/Sp - 18	Fv / Or Fv	18/02/1969	7
25	St - 95/Sp - 64	Rv / Cn	10/02/1970	80

(cont.)

Nº da colônia	espécies introd./recep.	componentes introd./recep.	data do início	duração em dias
26	St- 95/Sp - 64	Rf / Co	22/05/1970	157
27	St-(Cm:26)/Sp- 25	Rc / Co	30/06/1970	6
28	St-(Cm:26)/Sp- 25	Rc / Co	14/09/1970	14
29	St-(Cm:26)/Sp- 25	Rc / Co	17/10/1970	13
30	Sp- 64/St - 95	Fv / Cn	20/04/1970	16
31	Sp- 64/St - 95	Rf / Co	22/05/1970	202
32	Nt- 67/Sp - 30	Fv / Cn	29/07/1970	7
33	Nt- 92/Sp - 30	Rf / Co	01/08/1970	(minutos)
34	Nt- 92/Sp - 24,30	Rv / Or Fv	15/09/1970	86
35	Sp- 30/Nt - 92	Rf / Co	01/08/1970	(minutos)
36	Sp- 30/Nt - 67,86 .			
	100	Rf / Or Fv	15/09/1970	44
37	Sp- 30/Nt - 67	Fv / Cn	29/07/1970	14
38	Mqa- 82/Nt - 86	Rv / Or	24/01/1969	4
39	PPd- 51,93/Nt - 67			
	86,92,106	Rf,Or / Or,Fv	19/04/1969	214
40	L1 -121/Nt - 67	Fv / Cn	11/08/1971	6
41	PFs- 66/Nt- 67,106	Rv / Or Fv	12/02/1969	23
42	PFs- 29/Nt - 92	Rv / Or Fv	19/02/1969	13
43	PFs- 66/Nt - 67	Rv / Co	17/03/1969	(minutos)
44	PFs- 66/Nt- 67,86			
	92,106	Rf / Or Fv	19/03/1969	205
45	Nt - 67/PFs- 66	Or Fv/ Cn	06/09/1967	54
46	Nt - 67/PFs- 66	Or,Fv / Cn	15/03/1968	44
47	Nt - 67/PFs- 66	Fv / Cn	08/01/1969	57
48	Nt - 67/PFs- 66	Rf / Co	17/03/1969	(minutos)

Observou-se, quando das primeiras tentativas de formação de colônias mistas, que operárias jovens de uma espécie em presença de rainhas fisogástricas de outra espécie iniciavam a construção de células de cria mais cedo (com a mesma idade que em colônias homoespecíficas) se fosse colocado em suas colmeias, um favo de cria recentemente construído (contendo ovos e larvas recém-eclodidas) e da sua própria espécie. Foi então utilizado esse artifício sempre que necessário e sempre com bons resultados.

2.2.2. *Comportamento*

A observação direta, para a coleta de dados qualitativos e quantitativos (por meio de cronometragem), foi o método mais exaustivamente utilizado em todas as colônias mistas estudadas.

2.2.3. *Determinação de castas e produção de machos: formação e manutenção das colônias*

Foram utilizadas colônias mistas onde ocorreram posturas e posterior aparecimento de abelhas filhas de rainhas ou operárias. Essas colônias foram formadas e cuidadas como citado anteriormente (Veja 2.2.1.2. e 2.2.1.3.), com exceção de duas (número 4 e 10, Tabela I, pp. 12-13) às quais foi dispensado tratamento especial.

Essas duas colônias (4 e 10) foram mantidas em estado de colônias mistas por longo tempo (520 dias). Foram formadas com abelhas das duas sub-espécies de *M. quadrifasciata* (uma com rainha *anthidioides* e operárias *quadrifasciata* e a outra com rainha *quadrifasciata* e operárias *anthidioides*) cujas características, listras amarelas interrompidas no abdômen das *M. quadrifasciata anthidioides* e listras amarelas contínuas nas *M. quadrifasciata quadrifasciata*, poderiam mostrar a ascendência dos machos. Os favos de cria (com casulos), durante todo o decorrer do experimento, eram retirados das duas colônias e colocados, separadamente, em caixas de madeira (18 cm de comprimento x 18 cm de largura x 7 cm de altura), contendo potes de mel e pólen e abelhas da mesma espécie (alimentadoras de cria) provenientes de outras colônias, que eram mantidas em estufa (28°C).

Diariamente, pela manhã, essas caixas eram abertas, retiradas todas as abelhas recém-emergidas que, após serem contadas e identificadas quanto ao sexo, casta e ascendência (machos), eram devolvidas às colônias do seguinte modo: as operárias filhas da rainha *M. quadrifasciata anthidioides* eram colocadas na colônia onde as operárias eram da sua espécie, o mesmo ocorrendo com as operárias *M. quadrifasciata quadrifasciata*, enquanto que os machos e rainhas virgens eram devolvidos às colônias de origem para que a presença na outra colônia ou ausência onde haviam sido produzidos, não interferisse na dinâmica das mesmas.

3. RESULTADOS

3.1. *Processos de construção e postura de células de cria*

Para efeito de estudo, os resultados obtidos foram dispostos em três itens, segundo o grau de sucesso ou insucesso das várias colônias, considerado sob o ponto de vista da ocorrência de processos de construção e postura de células de cria.

3.1.1. *Insucesso de formação de colônias mistas*

As colônias citadas na Tabela II (p. 16) são as consideradas por nós como casos de insucesso, pois nessas colônias não foram construídas células de cria apesar de, em algumas delas (n.ºs 21, 23, 24, 38, 41 e 42), ter havido um pequeno período de convivência entre indivíduos adultos das duas espécies.

Convém ainda ressaltar que muitas das combinações de espécies, que não foram bem sucedidas em colônias iniciadas com os componentes apresentados na Tabela II, mostraram sucesso intermediário quando formadas sob outras condições (Tabela II).

3.1.2. *Sucesso total de formação de colônias mistas*

As observações comportamentais levadas a efeito nas colônias de n.ºs 1 a 12 (Tabela III) formadas por abelhas das duas sub-espécies de *M. quadrifasciata*, revelaram perfeita integração entre os indivíduos das duas castas. Através de experiência no manejo, em laboratório e no campo, dessas abelhas, puderam elas ser consideradas como as únicas que alcançaram sucesso total. Nessas colônias não houve interrupção dos processos de construção e postura das células de cria ao ser introduzida rainha fisogástrica de sub-espécie diferente, como se a rainha mãe não tivesse sido substituída. Se diferenças comportamentais ocorrerem entre essas duas sub-espécies, elas são praticamente imperceptíveis quando em condição de colônia mista.

Os dados qualitativos e quantitativos obtidos durante nossas observações não são apresentados no presente trabalho, pois eles em nada se diferenciam dos constantes da literatura (Sakagami, Montenegro e Kerr, 1965). Foram observadas, em todas as colônias formadas com abelhas dessas duas sub-espécies, pelo menos 20 processos completos de construção e postura de células de cria.

3.1.3. *Sucesso intermediário de formação de colônias mistas*

Observações sobre colônias constantes da Tabela IV, classificadas como de sucesso intermediário, serão apresentadas em dois itens, para cada colônia, onde serão apresentados os resultados obtidos quando das observações dos processos de construção e postura de células de cria, dos favos produzidos e de questões relacionadas.

Os resultados das observações dos processos citados serão apresentados em tabelas, que trazem ainda os dados referentes a estudos comportamentais em colônias normais, os constantes da literatura e os coletados durante essa pesquisa para efeito de comparação.

3.1.3.1. *Colônia mista nº 13 — Duração: 42 dias. Rainha fisogástrica da espécie M. subnitida e operárias da espécie M. quadrifasciata anthidioides.*

a) Observações de processos: Tabelas V a, b, c, d. (pp. 18-21).

Tendo ocorrido somente 25 processos (10 observados), eles foram analisados conjuntamente.

b) Favos de cria produzidos e questões relacionadas.

Tabela II
Colônias mistas onde não ocorreu construção de células de cria

Número da colônia	espécies introd./recep.	componentes introd./recep.	Observações
14	Mns / Mqa	Rv / Or	Rv atacada
15	Mns / Mqa	Fv / Or	Rv atacada
16	Mns / Mqa	Fv / Cn	Cria retirada dos casulos
18	Mqa / Mns	Fv / Cn	Cria retirada dos casulos
21	;qa / Sp	Or Fv / Or, Fv	Rv aceita
22	Mqq / Sp	Rv / Or, Fv	Rv atacada
23	Mqq / Sp	Rv / Or, Fv	Rv aceita
24	Mqq / Sp	Fv / Or, Fv	Rv aceita
27, 28, 29	St / Sp	Rc / Co	Rv atacada após emersão
30	Sp / St	Fv / Cn	Cria retirada dos casulos
32	Nt / Sp	Fv / Cn	Cria retirada dos casulos
33	Nt / Sp	Rf / Co	Rf atacada
35	Sp / Nt	♂Rf / Co	Rf atacada
37	Sp / Nt	Fv / Cn	Cria retirada dos casulos
38	Mqa / Nt	Rv / Or	Rv aceita
40	L1 / Nt	Fv / Cn	Cria retirada dos casulos
41, 42	PFs / Nt	Rv / Or, Fv	Rv aceita
43	PFs / Nt	Rf / Co	Rf atacada
48	Nt / PFs	Rf / Co	Rf atacada

Tabela III

Colônias onde ocorreram processos de construção e postura de células de cria, que obtiveram sucesso total.

Número das colônias	espécies introd./recep.	componentes introd./recep.
1 a 6	Mqa / Mqq	Rf / Co
7 a 12	Mqq / Mqa	Rf / Co

Tabela IV

Colônias mistas onde ocorreram processos de construção e postura de células de cria (sucesso intermediário)

Número da colônia	espécies introd./recep.	componentes introd./recep.
13	Ms / Mqa	Rf / Or, Fv
17	Mns / Mqa	Rf / Or
19	Mqa / Mmm	Fv / Cn
20	Sp / Mmm	Fv / Cn
25	St / Sp	Fv / Cn
26	St / Sp	Rf / Co
31	Sp / St	Rf / Co
34	Nt / Sp	Rf / Or, Fv
36	Sp / Nt	Rf / Or, Fv
39	PPd / Nt	Rf, Or / Or, Fv
44	PFs / Nt	Rf / Or, Fv
45, 46	Nt / PFs	Or, Fv / Cn
47	Nt / PFs	Fv / Cn

Tabela V a

Construção de células de cria. Colônia mista nº 13: rainha M. subnítida e operárias M. quadrifasciata anthidioides.

Características	Colônias Normais		Colônia Mista
	Ms	Mqa	
Posição do favo	Horizontal e concêntrico		= Ms e Mqa
Construção de células	São iniciadas uma após outra sem obedecer a nenhum padrão; frequente a presença de células em vários estágios de construção		= Ms e Mqa
Tempo de construção de uma célula	Cerca de 540 min	357 20 min (128-640 min)	451,42 ⁺ 60,34 min; (312-710 min)
Local de permanência da Rf	Mais tempo sobre o favo de cria do que fora dele	Fora do favo de cria, visitando-o ocasionalmente	Mais tempo fora do favo de cria do que sobre ele

Tabela V b

Pré-fixação e fixação da rainha. Colônia mista nº 13: rainha M. subnitida e operárias M. quadrifacista anthidioides

Características	Colônias Normais		Colônia Mista
	.Ms	Mqa	
Pré-fixação	Não há relação entre célula pronta e pré-fixação, que, nesta espécie, não é tão evidente como em Mqa	Ao se encontrar a célula pronta (com colar) a Rf começa a visitá-la e a permanecer junto a ela por algum tempo	Ms
Frequência e duração das visitas	Aumentam gradativamente		Grande variação de uma célula para outra; visitas rápidas
Fixação	Última visita da Rf à célula (da chegada à primeira descarga de alimento)		= Ms e Mqa
Posição da Rf	Proxima a célula, em posição horizontal (sobre o favo)		Muda de lugar frequentemente, ficando em posição horizontal (sobre o favo) e vertical. (na parede externa da célula)
Inserção da Rf na célula	Raramente ocorre	Frequente	= Ms
Inserções de operárias na célula	Frequentes e rápidas		= Ms e Mqa
Interação Rf-operária	Rf toca, violentamente, antenas e patas anteriores nas operárias que se inserem na célula e estas se afastam		= Ms e Mqa
Contato bucal Rf-operária (com passagem de alimento)	Não ocorre	Raro na pré-fixação e não ocorre na fixação	Muito frequente, principalmente na pré-fixação
Duração da fixação	80,70 [±] 6,10s (0-211s)	116,00 [±] 46,49s (21-626s)	348,61 [±] 42,55s (127-643s)

Tabela V c

Aprovisionamento da célula de cria. Colônia mista n° 13 rainha M. subnitida e operárias
M. quadrifasciata anthidioides

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista
	Ms	Mqa	Rf-Ms/O-Mqa
Início	Primeira descarga de alimento na célula, Rf afasta-se cerca de 1 cm		= Ms e Mqa; Rf afasta-se de modo agitado e não para perto da célula, sobe e desce do favo
Tempo de provisionamento de uma célula	127,00 [±] 8,9 s (22-446s)	126,94s (30-500s)	524,36 [±] 79,31s (175-960s)
Período de pós-descarga de alimento	Distinto		Longo; quando o período é muito longo, operárias retiram o alimento ocorrendo interrupção do processo
Inserção da Rf na célula provisionada	Frequente		Raramente ocorre, Rf passa perto da célula e mesmo sobre ela, mas raramente para perto dela.
Inserção de operárias	Frequente		= Ms e Mqa
Postura de operária	Frequente		Muito frequente
Duração da oofagia (Rf)	20,38 [±] 1,26s	16,90 [±] 6,2s (9-30s)	24,80 [±] 2,57s (13-35s)
Tempo de ingestão de alimento larval (Rf)	3-18s (pode ocorrer mais de uma vez em uma mesma célula)	4-5s	8.40 [±] 1.70s (2-20s) (ocorre de 2-4 vezes em uma mesma célula)

Tabela Vd

Postura da rainha e operculação da célula de cria. Colônia mista n° 13: M. subnitida e operárias M. quadrifasciata anthidioides.

Caracterís- cas	Colônias Normais		Colônia Mista
	Ms	Mqa	Rf-Ms/O-Mqa
Postura da Rf	Logo após ingestão de alimento larval ou de óvulo de operária		= Ms e Mqa
Duração da postura	41,10 [±] 1,06s (25-104s)	24,57 [±] 5,24s (18-52s)	41,70 [±] 3,57s (29-60s)
Posição do ovo	Ereto no centro do alimento - larval		Ereto e fora do centro
Tipo de operculação da célula	Em duas fases: rotatória (com o abdomen inserido na célula) e lateral (ao lado da célula)		= Ms e Mqa
Postura de operária durante a operculação	Comprovada nas duas espécies, mas não frequente		Uma observada, mas o óvulo foi comido por outra operária e o alimento retirado
Forma da célula operculada	Característica da espécie		= Mqa
Duração da operculação	128,02s	143,70s	189,00 [±] 31,10s (69-432s)

O favo, com 25 células, resultante dos processos já descritos, foi tratado pelas operárias como os de sua própria espécie, isto é, protegido por invólucro e retirada da cera após a formação dos casulos.

Após a operculação de 25 células, a rainha *M. subnitida* foi atacada e morta pelas operárias *M. quadrifasciata anthidioides*. O ataque ocorreu após a emergência de uma rainha virgem de um favo de cria, da mesma espécie das operárias, que se encontrava na colmeia com a finalidade de fornecer, constantemente e de modo natural, novas operárias à colônia.

A aceitação de uma rainha virgem pelas operárias de sua própria espécie fez com que, nas outras colônias mistas formadas com abelhas do gênero *Melipona*, fossem utilizadas operárias recém-emergidas em lugar de favos de cria.

Não havendo nenhuma outra rainha *M. subnitida* que pudesse ser usada para uma tentativa de substituição pela rainha virgem aceita, o favo de cria produzido permaneceu na colmeia até a total retirada da cera dos casulos, sendo, então, transferido para a estufa. Desses casulos emergiram três rainhas e vinte e duas operárias.

3.1.3.2. *Colônia mista nº 17 — Duração: 121 dias. Duas rainhas fisogástricas da espécie M. nigra schencki e operárias da espécie M. quadrifasciata anthidioides.*

a) Observações de processos: Tabelas VIa, b, c, d. (pp. 23-26).

Os primeiros processos, denominado iniciais, foram aqueles onde não ocorreu postura de operária durante a operculação da célula.

b) Favos de cria produzidos e questões relacionadas.

Os primeiros favos dessa colônia, com células irregulares, consequência de posturas de operárias durante a operculação, apresentavam, após alguns dias de sua formação, casulos e células (ainda de cera) com paredes mais espessas. Essas células eram abertas pelas operárias que as esvaziavam e destruíam, ficando o favo todo falhado. Foram retiradas, para exame, algumas dessas células e em todas elas o ovo estava em posição horizontal sobre o alimento larval.

Os primeiros favos foram deixados na própria colmeia e deles emergiram, inicialmente, cinco operárias da espécie *M. nigra schencki* e vários machos da espécie *M. quadrifasciata anthidioides*. Essas cinco operárias foram aceitas e conviveram, aparentemente bem, com as da espécie *M. quadrifasciata anthidioides*, exercendo todas as funções de abelhas jovens, chegando inclusive a trabalhar em construção e provisão de células de cria. A emergência de machos continuou e ocorreu, também, a emergência de duas rainhas *M. nigra schencki*. Essas rainhas foram atacadas pelas operárias *M. quadrifasciata anthidioides* e esse ataque deve ter se estendido às cinco operárias da sua espécie, pois na manhã seguinte, as sete abelhas foram encontradas mortas, no lixo da colmeia, com todas as características de terem sido atacadas.

Os favos foram, então, retirados da colmeia e colocados na estufa. Deles emergiram, apenas, quatro operárias *M. nigra schencki* e grande quantidade de machos da espécie *M. quadrifasciata anthidioides*.

Tabela VI a

Construção de células de cria. Colônia mista nº 17: rainhas M.nigra schencki e operárias M. quadri-fasciata anthidioides

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Mns (com duas rainhas)	Mqa	2Rf-Mns/O-Mqa	Processos posteriores
Posição do favo	Horizontal e concêntrico		= Mns e Mqa	
Construção de células	Iniciadas uma após outra sem obedecer a nenhum padrão; frequente a presença de células em vários estágios de construção		= Mns	
Ocorrência de mais de uma célula estruturalmente completa (com colar)	Frequente a ocorrência de duas células completas e rara a presença de mais de duas	Pouco frequente	= Mns	= Mqa
Tempo de construção de uma célula	367,66 ⁺ -23,98min (288-428 min)	357,20 min (128-643 min)	418,10 ⁺ -48,69 min (254-711 min)	392,50 ⁺ -52,41 min (215-705 min)
Local de permanência da Rf	Fora do favo de cria, visitando-o ocasionalmente		sob o favo de cria = Mns e Mqa	

Tabela VIb

Pré-fixação e fixação da rainha. Colônia mista nº 17: rainhas M. nigra schencki e operárias M. quadrifasciata anthidioides.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Mns (cóm duas rainhas)	Mqa	2Rf-Mns/O-Mqa	
			Processos ini- ciais	Processos pos- teriores
Pré-fixação	Visitas frequentes e de longa duração que podem ocorrer mesmo antes de estar a célula pronta (com colar)	Ao se encontrar a célula pronta (com colar) a Rf começa a visitá-la e a permanecer junto a ela por algum tempo	Pode ocorrer a presença de célula pronta (com colar) sem que as rainhas comecem a visitá-la	Mns
Frequência e duração das visitas	Aumentam gradativamente (as visitas podem ser feitas por cada rainha separadamente ou pelas duas)	Aumentam gradativamente	= Mns	
Local de permanência da Rf entre uma visita e outra	Geralmente fora do favo de cria, na região dos potes de alimento		Sob o favo de cria	= Mns e Mqa
Fixação	Última visita da Rf à célula (da chegada à primeira descarga de alimento) Podem estar presentes ambas as rainhas ou apenas uma		= Mns	
Posição da Rf	Próxima à célula, em posição horizontal (sobre o favo)		Mns e Mqa	
Inserção da Rf na célula	Frequente		= Mns e Mqa	
Inserções de operárias na célula	Grande variação na frequência, podendo não ocorrer	Frequentes e rápidas	= Mqa	
Interação Rf-operária	Rf bate as antenas na operária que se insere na célula e esta se afasta (não imediatamente)	Rf toca, violentamente, antenas e patas anteriores na operária que se insere na célula e esta se afasta	= Mns	
Contato bucal Rf-operária (com passagem de alimento)	Raramente ocorre	Raro na pré-fixação e não ocorre na fixação	Mais frequente na pré-fixação que durante a fixação	
Duração da fixação	444,18 [±] 113,18s (2-3560s)	116,00 [±] 46,49s (21-626s)	610,00 [±] 288,28s (33-2937s)	322,00 [±] 130,90s (63-1440s)

Tabela VIc

Aprovisionamento da célula de cria. Colônia mista nº 17: rainhas M. nigra schencki e operárias M. quadrifasciata anthidioides.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Mns (com duas rainhas)	Mqa	2Rf-Mns/O-Mqa	
			Processos ini- ciais	Processos pos
Início	Primeira descarga de alimento na célula; Rf afasta-se cerca de 1,0cm		= Mns	
Tempo de apro- visionamento de uma célula	512,34s (129-893s)	126,94s (30-500s)	94,00±30,38s (26-345s)	123,20±23,49s (40-274s)
Período de pós- -descarga de a- limento	Distinto		= Mns e Mqa	
Quantidade de alimento na cê- lula	2/4 de sua capaci- dade	2/3 de sua capaci- dade	= Mqa	
Inserção da Rf na célula apro- visionada	Frequente Quando as duas rainhas estão presentes, uma se insere logo após a outra		Mns	Menos frequente que em Mns; Rf raramente consegue aproximar-se da célula
Inserções de o- perárias	Frequentes Geralmente demora- das		- Mqa	
Postura de ope- rária	Menos frequente que em Mqa	Frequente	= Mqa	Muito frequente; geralmente a operária inicia a operculação logo após sua postura
Duração da oofagia (Rf)	9,61±92,00s (5-17s)	16,90±6,20s (9-30s)	21,33±3,58s (17-28s)	15,50±11,50s (3-50s) o número de oofagias é muito pequeno, pois a grande maioria dos óvulos é comida pelas próprias operárias
Ingestão de a- limento larval (Rf)	5,31±0,24s(2-12s) pode ocorrer mais de uma vez em uma mesma célula, por uma Rf ou pelas duas	4-5s	5,00±0,55s (3-8s) = Mns	Raramente ocorre (4s em um caso ob- servado)

TABELA VI d

Postura da rainha e operculação da célula de cria. Colônia mista nº 17: rainhas *M. nigra schencki* e operárias *M. quadrifasciata anthidioides*.

Características	Colônias Normais		Colônias Mistas	
	Mns (com duas rainhas)	Mqa.	2Rf-Mns/O-Mqa	
			Processos Iniciais	Processos posteriores
Postura da Rf	Logo após ingestão de alimento larval ou de óvulo de operária		= Mns e Mqa	Durante a operculação da célula; ocorrem raramente
Duração da postura	26,63s (20-38s)	24,57 [±] 5,24s (18-52s)	23,00 [±] 1,53s (16-32s)	22,60 [±] 0,81s (21-25s)
Posição do ovo	Fora do centro; fica alguns segundos ereto e depois inclina-se chegando, geralmente, a tocar a parede da célula	Ereto no centro do alimento larval	= Mns	
Tipo de operculação da célula	Em duas fases: rotatória (com o abdome inserido na célula) e lateral (ao lado da célula)		= Mns e Mqa	
Postura de operária durante a operculação da célula	Comprovada nas duas espécies, mas não frequente		Não ocorreu	Ocorreu em todos os casos observados
Comportamento da Rf durante a operculação da célula	Após sua postura a Rf afasta-se da célula podendo, ocasionalmente, passar perto dela, o que pode ocasionar uma pequena interrupção da operculação que, depois, continua normalmente		= Mns e Mqa	A Rf ou as duas rainhas, por não terem ainda botado, batem antenas e patas na operária que opercula chegando a ficar sobre ela e outras que a rodeiam; em alguns casos a Rf consegue subir na célula e botar
Forma da célula operculada	Característica da espécie = Mqa			Irregular (algumas bem mais baixas que as normais)
Duração da operculação	102,20 [±] 4,04s (45-172s)	143,70s	121,00 [±] 8,37s (90-173s)	380,20 [±] 106,41s (67-942s)

3.1.3.3. *Colônia mista nº 19 — Duração: 113 dias. Colônia normal da espécie M. marginata marginata e operárias (30) da espécie M. quadrifasciata anthidioides.*

a) Observações de processos: Tabelas VIIa, b, c, d. (pp. 28-31).

As observações são apresentadas como processos iniciais e posteriores, considerando o fato de ter a rainha efetuado posturas somente durante os primeiros processos.

b) Favos de cria produzidos e questões relacionadas.

Dos favos de cria produzidos pelas operárias *M. quadrifasciata anthidioides* emergiram somente machos dessa espécie. Não emergiu, de célula *M. quadrifasciata anthidioides*, nenhuma abelha que fosse filha da rainha *M. marginata marginata*, pois em todas as células desse tipo ocorreram posturas de operárias durante a operculação.

As operárias *M. quadrifasciata anthidioides* começaram a trabalhar no favo de cria antes do 12º dia da formação da colônia mista, mas só nesse dia foi observada a primeira postura de operária dessa espécie. Nesse dia e nos dois dias subsequentes, foram observados seis processos completos e a ocorrência de posturas dessas operárias em três deles.

A partir do 15º até o 77º dia foram observados cinquenta processos completos, ocorrendo em todos eles posturas de operárias *M. quadrifasciata anthidioides*, totalizando 94 óvulos (1-9 óvulos por processo).

No 82º dia, duas células características da espécie *M. marginata marginata* foram operculadas e, gradativamente, aumentando em número até o 88º dia onde não mais foi constatada, no favo em construção, a presença de células características da espécie *M. quadrifasciata anthidioides*.

Algumas operárias da espécie introduzida continuaram a trabalhar no favo de cria enquanto outras passaram à desidratação de néctar, tarefa que executaram até o fim da vida. No 110º dia morreu a primeira operária e as demais nos dias que se seguiram até o 119º.

Tendo, também, observado que após o 16º dia da formação da colônia somente células do tipo *M. quadrifasciata anthidioides* eram construídas no favo de cria e que o número delas crescia diariamente, chegando a 10 no 19º dia, foi realizado mapeamento do favo para verificar o aumento diário do número de células, da manhã do 24º à manhã do 38º dia. Nesse período (14 dias) foram operculadas de 3 a 19 células por dia (média = 10,2), totalizando 143 células.

3.1.3.4. *Colônia mista nº 20 — Duração: 80 dias. Colônia normal da espécie M. marginata marginata e operárias (cerca de 100) da espécie S. postica.*

a) Observações de processos: Tabelas VIIIa, b, c, d. (pp. 32-35).

Como os primeiros processos foram realizados em células isoladas e os seguintes em grupos de células, foi usado esse critério para os processos iniciais e posteriores.

Tabela VII

Costrução de células de cria. Colônia mista nº 19: colônia normal de M. marginata marginata e operárias de M. quadrifasciata anthidioides

Caracterís-	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Mqa	Mmm	Q-Mqa/Cn-Mmm	
			Processos ini- ciais	Processos pos - teriores
Posição do favo	Horizontal e concêntrico		= Mqa e Mmm	
Construção de células	Iniciadas uma após outra sem obedecer a nenhum padrão; frequente a presença de células em vários estágios de construção		= Mqa e Mmm	
Forma da célula	Característica da espécie		= Mqa, Mmm e ir regulares (construídas por Mqa e Mmm)	= Mqa (células irregulares são raras)
Número de células prontas (com colar)	1 (raramente duas)		1-2 (frequente ocorrência de duas)	1
Local de permanência da Rf	Fora do favo, visitando-o ocasionalmente	Fora do favo mas não é rara sua presença sobre ele	Sobre o favo, raramente afasta-se dele	
Tempo de construção de uma célula	357,20 min (128-643 min)	342,00 min	Célula Mqa = 376,18 [±] 31,77min (107-404min)	Célula Mqa = 344,81 [±] 36,50min (95-512min)

Tabela VIIb

Pré-fixação e fixação da rainha. Colônia mista n° 19: colônia normal M. marginata marginata e operárias M. quadrifasciata anthidioides.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Mqa	Mm	O-Mqa/Cn-Mmm	
			Processos ini- ciais	Processos pos- teriores
Pré-fixação	Ao se encontrar a célula pronta (com colar), a Rf começa a visi- tá-la e a permanecer perto dela por algum tempo		As visitas ocorrem em células Mqa incom- pletas (sem colar)	
Frequência e duração das visitas	Aumentam gradativamente		Mqa e Mmm	
Local de perma- nência da Rf entre uma visi- ta e outra	Geralmente fora do favo de cria	Geralmente na margem do fa- vo de cria	Sobre o favo de cria	
Fixação	Última visita da Rf à célula (da chegada à primeira descarga de alimento)		= Mqa e Mmm. Geralmente ocorre em célu- las incompletas; Rf movimentada-se muito	
Concentração e excitação de operárias ao re- dor da célula	Aumento gradati- vo	Menor que em Mqa	Mqa	
Inserções de operárias na célula	Frequentes e rápidas		Ocorrem em cé- lulas das duas espécies; o co- lar da célula Mmm é estraga- do quando nela se insere uma operária Mqa, mas raramente o processo é interrompido	Mqa e Mmm (in- serções de ope- rárias Mmm são raras)
Interação Rf- operária	Rf toca, violen- tamente, antenas e patas nas ope- rárias que se inserir na célu- la e estas se afastam	Semelhante à Mqa, mas de modo menos violento	Semelhante à Mqa, mas de modo mais violento. Operárias afas- tam-se da célu- la	Operárias não se afastam da célu- la
Contato bucal Rf-operária	Ocorre, raramen- te, durante a pré-fixação	Frequente na pré-fixação	Muito frequente na pré-fixação (com ope- rárias das duas espécies)	
Duração da fixação	116,00 ⁺ 46,69s (21-626s)	143,00s (0-90s)	170,00 ⁺ 38,68s (47-451s)	117,63 ⁺ 65,13s (29-254s)

Tabela VIIc

Aprovisionamento da célula de cria. Colônia mista nº 19: colônia normal
M. marginata marginata e operárias M. quadrifasciata anthidioides.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Mqa	Mmm	O-Mqa/Cn-Mmm	
			Processos ini- ciais	Processos poste- riores
Início	Primeira descarga de alimento na célula, Rf afasta-se dela: 1,0-1,5 cm	2-5 cm	Pode ocorrer em célula incompleta	Mmm
Tempo de apro- visionamento de uma célula	126,94s (30-500s)	137,78s (32-741s)	Célula Mmm = 206,40-22,41s (115-323s), cé- lula Mqa = 244,30±39,53s (100-472s)	94,90±17,53s (40-250s)
Período de pós- descarga de alimento	Distinto		= Mqa e Mmm	Curto
Inserção da Rf na célula apro- visionada	Frequente		Raramente ocor- re	Não ocorre; Rf não consegue se aproximar da cé- lula
Com a aproxima- ção da Rf as operárias	Afastam-se da borda da célula		geralmente não se afastam da borda da célula	Não se afastam da borda da cé- lula; tanto a Rf como operá- rias Mmm rara- mente conseguem aproximar-se da célula
Postura de ope- rária	Frequente		Frequente	
Duração da o- fagia (Rf)	16,90±6,2s (9-30s)	11,40s(3-42s)	Operárias Mqa hotam nos dois tipos de célu- las	Ocorre em todas as células
Tempo de inges- tão de alimen- to larval	4-5s	6,92s(2-17s)	25,40±2,91s (14-42s) (de ô- vulos de operá- rias Mqa)	Não ocorre; Rf não consegue se aproximar da cé- lula
			7,37±1,20s (3-13s) (em cé- lulas Mqa)	Não ocorre

Tabela VIId

Postura da rainha e operculação da célula de cria. Colônia mista nº 19: colônia normal *M. marginata marginata* e operárias *M. quadrifasciata anthidioides*.

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Mqa	Mmm	O+Mqa/Cn-Mmm	
			Processos iniciais	Processos posteriores
Postura da Rf	Logo após ingestão de alimento larval ou de óvulo de operária		= Mqa e Mmm (Rf aproxima-se da célula com dificuldade)	Não ocorre: Rf não consegue se aproximar da célula
Duração da postura	24,57 [±] 5,24s (18-52s)	17,08s(12-27s)	Em célula Mmm = 18,30-1,33s(13-28s), em célula Mqa 23,50 [±] 2,42s (14-32s)	_____
Posição do ovo	Ereto no centro do alimento		Em célula Mqa: ereto e fora do centro	_____
Tipo de operculação	Em duas fases: rotatória (com o abdômen inserido na célula) e lateral (ao lado da célula)		Mqa e Mmm	
Postura de operária durante a operculação da célula	Comprovada nas duas espécies, mas não frequente		Operárias Mqa botam em todas as células que operculam (na primeira fase), o mesmo não ocorre com operárias Mmm	Operárias Mqa botam em todas as células e nas duas fases (1-9 óvulos por célula)
Rf durante a operculação	Afasta-se da célula e, ocasionalmente, passa perto dela		Mqa e Mmm	Não se afasta da célula, sobe e bate nas operárias que a circundam
Forma da célula operculada	Característica da espécie		Mqa, Mmm e irregulares	Mqa (algumas bem mais baixas que as normais)
Duração da operculação	143,70s	68,54s	Operárias Mqa em células Mmm = 77,11-5,39s(55-105s), em células Mqa = 467,00 [±] 101,55s(146-935s)	Operárias e células Mqa=475,70 [±] 90,83s(145-954s)

Tabela VIIIa

Construção de células de cria. Colônia mista nº 20: Colônia normal M.
marginata marginata e operárias S. postica.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Sp	Mmm	O-Sp/Cn-Mmm	
			Processos ini- ciais	Processos poste- riores
Posição do favo	Horizontal e concêntrico, tendendo ao arranjo em espiral	Horizontal e concêntrico	= Mmm	
Construção de células	Em grupo e de modo semi-sincronizado; as células são iniciadas constantemente e um grupo delas é levado, em conjunto, ao término	Iniciadas uma após outra sem obedecer a nenhum padrão	= Mmm (poucas operárias Sp trabalham no favo; operárias das duas espécies trabalham na construção de uma mesma célula)	Semelhante à Sp; muitas operárias Sp trabalham em construção de células
Número de células por processo	Cerca de 10-20	1	= Mmm	2-4
Local de permanência da Rf	Fora do favo, ocasionalmente visitada as células em construção	Fora do favo, mas não raramente sobre ele	= Mmm	Mais tempo sobre o favo do que fora dele
Tempo de construção de uma célula	233,00 min (80-320 min)	342,00 min	378,81 [±] 24,78 min (237-563 min)	228,16 [±] 27,41 min (125-463 min)

Tabela VIIIb

Pré-fixação e fixação da rainha. Colônia mista nº 20: colônia normal M. marginata marginata e operárias S. postica.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Sp	Mmm	O-Sp/Cn-Mmm	
			Processos ini- ciais	Processos pos- teriores
Pré-fixação	Quando um grupo de células fica pronto a Rf começa a visitar o favo com maior frequência ; fase muito longa	Quando uma célula fica pronta a Rf passa a visitá-la e a permanecer perto dela por algum tempo	Mmm	Mmm, podendo o correr em mais de uma célula
Frequência e duração das visitas	Aumentam gradativamente		Sp e Mmm	
Local de permanência da Rf entre uma visita e outra	Fora do favo	Geralmente na margem do favo	Sobre o favo	
Fixação	Última visita da Rf às células (da chegada à primeira descarga de alimento)	Última visita da Rf à célula (da chegada à primeira descarga de alimento)	= Mmm (Rf movimenta-se muito)	= Mmm, podendo o correr em mais de uma célula se elas estiverem próximas
Concentração e excitação de operárias	Aumento gradativo (no favo todo)	Aumento gradativo (ao redor da célula), podendo não ocorrer	Maior que em Mmm (operárias das duas espécies)	= Sp (operárias Sp em maior número)
Inserção da Rf na(s) célula(s)	Não ocorre. Perto da célula a Rf abre as mandíbulas, expõe a base da glossa, e inspeciona a célula	Ocasional	Mmm	
Inserções de operárias na(s) células(s)	Frequentes		= Sp e Mmm (operárias das duas espécies)	Sp e Mmm (em algumas células só operárias Sp)
Interação Rf-operária	Aparecimento de agressividade mútua; Rf bate antenas e patas anteriores nas operárias que se inserem nas células	Rf bate antenas e patas anteriores na operária que se insere na célula ou que a cobre com o corpo	Agressividade das operárias Sp dificultam a aproximação da Rf	Semelhante à Mmm, mas de modo mais agressivo
Contato bucal Rf-operária (com passagem de alimento)	Não ocorre	Frequente na pré-fixação e não ocorre na fixação	Muito frequente, tanto na pré-fixação como na fixação	
Duração da fixação	Vários minutos (em dois casos a média foi de 528,00s)*	143.00s (0-90s)	586,72 [±] 80,41s (257-915s)	270,50 [±] 35,07s (100-542s)

* Lucy L. Dias (informação pessoal)

Tabela VIIIc

Aprovisionamento da(s) célula(s) de cria. Colônia mista nº 20: colônia normal
M. marginata marginata e operárias S. postica.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônia mista	
	Sp	Mmm	O-Sp/Cn-Mmm	
			Processos ini- ciais	Processos pos- teriores
Aprovisiona- mento	As primeiras célu- las são aprovisiona- das sucessivamente e as demais de modo sincronizado	Descargas de a- limento em uma única célula	= Mmm	De modo suces- sivo (não chega a ser sincrôni- zado), partici- pação maior de operárias Sp
Após a primei- ra descarga - de alimento a Rf	Continua perto das células	Afasta-se da célula (2-5cm)	= Mmm	
Tempo de apro- visionamento de uma célula	Cerca de 30s	137,78s (32-741s)	80,28 [±] 9,07s (30-136s)	38,42 [±] 3,00s (27-80s)
Período de pós-descarga de alimento	Distinto só na pri- meira célula aprovi- sionada	Distinto	= Mmm	
Inserção da Rf na célula aprovisionada	Ausente	Frequente	Ocasional; Rf Rf aproxima- se da célula com dificul- dade	= Mmm
Inserções de operárias	Não ocorrem inser- ções efetivas, mas rápidas inspeções	Frequentes	Sp e Mmm conservam as característi- cas da espécie	
Com a aproxi- mação da Rf as operárias que se encon- tram ao redor da célula	Abrem as mandíbulas expõem a base da glossa, e movem o corpo em direção à Rf	Afastam-se da borda da célula	Sp e Mmm conservam as característi- cas da espécie	
Postura de operária e po- sição do óvu- lo	Frequente óvulo na margem da célula	Frequente óvu- lo ereto no centro do ali- mento larval	= Sp e Mmm (ope- rárias das duas espécies botam)	= Sp (não foi observada pos- tura de operá- ria Mmm)
Duração da o- ofagia (Rf)	2-4s	11,40s (3-42s) (pode ocorrer ao mesmo tem- po ingestão de alimento larval)	Óvulos de Sp: 2,76-0,28s (1,0- 5,3s) Rf come todos os óvulos	Não é rara a oofagia por operária (às vezes Rf demo- stra a se apro- ximar da célula)
Tempo de in- gestão de ali- mento larval	5-7s	6,92s (2-17s)	5,73 [±] 1,08s (2-20s)	1,99 [±] 0,14s (1,0-3,2s)

Tabela VIII d

Oviposição da rainha e operculação da(s) célula(s) de cria.
Colônia mista n° 20: colônia normal M. marginata marginata
e operárias S. postica.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	Sp	Mmm	O-Sp/Cn-Mmm	
			Processos ini- ciais	Processos poste- riores
Postura da Rf	Logo pós rápida inspeção	Logo após in- gestão de ali- mento larval ou óvulo de operária	= Mmm	
Duração da postura	4-5s	17,08s(12-27s)	19,33 [±] 1,71s (12-30s)	19,50 [±] 1,83s (12-32s)
Posição do ovo	Freto no centro do alimento larval		= Sp e Mmm	
Tipo de oper- culação	Em duas fases: rotatória (com o abdomen inserido na célula) e late- ral (ao lado da célula)		Sp e Mmm; operárias das duas - espécies operculam células, po- dendo ocorrer que uma execute a fase rotatória e a outra a late- ral	
Postura de operária du- rante a oper- culação da célula	Comprovada nas duas espécies, mas não frequente		Não ocorreu	
Duração da operculação	Cerca de 200s	68,50s	160,45 [±] 25,10s (90-249s)	167,27 [±] 22,03s (93-258s)

b) Favos de cria produzidos e questões relacionadas.

Todas as células aprovisionadas por operárias da espécie *S. postica* e com ovo da rainha *M. marginata marginata*, inclusive duas células reais, foram reabertas após seis a dez dias da operculação; o conteúdo foi retirado e as células destruídas, ficando o favo com falhas.

Em quinze dessas células, as larvas da espécie *M. marginata marginata* não se desenvolveram com alimento larval da espécie *S. postica*.

3.1.3.5. *Colônias mistas n.ºs 25, 26 e 31. Espécies S. postica e S. tubiba.*

Nº 25 — Duração: 80 dias. Colônia normal da espécie *S. postica* e operárias da espécie *S. tubiba*.

Nº 26 — Duração: 157 dias. Rainha fisogástrica da espécie *S. tubiba* e colônia órfã da espécie *S. postica*.

Nº 31 — Duração: 202 dias. Rainha fisogástrica da espécie *S. postica* e colônia órfã da espécie *S. tubiba*.

Os resultados das observações efetuadas na colônia nº 25 não serão apresentados, pois os da colônia nº 31 são mais representativos com relação à rainha fisogástrica da espécie *S. postica* e operárias *S. tubiba*.

a) Observações de processos: Tabelas IXa, b, c, d, e. (pp. 37-41).

Para essas duas colônias, não foi possível estabelecer-se um critério para separação dos processos em iniciais e posteriores. Por esse motivo, eles foram apresentados conjuntamente.

b) Favos de cria produzidos e questões relacionadas.

1.b. Colônia nº 26

Os favos de cria dessa colmeia, pela frequente retirada do alimento de células aprovisionadas onde a rainha *S. tubiba* não havia conseguido botar, apresentavam algumas falhas, mas eram bem aceitos pelas operárias *S. postica* que os tratavam como os de sua própria espécie. Desses favos emergiram operárias e rainhas (constatamos a construção de cinco células reais).

Para conservar a colônia em condição mista, foram substituídos, durante três meses, os favos dessa colônia por favos de uma normal da espécie *S. postica*. Após ser interrompida a substituição dos favos de cria, começaram a emergir, nessa colmeia, operárias filhas da rainha *S. tubiba* que, de modo gradativo, substituíram as operárias *S. postica*.

2.b. Colônia nº 31

Os favos produzidos nessa colônia, cujas operárias eram *S. tubiba* e, portanto, construídos e aprovisionados por elas, não apresentavam falhas até as larvas *S. postica* atingirem o estágio pupal. Por essa ocasião os casulos eram abertos pelas operárias, as pupas retiradas e transportadas para o lixo.

Foram introduzidos nessa colônia, para verificação, favos de cria, com aproximadamente 50 casulos cada um, de colônias normais das espécies *S. tubiba*, *S.*

Tabela IXa

Construção de células de cria. Colônias mistas n°s 26 e 31: rainha *S. tubiba* e colônia órfã *S. postica* e rainha *S. postica* e colônia órfã *S. tubiba*, respectivamente.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônias Mistas	
	Sp	St	Rf-St/O-Sp	Rf-Sp/O-St
			Cm 26	Cm 31
Posição do favo	Horizontal e concêntrico, tendendo ao arranjo em espiral		= Sp e St	
Construção de células	Em grupo e de modo semi-sincronizado; as células são iniciadas constantemente e um grupo delas é levado, em conjunto, ao término		Sp e St	
Número de células construídas por processo	Cerca de 10 a 20	7,33 [±] 0,55 (4-11)	6,10 [±] 1,18 (2-15)	6,85 [±] 0,43 (2-10)
Tempo de construção de todas as células de um processo	320 min (um caso)	228,37 [±] 8,77min (195-263min)	339,33 [±] 15,89min (311-407min)	304,00 [±] 20,59min (261-352min)
Tempo de construção de uma célula	233,00min (80-320min)	219,40 [±] 3,39min (175-263min)	291,55 [±] 14,34min (157-395min)	294,21 [±] 5,99min (261-352min)
Local de permanência da Rf	Fora do favo de cria, ocasionalmente visita as células em construção	Sobre o favo de cria, ocasionalmente é vista fora dele	St	Tanto fora quanto sobre o favo de cria

Tabela IXb

Pré-fixação. Colônias mistas n^os 26 e 31: rainha S. tubiha e colônia órfã S. postica e rainha S. postica e colônia órfã S. tubiha, respectivamente.

Características	Colônias Normais		Colônias Mistas	
	Sp	St	Rf-St/O-Sp	Rf-Sp/O-St
			Cm 26	Cm 31
Pré-fixação	Ao se encontrar pronto um grupo de células (com colar) a Rf passa a permanecer perto de algumas células, por algum tempo. Fase muito longa		- Sp e St	
Frequência e duração das visitas da Rf às células	Aumentam gradativamente		- Sp e St	
Local de permanência da Rf entre uma visita e outra	Fora do favo	Na margem do favo	St	Mais tempo sobre o favo do que fora dele
Inserções da Rf nas células	Ausente Rf inspeciona algumas células		Sp e St	
Concentração e excitação de operárias	Aumento gradativo chegando a grande excitação	Aumento gradativo (não atinge grande excitação)	Sp	St
Inserções de operárias	Frequentes		Sp e St	
Contato bucal Rf-operária (com passagem de alimento)	Não ocorre	Raramente ocorre	Muito frequente	

Tabela IXc

Fixação da rainha. Colônias mistas n°s 26 e 31: rainha S. tubiba e colônia órfã S. postica e rainha S. postica e colônia órfã S. tubiba, respectivamente

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônias Mistas	
	Sp	St	Rf-St/O-Sp	Rf-Sp/O-St
			Cm 26	Cm 31
Fixação	Última visita da Rf às células (da chegada à la. descarga de alimento)		Sp e St	
Modo de fi-	Tendência da Rf a permanecer perto de um grupo de células (2-3)		Sp e St	
Durante a fixação	Rf abre as mandíbulas e expõe a base da glossa. Constatada a exposição de uma gota entre as mandíbulas.	Rf abre as mandíbulas e expõe uma gota	= Sp e St (a gota fica, porém, mais tempo exposta chegando às vezes, a cair sobre o favo).	
Inserções da Rf na(s) célula(s)	Não ocorrem		= Sp e St	
Inserções de operárias na(s) célula(s)	Frequentes		= Sp e St	
Interação Rf-operária	Aparecimento de agressividade mútua sobre a célula. Rf bate antenas e patas anteriores nas operárias que se inserem nas células	Rf toca antenas e patas anteriores nas operárias que se inserem na célula	Agressividade por parte das operárias, Rf afasta-se muito agitada. Rf bate antenas e patas nas operárias que se inserem na célula	= St
Contato bucal Rf-operária (com passagem de alimento)	Não ocorre		- Sp e St	
Duração da fixação	Vários minutos (em dois casos observados a média foi de 528,00s)*	341,72 [±] 42,90s (195-600s)	417,08 [±] 35,29s (252-602s)	298,50 [±] 79,78s (33-750s)

* Lucy L. Dias (informação, pessoal)

Tabela IXd

Aprovisionamento das células de cria. Colônias mistas n°s 26 e 31: rainha S. tubiba e colônia órfã S. postica e rainha S. postica e colônia órfã S. tubiha, respectivamente.

Caracterís- ticos	Colônias Normais		Colônias Mistas	
	Sp	St	Rf-St/0-Sp	Rf-Sp/0-St
			Cm 26	Cm 31
Aprovisio- namento	As primeiras cé- lulas são apro- visionadas su- cessivamente e as demais de mo- do sincronizado	A célula fixada pela Rf é apro- visionada em primeiro lugar e depois as de- mais, que podem receber novas descargas de alimento quando a Rf se aproxima delas	Sp	St
Tempo de aprovisio- namento de uma célula	Cerca de 30s	48,09 [±] 3,03s (35- 65s)	61,20 [±] 6,42s (35- 73s)	33,27 [±] 2,26s (20-45s)
Período de pós-descarga de alimento	Distinto só na primeira célula aprovisionada	Distinto	Longo - Rf nem sempre conse- que aproximar- se das células e o alimento é retirado	Sp
Inserção da Rf nas célu- las	Não ocorre		Sp e St	
Inserções de operárias nas células	Frequentes		= Sp e St	
Comportamento das operárias ao redor da célula	Operárias concen- tram-se ao redor da célula e, com as mandíbulas abertas e a base da glossa exposta, movem o corpo em direção à Rf	Geralmente, em cada célula apro- visionada fica inserida uma ope- rária. Concentra- ção de operárias (4-6) somente em células com pos- tura de operária	Sp (esse com- portamento difi- cult a aproxi- mação da Rf che- gando, muitas vezes, a impe- dir que a mesma bote na célula)	St
Postura de operária	Frequente		Sp e St	
Posição do óvulo	Na parede interna do colar		Sp e St	
Duração da oofagia	2-4s	2,14 [±] 0,12s (1,5-3,0s)	6,63 [±] 0,28s (5,0-11,0s)	5,54 [±] 0,32s (3,0-7,0s)
Ingestão de alimen- to larval pela (Rf)	5-7s (em uma ou duas células)	4,05 [±] 0,37s (1,3- 7,0s) (nas pri- meiras células)	2,94 [±] 0,18s (1,3 -6,0s) (nas pri- meiras células)	2,84 [±] 0,24s (2,0-4,0s) (em uma ou duas células)

Tabela IX e

Oviposição da rainha e operculação das células de cria. Colônias mistas n°s 26 e 31: rainha S. tubiba e colônia órfã S. postica e rainha S. postica e colônia órfã S. tubiba, respectivamente

Característicos	Colônias Normais		Colônias Mistas	
	Sp	St	Rf-St/O-SP	Rf-SP/O-St
Rf inspeciona a célula antes da postura	Todas as células	Ocorre inspeção quando não há ingestão de alimento larval	= St	= Sp
Número de ovos da Rf por célula	um ovo		Frequentemente um ovo, mas em cinco casos observados a Rf comeu seu próprio ovo e botou novamente	= Sp e St
Duração da postura	4-5s	3,52 ⁺ -0,13 (2,1-5,0s)	3,93 ⁺ -0,10s (2,0-6,0s)	3,82 ⁺ -0,10s (2,6-6,0s)
Tipo de operculação	Em duas fases: rotatória (com o abdômen inserido na célula) e lateral (ao lado da célula)		= Sp e St	
Duração da operculação	Cerca de 200 s	124,27 ⁺ -8,13s (65-179s)	188,00 ⁺ -34,01s (96-491s)	177,12 ⁺ -16,50s (115-238s)

postica e da colônia mista nº 26, onde as células eram construídas e aprovisionadas por operárias *S. tubiba* mas a cria era da espécie *S. postica*. As operárias *S. tubiba* retiraram dos casulos todas as pupas *S. postica* e aceitaram todas as da sua própria espécie, mesmo aquelas que se desenvolveram em células *S. postica*.

Durante algum tempo, para que a população de operárias não fosse alterada, foram introduzidas, nessa colmeia, favos de cria da espécie *S. tubiba*, os quais eram aceitos pelas operárias. Os favos de cria produzidos nessa colônia passaram a ser retirados, antes que as formas jovens atingissem a fase pupal, e introduzidos em colônia da sua espécie.

Após quatro meses do início da colônia não mais foram feitas introduções ou retiradas de favos e, consequentemente, o número de operárias *S. tubiba* começou a diminuir. Entretanto, foi possível verificar que apesar de continuarem a abertura de casulos e retirada de pupas da espécie *S. postica*, o número dessas operárias não era suficiente para retirar todas elas, e assim começaram a emergir as primeiras operárias dessa espécie.

Não tendo ocorrido, nesse período, paralisação dos processos de postura, mas apenas diminuição do número de células construídas, as operárias *S. tubiba* foram sendo, gradativamente, substituídas pelas da espécie *S. postica* e, em consequência, a colônia tornou-se homoespecífica.

Não foram construídas células reais nessa colmeia.

3.1.3.6. *Colônias mistas n.ºs 34 e 36. Espécies N. testaceicornis e S. postica*

Nº 34 — Duração: 86 dias. Rainha fisogástrica da espécie *N. testaceicornis* e operárias da espécie *S. postica*.

Nº 36 — Duração: 44 dias. Rainha fisogástrica da espécie *S. postica* e operárias da espécie *N. testaceicornis*.

a) Observações de processos: Tabelas Xa, b, c, d, e. (pp. 43-47).

Na colônia nº 34, nos primeiros processos não ocorreram posturas da rainha e esse foi o critério adotado para separá-los em iniciais e posteriores. Na colônia nº 36, como a rainha foi morta após a 16ª postura, os processos foram analisados conjuntamente.

b) Favos de cria produzidos e questões relacionadas.

1.b. Colônia nº 34

Não houve produção de favos de cria nessa colônia, pois as poucas células operculadas eram, depois de alguns dias, reabertas pelas operárias e o conteúdo retirado.

2.b. Colônia nº 36

O único favo de cria dessa colônia, com quinze células de operárias e uma célula real, foi destruído pela própria rainha que, após oito dias da operculação da última célula, abriu e ingeriu o conteúdo de todas elas.

Tabela X Construção de células de cria. Colônias mistas n's 34 e 36: rainha *N. testaceicornis* operárias *S. postica* rainha *S. postica* operárias *M. testaceicornis*, respectivamente.

Característicos	Colônias Normais		Colônias Mistas		
	Sp	Nt	Rf-Nt/Sp (Cm 34)		Rf-Sp/O-Nt (Cm36)
			Processos Iniciais	Processos posteriores	Únicos processos
Posição do favo	Horizontal e centríco (tendência ao arranjo em espiral)	Horizontal e em espiral	Sp		Horizontal
Construção de células	Em grupo de modo semi-sincronizado	Em grupo e de modo sincronizado	Sp		Nt
Número médio de células por processo	Cerca de 10-20	26,61 ± 0,79 (11-37)	6,12 ± 1,26 (2-12)	6,88 ± 1,41 (2-13)	2,33 ± 0,23 (1-3)
Local de permanência da Rf	Fora do favo, ocasionalmente visita as células em construção	Sobre o favo, raramente afasta-se dele	Nt		Perto do favo ou sobre-ele
Tempo de construção de todas as células de um processo	320,00 min (um caso observado)	202,00 min (140-255 min)	Não pode ser medido, a maior parte das células foi aprovionada mesmo incompleta (sem colar)	Ocorre reutilização das células (células novas foram raras)	206,33 ± 16,70 min (141-290 min)
Tempo médio de construção de uma célula	233,00 min (80-320 min)	202,00 (140-255 min)	198,50-21,39min (135-253 min)	197,11-22,64min (116-330 min)	206,33 ± 16,70min (141-290 min)

Tabela X b: Prê-fixação. Colônias mistas n° 34 e 36: rainha *N. testaceicornis* e operárias *S. postica* e rainha *S. postica* e operárias *N. testaceicornis*, respectivamente.

Característicos	Colônias Normais		Colônias Mistas		
	Sp	Nt	Rf-Nt/O-Sp Cm 34		Rf-Sp/O-Nt Cm 36
			Processos iniciais	Processos post.teriores	Únicos processos
Início	Ao se encontrarem as células prontas		Antes das células ficarem prontas		
Local de permanência da Rf	Fora do favo visitando-o com frequência	Sobre o favo	= Nt		Perto do favo ou sobre ele
Inserções da Rf nas células	Ausente- Rf inspeciona algumas células		= Sp e Nt		
Concentração e excitação de operárias	Menor em Sp que em Nt	Aumento gradativo chegando a agitação intensa (sobre todo o favo)	= Sp		= Nt
Inserções de operárias	Frequentes.		= Sp e Nt		
Comportamento da Rf perto da célula	Abre as mandíbulas, expõe a base da glossa e inspeciona célula	Não para perto das células, inspeciona-as rapidamente	= Nt	Tendência da Rf permanecer mais tempo perto das células	= Sp
Contato bucal Rf-operária	Não ocorre	Ocorre (não confirmada passagem de alimento)	Muito frequente (confirmada a passagem de alimento)		

Tabela X c Fixação da rainha. Colônias mistas nºs 34 e 36: rainha *M. testaceicornis* e operárias *S. postica* e rainha *S. postica* e operárias *N. testaceicornis*, respectivamente

Característicos	Colônias Normais		Colônias Mistas		
	Sp	Nt	Rf= Nt/O-SP (Cm 34)		Rf-Sp/O-Nt (Cm 36)
			Processos iniciais	Processos posteriores	Únicos processos
Fixação	Última visita da Rf às células (da chegada à primeira descarga de alimento)	Agitação intensa por parte da Rf operárias (difícil de ser delimitada)	Agitação intensa por parte da Rf e operárias. Difícil de ser delimitada, pois a Rf não se afasta do favo	Rf e operárias menos agitadas que nos primeiros processos	Sp
Modo de fixação	Tendência da Rf permanecer perto de algumas células	No geral, Rf não se fixa em uma ou mais células em particular	Nt	Sp	tendência da Rf ficar parada perto da célula com a cabeça sobre ela
Inserção da Rf nas células	Não ocorre	Raramente ocorre	Frequente		Rf inspeciona as células, inserções reais não ocorrem (abertura da célula muito pequena)
Inserções de operárias nas células	Frequentes		Sp Nt		
Interação Rf-operária	Aparecimento de agressividade mútua sobre célula (em Sp maior que em Nt)		= Nt (Rf aproxima-se das células com dificuldade)	=Sp (Rf aproxima-se das células com facilidade)	Nt
Duração da fixação	vários minutos (em dois casos observados média foi de 528,00s)	271,00 [±] 58,80s (180-94s)	380,00 [±] 26,87 (280-493s)	184,18 [±] 12,58s (120-254s)	347,55 [±] 35,74s (235-482s)
Contato bucal Rf-operária	Ausente		Presente (confirmada a passagem de alimento)		

Tabela X d. Aproveitamento das células de cria. Colônias mistas n°s 34 e 36: Rainha *N. testaceicornis* e operárias *S. postica* rainha *S. postica* operárias *N. testaceicornis*, respectivamente.

Característicos	Colônias Normais		Colônias Mistas		
	Sp	Nt	Rf-Nt/O-Sp (Cm 34)		Rf-Sp/O-Nt (Cm 36)
			Processos iniciais	Processos posteriores	Unicos processos
Tipo de aproveitamento	Nas primeiras células sucessivo e depois sincronizado	Sincronizado	= Sp (até células sem colar são aproveitadas)		Nt
Tempo de aproveitamento de uma célula	Cerca de 30	45,36 [±] 1,49 (35-62s)	35,80 [±] 1,38s (31-42s)	35,53 [±] 1,42s (27-45s)	45,92 [±] 3,52s (33-73s)
Período de pós-descarga de alimento	Distinto só na primeira célula aprovionada, agitação por parte das operárias	Menos distinto que em Sp (só o tempo necessário para as posturas sucessivas da Rf)	Maior que em Sp (alimento é retirado por operárias por não ocorrer postura da Rf)	Nt	Sp
Inserção da Rf na célula	Não ocorre		Sp Nt		
Inserções de operárias	Frequentes		Sp e Nt		
Comportamento das operárias ao redor da célula aprovionada	Com as mandíbulas abertas e a base da glosa exposta, movem o corpo em direção à Rf	Ficam ao redor da célula "cobrindo-a" como se estivessem protegendo movem o corpo em direção à Rf	= Sp (devido a esse comportamento a Rf raramente consegue aproximar-se das células)	= Sp (Rf aproxima-se da célula com facilidade)	Nt
Postura de operária	Frequente (ôvulo na borda da células)		Sp Nt		
Duração da oofagia (Rf)	2-4s	2,15 [±] 0,25s	Raramente ocorre: 13,30 [±] 0,84s (10-17s) (frequente por operárias)	9,50 [±] 0,43s (6-15s)	8,27 [±] 0,35s (7-10s)
Tempo de ingestão de alimento larval (Rf)	em 1 ou 2 células: 5-7s	Ocorre em algumas células: 2,40 [±] 0,90s (1-4s)	Raramente ocorre: 4,92 [±] 0,47s (2-7s)	Nt 4,51 [±] 0,27s (2-8s)	Em todas as células: 17,18 [±] 1,88s (8-25s)

Tabela X e - Oviposição da rainha e operculação das células de cria. Colônias mistas n°s 34 e 36: rainha *N. testaceicornis* operárias *S. postica* e rainha *S. postica* e operárias *N. testaceicornis*, respectivamente.

Característicos	Colônias Normais		Colônias Mistas		
	Sp	Nt	Rf-Nt/O-Sp (Cm34)		Rf-Sp/O-Nt (Cm 36)
			Processos iniciais	Processos posteriores	Únicos processos
Rf inspeciona a célula antes da postura	Todas as células		Quando a Rf consegue aproximar-se da célula inspeciona-a	Sp e Nt (mesmo as células onde já botou e vai botar novamente)	Sp e Nt
Posição da Rf na célula	Rf introduz na célula a região posterior do abdomen e apoia-se com as patas, nas paredes externas da mesma		Rf não se ajoita sobre célula (diâmetro de abertura da célula é muito grande)	Rf introduz ponta do abdomen na célula e, para não afundar, apoia o 5º segmento dorsal de um lado do colar e no outro lado apoia-se com as patas	Primeiras posturas Rf apoia-se nas lamelas ao redor da célula e introduz na mesma ponta do abdomen. Posturas posteriores: após introduzir ponta do abdomen Rf vira-se lentamente e apoia-se sobre o favo
Número de ovos da Rf por célula	Um ovo		-----	6,34 ovos, em média por célula	Sp e Nt
Tempo da postura	4-5s	3,13 [±] 1,58s (1,5-5,0s)	-----	4,16 [±] 0,16s (2-7s)	6,00 [±] 0,75s (4-12s)
Posição do ovo na célula	Ereto no centro do alimento lateral		-----	O primeiro fica ereto fora do centro e os outros amontoados	Sp e Nt
ofagia, por operárias, de ovos de Rf	Não ocorre		-----	Muito frequente; só não são comidos se um ficar ereto sobre o alimento e os outros afundarem	Sp e Nt
Tipo de operculação	Em duas fases: rotatória (com o abdomen inserido na célula) e lateral (ao lado da célula)		-----	Não aparece a primeira fase. Operárias só operculam célula com as mandíbulas	Sp e Nt
Reabertura da célula pela Rf, após operculação	Não ocorre		-----	Sp e Nt	Frequente nesse caso, a Rf é atacada por operárias que tornam a opercular a célula
Duração da operculação	Cerca de 200 s	78,57s	-----	306,00 [±] 18,80s (247-352s)	97,18 [±] 5,73s (57-135s)

A destruição do favo demorou, pois as operárias tentavam protegê-lo, atacando a rainha e reoperculando as células. Após 10 horas e 30 minutos da abertura da primeira célula, a rainha *S. postica* foi totalmente paralisada pelas operárias *N. testaceicornis* que colocaram cera e resina em seu corpo.

3.1.3.7. *Colônia mista nº 39 — Duração: 214 dias. Rainha fisogástrica e operárias (50) da espécie P. (P.) droryana e operárias da espécie N. testaceicornis.*

Logo no início da formação da colônia, as operárias *P. P. droryana* construíram células de cria (um favo de 2 cm de diâmetro) e depois passaram a executar outras tarefas. Durante onze dias não foram construídas novas células e ao serem reiniciadas as construções, só tomaram parte nos processos operárias da espécie *N. testaceicornis*. Por esse motivo, somente os processos onde todas as operárias participantes eram de espécie diferente da rainha serão analisados.

a) Observações de processos: Tabelas XIa, b, c, d, e. (pp. 49-51).

Para a separação dos processos, denominados iniciais e posteriores, será considerada a dificuldade apresentada pela rainha para ajeitar-se na célula durante os primeiros processos.

b) Favos de cria produzidos e questões relacionadas.

Todos os favos produzidos não apresentaram falhas e deles emergiram operárias, machos e rainhas virgens.

As operárias *N. testaceicornis* foram, aos poucos, sendo substituídas pelas *P. P. droryana* tornando-se a colônia homoespecífica.

3.1.3.8. *Colônias mistas n.ºs 44, 45, 46, 47.*

Espécies P.(F.) schrottkyi e N. testaceicornis.

Nº 44 — Duração: 205 dias. Rainha fisogástrica da espécie P.(F.) schrottkyi e operárias da espécie N. testaceicornis

Os estudos feitos nas colônias n.ºs 45, 46 e 47, formadas com as mesmas espécies utilizadas na colônia nº 44 não são apresentados, em virtude de que a de nº 44 é mais representativa quanto aos resultados obtidos em todas elas.

a) Observações de processos — Tabelas XIIa, b, c, d, e. (pp. 52-55).

Processos iniciais são aqueles em que a rainha não botou em todas as células aprovisionadas de um mesmo grupo.

b) Favos de cria produzidos e questões relacionadas.

Das células de operárias construídas e aprovisionadas por operárias *N. testaceicornis* emergiram machos e rainhas da espécie *P.(F.) schrottkyi*, e de uma célula real, um macho gigante da espécie *N. testaceicornis*.

Quatro, das cinco células reais operculadas nesse período, foram reabertas pelas operárias e pôde-se observar a presença de larvas mortas e sobras de alimento. Duas das células foram operculadas com ovo da rainha.

Tabela XI a Construção das células de cria. Colônia mista nº 39: rainha *P. droryana* e operárias *N. testaceicornis*

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	PPd	Nt	Rf-Pd/O-Nt	
			Processos iniciais	Processos posteriores
Posição do favo	Horizontal concentrico	Horizontal em espiral	Nt	
Construção de células	Em grupo e de modo quase sincronizado	Em grupo e de modo sincronizado	Em grupo e de modo quase sincronizado até as células atingirem o nível do favo; depois o término (colar) é feito em dois grupos, um após outro, ocorrendo dois processos de postura	Nt
Presença de células semi construídas após um processo de postura	Não ocorre		Um processo sim e outro não, algumas células - permanecem ao nível do favo.	PPd Nt
Início de novas células	Logo após um processo de postura		Novas células só são iniciadas após postura na células que permanecerem semi-construídas (após dois processos de postura)	PPd e Nt
Tempo de construção de todas as células	216,00 min (155-267 min)	202,00 min (140-255 min)	Do início ao término do 1º grupo: 429,33 [±] 12,01 min (387-495 min). Do nível do favo ao término do 2º grupo: 215,88 [±] 4,09 min (200-250 min)	199,23 [±] 8,82 min (160-252 min)
Local de Permanência da Rf	Fora do favo, visitando-o raramente	Sobre o favo e raramente afasta-se dele	PPd	Tendência da Rf a visitar o favo com mais frequência e a permanecer mais tempo sobre ele

Tabela XI b Pré-fixação. Colônia mista n° 39: rainha *P. droryana* e operárias *N. testaceicornis*

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	PPd	Nt	Rf-PPd/O-Nt	
			Processos iniciais	Processos posteriores
Início	Quando as células ficam prontas		Ac se encontrar pronto um grupo de células	= PPd e Nt
Local de Permanência da Rf	Sobre favo, geralmente não se afasta dele	Sobre o favo	Fora do favo, visitando-o com frequência, porém, rapidamente	PPd
Concentração e <u>exi</u> tação de operárias	Aumento gradativo chegando a agitação intensa		PPd e Nt	
Inserção da Rf nas células	Ausente inserção real Rf inspeciona algumas células		PPd e Nt	
Inserções de operárias	Frequentes		PPd e Nt	
Contato bucal Rf-operárias	Não ocorre	Ocorre (não confirma da passagem de alimento)	Frequente (confirmada a passagem de alimento)	Menos frequente com menor duração que nos primeiros processos

Tabela XI c Fixação da rainha. Colônia mista n° 39: rainha *P. droryana* e operárias *N. testaceicornis*

Característicos	Colônias Normais		Colônias Mistas	
	PPd	Nt	Rf-PPd/O-Nt	
			Processos iniciais	Processos posteriores
Fixação	Agitação intensa por parte da Rf e operárias (difícil de ser delimitada)		PPd e Nt	
Local de permanência da Rf	Sobre o favo		Rf não permanece sobre o favo, afasta-se dele e regressa rapidamente	PPd e Nt
Inserção da Rf nas células	Raramente ocorre		Ausente- Rf inspeciona rapidamente as células (nem sempre todas)	Rf insere-se várias vezes em algumas células
Modo de fixação	Tendência da Rf a fixar as células de modo geral		PPd e Nt	Tendência da Rf a permanecer mais tempo próxima a um grupo de células
Duração da fixação	235,00 (72-410s)	271,00 [±] 58,80s (180-964s)	711,25 [±] 60,79s (383-980s)	223,00 [±] 23,30s (127-312s)

Tabela XI d - Aprovisionamento das células de cria. Colônia mista n° 39: rainha *P. droryana* - operárias *N. testaceicornis*

Característicos	Colônias Normais		Colônia mista	
	PPd	Nt	RF-PPd/O-Nt	
			Processos iniciais	Processos posteriores
Aprovisionamento	Sincronizado; após descarga de alimentos em uma das células, todas as outras são aprovisionadas.		PPd Nt	
Tempo de aprovisionamento de todas as células de um processo	18,80s (15-27s)	63,60s (52-75s)	82,41 [±] 2,19s (72-92s)	61,60 [±] 2,15s (53-70s)
Postura de operária	Não ocorre na célula aprovisionada	Frequente	Nt	
Tempo de coafagia (rf)		2,15 [±] 0,25s	Não ocorre (ovulos são comidos pelas próprias operárias)	4,45 [±] 0,18s (3-5s)
Ingestão de alimento larval (RF)	Rf como alimento larval em algumas das células aprovisionadas		Rf como alimento larval em quase todas as células aprovisionadas	PPd Nt
Tempo de ingestão de alimento larval	2,10s (1,0-5,6s)	2,40 [±] 0,90s (1-4s)	6,73 [±] 0,72s (2-13s)	2,11 [±] 0,18s (1,0-3,5s)

Tabela XI e Postura da rainha e operulação das células de cria. Colônia mista n° 39: rainha *P. droryana* e operárias *N. testaceicornis*.

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista	
	PPd	Nt	RF-PPd/O-Nt	
			Processos iniciais	Processos posteriores
Inspeção da Rf antes da postura	Somente antes da primeiras posturas	Antes de todas as posturas	= PPd	
Posição do ovo	Ereto no centro do alimento larval		= PPd e Nt	
Tempo de postura da Rf	2,40s (1,4-5,0s)	3,13 [±] 1,58s (1,5-5,0s)	6,93 [±] 0,42s (3-12s) RF tem dificuldade em ajoitar-se na célula	2,48 [±] 0,18s (1,5-4,3s)
Início da operulação	Logo após a postura da Rf		= PPd e Nt	
Duração da operulação	95,10s	78,50s	77,15 [±] 2,32 (55-98s)	7,10 [±] 2,47s (62-96s)

Tabela XII a: Construção de células de cria. Colônia mista nº 44: rainha P.(E.) schrottkyi operárias N. testaceicornis.

Característicos	Colonias Normais		Colônia Mista		
	Pfs	Nt	Rf-Ps/O-Nt		Processos posteriores
			Processos iniciais		
			Primeiras células	Grupos de células	
Posição do favo	Horizontal <u>in</u> completo	Horizontal e em espiral	Não há formação de favo	Horizontal	= Nt
Construção de células	Em grupo e de modo <u>semi-sin</u> cronizado	Em grupo e de modo <u>sincroni</u> zado	Célula isolada	= Nt	
Número de células construídas por processo	Cerca de 9	26,61 [±] 0,79 (11-37)	Uma só célula construída durante todo o período (várias vezes reutilizada)	2,00 [±] 0,25 (1-3)	9,50 [±] 1,12 (3-16)
Células prontas não provido-nada após um processo completo	Ocorre em cerca de 50% dos processos	Não ocorre	Ausente (Ocorre aprovisionamento mas não ocorre postura)	= Nt	
Tempo de construção de todas as células de um processo	169,44 [±] 50,34 min	202,00 min (140-255min)	402,00min (tempo de construção da única célula)	303,66 [±] 16,09 min (219-405)	217,41 [±] 7,38 min (170-260 min)
Local de permanência da Rf	Principalmente sob o favo (raramente na área de potes)	Sobre o favo raramente afasta-se dele	Sob lamelas	Tendência da Rf. a permanecer sobre o favo	

Tabela XII b Prê-fixação. Colônia mista nº 44: rainha P. (P.) schrottkyi e operárias N. testaceicornis

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista		
	PFs	Nt	Rf-PFs/O-Nt		
			Processos iniciais		Processos posteriores
			Primeira célula	Grupos de células	
Início	Primeira visita da Rf às células prontas	Ao se encontram as células	Primeira visita da Rf ao local da construção (Rf não visita célula)	Antes das células ficam prontas	Nt
Local de permanência da Rf	Fora do favo, visitando-o ocasionalmente	Sobre o favo	Na área ao redor da célula	Sobre o favo, raramente afasta-se dele	
Concentração excitação de operárias.	Aumento lento e gradativo (menor que em Nt), limitado cada célula	Aumento gradativo, chegando a agitação intensa (no favo todo)	Nt		
Inserção da Rf na célula	Raramente ocorre - ocasionalmente ocorrem inspeções rápidas	Não ocorre - Rf inspeciona algumas células.	Não ocorre - Rf não para perto da célula, corre agitada ao redor dela	Frequente	Pouco frequente
Inserções de operárias	Frequente - raras durante a visita da Rf	Frequentes	Nt		
Contato bucal Rf operária	Presente (não confirmada a passagem de alimento)		Frequente (confirmada a passagem do alimento)		

Tabela XII c - Fixação da rainha. Colônia mista nº 44: rainha P. (P.) schrottkyi e operárias N. testaceicornis

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista		
	PFs	Nt	Rf-PFs/O-Nt		
			Processos iniciais		Processos posteriores
			Primeira célula	Grupos de células	
Fixação	Última visita da Rf a uma das células (da chegada até a primeira descarga de alimento)	Agitação intensa por parte da Rf e operárias (difícil de ser delimitada)	Não delimitada; Rf corre agitada passando perto da célula num raio de mais ou menos 3 cm	= PFs (pode ocorrer descarga de alimento em outra célula, mas a Rf não se afasta até o provisãoamento da célula fixada) Pode ocorrer em célula incompleta	
Rf fixa as células	Individualmente (não se afasta da célula fixada) e sucessivamente	De modo geral (não se afasta do favo)	Semelhante à Nt (não para perto da célula)	Primeira fixação = PFs a seguir em célula já provisionada	Primeira fixação = PFs e as seguintes são rápidas ou não ocorrem
Inserção da Rf nas células	No geral ausente	Raramente ocorre	Não ocorre	Frequente	Nt
Inserções de operárias nas células	Relativamente raras; aumentam ao se aproximar a fase de provisionamento	Frequente	Nt		
Duração da fixação	151,60 [±] 105,42s (na primeira célula nas seguintes de um mesmo grupo)	217,00 [±] 58,80s (180-964s)	Não pode ser medida (início difícil de ser delimitado)	Primeira fixação 432,50 [±] 14,57s (356-509). Fixação seguinte: (em células já provisionadas): 994,76 [±] 103,17s (572-1668s)	Primeira fixação 286,91 [±] 24,84s (136-364s). Fixações seguintes (em células já provisionadas) 26,20 [±] 5,09s (2-58s)

Tabela XIId Aproveitamento das células de cria. Colônia mista nº 44: rainha P.(E.) schrottkyi e operárias N. testaceicornis

Característicos	Colônias Normais		Colônia Mista		
	PFs	Nt	Rf-PFs/O-Nt		
			Processos Iniciais		Processos Posteriores
			Primeira célula	Grupos de células	
Aproveitamento	Dá-se por célula individualmente, após fixação da Rf a cada uma em particular	Sincronizado: a pós descarga de alimento em uma das células, todas as outras são provisionadas	Descargas de alimentos na única célula construída (Rf na área de construção)	Nt	
Tempo de provisão de uma célula (descargas de alimento)	12,41 [±] 4,61s	45,36 [±] 1,49s (35-62.s)	57,12 [±] 2,61 (47-68s)	52,05 [±] 1,54s (43-62s)	47,46 [±] 0,51s (43-54s)
Período de pós-descarga de alimento	Raramente ocorre (postura logo após provisão)	Só o tempo necessário para as posturas sucessivas da Rf	Muito longo, cerca de 30 minutos	Na primeira célula fixada PFs muito longas seguintes.	Não ocorre na primeira célula e é relativamente curto nas seguintes.
Inspeção da Rf	Raramente ocorre	Não ocorre	Frequente	Raramente ocorre na primeira célula, frequente na célula seguinte.	PFs
Inspeção de operárias	Raramente ocorre	Frequentes	NT		
Comportamento de operárias durante provisão	Ficam ao redor da célula como atendentes	Ficam ao redor da célula "cobrindo-a" como se a estivessem protegendo	Fase inicial Nt depois, com a Rf presente, o alimento é retirado	Fase inicial Nt, ocorrendo retirada do alimento de uma célula nos processos com mais de uma	Nt
Postura de operárias	Não ocorre	Frequente	Não ocorre	Nt	
Duração da oofagia (Rf)		2,15 [±] 0,25s (1,0-3,5s)		(Raramente come o óvulo todo) 12,17 [±] 1,05 (5-18s)	(Come o óvulo todo) 12,74 [±] 1,13s (6-20s)
Tempo de ingestão de alimento larval (Rf)	Ocorre raramente	2,44 [±] 0,90s ocorre em algumas células	---	Uma só vez durante o período (2s)	

Tabela XIe Oviposição da rainha e operculação das células de cria. Colônia mista n° 44: Rainha *P. (F.) schrottkyi* operárias *N. testaceicornis*.

Características	Colônias Normais		Colônia Mista		
	PFs	Nt	Rf-PFs/O-Nt		
			Processos iniciais		Processos posteriores
			Primeira célula	Grupo de Células	
Inspeção da Rf antes da postura	Em todas as células		Não ocorre Rf abandona a célula ao ser retirado todo ou quase todo o alimento	PFs e Nt	
Posição da Rf na célula	Rf introduz na célula região posterior do abdome e apoia-se, com as patas, nas paredes externas		---	Rf introduz a região posterior do abdome na célula, apoia 5º segmento dorsal na borda da mesma e as patas no lado oposto. Nos processos iniciais Rf encontra dificuldade em ajeitar-se na célula	
Posição do ovo	Ereto no centro do alimento larval			Ereto, mas não central	
Tempo da postura da Rf	13,43 [±] 3,24s	3,13 [±] 1,58s (1,5-5,0s)		17,17 [±] 0,59s (13-22s)	10,21-0,77s (5-18s)
Operculação	Logo após postura da Rf			PFs Nt	
Tipo de operculação	Fase única: operárias trabalham lateralmente à célula	Duas fases: rotatória (com o abdome inserido na célula) lateral (ao lado da célula)		Nt	
Duração da operculação	119,33 [±] 31,99s	78,57s		81,38 [±] 2,53s (70-95s)	77,28 [±] 2,20s (70-92s)

Por não ocorrer, dos favos dessa colônia, emergência de operárias, ela foi durante todo o tempo reabastecida com favos de cria da espécie *N. testaceicornis* provenientes de colônias normais.

3.2. Interações rainha fisogástrica e operárias

Em todas as colônias mistas estudadas, observou-se especialmente as interações rainha fisogástrica-operárias. Os padrões básicos de comportamento, comuns a todos os Meliponinae já estudados, também ocorrem nessas colônias. São eles:

- a) Gradual formação de corte real quando a rainha fica parada.
- b) Avanços e retrações das operárias frente à rainha.
- c) Fuga da operária ao se encontrar, repentinamente, com a rainha.
- d) Gradual afastamento da operária ao perceber a aproximação da rainha.

Pedido de alimento às operárias pela rainha (de modo bem mais violento que em colônias normais) e consequente oferecimento pelas operárias (operária abre as mandíbulas e a rainha, com a língua distendida, suga o alimento oferecido) foi, também, observado em todas as colônias estudadas. No entanto, não ocorreu em algumas colônias o tipo de mecanismo de dominância-subordinação (Zucchi, 1973) que consiste no abaixamento ou inclinação da cabeça da operária frente à rainha e toques desta (com antenas e patas anteriores) na operária abaixada.

As Tabelas XIIIa, b (p. 57) mostram a ocorrência e frequência de algumas das interações observadas.

3.3. Colônias mistas com rainhas virgens

Várias tentativas foram feitas com a finalidade de começar uma colônia mista a partir de rainhas virgens, pois nem sempre havia rainhas fecundadas disponíveis.

Nas colônias n.ºs 14, 15, 22, 27, 28 e 29 (Tabela II, p.) as rainhas virgens introduzidas ou que emergiram na própria colmeia foram atacadas e mortas pelas operárias. No entanto, nas colônias n.ºs 21, 23, 24, 38, 41 e 42 (Tabela XIV, p. 58) as rainhas virgens foram bem tratadas pelas operárias que as cortejavam e forneciam alimento (por contato bucal), sempre que solicitado.

A Tabela XIV (p. 58) mostra o que ocorreu com as rainhas virgens aceitas.

Em todos os casos citados na Tabela XIV houve, inicialmente, um período de agitação por parte da rainha virgem (movimenta-se muito, sempre seguida por operárias e solicitando alimento), um período intermediário onde passa a maior parte do tempo escondida e o período que precede o vôo nupcial onde começa a frequentar o corredor ou tubo de saída. Nessa fase comporta-se, novamente, de modo agitado e a frequência dos contatos bucais rainha-operária aumenta.

Todas as rainhas apresentaram, logo após sua aceitação pelas operárias, o abdômen desenvolvido, isto é, distendido e mais inflado que os de rainhas virgens em colônias normais.

3.4. Fertilidade de rainhas virgens produzidas em colônias mistas

3.4.1. Rainha virgem da espécie *P. (P). droryana*.

Casulo real, proveniente da colônia mista n.º 39, foi introduzido em colônia normal da sua espécie. A rainha dessa colônia apresentava característica de envelhecimento.

Tabela XIIIa
Interações rainha fisogástrica e operárias

espécie carater	Colônias Normais					Colônias mistas			
	Ms	Mns	Mnm	Mqa	Sp	Rf-Ms O-Mqa	Rf-Mns O-Mqa	Rf-Mnm O-Mqa	Rf-Mnm O-Sp
Formação de corte real	*	++		++	++	++	++		++
Contato bucal Rf-operária com passagem de alimento		*				++	++	++	
em frente a Rf a operária abaixa-se	++	++	++	++		++	++		
batidas da Rf na operária abaixada	++	++	++	++	-	++	++	+	

- não ocorre, + pouco frequente ++ frequente +++ muito frequente

Tabela XIIIb
Interações rainha fisogástrica e operárias

espécie Carater	Colônias Normais					Colônias Mistas					
	St	Sp	Nt	PPd	PEs	Rf-St O-Sp	Rf-Sp O-St	Rf-Nt O-Sp	Rf-Sp O-Nt	Rf-PPd O-Nt	Rf-PFs O-Nt
formação de corte real	+++	++		+++	++	+++	++	++	++	++	
Contato bucal Rf-operária com passagem de alimento			++	++	++	++	++	++	+++	++	++
em frente a Rf a operária abaixa-se				+++							
batidas da Rf na operária abaixada				+++							

não ocorre + pouco frequente ++ frequente +++ muito frequente

Tabela XIV

Colônias onde ocorreu aceitação de rainha virgem

nº da Colonia	espécies introd. / recep.	duração em dias	saída para o vôo nupcial	observação
21	Rv-Mqa/O-Sp	9	10h e 25 min	não regressou
23	Rv-Mqq/O-Sp	6	9h e 37 min	não regressou
24	Rv-Mqq/O-Sp	7	14h e 53 min	não regressou
38	R -Mqa/O-Nt	4		não foi vista saindo da colmeia ou sendo atacada por operárias
41	Rv-Pfs/O-Nt	23	14h e 45 min	não regressou
42	Rv-Pfs/O-Nt	13	11h e 02 min	não regressou

Os seguintes fatos podem ser considerados:

- 1º dia (3/11/1969): emergência da Rv e morte da Rf;
- 2º ao 3º dias: Rv, agitada, é frequentemente cortejada e alimentada por operárias;
- 4º ao 15º dias: Rv passa a maior parte do tempo escondida;
- 16º dia: Rv, já pigmentada, novamente agitada e bem tratada pelas operárias;
- 17º dia: corte real e alimentação (contato bucal) frequentes;
- 18º dia: vôo nupcial (11 h e 15 min.);
- 60º dia: primeiras posturas;
- 65º dia: 48 células operculadas e Rf com comportamento normal de rainha mãe.

A rainha continuou em observação durante três meses, tendo sido comprovada a viabilidade de seus descendentes.

3.4.2. Rainha virgem da espécie *P. (F.) schrottkyi*:

Favo de cria, proveniente da colônia mista nº 44, introduzido em colônia órfã da espécie *P. (F.) schrottkyi*.

Os seguintes fatos podem ser considerados:

- 1º dia: (31/5/1969): emergência da Rv;
- 2º ao 4º dias: Rv agitada, cortejada e alimentada pelas operárias;
- 5º ao 8º dias: Rv raramente é localizada; passa a maior parte do tempo sob lamelas;
- 9º dia: Rv frequenta o tubo de saída;
- 10º dia: vôo nupcial (13 h e 51 min);
- 15º dia: primeira postura da Rf;
- 19º dia: Rf integrada na colônia.

A colônia foi mantida sob observação até 16/6/1971, data em que a rainha foi substituída, 2 anos e 16 dias após a sua emergência.

3.5. Outras observações

3.5.1. Colônias com operárias de duas espécies: desde o início da formação ou por ocorrer substituição gradativa de operárias de uma espécie por outra.

- a) Uso comum: de cera, resina e terra; do local para retirar cera do abdômen e para acumular detritos; de potes de pólen e mel.
- b) Construções de células, invólucros e potes foram realizadas em comum.
- c) A aparência da colônia é sempre a da espécie predominante. Na colônia, onde a substituição de operárias ocorreu gradativamente, houve, também, passagem gradativa do aspecto da colônia.
- d) Todas as outras funções foram realizadas por operárias das duas espécies. Como única exceção temos a colônia nº 19, onde as operárias *M. quadrifasciata anthidioides*, até o fim da vida, executaram tarefas relacionadas com a cria e desidratação de néctar, não tendo saído da colmeia.
- e) Trofalaxis entre operárias de espécies diferentes, em todas as idades, foi frequentemente observada.
- f) Corte real: muito comum com operárias das duas espécies.
- g) Fezes da rainha: sempre que a rainha era observada ao defecar, suas fezes eram comidas por operárias que se encontravam perto, independente da espécie.
- h) Operárias emergidas de células maiores que as da própria espécie, e, conseqüentemente, maiores que as emergidas em colônias normais, constroem células do tamanho característico da sua espécie.

3.5.2. Observações em machos da espécie *M. quadrifasciata anthidioides*

Em todas as colônias mistas onde emergiram machos dessa espécie foram feitas as seguintes observações:

- a) Todos produzem cera: placas podem ser observadas nos tergos.
- b) A cera é retirada com movimentos de limpeza executados pelas patas posteriores e, sempre, sobre potes, invólucro ou sobre o favo de cria (não usam o mesmo local que as operárias).
- c) Trofalaxis entre machos e machos, machos e operárias é muito comum; entre machos e rainhas virgens, também ocorre.
- d) Alimentam-se, diretamente, em potes de mel e pólen.
- e) Defecam no mesmo local que as operárias, isto é, no depósito de detritos.

3.6. Determinação de castas e produção de machos

3.6.1. Estudos em abelhas da espécie *M. quadrifasciata*

Os resultados obtidos nos estudos das colônias mistas com as duas sub-espécies dessas abelhas (formadas pela simples troca das rainhas) serão apresentados em dois itens pela diferença do tratamento dispensado a duas delas.

3.6.1.1. Colônias mistas n.ºs 1-3, 5-8, 11 e 12

A identificação e contagem de indivíduos de favos de cria, antes e após a troca de rainhas, foram feitas e os resultados encontram-se nas tabelas XV-XIX (pp. 60-61).

Tabela XV

Segregações encontradas nas colônias normais Mqa-63 e Mqq-65 e mistas n^os 1 e 7

Castas	Mqa-63	%	Mqq-65	%	Cm 1	%	Cm 7	%
Operárias	18	72,0	39	73,6	170	85,0	107	52,3
rainhas	7	28,0	14	26,4	30	15,0	95	47,7
total	25		53		200		199	

Tabela XVI

Segregações encontradas nas colônias normais Mqa-81 e Mqq-54 e mistas n^os 2 e 8

Castas	Mqa-81	%	Mqq-65	%	Cm 2	%	Cm 8	%
Operárias	78	78,0	73	73,0	80	80,0	77	77,0
rainhas	22	22,0	27	27,0	20	20,0	23	23,0
Total	100		100		100		100	

Tabela XVII

Segregações encontradas nas colônias normais Mqa-91 e Mqq-47 e mistas n^os 3 e 9.

castas	Mqa-91	%	Mqq-47	%	Cm 3	%	Cm 9	%
operárias	82	82,0	84	84,0	78	78,0	81	81,0
rainhas	18	18,0	16	16,0	22	22,0	19	19,0
Total	100		100		100		100	

Tabela XVIII

Segregações encontradas nas colônias normais Mqa-117 e Mqq-115 e mistas n^{os} 5 e 11.

castas	Mqa-117	%	Mqq-115	%	Cm 5	%	Cm 11	%
operárias	180	90,0	185	92,0	184	92,0	168	84,0
rainhas	20	10,0	15	7,5	16	8,0	32	16,0
total	200		200		200		200	

Tabela XIX

Segregações encontradas nas colônias normais Mqa-118 e Mqq-116 e mistas n^{os} 6 e 12.

castas	Mqa-118	%	Mqq-116	%	Cm 6	%	Cm 12	%
operárias	187	93,5	123	86,1	178	89,0	184	92,0
rainhas	13	6,5	20	13,9	22	11,0	16	8,0
total	200		143		200		200	

Tabela XX

Segregações encontradas nas colônias normais Mqa-90 e Mqq-114.

castas	Mqa-90	%	Mqq-114	%
operárias	58	79,5	67	90,6
rainhas	15	20,5	7	9,4
total	73		74	

Tabela XXI

Indivíduos emergidos de favos de cria da colônia mista nº 4 (rainha M. quadrifasciata anthidiodes e operárias M. quadrifasciata quadrifasciata) de 1/3/1971 a 8/6/1972

meses	rainhas	operárias	Total de fêmeas	% de rainhas	% de operárias	machos filhos de operárias	machos filhos da rainha	Total de machos	média diária	% de machos	% de fêmeas
março	38	296	334	11,37	88,62	-	67	401	12,93	16,70	83,29
abril	33	129	162	20,37	79,63	-	37	199	6,63	18,59	81,40
maio	99	498	597	16,58	83,41	2	-	599	19,32	0,33	99,66
junho	102	296	598	25,62	74,37	-	-	398	13,26	0,00	100,00
julho	94	384	478	19,66	80,33	5	-	483	15,58	1,03	98,96
agosto	49	239	288	17,01	82,98	-	-	288	9,29	0,00	100,00
setembro	103	444	547	18,83	81,17	1	1	549	18,30	0,36	99,63
outubro	92	380	472	19,49	80,50	-	74	546	17,61	13,55	86,44
novembro	86	434	520	16,53	83,46	-	142	662	22,06	21,45	78,55
dezembro	67	407	474	14,13	85,86	-	159	633	20,41	25,11	74,88
Janeiro	47	269	316	14,87	85,12	5	137	456	14,71	30,70	69,29
fevereiro	46	439	485	9,48	90,51	-	-	485	16,72	0,00	100,00
março	34	302	536	10,11	89,88	1	112	449	14,48	25,16	74,83
abril	35	226	261	15,41	86,59	-	32	293	9,76	10,92	89,07
maio	19	157	176	10,79	89,20	-	-	176	5,67	0,00	100,00
junho	2	31	33	6,06	93,93	-	-	33	4,12	0,00	100,00
Total Geral	946	4931	5877	16,09	83,90	12	761	6650	14,27	11,62	88,37

Tabela XXII

Indivíduos emergidos de favos de cria da colônia mista nº 10 (rainha *M. quadrifasciata* e operárias *M. quadrifasciata* antidioides) de 1/3/1971 a 14/6/1972.

meses	rainhas	operárias	Total de fêmeas	% de rainhas	% de operárias	machos filhos de operárias	machos filhos de rainha	Total de machos	Total de machos e fêmeas	média diária	% de machos	% de fêmeas
março	55	319	374	14,70	85,29	-	-	-	374	12,06	0,00	100,00
abril	47	276	323	14,55	85,44	-	-	-	323	10,76	0,00	100,00
maio	21	357	378	5,55	94,44	-	-	-	378	12,19	0,00	100,00
junho	7	111	118	5,93	94,06	-	-	-	118	3,93	0,00	100,00
julho	35	296	331	10,57	89,42	2	-	2	333	10,74	0,60	99,39
agosto	47	414	461	10,19	89,80	280	1	281	742	23,93	37,87	62,12
setembro	37	495	532	6,95	93,04	58	-	58	590	19,66	9,83	90,16
outubro	23	494	517	4,44	95,55	-	-	-	517	16,67	0,00	100,00
novembro	37	683	720	5,13	94,86	21	-	21	741	24,70	2,83	97,16
dezembro	33	419	452	7,30	92,69	9	2	11	463	14,93	2,37	97,62
janeiro	24	554	578	4,15	95,84	14	-	14	592	19,09	2,36	97,63
fevereiro	11	330	341	3,22	96,77	3	-	3	344	11,86	0,87	99,12
março	6	322	328	1,82	98,17	-	1	1	329	10,61	0,30	99,69
abril	27	361	388	6,95	93,04	-	-	-	388	12,93	0,00	100,00
maio	25	453	478	5,23	94,77	124	1	125	603	19,45	20,73	79,27
junho	19	122	141	13,47	86,52	-	2	2	143	10,21	1,39	98,60
Total geral	454	6006	6460	7,02	92,97	511	7	518	6978	14,78	7,42	92,57

Tabela XXIII

Indivíduos emergidos de favos de cria das colônias mistas N^{os} 4 e 10

colônias mistas	rainhas	operárias	total de fêmeas	% de rainhas	% de operárias	machos filhos de operárias	machos filhos da rainha	total de machos	total de machos e fêmeas	média diária	% de machos	de machos
n ^o 4	946	4931	5877	16,90	83,90	12	761	773	6650	14,27	11,62	88,37
n ^o 10	454	6006	6460	7,02	92,97	511	7	518	6978	14,78	7,42	92,57

3.6.1.2. Colônias mistas n.^{os} 4 e 10

Com a finalidade de não enfraquecer as colônias, a identificação e contagem de indivíduos foram feitas logo após a emergência, sendo os mesmos devolvidos às colônias.

3.6.1.2.1. Antes da troca das rainhas

3.6.1.2.2. Após a troca das rainhas

Nas Tabelas XXI-XXIII (pp. 62-64) e Figuras 1 e 2 (pp. 62-64) encontram-se os resultados obtidos nas colônias mistas n.^{os} 4 e 10, no período de março/1971 a junho 1972, durante o qual estiveram sob controle.

Nas Figuras 1 e 2 procurou-se destacar a casta das fêmeas colocando os machos em posição oposta (A). Os mesmos dados foram representados em B com a finalidade de mostrar o conjunto e evidenciar a emergência dos machos.

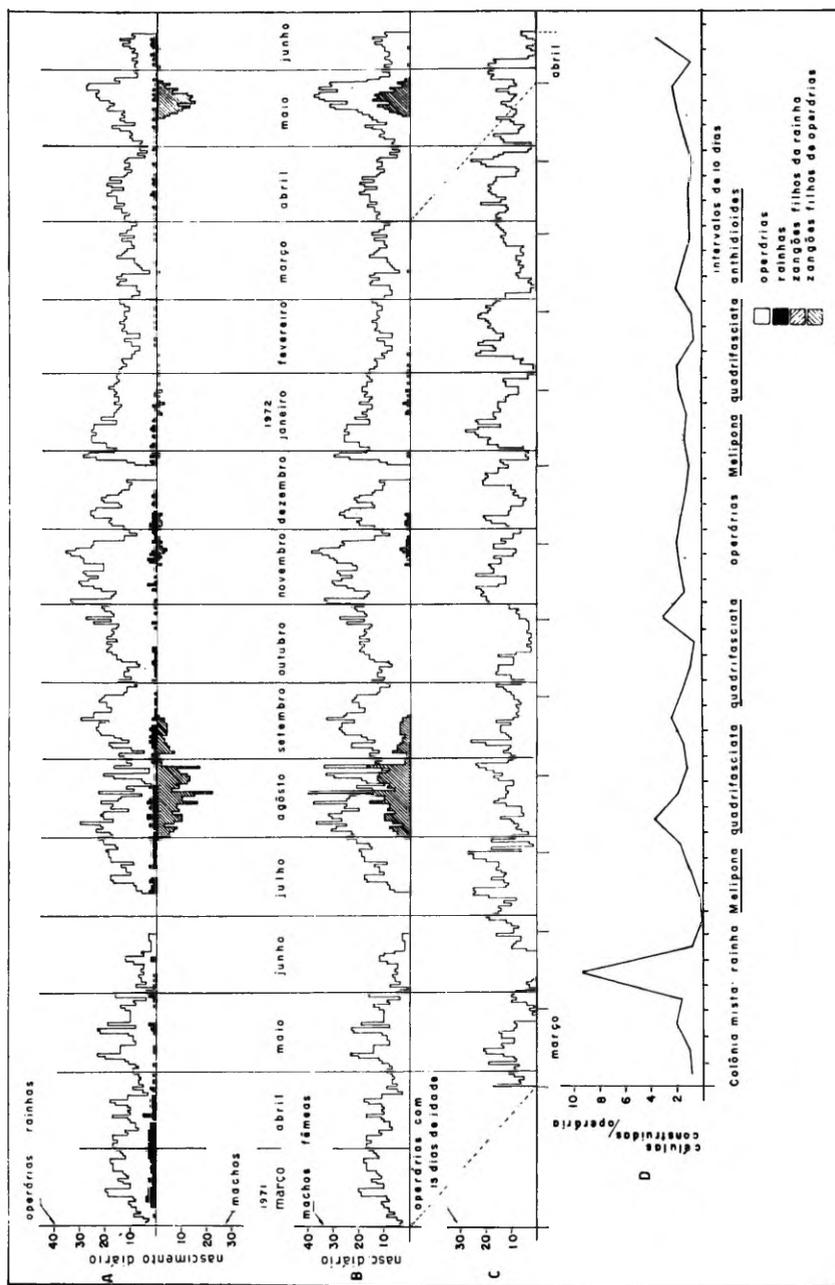


Figura 1. Colônia mista nº 4

Como as operárias emergidas de favos da colmeia nº 4 eram introduzidas na colônia nº 10 e vice-versa, foi mostrada em C a população de operárias responsável pela construção das células de cria, das quais emergiram as abelhas representadas em B. Para que essas abelhas ficassem umas sob as outras, tivemos que efetuar em C um deslocamento de 50 dias, o que é indicado pelas linhas interrompidas que ligam B e C.

Para o deslocamento de 50 dias, observou-se que 15 dias, em média, após a sua emergência, uma operária se encontra trabalhando em construção de células (Kerr e Santos Neto, 1956); da postura da rainha à emergência de uma operária são decorridos, aproximadamente, 35 dias (Kerr, 1948b). Desse modo, as operárias dessa espécie deverão estar com cerca de 50 dias de idade na época da emergência de abelhas de células construídas por elas. Conhecendo a data de todas as emergências ocorridas nas duas colônias durante todo o período de observação, foi possível estabelecer correspondência aproximada entre elas.

Estabelecida a correspondência entre essas abelhas, indicou-se em D o número médio de células construídas por uma operária, em um intervalo de 10 dias, e que foi encontrado pela divisão do número de abelhas emergidas (C), correspondente às células construídas, pelo número de operárias construtoras no intervalo citado.

3.6.1.2.3. Observações adicionais

a) Colônia mista nº 4

A primeira rainha *M. quadrifasciata anthidioides*, introduzida na colônia em 11/01/1971, não foi mais vista a partir de 8/03/1971 e desse dia em diante não ocorreu operculação de células.

Uma rainha virgem, emergida de favos da própria colônia, foi aceita pelas operárias e, cinco dias após, saiu para o vôo nupcial. No dia 17/03/1971, antes da nova rainha efetuar sua primeira postura, foi substituída por outra rainha fisogástrica *M. quadrifasciata anthidioides* retirada da colônia nº 94 e cuja idade era desconhecida. A substituição dessas rainhas foi feita porque não foi possível verificar se a rainha aceita pelas operárias havia copulado com zangão da própria sub-espécie ou não, pois havia, no apiário, várias colônias das duas sub-espécies de *M. quadrifasciata*.

Em 28/04/1972, apesar da presença no favo de cria de células prontas para serem a provisionadas, a rainha deixou de visitar o favo e fixar células e não mais ocorreram processos de postura.

Apesar da ausência de processos de postura, a rainha continuou a ser cortejada pelas operárias, e o comportamento de dominância-subordinação foi também observado, e a alimentação por contato bucal com as operárias passou a ser mais frequente.

Até uma semana após a interrupção dos processos de postura as operárias continuaram trabalhando, esporadicamente, em construção de células, o que não mais foi feito após esse período.

Em 8/06/1972, a rainha, que apresentava características de velhice, foi retirada da colônia e, após dissecação, verificou-se a presença de poucos oócitos em seus ovários. O número de espermatozoides em sua espermateca foi de 360.000 ± 14.000 .

No dia em que a rainha foi retirada, a colmeia foi fechada (à noite) e constatada a presença de 468 operárias.

b) Colônia mista nº 10

Em meados de maio de 1971, foi colocada perto dessa colmeia uma outra, da espécie *S. depilis*. Operárias dessa colônia esvoaçavam ao redor da entrada e tentavam entrar na colmeia em observação. As operárias *M. quadrifasciata anthidioides* passaram a fechar com terra a entrada da colmeia e só raramente a abriam. Nesse período os processos de postura foram interrompidos e, conseqüentemente, em fins de junho e início de julho não emergiram abelhas nessa colônia.

Desde o início da formação das colônias mistas n.ºs 4 e 10 procurou-se observar, pelo menos três vezes por semana, os processos de postura que ali ocorriam. Por esse motivo, verificou-se que a partir de meados de junho até fins de julho ocorreu, na colônia nº 10, o fenômeno de postura de operária durante a operculação da célula de cria. Dessas células emergiram machos filhos de operárias.

Verificou-se que em dois quintos dos 26 processos observados ocorreram postura de operárias no momento da operculação (1-5 óvulos por célula) e que, em todos eles, as posturas de operárias foram realizadas antes da postura da rainha. Esses óvulos foram então comidos pela rainha.

Foi possível observar, várias vezes, que uma operária, após preparar-se na célula para botar, afastava-se com a aproximação da rainha, ficando ao lado dela. Após a postura real, a mesma operária iniciava a operculação, efetuando, então, a sua postura.

No decorrer das observações realizadas, não se verificou o fato de uma célula ser operculada sem que a rainha realizasse sua postura.

3.6.2. *Estudos em abelhas das espécies M. subnitida e M. nigra schencki em colônias mistas com abelhas da espécie M. quadrifasciata anthidioides*

As rainhas fecundadas das espécies *M. subnitida* e *M. nigra schencki*, utilizadas nas colônias n.ºs 13 e 17, respectivamente, vieram de colônias fracas. Não foi possível, portanto, a identificação e contagem de indivíduos de favo de cria de colônias normais antes da introdução das rainhas em colmeias onde todas as operárias eram da espécie *M. quadrifasciata anthidioides*. Os resultados apresentados na Tabela XXIV referem-se, somente, aos obtidos em condição de colônia mista.

3.6.3. *Estudos em abelhas das espécies P. (P.) droryana e P. (F.) schrottkyi em colônias mistas com abelhas da espécie N. testaceicornis*

A Tabela XXV mostra os resultados da identificação e contagem de indivíduos recém-emergidos de favos, com células de operárias, retirados das colônias mistas n.ºs 39 e 44, construídas e aprovisionadas por operárias da espécie *N. testaceicornis* e com ovos de rainhas das espécies *P. (P.) droryana* e *P. (F.) schrottkyi*, respectivamente.

Além dos resultados apresentados, todos de abelhas emergidas de células de operárias da espécie *N. testaceicornis*, foi verificado o seguinte:

Tabela XXIV

Segregações encontradas nas colônias mistas n°s 13 e 17

castas	Ms/Mqa (Cm: 13)	%	Mns/Mqa (Cm:17)	%
operárias	22	88,0	9	81,9
rainhas	3	12,0	2	18,1
Total	25		11	

Tabela XXV

Identificação e contagem de indivíduos emergidos de células de operárias das colônias mistas n°s 38 e 44.

indivíduos	PPd/Nt (Cm:39)	%	PFs/Nt (Cm:44)	%
operárias	85	47,8		
rainhas			67	48,6
machos	93	52,2	71	51,4
total	178		138	

- a) Colônia mista nº 39: de dois casulos reais emergiram duas rainhas.
- b) Colônia mista nº 44: de um casulo real emergiu um macho gigante da espécie *N. testaceicornis*, portanto, filho de operária e em outras quatro células reais as larvas morreram por excesso de alimento.

4. DISCUSSÃO

4.1. Formação de colônias mistas

Sabe-se que nos insetos sociais a hostilidade entre colônias ocorre, mesmo em se tratando de colônias homoespecíficas.

Nos Apinae, colônias formadas por indivíduos de mesma espécie, mas provindos de colônias diferentes, podem ser obtidas, com relativa facilidade, através do emprego de determinadas técnicas usadas na apicultura (Farrar, 1944; Ker e Amaral, 1960).

Nos Meliponinae, a transferência de rainhas fisogástricas e de favos de cria (Nogueira-Neto, 1970) é feita, também, com relativa facilidade entre colônias de mesma espécie; entretanto, a transferência de operárias adultas é muito difícil e só ocasionalmente é feita com sucesso, ainda que sejam abelhas jovens.

Colônias mistas com abelhas de duas ou mais espécies de Meliponinae (em alguns casos usou-se, também, abelhas do gênero *Apis*) foram estudadas por Nogueira-Neto (1950), que classificou seus resultados em "convívio sempre amigável" "paz relativa" e "convívio impossível". Sakagami (1959), trabalhando com *Apis mellifera* e *Apis cerana cerana*, mostrou que todas essas categorias de convívio podem ocorrer entre duas espécies, pelo emprego de técnicas diferentes.

Sendo o objetivo da presente pesquisa estudar as relações entre abelhas de espécies ou sub-espécies diferentes, procurou-se encontrar os meios através dos quais fosse possível a convivência desejada.

A troca de rainhas fisogástricas foi bem sucedida entre colônias das duas sub-espécies de *M. quadrifasciata* (Veja 3.1.2.), o que já era esperado, por se tratar de mesma espécie, e entre colônias das espécies *S. tubiba* e *S. postica* (Veja 3.1.3.5.). Juliani (1967) e Rezende (1967), trabalhando com abelhas do gênero *Plebeia*, formaram colônias mistas usando o mesmo método, isto é, introduzindo rainhas fisogástricas em colônias órfãs. Não foram obtidos bons resultados, no entanto, nas tentativas de troca de rainhas fisogástricas entre as espécies *N. testaceicornis* e *S. postica* e entre *P. (F.) schrottky* e *N. testaceicornis* (Cm: 33, 35, 43 e 48), durante o presente trabalho.

Segundo Sakagami (1959), a aceitação de indivíduos por outros de espécie diferente depende da ocorrência de diferenças específicas, habilidade para discriminar e agressividade baseada nessas discriminações, tendo, é claro, as diferenças de odor um importante papel nas discriminações. Esse princípio foi observado durante a presente pesquisa.

A aceitação de uma rainha *S. postica* em colônia órfã da espécie *S. tubiba*, atacada pelas operárias na primeira tentativa de introdução foi, depois, conseguida pelas mesmas operárias após ter passado alguns dias em contacto com favos de cria e abelhas recém-emergidas da espécie receptora, evidenciando a importância do odor da colônia.

Kaltofen (1951), trabalhando com *Apis*, mostrou a importância dos odores das colônias, pois verificou que embora as abelhas distinguíssem rapidamente o cheiro de colônias diferentes, elas eram incapazes de diferenciar entre o cheiro do corpo de abelhas de diferentes colônias. É claro que em um grupo como o dos Meliponinae, constituído por grande número de gêneros, o odor intrínscico das abelhas de uma espécie seja, também, importante no seu reconhecimento por outras abelhas.

Na introdução de favos de cria em colônias normais, a primeira reação das operárias é retirar o conteúdo e levá-lo para fora da colmeia. Foi forçada a aceitação de operárias, por esse método, nas colônias mistas n.ºs 19, 20, 25 e 45-47, através da insistência na colocação de favos de cria. A agressividade inicial em relação às abelhas recém-emergidas e a tendência a destruir os favos introduzidos diminuem gradativamente, podendo chegar ao convívio entre as duas espécies. Nesses casos, o odor característico dos favos introduzidos, após a permanência por algum tempo na colmeia, deve ser mascarado pelo odor da colônia receptora ou mesmo absorvido por ele.

Ao tentarmos introduzir favos de cria da espécie *S. postica* em colônias da espécie *S. tubiba*, essas abelhas aceitaram somente a rainha daquela espécie, e não os seus favos de cria, mesmo introduzidos em quantidade relativamente grande (Cm: 30). Esse fato foi esclarecido quando na colônia mista n.º 31 as operárias *S. tubiba* passaram a retirar as pupas, filhas da rainha *S. postica*, que haviam se desenvolvido em células construídas e aprovisionadas por elas. Devem, essas abelhas, quando no estágio pupal, produzir alguma substância cujo odor, muito diferente ou mais forte que os da própria colmeia, é percebido pelas operárias *S. tubiba*. Essa substância deve ser produzida somente por pupas de olho claro a olho escuro, pois quando se inicia o escurecimento do corpo elas não são mais retiradas pelas operárias *S. tubiba*.

Entre abelhas de mesma espécie, também, pode ocorrer a discriminação de substâncias diferentes produzidas por formas jovens em alguma fase do seu desenvolvimento, pois Woyke (1967) observou que, em *Apis*, em colônias de endocruzamento onde a viabilidade é de 50%, as operárias comem larvas com seis horas após a eclosão. O autor verificou tratar-se de zangões diplóides que, nesta fase do desenvolvimento larval, produzem uma substância diferente que é reconhecida pelas operárias.

Nossas tentativas de introdução de favos de *L. limao* em colônia normal da espécie *N. testaceicornis* (Cm: 40) foram sempre infrutíferas. O odor forte e característico daquelas abelhas, que segundo Kerr (1950) "aterrorizam" as colônias atacadas por elas, talvez não seja tolerado por outras abelhas. É claro que nem todos os odores, pela concentração da substância ou por seus constituintes, sejam tolerados pelas abelhas de modo geral ou algumas espécies em particular.

Dethier (1947, apud Dethier, 1954) mostrou que odores de determinadas substâncias químicas são atrativas quando estas substâncias estão bem diluídas e que se tornam repelentes a partir de um certo grau de concentração. Hüsing e Weid (1956), estudando o efeito repelente de várias substâncias (usadas em inseticidas) sobre as abelhas de mel, verificaram que a intolerância inicial podia ser alterada com relação a algumas substâncias. Entretanto, essas abelhas não se tornavam tolerantes para todas as substâncias utilizadas pelos autores citados.

Não são mencionados os insucessos das colônias mistas n.ºs 16, 18 e 32 (Tabela II, p. 16) por ter sido pequeno o número de casulos introduzidos em cada uma delas.

Nogueira-Neto (1950) utilizou, também para formar colônias mistas, a introdução de favos de cria, mas como os favos introduzidos eram, geralmente, de mais de uma espécie e as colmeias usadas eram do tipo comum, seus resultados tornaram-se difíceis de serem analisados com maiores detalhes. Oliveira e Fonseca (1973), com sucesso, introduziram favos de *P. (P.) droryana* em colônia normal da espécie *P. (P.) saiqui*.

Não foram obtidas colônias mistas de longa duração a partir da introdução de rainhas virgens por dois motivos: 1) a não aceitação, em algumas colônias, das rainhas virgens pelas operárias, fato muito comum mesmo em se tratando de abelhas da mesma espécie (Silva, Zucchi e Kerr, 1972) e 2) o não regresso após a saída para o vôo nupcial. Como as rainhas que voaram apresentaram todas as características morfológicas e comportamentais que normalmente precedem um vôo nupcial, é possível que elas estivessem preparadas para tanto. Foram em número de cinco as rainhas que voaram (Tabela XIV, p. 58), e não tendo nenhuma delas regressado, é pouco provável que fatores estranhos (predação, por exemplo) sejam responsáveis por seu desaparecimento. Supõe-se que como as colônias tinham sido iniciadas há pouco tempo, com operárias jovens, e não possuíam, ainda, odores ou outras características de um ninho (como, por exemplo, construção da entrada da colmeia), as rainhas tenham sido prejudicadas quanto à orientação para o seu regresso.

Com os trabalhos de Fonseca (1970) e Conceição Camargo (1972), que mostraram ser possível o acasalamento, em confinamento de abelhas, respectivamente, das espécies *Paratrigona subnuda* e *M. quadrifasciata*, a formação de colônias mistas a partir de rainhas e operárias recém-emergidas pode ser bem sucedida, pois elimina o problema da volta à colmeia após o vôo nupcial.

Todas as colônias onde foram utilizadas, para a sua formação, rainhas fiso-gástricas e operárias recém-emergidas, foram bem sucedidas; mesmo a colônia mista n.º 39 onde foram usadas operárias de duas espécies (Tabela II, p. 16). Sakagami (1959) e Atwal e Sharma (1967) utilizaram, com sucesso, esse método para espécies do gênero *Apis*.

4.2. *Processo de construção e postura de células de cria*

O comportamento de várias espécies de Meliponinae tem sido estudado de modo detalhado e, conseqüentemente, o etograma de algumas delas acha-se perfeitamente definido. Iwata (1942, apud Evans, 1953) foi o idealizador desse processamento, se bem que seus trabalhos se restrinjam apenas à etapa de construção dos etogramas de determinadas espécies de vespas caçadoras de aranhas. Numa primeira etapa traça-se a seqüência de padrões etológicos componentes de um processo comportamental limitado; a seguir, utilizando os princípios básicos da morfologia, verifica-se por comparação com outras espécies, a semelhança do característico etológico dentro do etograma e a modificação deste de espécie para espécie. A etapa seguinte consiste em dissecar minuciosamente cada componente característico do etograma, com base, principalmente, no mecanismo do seu aparecimento sob

diversas situações. A colônia mista fornece ótimo material para análise desse tipo, pois pequenas diferenças etológicas podem, muitas vezes, mostrar qual ou quais estímulos podem ser eliciadores das várias fases de um processo.

Procurando, inicialmente, proporcionar uma visão conjunta dos processos estudados, são apresentados nas Figuras 3, 4 e 5 (pp. 74-76) os dados qualitativos e quantitativos constantes das Tabelas V a XII.

Para mostrar as alterações quantitativas ocorridas nos vários sub-processos, foi considerada a duração média de cada um deles em colônias normais como 100% e foram calculadas, em relação a essa, as porcentagens das durações médias dos mesmos sub-processos em condição de colônia mista.

Apesar de todo o processo ser resultante de interações rainha-operárias, em se tratando de colônia mista onde as espécies utilizadas apresentam para os vários sub-processos durações médias que as caracterizam, foi mais indicada a comparação com a espécie que executa a ação pela qual a duração do sub-processo é medida. Assim, foi comparado o tempo médio de construção, aprovisionamento e operculação de células de cria em colônia mista com o observado em colônia normal da espécie das operárias, e fixação e postura da rainha com o de sua própria espécie.

Para as representações qualitativas (graus de dificuldade) todas as ocorrências em um mesmo sub-processo, foram consideradas independentemente de se tratarem de comportamentos característicos ou não da rainha ou de operárias.

4.2.1. Construção de células de cria

Observando as Figuras 3, 4 e 5 observa-se que com exceção das colônias mistas n.ºs 34 e 36 (rainha *N. testaceicornis* e operárias *S. postica* e rainha *S. postica* e operárias *N. testaceicornis*, respectivamente), em todas as outras, o tempo gasto para a construção das células, nos processos iniciais, foi maior que o observado em colônias normais, diminuindo consideravelmente nos processos posteriores, chegando, em alguns casos (Cm: 19, 39 e 44), ao observado em colônias normais.

É possível que a presença, contínua ou frequente, da rainha sobre o favo de cria é condição importante para que as operárias trabalhem ativamente em construção de células.

O tempo médio gasto para essas construções foi sempre menor quando a rainha permanecia mais tempo sobre o favo, o que sempre ocorreu durante os processos posteriores (Tabelas Va, XIIa, pp. 18, 52).

Pôde-se observar que nas colônias mistas n.ºs 34 e 36, onde as rainhas permaneceram todo o tempo sobre o favo ou ao lado das células em construção, estas foram construídas em tempo igual ou pouco menor que em colônias normais, mesmo nos processos iniciais.

Na colônia mista n.º 4 (Veja 3.6.1.2.3., p. 67), foi verificado que quando a rainha deixou de frequentar o favo de cria, não ocorreram pré-fixações, e as operárias continuaram a trabalhar, esporadicamente, em construção de células, abandonando essa função após poucos dias.

Quanto à forma ou aparência das células, só ocorreram pequenas dificuldades durante os processos iniciais nas colônias mistas n.ºs 19 e 20 (Tabelas IXa e Xa,

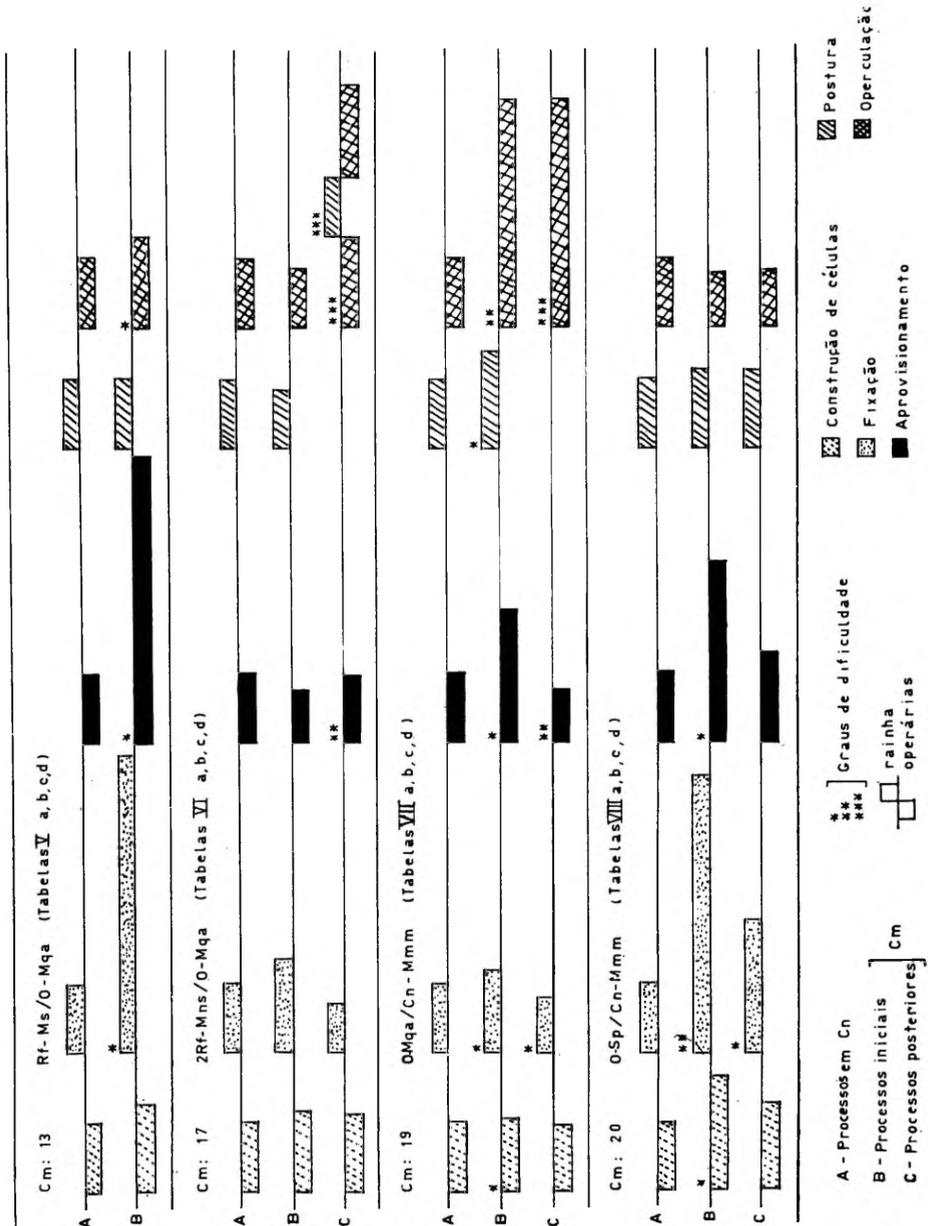


Figura 3. Processos de construção e postura de células de crja

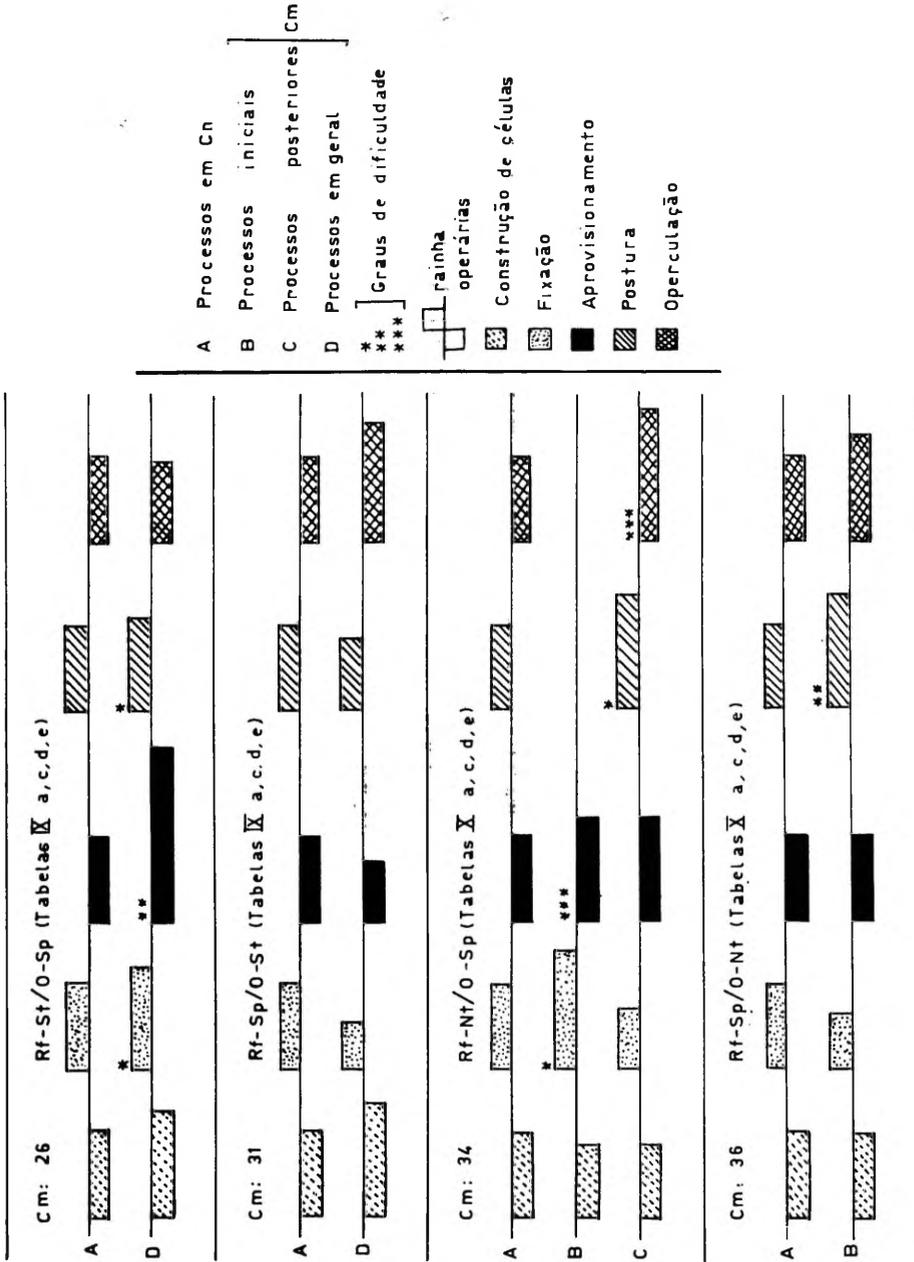


Figura 4. Processos de construção e postura de células de cria

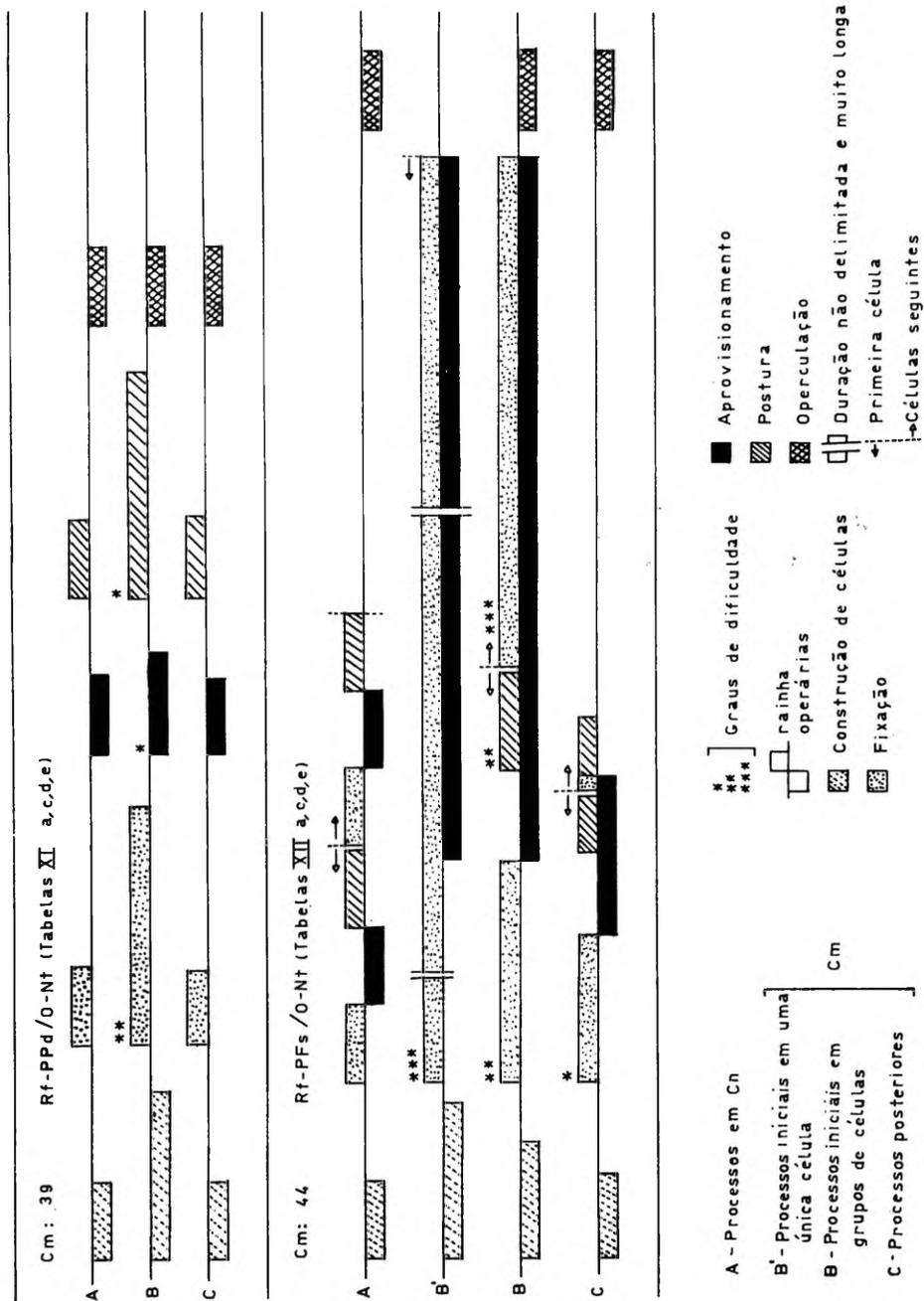


Figura 5. Processos de construção e postura de células de cria.

pp. 37, 43), onde operárias de duas espécies trabalharam na construção de uma mesma célula, ocorrendo, então, aumento ou diminuição (por engrossamento das paredes) do diâmetro da célula.

Durante a apresentação dos métodos utilizados mencionamos que um de nossos objetivos, ao formarmos uma colônia, era o de apressar o início da construção de células de cria, pois como a rainha se alimenta, principalmente, de alimento larval e óvulos de operárias (dependendo da espécie), era de nosso interesse que ela não sofresse por falta de alimentação. Verificamos que quando colocávamos na colmeia um favo de cria da espécie das operárias, contendo ovos e com células em construção, elas começavam a trabalhar nesse favo, inicialmente retirando o conteúdo de algumas células (um favo, geralmente, sofre lesões ao ser separado dos outros) ou, mesmo, destruindo outras já iniciadas, mas logo começavam a construir novas células.

Consideramos, então, que os estímulos externos: presença de favos de cria, células em construção e interações rainha-operárias sobre o favo de cria e durante as pré-fixações, onde elas se estimulam reciprocamente, são muito importantes para o início e continuidade da construção de células de cria.

4.2.2. Pré-fixação e fixação da rainha

Nas espécies estudadas por nós, a pré-fixação e fixação final ocorrem, em colônias normais, ao se encontrar a célula estruturalmente pronta. É claro que tanto para a rainha como para as operárias, comportamentos característicos são eliciados após o aparecimento de estímulos correspondentes; no caso, um deles poderia ser a célula pronta.

Em se tratando de colônias mistas onde o tamanho da célula é diferente para as duas espécies utilizadas, era de se esperar que ocorressem complicações quanto ao comportamento da rainha frente a um outro tipo de célula. Quanto às operárias, se a célula pronta fosse um estímulo indispensável para que elas se concentrassem ao seu redor, deveríamos esperar que tal não ocorresse enquanto aquela condição não fosse satisfeita.

Verificamos, entretanto, que para a ocorrência de pré-fixação e fixação, caracterizadas pela presença da rainha perto da célula (ou grupo de células) a ser aprovisionada, ou sobre o favo de cria, e maior ou menor concentração de operárias ao redor dessa célula, o tamanho e o fato de estar a célula pronta (com colar) não são condições primordiais. As Tabelas VIIb, Xb,c e XIIb,c (pp. 29, 44) mostram que esses comportamentos característicos são iniciados, muitas vezes, antes que as células se encontrem estruturalmente prontas.

Como nas colônias n.ºs 19, 34 e 44, as células construídas pelas operárias são maiores que as da espécie das rainhas utilizadas, poderíamos supor que ao atingirem determinado tamanho elas fossem consideradas prontas pela rainha. No entanto, esse não deve ser o motivo, pois na colônia n.º 36 (Tabela Xb, p. 44), onde as células construídas pelas operárias (*N. testaceicornis*) são muito menores que as da espécie da rainha (*S. postica*), as visitas ocorreram, também, antes de estarem as células prontas. Como os processos de construção e postura de células não ocorrem logo após a formação da colônia mista, mas alguns dias após, a rainha,

durante esse período, fica sem as suas principais fontes de alimento que são os óvulos de operárias (dependendo da espécie) e alimento larval. Mesmo após a ocorrência desses processos e, principalmente para as rainhas da tribo Trigonini, durante os processos iniciais, a deficiência alimentar continua, pois em todas as colônias o número de células construídas é menor que o observado em colônias normais, naquelas onde usamos abelhas do gênero *Melipona* a deficiência aumenta nos processos posteriores, pois a rainha raramente consegue aproximar-se de células aprovionadas.

Se observarmos as tabelas referentes a pré-fixação e fixação veremos que a alimentação da rainha por contacto bucal com as operárias é muito frequente durante esses sub-processos, observada em todas as colônias mistas, e que o mesmo raramente ocorre em colônias normais. As Tabelas XIIIa, b (p. 57) mostram que, nesses períodos, os pedidos de alimento pelas rainhas, com respostas positivas por parte das operárias, são, também, mais frequentes e feitos de modo mais agitado e insistente em colônias mistas que em colônias normais.

Consideramos que, no início das colônias, o modo das rainhas pedirem alimento, super-estimulando as operárias, possa ser devido à fome ocasionada pela falta de alimentação adequada. No entanto, o fato de ter o comportamento das rainhas, quanto ao modo de pedir alimento, continuado sem alteração, mesmo em colônias onde elas se alimentavam normalmente, leva-nos a supor que esse comportamento possa ser, também, um tipo de interação (dominância-subordinação), onde a rainha procura aumentar o contato com as operárias, para maior possibilidade de dominância sobre elas.

Sakagami e Zucchi (1966) consideram que a pré-fixação e a fixação da rainha são consequências de estímulos internos e externos, onde o apetite e a pressão nos ovários funcionariam como estímulos internos fazendo a rainha procurar o favo de cria, e a presença de célula pronta e concentração de operárias como estímulos externos. Nossos dados reforçam o proposto, sobre o apetite como estímulo para pré-fixação e fixação, e mostram, ainda, ser esse estímulo mais importante que os externos, pois, como já foi dito, esses sub-processos podem ocorrer mesmo em presença de células incompletas.

A pressão nos ovários como mais um estímulo para os mesmos sub-processos, também, sugerido por Sakagami e Zucchi (1966), parece-nos encontrar apoio em nossas observações da colônia nº 4 (Veja 3.6.1.2.3.), onde verificamos a ausência de óvulos nos ovários da rainha que deixou de frequentar o favo de cria, não ocorrendo, conseqüentemente, pré-fixações e fixações. Consideramos que nesse caso houve ausência dos dois estímulos internos (apetite e pressão nos ovários), pois não produzindo mais óvulos a rainha deixou de necessitar do tipo e quantidade de alimento que ingeria anteriormente e sua alimentação passou a ser obtida por contato bucal e, exclusivamente, para manutenção da sua vida.

Observações na mesma colônia mista mostraram, ainda, que após a rainha deixar de frequentar o favo de cria e apesar das operárias continuarem, por alguns dias, a trabalhar em construção de células, elas não mais se concentraram ao redor das células prontas. Parece-nos que essas concentrações dependem, inicialmente, de visitas da rainha, ocorrendo, depois, estimulação recíproca.

Há muito tempo procurávamos determinar se a primeira descarga de alimento na célula, que marca o fim da fixação, seria resposta a estímulos mecânicos, inte-

rações rainha-operárias ocorridas durante esse sub-processo, ou se outros estímulos estariam agindo.

Observações nas colônias n.ºs 26 e 31 (Tabela IXc, p. 39) mostraram que tanto a rainha *S. postica* como a *S. tubiba*, durante a fixação, regorgitam uma gota que fica presa entre as suas mandíbulas. Após a constatação deste fato procuramos verificar se o mesmo ocorria quando em condição de colônia normal. Confirmamos a presença dessa gota em *S. tubiba* e verificamos que, também em condições normais, após a sua apresentação pela rainha às operárias, a célula é aprovionada. Lucy L. Dias (informação pessoal) confirmou o mesmo para *S. postica* e *S. depilis* e Sakagami (informação pessoal) para *Trigona recursa*. Zucchi (informação pessoal), em 1969, observando processos de postura de uma rainha recém-formada da espécie *Frieseomelitta doederleini* observou esse mesmo comportamento durante a fixação mas supôs ser reminiscência do comportamento de rainha virgem, onde ela oferece uma gota às operárias que após a sugarem alimentam a rainha (Silva, Zucchi e Kerr, 1972).

Apesar de não ser ainda confirmada para outras espécies a exposição desse tipo de gota pela rainha, durante a fixação, consideramos que, além dos estímulos externos provocados, reciprocamente por interações rainha-operárias, o estímulo químico seria o responsável direto da deposição, pelas operárias, da primeira gota de alimento na célula. O fato das rainhas *S. postica* e *S. tubiba* encontrarem-se em condição de colônia mista facilitou a observação feita, pelas exposições demoradas e repetidas da gota.

Observando as Figuras 3, 4 e 5 (pp. 74-76) podemos ver que para a construção de células, a duração média da fixação diminui após os primeiros processos, o que consideramos ser devido à adaptação entre as espécies utilizadas. Para as colônias onde usamos somente abelhas do gênero *Melipona*, há também estímulos internos advindos do desenvolvimento dos ovários das operárias, assunto que, devido à sua importância, trataremos em item à parte.

A mais interessante adaptação observada durante o sub-processo de fixação foi, para nós, a que se deu na colônia mista n.º 44 (rainha *P. (F.) schrottkyi* e operárias *N. testaceicornis*). Uma rainha *P. (F.) schrottkyi*, em colônia normal, fixa cada célula de um grupo de um processo em um mesmo tempo médio, isto é, a duração média da fixação na primeira célula de um grupo não é significativamente diferente da duração média das fixações ocorridas nas células seguintes (Camilo, informação pessoal).

Como pudemos ver na Tabela XIIc (p. 53) e Figura 5 (p. 76), em presença de operárias que aprovionam um grupo de células sincronicamente, a duração média da fixação nas células seguintes diminui consideravelmente, chegando a tempo bem menor que o observado em colônia normal. No entanto, o comportamento característico de fixar célula por célula não desaparece, mesmo já estando a célula aprovionada.

4.2.3. Aprovisionamento

Sakagami e Oniki (1963) estabeleceram como limites desse sub-processo a primeira descarga de alimento na célula e a ocorrência (ingestão de alimento larval; de óvulo de operária, etc.) imediatamente anterior à postura da rainha. Nas colô-

nias estudadas por nós, após iniciado o aprovisionamento da célula com a primeira descarga de alimento, as descargas seguintes ocorriam normalmente e sempre do modo característico da espécie das operárias que tomavam parte no processo. A partir daí diferenças importantes foram constatadas entre as colônias formadas somente com as abelhas da tribo Meliponini (Cm: 13, 17 e 19) ou Trigonini (Cm: 26, 31, 34, 36, 39 e 44).

Pela Figura 3 (p. 74), podemos ver que posturas de rainhas do gênero *Melipona*, marcando o final do sub-processo aprovisionamento, foram observadas somente nos únicos processos da colônia nº 13 (rainha *M. subnitida* e operárias *M. quadrifasciata anthidioides*) e nos processos iniciais das colônias n.ºs 17 e 19 (rainha *M. nigra schencki* e operárias *M. quadrifasciata anthidioides*, e colônia normal da espécie *M. marginata marginata* e operárias *M. quadrifasciata anthidioides*, respectivamente). Para as três colônias citadas, nossas observações mostraram, de modo geral, que posturas de operárias durante o aprovisionamento foram mais frequentes que em colônias normais.

Na colônia nº 13 (Tabela Vc, p. 20), onde os resultados foram mostrados em conjunto pelo fato de termos observado somente 10 dos 25 processos ocorridos, além das posturas de operárias durante o aprovisionamento foi constatada uma tentativa de operculação da célula, antes da postura da rainha, por uma operária que havia acabado de botar, o que indica maior produção de óvulos pelas operárias.

Na colônia nº 17, após os primeiros processos, foram caracterizados pelo fato de ter a rainha botado após o aprovisionamento da célula; as operárias passaram, nos processos posteriores, a botar e iniciar a operculação, impedindo a postura da rainha que raras vezes conseguiu efetuá-la e, somente, durante a operculação da célula (Figura 3, p. 74). Como essas duas colônias, n.ºs 13 e 17, foram iniciadas com os mesmas componentes, rainhas fisogástricas e operárias recém-emergidas, e tendo a rainha da colônia nº 17 sido impedida de botar após o aprovisionamento da célula, apesar da afinidade demonstrada entre as duas espécies dessa colônia durante os primeiros processos, podemos supor que o mesmo teria ocorrido na colônia nº 13 se a rainha não tivesse morrido logo após os primeiros processos de postura.

Na colônia nº 19, onde a rainha era da espécie *M. marginata marginata* e as operárias da sua própria espécie e, também, *M. quadrifasciata anthidioides*, estas últimas botaram durante a operculação da célula em todos os processos observados, o que nos levou a adotar como critério para separar os processos em iniciais e posteriores o fato de ter a rainha conseguido botar somente durante os primeiros processos.

Nas colônias formadas com abelhas da tribo Trigonini (Cm: 26, 31, 34, 36, 39 e 44) e mesmo na colônia nº 20, onde operárias *S. postica* foram introduzidas em colônia normal da espécie *M. marginata marginata*, nossas observações (Tabelas VIIIc e IXd — XIId, pp. 34, 40-41, 49-51, 52-55) mostram que, como nos sub-processos analisados anteriormente (construção de células, pré-fixação e fixação) a tendência, com o decorrer do tempo, é a de melhor adaptação entre rainha e operárias (Figuras 3, 4 e 5, pp. 74-76). Não foram observadas, nessas colônias, operculações ou mesmo tentativas de operculação de células sem que a rainha efetuasse a sua

postura, o que, como vimos, foi constatado em todas as colônias mistas onde utilizamos somente abelhas do gênero *Melipona*.

Nas colônias n.ºs 20, 26 e 34 (rainhas das espécies *M. marginata marginata*, *S. tubiba* e *N. testaceicornis*, respectivamente, e operárias da espécie *S. postica*) e colônias n.ºs 39 e 44 (rainhas das espécies *P. (P.) droryana* e *P. (F.) schrottkyi*, respectivamente, e operárias da espécie *N. testaceicornis*), a maior dificuldade observada durante o sub-processo aprovisionamento foi, no geral, com relação ao comportamento das operárias ao redor da célula aprovisionada (comportamento de "defesa" e "cobertura" da célula), dificultando a aproximação da rainha. Até mesmo a rainha *N. testaceicornis* (Cm: 26), cujas operárias comportam-se de modo semelhante ao observado em *S. postica*, encontrou dificuldade, nos primeiros processos, para aproximar-se de células defendidas por operárias daquela espécie, chegando mesmo a não conseguir subir nas células para botar. Parece-nos que, nesses casos, a adaptação das rainhas dependeu de dois fatores: diferença de tamanho entre as espécies da colônia mista e a maior ou menor agilidade da rainha.

Pela Figura 5 (p. 76) e Tabela XIId, (p. 54), podemos ver que a rainha *P. (F.) schrottkyi* (Cm: 44), além da dificuldade citada (comportamento das operárias ao redor das células), encontrou, ainda, uma situação completamente nova (como para o sub-processo fixação) que foi o aprovisionamento das células de modo sincronizado; em consequência, os processos iniciais interromperam-se com a rainha fixando uma célula aprovisionada. As dificuldades foram, no entanto, superadas e a rainha adaptou-se às novas condições.

Com exceção da rainha da espécie *P. (F.) schrottkyi* todas as outras utilizadas em nossas colônias mistas têm como principal fonte de alimento o larval, depositado nas células, e óvulos de operárias (aqui excetua-se, também, a rainha *P. (P.) droryana*).

Como podemos ver pelas tabelas relativas ao aprovisionamento de células de cria (Tabelas Vc, VIIIc e IXd — XIId, pp. 20, 34, 40, 43-47, 49-51, 52-55), foram conservadas as características específicas, quanto à ingestão ou não de alimento larval pela rainha, e quanto à oofagia, foi praticada por todas as rainhas.

Não podemos, no entanto, afirmar se as rainhas *P. (P.) droryana* e *P. (F.) schrottkyi* comeram os óvulos, depositados na margem das células por operárias *N. testaceicornis*, atraídas por algum odor emanado dos mesmos ou se, pelo menos no início, levadas pela fome. Convém frisar que essas rainhas poderiam ingerir alimento larval caso a fome fosse o único estímulo.

Pelo que mostramos anteriormente, e pelas Figuras 3, 4 e 5 (pp. 74-76), podemos ver que, nas colônias onde utilizamos abelhas da tribo Trigonini, a tendência, durante esse sub-processo, foi no sentido de melhor adaptação entre as espécies, enquanto que nas colônias com abelhas Meliponini foi no sentido de maior dificuldade para a continuidade do processo.

4.2.4. Postura da rainha

Em colônia normal, logo após o aprovisionamento a rainha sobe na célula, toma a posição para a postura e bota. O fato de estar a célula aprovisionada é, claro, condição indispensável para que a rainha assuma essa posição. A rainha

P. (F.) schrottkyi (Tabelas XIIIc, d, e, pp. 53-55), no entanto, não subia em células que já encontrava aprovionada sem antes fixá-las por algum tempo. A sequência do processo, observada em colônias normais, nunca foi alterada. Parece-nos que os estímulos recíprocos entre rainha e operárias, ocorridos principalmente durante a fixação e aprovionamento da célula, são muito importantes para que a rainha suba na célula para botar.

Observamos, várias vezes, em colônias normais da espécie *M. quadrifasciata* que quando um processo é interrompido pela abertura da colmeia durante o aprovionamento da célula, a rainha pode comportar-se de dois modos, dependendo da fase em que se encontre esse sub-processo. Se ainda estiverem ocorrendo descargas de alimento, a rainha afasta-se e esconde-se sob o favo ou lamelas, mas se estiver na fase final ela sobe na célula e bota, mesmo sem a presença de operárias sobre o favo de cria.

Observamos, ainda, em duas colônias da espécie *S. postica*, posturas das rainhas com as colmeias abertas (no campo). Nessas duas colônias as rainhas já haviam botado em algumas células quando as colmeias foram abertas e pudemos ver que, mesmo sem operárias sobre o favo de cria e com operárias agitadas ao redor da colmeia, as rainhas botaram em todas as células aprovionadas e que ainda não continham ovos. Essas células (23 em uma das colônias e 15 na outra) não foram operculadas logo após a postura por não haver operárias sobre o favo.

O número médio de células construídas por processo é característico da espécie e sofre variações dentro de certos limites, segundo as condições da colônia. Pela Tabela Xe (p. 47) vemos que a rainha *N. testaceicornis*, após adaptar-se às condições da colônia em que se encontrava (Cm: 34), passou a botar mais de um ovo por célula, sendo esse número tanto maior quanto menor fosse o número de células aprovionadas. Sendo característico dessa espécie a construção de um grande número de células por processo, é lógico que a rainha tenha condições de funcionamento ovariano para botar nessas células. Em colônia mista deve ocorrer que, após adaptar-se às novas condições, grande número de óvulos se desenvolva nos ovários da rainha e após estar suficientemente estimulada ou ter iniciado a postura, tenha que continuar a botar mesmo que seja em células que já contenham ovos.

Observações comportamentais, durante esse sub-processo, mostraram, ainda, a grande capacidade das rainhas em adaptarem-se a novas situações.

Nas colônias mistas n.ºs 34 (rainha *N. testaceicornis* e operárias *S. postica*) e 44 (rainha *P. (F.) schrottkyi* e operárias *N. testaceicornis*) as rainhas adaptaram-se perfeitamente ao diâmetro maior da célula que o da sua própria espécie. Nas primeiras vezes que essas rainhas tentaram subir em células aprovionadas não puderam botar, pois ao inserirem o abdomen nas células ele tocava o alimento, o que fazia com que elas se afastassem de modo agitado. Após várias tentativas, essas rainhas passaram a apoiar o quinto segmento dorsal de um lado do colar e as patas do outro podendo, assim, efetuar posturas (Tabelas Xe e XIIe, pp. 47, 55).

A rainha *S. postica* da colônia mista n.º 36, onde as operárias eram da espécie *N. testaceicornis*, conseguiu botar nas pequenas células construídas pelas operárias, apoiando-se nas lamelas ao redor das mesmas e, depois, sobre o favo assim que ele tomou forma Tabela Xe. p. 47).

Pelas Figuras 3, 4 e 5 (pp. 74-76) podemos ver que em todas as colônias mistas, onde o tempo médio de postura foi nitidamente maior que o observado em colônias normais, havia sempre, também, nitida diferença de tamanho entre as abelhas das espécies utilizadas. Após os processos iniciais, a capacidade de adaptação dessas rainhas levou-as a efetuar as posturas em tempo, praticamente, igual ao observado em colônias normais.

As adaptações comportamentais sofridas pelas rainhas, mais evidentes que em operárias, podem ser explicadas pelo fato de que uma rainha permanece muito tempo na colmeia exercendo, e somente ela, as mesmas funções, o que não ocorre com as operárias que executam, em grupo ou isoladamente, várias funções e por tempo limitado, sendo, continuamente, substituídas por outras.

4.2.5. Operculação de células de cria

Com exceção da colônia mista nº 34, em todas as outras as operárias operculam as células do modo característico da sua espécie.

Na colônia mista nº 34 (rainha da espécie *N. testaceicornis* e operárias da espécie *S. postica*), poucas foram as células operculadas e somente as que apresentavam, pelo menos aparentemente, um ovo e em posição ereta sobre o alimento larval (Tabela Xe, p. 47). Essas operculações foram feitas com as operárias trabalhando lateralmente não ocorrendo a primeira fase, onde uma operária, com o abdômen inserido na célula e movimentos rotatórios, dobra o colar trabalhando com as patas anteriores e as mandíbulas, o que é característico da espécie.

Sakagami e Zucchi (1966) observaram ausência da primeira fase da operculação quando, após tomar a posição para a postura, a rainha deixa a célula sem botar. Lucy L. Dias (informação pessoal) observou o mesmo em célula com postura de operárias, com óvulo ereto e no centro do alimento larval, na espécie *S. postica* (mesma espécie das operárias da colônia mista nº 34).

Posturas da rainha *N. testaceicornis*, na colônia citada, ocorreram em células estruturalmente incompletas. Em células completas o tipo de operculação observado não pode ser devido ao mesmo fator que em *P. (F.) schrottky*, (onde as células são aprovisionadas quase até a borda), mesmo porque na colônia mista nº 36 (rainha da espécie *S. postica* e operárias da espécie *N. testaceicornis*) o ovo da rainha ultrapassava a borda da célula e a operculação sempre ocorreu em duas fases (rotatória e lateral).

Para Sakagami e Zucchi (1966) o comportamento de circulação sobre a célula é liberado somente pela presença de ovo da rainha e, provavelmente, por estímulo químico emitido por ele. Concordamos com esses autores e consideramos que a ausência da fase rotatória na operculação das células de cria, observada na colônia mista nº 34, deve ser atribuída à quantidade do estímulo químico emitido pelo ovo da rainha *N. testaceicornis*. Este ovo é pequeno em comparação ao da rainha *S. postica*, não deve ser suficiente para liberar o comportamento de circulação sobre a célula em operárias da espécie *S. postica*.

Quanto à forma do ovo, nossos dados mostram que ela não é importante para a liberação desse comportamento, pois células com ovo de forma diferente do da rainha da espécie das operárias foram operculadas em outras colônias mistas,

sempre do modo característico da sua espécie. Contudo, a posição do ovo, estar ou não ereto sobre o alimento, pode ser importante, pois dela depende uma maior área para a liberação de substâncias químicas (células com ovo de rainha *N. testaceicornis*, deitado sobre o alimento, não foram operculados por operárias *S. postica*).

Sobre o tempo médio despendido na operculação de células de cria, grandes alterações foram observadas somente em colônias onde as duas espécies eram do grupo Meliponini (Figura 3, p. 74) e devidas à ocorrência de posturas de operárias.

Na colônia nº 34, a ausência da primeira fase da operculação justifica o tempo maior aí despendido. Nas outras colônias, as pequenas alterações observadas podem ser devidas ao tamanho do ovo da rainha que pode ultrapassar a borda da célula (Cm: 31), passagem da rainha perto da célula (o que, geralmente, interrompe o trabalho da operária) ou, ainda, à dificuldade de se observar o momento em que a célula está totalmente operculada.

4.3. Desenvolvimento dos ovários de operárias

Sakagami e Zucchi (1963) verificaram que em *S. postica* as operárias põem óvulos na margem da célula, já com alimento, e que esses óvulos são comidos pela rainha. O fato, mais tarde, foi verificado ser comum em um grande número de espécies da tribo Trigonini.

A presença de ovários desenvolvidos em operárias de colônias normais mostra que no grupo Meliponinae a regulação social é feita diferentemente daquela de *Apis*.

Do acúmulo de informações até agora conseguidas sobre o grupo (Sakagami e Zucchi, 1966) sabemos que, com relação à regulação social, ele pode ser dividido em:

- a) Espécies cujas operárias apresentam ovários desenvolvidos em colônias normais: todas as *Melipona* e a maioria dos Trigonini até agora estudados.
- b) Espécies onde as operárias não apresentam ovários desenvolvidos em colônias normais: *Leurotrigona muelleri* e cinco espécies de *Frieseomelitta*.

As espécies, por nós estudadas, encontram-se entre as do primeiro grupo.

Nossas observações de processos de postura de células de cria (Tabelas Vc,d — VIIIc,d e IXd,e — XIIId,e) mostram, quanto ao desenvolvimento ovariano de operárias, diferentes resultados para as espécies estudadas.

Nas colônias mistas formadas com espécies da tribo Trigonini, as operárias conservaram as características específicas com relação ao desenvolvimento dos ovários; enquanto que as operárias da espécie *M. quadrifasciata anthidioides*, em presença de rainhas fisogástricas de três espécies diferentes de *Melipona*, apresentaram um elevado índice de desenvolvimento ovariano, maior mesmo que o apresentado por operárias dessa espécie, em colônias normais, nos períodos de produção de machos.

Observando os resultados obtidos na colônia mista nº 19 (operárias da espécie *M. quadrifasciata anthidioides* em colônia normal da espécie *M. marginata marginata*) podemos ver que a média de 10,2 células operculadas por dia corresponde

a 14 dos 62 dias de nossas observações e que, nesse período, observamos 50 processos de construção e postura de células de cria, tendo, em todos eles, ocorrido pelo menos uma postura de operária (1-9 óvulos por célula) (Veja 3.1.3.3.b, p. 27).

Se considerarmos essa média para todo o período teremos que em 62 dias foram operculadas 632,4 células e que, mesmo com apenas um óvulo por célula, as 30 operárias *M. quadrifasciata anthidioides* teriam botado, em média, 21 óvulos cada uma. Esse número é para nós muito importante, pois mostra que os ovaríolos dessas operárias, quatro por ovário (Sakagami, Beig, Zucchi e Akahira, 1963), são capazes de produzir dois ou mais óvulos cada um.

Procuraremos, frente aos resultados obtidos e aos constantes da literatura, tecer algumas considerações sobre o assunto para as abelhas por nós estudadas.

a) Produção de óvulos especializados

— Operárias *S. postica*, *S. tubiba* e *N. testaceicornis* botam óvulos alimentares na margem da célula e, além deste tipo, Sakagami e Zucchi (1963) constataram a presença de outro tipo de óvulo que é botado, sobre o alimento, por operárias da espécie *S. postica*; Akahira, Sakagami e Zucchi (1970) mostraram, ainda, que os óvulos alimentares não possuem núcleo.

— Operárias *P. (P.) droryana* botam sobre o favo de cria (poucas vezes observado) e fora do processo de postura da rainha.

— Postura de operária *P. (F.) schrottkyi* somente sobre o alimento (raramente observado).

— Operárias *Melipona* botam um só tipo de óvulo e sobre o alimento.

Esses fatos precisam ser considerados, pois em colônias mistas onde as espécies eram da tribo Trigonini, não foi constatada, por observação direta, a produção de outro tipo de óvulo além dos alimentares, o que indica regulação diferente para a postura de óvulos especializados.

b) Época de produção de machos

Tem sido constatada por vários pesquisadores, por meios diretos ou indiretos, maior produção de machos em certas épocas do ano.

Nogueira-Neto (1954), estudando enxameagem, constatou o fato, entre outras, nas seguintes espécies: *P. (P.) droryana* (outubro), *N. testaceicornis* (julho) e *P. (F.) schrottkyi* (março), sendo que nas duas últimas espécies, verdadeiras "nuvens" de zangões foram observadas.

Beig (1972) mostrou, em *S. postica*, que nos meses de setembro a fevereiro é grande a porcentagem de células com mais de um ovo, sendo um da rainha e o outro, ou outros, de operárias (estes dão origem aos machos).

Pela Tabela XXII (p. 63) podemos ver que operárias *M. quadrifasciata anthidioides* foram responsáveis pela produção dos machos da colônia mista nº 10 e que estes emergiram, em grande número, nos meses de agosto (1971) e maio (1972). Kerr (1969), nesta mesma espécie, constatou produção de machos, também, durante o mês de agosto.

Em estudos realizados em 1946, em duas colônias da espécie *M. marginata*, Kerr (1969) observou que 83% das abelhas emergidas, no período de 21 de agosto

a 3 de setembro, eram machos. Na mesma espécie, Sakagami, Silva, Zucchi e Sanctis (não publicado) observaram postura, em grande quantidade, de óvulos de operárias durante a operculação de células de cria nos meses de julho e agosto.

Vemos, então, que em todas as colônias mistas estudadas, considerando-se os meses acima citados e os períodos de duração dessas colônias mistas (Tabela I, pp. 12-13) deveria ter ocorrido produção de machos pelas operárias, o que, no entanto, não ocorreu com as abelhas da tribo Trigonini. Entretanto, na colônia mista nº 17 (rainha *M. nigra schencki* e operárias *M. quadrifasciata anthidioides*) a produção de machos, iniciada em setembro, continuou até o final de nossas observações (dezembro).

c) "Substância de rainha"

Em abelhas do gênero *Apis*, essa "substância" tem sido objeto de estudo de vários pesquisadores e grande ênfase tem sido dada aos seus efeitos inibidores da construção de células reais (Butler, 1954, 1956 e 1961) e do desenvolvimento dos ovários das operárias (Groot e Voodg, 1954; Verheijen-Voogd, 1959; Pain, 1961; Velthuis e Es, 1964; Velthuis, 1972).

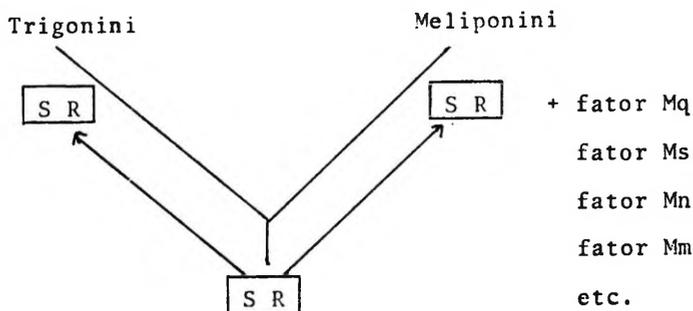
Para os Meliponinae, evidências da produção de feromônios pelas rainhas têm sido mostradas, principalmente, em estudos relacionados com substituição de rainhas em colônias normais e aceitação de rainhas virgens em colônias órfãs (Kerr, Zucchi, Nakadaira e Butolo, 1962; Silva, Zucchi e Kerr, 1972; Sakagami, Silva, Zucchi e Sanctis, não publicado; Fonseca, informação pessoal).

Nas colônias mistas com abelhas Trigonini não ocorreu produção de óvulos, que dão origem a machos, pelas operárias em presença de rainha de espécie diferente (óvulos alimentares foram produzidos normalmente). De todas essas colônias constatamos a emergência de somente um macho filho de operária. Em colônias mistas com abelhas Meliponini foi grande a produção de óvulos pelas operárias (óvulos não são especializados). Nas espécies estudadas, das duas tribos, o aumento na produção de óvulos ocorre quando em condição de colônia órfã.

Observando a Tabela VIIIc (p. 34) vemos que operárias *S. postica* Cm: 20) comportam-se como em colônias normais, não tendo sido constatado aumento na produção de óvulos alimentares e produção de óvulos que originam machos, na presença da rainha *M. marginata marginata*. Admitindo a produção de "substância de rainha" teremos que considerar, para essa colônia, que a "substância" da rainha *M. marginata marginata* agiu como inibidora em relação às operárias *S. postica*, tendo atuado de modo semelhante à "substância" produzida pelas rainhas da tribo Trigonini.

Se considerarmos ser um tipo de "substância de rainha" o responsável, quando em colônias normais, pela inibição relativa dos ovários das operárias por nós estudadas, teremos que admitir que entre as espécies da tribo Trigonini não há diferenças importantes na "substância" produzida pelas rainhas. A troca de rainhas entre espécies Trigonini é, então, possível sem que haja problemas com relação ao desenvolvimento ovariano de operárias. No entanto, entre as espécies da tribo Meliponini a "substância de rainha" parece ser um sinal específico.

Por nossos resultados sugerimos para os Meliponinae o seguinte esquema:



onde uma estrutura antiga permaneceu constante para as duas tribos, tendo ocorrido para os Meliponini a adição, para cada espécie, de um fator diferente que torna a “substância de rainha” um sinal específico.

Por esse esquema uma estrutura básica, presente na “substância” de rainhas Meliponini, possibilita a introdução de rainhas dessa tribo em colônias com operárias Trigonini sem que ocorram problemas relacionados à super-productividade de óvulos pelas operárias.

4.4. Comportamentos específicos

O uso, para comportamento, dos termos “inato” e “adquirido” foi contestado por Schneirla (1956, in Sakagami, 1960) por considerar que essa distinção rígida simplifica demais a complicada natureza dos vários tipos de comportamento, tendo em vista que eles resultam de influências combinadas de fatores extrínsecos e intrínsecos e da reação do organismo a eles.

Morris (in Sakagami, 1960), no entanto, admite ser fora de dúvida que certos comportamentais conservem-se constantes entre os membros de uma mesma espécie e que devem ser considerados como comportamentos específicos, pois diferem, distinta e frequentemente, mesmo em espécies próximas.

Não podemos, é claro, deixar de considerar a influência dos fatores externos, mas por muitos dos nossos resultados podemos ver que certos padrões comportamentais conservaram-se constantes, mesmo sob influência heteroespecífica, onde ocorrem diferenças comportamentais e físicas como, por exemplo, tamanho e forma de potes, células, etc.

Nossas observações de processos de construção e postura de células de cria (Tabelas V — VII) mostram que, apesar das adaptações ocorridas com o passar do tempo, os padrões comportamentais não sofreram alterações. Rainhas e operárias adaptaram-se às novas condições sem, no entanto, mudarem a “forma” do comportamento.

O modo característico de uma rainha *P. (F.) schrottkyi* (Tabela XIIc, p. 53) fixar as células de um processo é o exemplo mais claro do que acabamos de admitir, pois, apesar de ter sido reduzido, sensivelmente, o tempo de fixação para as células que se seguem à primeira fixada, o comportamento de fixá-las individualmente conservou-se enquanto durou a colônia mista. Sakagami & Zucchi (1966) consideram os padrões comportamentais observados nos processos de construção e postura de células de cria como os que melhor caracterizam uma espécie de Meliponinae.

Os estudos sobre interações rainha-operárias (Veja 3.2, p. 56 e Tabelas XIIIa,b, p. 57) mostram que também aí foram conservadas as características específicas, tendo sido constatadas, somente, alterações quanto à intensidade e frequência desses comportamentos.

Todas as construções (Veja 3.5.1., p. 59) executadas pelas operárias, expressões de padrões comportamentais, foram sempre da forma e tamanho característicos da espécie, tanto em colônias iniciadas com operárias recém-emergidas, como naquelas onde ocorreu substituição de uma espécie por outra. Nogueira-Neto (1950), Rezende (1967) e Oliveira e Fonseca (1973), por suas observações em colônias mistas de Meliponinae, já haviam mostrado o caráter inato desses comportamentos.

4.5. Determinação de castas

4.5.1. Tribo Trigonini

Perez, em 1895 (in Kerr, 1948b), baseando-se no fato de serem as células reais maiores que as de operárias, já se referia à quantidade de alimento como fator responsável pela formação de rainhas na tribo Trigonini. Nos anos que se seguiram, sem se preocuparem em prová-la, a idéia foi aceita pelos vários autores que se dedicaram ao estudo dessas abelhas.

Paralelamente aos nossos trabalhos, outros pesquisadores estudaram o assunto utilizando, no entanto, espécies e métodos diferentes.

Darchen e Delage (1970) e Darchen e Delage-Darchen (1971) transportaram larvas de *Hypotrigona*, *Axestotrigona* e *Dactylurina* que já haviam ingerido o alimento de suas células para outras, da mesma espécie, onde o alimento encontrava-se intacto e obtiveram rainhas, pouco menores que as normais, e operárias. Conceição Camargo (1973) criou larvas de *S. postica* em células artificiais e, com diferentes quantidades de alimento, obteve operárias, intercastas e rainhas. Convém, ainda, citar que Terada (1973), estudando colônias de *Leurotrigona muelleri*, observou larvas dessa espécie ingerindo alimento de células vizinhas através de um orifício no ponto de contato entre duas, ficando uma célula vazia enquanto que da outra emergia uma rainha.

Nossos resultados, apresentados na Tabela XXV (p. 60) mostram que quando uma rainha *P. (F.) schrottkyi* bota em células, tamanho para operárias, construídas e provisionadas por operárias da espécie *N. testaceicornis* e que correspondem em tamanho às células reais da espécie da rainha, todas as fêmeas são, fenotipicamente, rainhas. Mostram, ainda, que quando as células são pouco maiores que as de operárias da espécie da rainha, como é o caso da colônia nº 39, onde a

rainha era da espécie *P. (P.) droryana* e as operárias da espécie *N. testaceicornis*, as larvas desenvolvem-se em operárias um pouco maiores que as de colônias normais.

Conceição Camargo (informação pessoal), usando microseringa Hamilton (1000 μ l), mediu o volume total de células de operárias e encontrou, para as espécies citadas, o seguinte volume médio: *N. testaceicornis* = 19 μ l, *P. (P.) droryana* = 15 μ l e *P. (F.) schrottkyi* = 25 μ l. Vemos, então, que em células com o dobro da capacidade das de sua própria espécie a larva fêmea da espécie *P. (F.) schrottkyi* desenvolve-se em rainha; enquanto que larvas fêmeas *P. (P.) droryana* desenvolvem-se em operárias em células com, aproximadamente, um terço a mais do volume das de sua espécie.

De outras colônias mistas (n.ºs 26 e 31) formadas com abelhas das espécies *S. postica* e *S. tubiba*, onde tanto as células de operárias como, também, as células reais são correspondentes em tamanho, emergiram operárias e rainhas somente de células características.

Rezende (1967), trabalhando com colônia mista onde a rainha era da espécie *P. (P.) remota* e as operárias *P. (P.) droryana*, obteve operárias menores que as normais e nenhuma rainha. Juliani (1967), trabalhando com rainha *P. (P.) julianii* e operárias *P. (P.) droryana*, obteve resultado semelhante ao nosso da colônia mista n.º 44, onde todas as fêmeas foram rainhas. Oliveira e Fonseca (1973) obtiveram somente operárias *P. (P.) saiqui* em uma colônia mista onde a rainha era dessa espécie e as operárias *P. (P.) droryana*.

Juliani (1967) observou, em colônia normal, emergência de rainhas de células reais e de células de operárias na mesma espécie *P. (P.) julianii*, em que todas as fêmeas foram rainhas quando em condição de colônia mista. Sakagami (informação pessoal), também observou emergência de rainhas desses dois tipos de células em colônia normal da espécie *Schwarziana quadripunctata*. Os dois autores afirmam que as larvas fêmeas criadas em células reais sempre eram rainhas e que as rainhas criadas em células de operárias foram examinadas e consideradas, fenotipicamente, normais.

Todos os resultados citados mostram claramente que nas espécies estudadas, e provavelmente em todo o grupo, uma larva fêmea desenvolve-se em rainha quando recebe alimento em quantidade suficiente. No entanto, o fato de emergirem rainhas de células destinadas a criar operárias leva-nos a crer que não somente a quantidade total de alimento deve ser considerada, pois pode ocorrer que o aumento de apenas um dos componentes do alimento larval seja suficiente para determinar a casta. A qualidade do alimento larval, quanto à proporção de seus componentes, deve ser, também, considerada.

Durante o período pós-descargas de alimento, em uma célula aprovionada, ocorrem inserções de operárias e rápidas contrações abdominais que, segundo Sakagami e Oniki (1963), envolvem descargas de secreção glandular. Kerr (1948b) afirmou que o alimento larval dos Meliponinae é composto por pólen, mel e secreção glandular.

Wirtz (1973), estudando determinação de castas e os efeitos do hormônio juvenil sobre larvas de *A. mellifera mellifera*, obteve intercastas por três vias: transferência de larvas de operárias com mais de três dias para células reais, pelo tratamento de larvas de operárias com geléia real e pela alteração do hormônio

juvenil; concluiu que este hormônio, produzido pela "corpus allatum", age como mediador entre o alimento e a diferenciação dos caracteres das castas. Em *Apis*, segundo Rembold (1967), uma substância biologicamente ativa (princípio determinante), responsável pelo desenvolvimento de uma larva fêmea em rainha, é produzida pela glândula mandibular da operárias alimentadora de cria. Se o mesmo ocorrer com os Trigonini é possível que somente o aumento, em proporção, da secreção glandular seja suficiente para que uma larva fêmea se desenvolva em rainha, mesmo em célula de operária. Desse modo, podemos admitir, também, a possibilidade de operárias emergirem de células reais, bem mais raro, quando a secreção glandular, contida no alimento larval, não atingir a quantidade mínima indispensável.

A qualidade do alimento larval, no que se refere a espécies diferentes, é um outro aspecto a ser considerado.

Os resultados obtidos em colônias mistas com abelhas da tribo Trigonini, citados anteriormente, e os obtidos com abelhas da tribo Meliponini (Tabelas XV — XIX, XXI e XXII, pp. 60-63) mostram que a qualidade do alimento não é própria da espécie ou, pelo menos, agem como se não o fosse em se tratando de espécies próximas.

As observações apresentadas nos itens 3.4.1. e 3.4.2., pp. 56, 58, sobre fertilidade de rainhas virgens, mostram que rainhas *P. (P.) droryana* e *P. (F.) schrottkyi*, criadas em células aprovisionadas por operárias da espécie *N. testaceicornis*, são férteis e comportam-se como as de sua espécie emergidas em colônias normais, o que confirma o proposto acima.

Verificamos, na colônia nº 20, que larvas *M. marginata marginata* não se desenvolvem em alimento da espécie *S. postica*. Vemos, então, que se o alimento não caracteriza espécies próximas pode caracterizar grupos maiores, pois a morte dessas larvas só pode ser devida à qualidade do alimento, tendo-se em conta que a posição do ovo era correta.

4.5.2. Tribo Meliponini

Entre os Meliponini, a emergência de rainhas de células do mesmo tamanho que as de operárias chamou a atenção dos pesquisadores e no início do século lhering (1903) formulava a hipótese de que, nesse grupo, os ovos já estavam determinados no momento da postura.

Outros autores (Salt, 1929; Schwarz, 1932) trataram do assunto sem, no entanto, preocuparem-se a fundo com ele até 1946, quando Kerr publicou um primeiro trabalho sobre a determinação genética das castas no gênero *Melipona*.

A partir dessa data, Kerr e colaboradores (Kerr, 1948b, 1950, 1969, 1973; Kerr e Nielsen, 1966; Kerr, Stort e Montenegro, 1966) dedicaram-se à solução do problema e a hipótese atualmente aceita é que até 25% das fêmeas heterozigotas para os dois pares de genes feminizantes, responsáveis pela determinação das castas, serão rainhas se receberem alimentação suficiente; o que equivale a dizer que a determinação das castas no gênero *Melipona* é dependente de fatores genéticos e ambientais.

Em nossas colônias mistas formadas com abelhas desse grupo, com exceção da de nº 2 (Tabela XVIII, p. 61) cujos resultados não podemos ainda explicar, as porcentagens encontradas para as rainhas foram sempre iguais ou menores que os 25% propostos na teoria aceita.

A favor da teoria de Kerr e Nielsen (1966) temos o fato que, excluindo as 199 abelhas da colônia nº 2, foram analisadas 13734 fêmeas da espécie *M. quadrifasciata* de onze colônias mistas, com amostras de 100 a 200 indivíduos em nove delas e durante pouco mais de quinze meses nas outras duas. Mesmo considerando as porcentagens de rainhas nos vários meses do ano, nas duas últimas colônias, veremos que a maior observada foi de 25,62%. Os resultados das colônias mistas n.ºs 13 e 17 (Tabela XXIV, p.), onde foram identificadas 25 fêmeas da espécie *M. subnitida* e 9 da espécie *M. nigra schencki*, encontram-se, também, dentro das porcentagens propostas.

Se considerarmos, ainda, os dados obtidos em colônias normais, usadas como controle, da espécie *M. quadrifasciata* (Tabelas XV — XX, pp. 60-61) veremos que das doze colônias analisadas, somente três mostraram resultados pouco superiores aos propostos, mas quando submetidos ao Teste X^2 , ao nível de 5%, os resultados não significativos confirmaram, mais uma vez, a proporção esperada de 25%.

4.6. Produção de machos

Entre os Meliponinae, sabe-se que machos e operárias emergem de células semelhantes e, após os trabalhos de Sakagami e Zucchi (1963), Sakagami, Beig, Zucchi e Akahira (1963) e outros que se seguiram, que as operárias desse grupo, com exceção de poucas espécies, põem ovos em presença da rainha fisogástrica. Outros autores (Nogueira-Neto, 1963; Sakagami, Montenegro e Kerr, 1965; Kerr, Stort e Montenegro, 1966) mostraram, ainda, a presença eventual de mais de um ovo em uma mesma célula em *M. quadrifasciata anthidioides*, mas não relacionaram o fato com produção de machos.

Baseando-se nesses trabalhos, Beig (1972) dedicou-se ao estudo da produção de machos em colônias normais de *S. postica* e mostrou que de óvulos de operárias, em células com mais de um ovo, emergem machos. Mostrou, ainda, que a rainha bota em todas as células e que a ocorrência de mais de um ovo é, no geral, resultante de postura de operária, pois, durante todo o período em que realizou observações, somente em três casos, a rainha botou um segundo ovo em uma mesma célula tendo, de todas elas, emergido machos.

Durante nossos trabalhos tivemos oportunidade de observar posturas de operárias, após a postura da rainha, em colônias normais de *M. nigra schencki*, *M. quadrifasciata quadrifasciata* e *M. quadrifasciata anthidioides*. O mesmo foi observado em *P. (F.) schrottkyi* por Camillo (1971) e em *M. marginata marginata* por Sakagami, Silva, Zucchi e Yamashita (não publicado). As observações de Beig (1972) e as de Camillo (1971) mostram que nessas espécies a produção de machos é devida, principalmente, a posturas de operárias durante a operculação da célula.

Nas colônias mistas estudadas por nós, onde utilizamos operárias *S. postica*, *S. tubiba* e *N. testaceicornis*, verificamos a ocorrência de postura de óvulos alimentares, não tendo, no entanto, observado postura de óvulos semelhantes aos da

rainha e botados no centro da célula, sobre o alimento larval. De todas essas colônias só um caso de macho filho de operária foi constatado (Cm: 44), tendo o mesmo emergido de célula real; todos os outros eram filhos de rainha e só ocorreram nas colônias mistas n.ºs 39 e 44 (Tabela XXV, p. 69).

Vários autores têm encontrado, durante suas observações em colônias normais, machos gigantes emergidos de células reais, no entanto, não puderam eles afirmar se esses machos eram filhos de operárias ou de rainhas.

Nogueira-Neto (1951) foi quem primeiro se referiu à presença de machos gigantes em colônias de Meliponinae. Juliani (1967) observou, em uma colônia da espécie *P. (P.) julianii*, que de 30% das células reais emergiam machos do mesmo tamanho de uma rainha virgem. Fonseca (1970) observou a emergência de machos de células reais e atípicas (paredes grossas e escuras) em colônias órfãs de *P. (P.) schrottkyi*. Camillo (1971) mostrou a presença desses machos em colônias normais desta mesma espécie, tendo a maior frequência coincidido com a maior densidade de machos comuns na população (nessa época ocorreram posturas de operárias durante a operculação da célula). Fonseca (1970) observou machos gigantes em colônias órfãs e normais da espécie *Paratrigona subnuda*.

O fato de termos encontrado um macho gigante filho de operária, as observações em colônias órfãs e os trabalhos de Fonseca e Camillo, citados acima, mostram que as operárias botam óvulos do tipo que originam machos tanto em células destinadas a criar operárias como, também, em células reais. Assim, nessas espécies, na época da produção de machos, as operárias podem botar, indistintamente, nos dois tipos de células.

Nas colônias mistas n.ºs 39 (rainha *P. (P.) droryana* e operárias *N. testaceicornis*) e 44 rainha *P. (F.) schrottkyi* e operárias *N. testaceicornis*) onde encontramos, respectivamente, 52,2% e 51,4% de machos, todos filhos das rainhas, as células das quais eles emergiram eram maiores que as de operárias da espécie das rainhas. Juliani (1967) obteve, em sua colônia mista com operárias *P. (P.) droryana*, 20% de machos filhos da rainha *P. (P.) julianii*, os quais, como em nossa colônia n.º 44, emergiram de células que correspondem em tamanho às células reais da espécie da rainha. Entretanto, em colônias mistas formadas com abelhas das espécies *S. postica* e *S. tubiba*, onde as células de operárias são semelhantes, não ocorreu emergência de machos. Essas observações levaram-nos a considerar que a grande porcentagem de óvulos não fecundados botados pelas rainhas pode ser devida à posição de postura adotada por elas, para ajeitarem-se em células cujos diâmetros eram maiores que os das próprias espécies. O trabalho de Oliveira e Fonseca (1973) reforça o que propomos, pois mostra que de células de operárias menores que as da espécie da rainha (operárias *P. (P.) droryana* e rainha *P. (P.) saiqui*) só ocorreu emergência de fêmeas.

Apesar de atribuírmos ao diâmetro do colar da célula a responsabilidade indireta da postura de óvulos não fecundados pelas rainhas, nas condições por nós estudadas, não consideramos que isso tenha relação com a postura de machos por rainhas de *Apis*.

Em *Apis*, até há bem pouco tempo, acreditava-se que sendo as células de operárias menores que as de zangões, suas paredes pressionavam o abdômen da rainha quando ela sentava para botar e, como resultado dessa pressão, os esper-

matozóides saíam da espermateca e fecundavam o óvulo. No entanto, Koeniger (1970) mostrou que a rainha de *Apis* deve reconhecer a célula de zangão com as patas anteriores, durante a inspeção que precede a postura, pois com a amputação ou "cobertura" dessas patas a porcentagem de óvulos fecundados, nessas células, pode chegar a 89%. O mesmo autor afirmou, ainda, que a anatomia da espermateca mostra ser impossível a liberação de espermatozóides por meio de pressão.

Não ocorrendo nos Meliponinae células de tamanhos diferentes para a criação de machos e operárias, a explicação de Koeniger (1970) não pode, é claro, ser aqui aplicada. A postura de óvulos não fecundados pelas rainhas *P. (P.) droryana* e *P. (F.) schrottkyi*, nas duas colônias citadas, parece-nos ser devida apenas à posição de postura (quinto segmento dorso-abdominal apoiado de um lado do colar e as patas do outro) que deve ter interferido no funcionamento, muscular provavelmente, do aparelho genital das rainhas. Devemos lembrar que as duas rainhas ajeitavam-se nas células do mesmo modo; no entanto, somente um estudo específico e apurado poderia mostrar o mecanismo responsável. Consideramos, então, que em condições normais a produção de machos, nos Trigonini, deve ser atribuída às operárias como proposto por Beig (1972).

Para a tribo Meliponini, que trataremos a seguir, nossos estudos mostraram, também, a contribuição das operárias para a produção dos machos de uma colônia.

Na colônia mista nº 10 (Tabela XXII, p. 63 e Figura 2, p. 66) formada com abelhas da espécie *M. quadrifasciata*, onde as listras amarelas no abdômen das operárias nos mostravam a ascendência dos machos, e na de nº 17 (rainha *M. nigra schencki* e operárias *M. quadrifasciata anthidioides*, foi-nos fácil comprovar que nas *Melipona* ocorre o mesmo observado por Beig (1972) em *S. postica*, isto é, de células com ovos de rainha e operárias emergem machos filhos destas últimas.

Ainda na colônia mista nº 10 (Veja 3.6.1.2.3.) pudemos constatar que a rainha bota uma única vez em cada uma das células aprovisionadas e que a presença de mais de um ovo em uma mesma célula é devida a posturas de operárias e não à super-produtividade da rainha, como sugerido por Sakagami, Montenegro e Kerr (1965).

Em 14 colônias da espécie *M. subnitida*, de amostras de 50 colônias (população = 200 colmeias), Contel (1972) encontrou pupas de machos que foram analisadas por eletroforese. Seus resultados mostraram que em 5 delas os machos eram somente filhos das rainhas, em 4 filhos de operárias e nas 6 restantes tanto de operárias como de rainhas.

Nossos resultados mostraram que enquanto na colônia nº 10 (Tabela XXII e XXIII, pp. 63, 64) as operárias foram responsáveis por 89,65% dos machos produzidos, na colônia mista nº 4 (Tabela XXI e XXIII, pp. 62, 64) elas produziram, somente, 1,55% dos machos, cabendo às duas rainhas utilizadas (períodos diferentes), praticamente, a totalidade da produção.

Apesar de completamente opostos, nossos resultados não nos surpreenderam por não termos constatado na colônia mista nº 4 posturas de operárias após a postura da rainha. Observações anteriores, no entanto, haviam mostrado a ocorrência desse fenômeno em colônias normais de *M. quadrifasciata quadrifasciata*. Como essas duas colônias estiveram durante todo o tempo sob as mesmas condi-

ções (tipo de colmeia, de manejo, local, etc.), e no mesmo período, procuramos as causas da diferença dos resultados dentro da própria população. Velthuis (1970) mostrou que, em *Apis*, um maior desenvolvimento ovariano nas operárias está relacionado com quantidade de alimento disponível.

Analisando os resultados da colônia nº 4, não encontramos relação entre produção de machos e número de operárias produzidas, de operárias em idade de construção de células na época em que foram botados os ovos que os originaram, população da colônia nos dois meses anteriores à emergência desses machos e, mesmo, com a porcentagem de rainhas produzidas. Desse modo, restou-nos o fato de que as rainhas utilizadas nessa colônia apresentaram características que indicam envelhecimento, o que não ocorreu com a rainha da colônia nº 10.

A primeira rainha da colônia nº 4 (Figura 1, p. 65) produziu, antes de ser substituída, um bloco de machos enquanto que a segunda, em período bem maior, produziu vários blocos. Como o período em que a primeira rainha foi observada foi curto, não podemos afirmar se outros blocos de machos foram, também, produzidos por ela antes daquele constatado. No entanto, como entre um bloco e outro produzido pela segunda rainha passava-se um período considerável, podemos supor que o mesmo tenha ocorrido com a primeira.

A constatação da presença de um número considerável de espermatozoides na espermoteca de uma das rainhas da colônia nº 4, aproximadamente, um terço do observado em rainhas recém-fecundadas (Kerr, Zucchi, Nakadaira e Butolo, 1962), mostra que a postura de óvulos não foi devida à falta ou pequena quantidade de espermatozoides.

Não tendo sido observadas diferenças comportamentais entre as rainhas das duas colônias durante os processos de postura, consideramos que as alterações fisiológicas sofridas por uma rainha no seu último período de vida sejam responsáveis pela postura de óvulos não fecundados. Nossos dados indicam, ainda, que essas alterações influenciam, direta ou indiretamente, o desenvolvimento ovariano das operárias, pois, nessa colônia, não ocorreu super-produtividade de óvulos pelas operárias durante todo o período.

Observações na colônia nº 10 mostraram que a produção de machos por operárias dá-se, também, em blocos (Figura 2, p. 66). Fonseca (1970), por suas observações em *Paratrigona subnuda*, sugere a possibilidade de variações na produção de feromônio pela rainha.

A Figura 2D mostra uma leve tendência ao aumento do número de células construídas por operária na época de produção de machos, o que nem sempre ocorre quando eles são produzidos pela rainha (Figura 1D). Parece-nos que estímulos internos provindos do desenvolvimento dos ovários, poderiam levar as operárias a trabalhar mais ativamente em construção de células. No entanto, nada podemos afirmar, pois faltam-nos dados quanto à faixa etária de operárias poedeiras e sobre sua capacidade de postura.

As mesmas figuras (1 e 2) mostram, também, um grande aumento do número de células construídas por operária quando o número destas é muito pequeno. Observações em uma colônia normal da espécie *M. quadrifasciata quadrifasciata* mostraram-nos que as operárias que se dedicam à construção de células e outras tarefas, podem permanecer mais tempo executando a mesma função quando não

são substituídas, o que acontece quando não ocorre emergência de operárias na colônia por um certo período.

Como para a confecção das Figuras 1C,D e 2C,D utilizamos, apenas, operárias com idade média de 15 dias, admitimos serem os altos picos mostrados naquelas figuras devidos ao fato de não termos considerado as operárias mais velhas que continuaram exercendo a mesma função.

5. SUMARIO E CONCLUSÕES

As observações efetuadas em colônias mistas com onze espécies de Meliponinae, com ênfase especial nos processos de construção e postura de células de cria, determinação de castas e produção de machos indicam que:

- a — Odores diferentes dos da própria colmeia constituem a principal causa da rejeição de abelhas e favos de cria de espécies diferentes. Esses odores podem ser dissimulados pelo contacto, anterior à introdução, com abelhas e favos da espécie receptora ou podem ser mascarados pelos odores das colônias, ou mesmo absorvidos por eles, pela insistência na introdução de favos de cria; podem ser, ainda, evitados pela formação de colônias com rainhas fisogástricas e operárias recém-emergidas.
- b — Operárias *S. postica* produzem, quando no estágio pupal (olho branco à escuro), uma substância cujo odor, muito diferente ou mais forte que os da própria colmeia mista, não é tolerado por operárias *S. tubiba*.
- c — A presença de favos e células de cria em construção, interações rainha-operárias sobre o favo de cria e durante as pré-fixações, onde elas se estimulam reciprocamente, são muito importantes para o início e continuidade da construção de células.
- d — Os estímulos internos para a pré-fixação e fixação, apetite da rainha e pressão nos ovários, propostos por Sakagami e Zucchi (1966) são mais importantes que os externos (presença de célula pronta e concentração de operárias ao redor dessa célula), pois esses sub-processos podem ocorrer mesmo antes da células ficarem prontas.
- e — Uma rainha não bota sem ter antes fixado (do modo característico da espécie) a célula (ou grupo de células) a ser aprovionada; a sequência do processo, como observado em colônias normais, não é alterada.
- f — O estímulo químico (durante a fixação a rainha regorgita uma gota que fica entre suas mandíbulas), mais que os mecânicos ocorridos durante as interações rainha-operárias, é o responsável pela deposição da primeira gota de alimento na célula a ser aprovionada.
- g — Em colônias mistas com abelhas do gênero *Melipona* as rainhas só botam durante os primeiros processos, depois são impedidas por operárias que botam durante o aprovionamento, iniciando, em seguida, a operculação da célula. O mesmo não ocorre com abelhas da tribo Trigonini.
- h — O comportamento das operárias ao redor da célula aprovionada pode impedir a aproximação da rainha; neste caso a adaptação da rainha à nova

situação depende da sua agilidade e, também, da diferença de tamanho entre as abelhas das duas espécies.

- i — As rainhas do grupo *Meliponinae*, dentro dos limites, possuem grande capacidade de adaptação a novas condições.
- j — Após adaptar-se às condições da colônia mista e estar suficientemente estimulada para botar, uma rainha *N. testaceicornis* bota mesmo em células que já contenham ovos. Deve ocorrer que a rainha, com óvulos prontos em seus ovários, tendo iniciado a postura não possa parar antes que um certo número deles seja botado (em colônia de sua própria espécie ela tem à sua disposição, em média 26,6 células prontas e na colônia mista com operárias *S. postica* o número médio era 2,3).
- k — O estímulo químico, provindo do ovo da rainha, libera na operária o comportamento de circulação sobre a célula (Sakagami e Zucchi, 1966); a forma do ovo não influi nesse comportamento, mas a sua posição sobre o alimento larval é importante, pois dela depende uma maior área para a liberação do estímulo.
- l — Um ovário de uma operária *M. quadrifasciata* tem condições para produzir dois ou mais óvulos.
- m — Os padrões comportamentais dos processos de construção e postura de células de cria não são alterados, apesar das adaptações ocorridas com o passar do tempo — rainhas e operárias não mudam a “forma” do comportamento.
- n — A quantidade de secreção glandular, contida no alimento larval, pode ser responsável, direta ou indiretamente, pela determinação de castas na tribo Trigonini.
- o — Em grupos filogeneticamente próximos, a qualidade do alimento larval não é própria da espécie ou, pelo menos, age como se não o fosse; a qualidade do alimento que não caracteriza espécies próximas pode caracterizar grupos maiores.
- p — Nossos dados reforçam a hipótese genética-ambiental para a determinação das castas no gênero *Melipona*.
- q — As operárias poedeiras da tribo Trigonini podem botar, indistintamente, em células reais ou de operárias.
- r — A posição da rainha para a postura em células com diâmetro maior que o de células de sua própria espécie pode interferir no funcionamento, muscular provavelmente, do seu aparelho genital, levando-a a botar óvulos que dão origem a machos. Rainhas *P. (F.) schrottkyi* e *P. (P.) droryana* botaram em células construídas por operárias *N. testaceicornis* e dessas células emergiram cerca de 50% de machos filhos das rainhas.
- s — A presença de mais de um ovo em uma mesma célula é devida a posturas de operárias e não à super-productividade de uma rainha *Melipona*.
- t — De células de cria, do gênero *Melipona*, com dois ou mais ovos emergem machos filhos de operárias.

- u — Em uma colônia da espécie *M. quadrifasciata*, onde a rainha é fisiologicamente jovem, os machos são produzidos pelas operárias.
- v — A postura de óvulos por rainha *M. quadrifasciata* não é devida à falta ou pequena quantidade de espermatozóides na sua espermateca.
- w — As alterações fisiológicas sofridas por uma rainha *M. quadrifasciata* no seu último período de vida devem ser responsáveis pela postura de óvulos que originam machos. Essas alterações influenciam, direta ou indiretamente, o desenvolvimento ovariano das operárias, pois em presença de rainhas que apresentam características que indicam envelhecimento não há produção de machos pelas operárias.
- x — O pedido de alimento da rainha às operárias pode ser um dos tipos de mecanismo “dominância-subordinação”; onde a rainha procura manter contato com as operárias para maior possibilidade de dominância sobre elas.
- y — Admitimos para as abelhas do grupo Meliponinae por nós estudadas a existência de um tipo de “substância de rainha” que controla o desenvolvimento ovariano das operárias.
- z — A “substância de rainha” das espécies do grupo Meliponinae deve apresentar uma estrutura básica comum, à qual, para a tribo Meliponini, foi adicionado, para cada espécie, um fator diferente que torna o sinal específico.

SUMMARY

The aim of the present work is to observe the behavior of stingless bees from the sub-family Meliponinae in colonies composed by bees from more than one species or sub-species. The mixed colonies consisted of workers from one species and queens from another one. The following aspects have been considered:

1) Analysis of behavior under normal circumstances and in mixed colonies. The processes of food discharges and oviposition in brooding cells were carefully studied.

2) Determination of castes and male production. As the size of the bees from this sub-family varies considerably, it was not difficult to observe the influence of the amount of larval food on the caste determination. The ancestry of males obtained in mixed colonies could also be easily identified.

Table I shows the combinations used in order to set up mixed colonies. The following items are mentioned: the species chosen for each situation, the foreign element put in the hive and the receptor's reaction, and the length of time needed for the experiment.

The colonies were put in glass-covered observation hives. The pieces of glass were changed only when it was absolutely necessary. The first attempts to set up mixed colonies showed that young workers from one species, under the command of physogastric queens from another species, began to build brood cells earlier (at the same age in which they worked in homospecific colonies) on condition that a recently-built brood comb containing eggs and newly-born larvae of the same species was put in their hives. This device was then used when necessary and good results were obtained.

In some of the mixed colonies there was no construction of brood cells, in spite of the fact that during a certain period, adult elements from both species were seen together. Table II shows the failures. Mixed colonies composed by the two sub-species of *Melipona quadrifasciata* were considered as absolute successes. No interruption in the setting up and laying of brood cells was verified when a physogastric queen of another sub-species was put in the hive, as if the mother-queen had not been replaced. If behavior changes eventually occurred between those two sub-species, they were not noteworthy in a mixed colony.

Table IV shows the cases at intermediate range of success. The results were shown for each colony, in normal conditions and as mixed colonies (Tables V to XVII).

General Remarks

I) Interaction queen/worker.

The basic patterns of behavior found in all Meliponinae were observed in mixed colonies specially in regard to the physogastric queen/worker interaction. Table XIV shows the facts which happened to the virgin queens accepted. The following items were observed: a) the virgin queen was seen moving to and fro incessantly along the hive, always followed by workers and asking for food; b) the virgin queen tried to keep hidden most of the time; c) the virgin queen seems restless and her oral contacts with workers increase. She goes to the outlet tube and stays there until the occurrence of the nuptial flight. After being accepted, all virgin queens showed swollen abdomens.

II) Colonies in which workers of two different species lived.

The following characteristics were observed: a) Common use: wax, resin and earth; the place in the hive to take off wax and to put detritus; pollen and honey pots. b) Construction of cells, involucre and pots were done by all the workers. In the colony where the substitution of workers occurred gradually, a change in the aspect of the colony was also observed. c) The other activities were developed by workers of the two species, except for colony n° 19, where the workers of *Melipona quadrifasciata anthidioides* always did some work related to brood and dehydrating nectar. These workers did not leave the hive until the end of their lives. d) Trophallaxis was often observed between workers of different species and also at different ages. e) Royal court was very often composed by workers of two different species. f) Queen faeces: Whenever the queen delivered her faeces in the presence of workers of any species, they always ate those faeces. g) Workers came out from brood cells bigger than those of their own species, and consequently larger than those bees from normal colonies, built cells presenting the characteristic size of their own species.

III) Males from the species *Melipona quadrifasciata anthidioides*.

a) Every male from *Melipona quadrifasciata anthidioides* produce wax plates on the terga can be observed. b) The wax is removed with movements carried out by the hind legs and is always done on pots, involucre or brood comb. They do not use the same area that workers usually do. c) Trophallaxis among

Conclusions

The conclusions of observations carried out on mixed colonies composed of eleven Meliponinae species, with special regard to cell construction and oviposition, caste determination and male production, are the following:

a) The main reason for refused of bees and brooding combs in mixed colonies is the different odors among species. These odors can be: 1) tolerated by contact, with bees and brooding combs from the receptor species before the introduction; 2) can be altered by the own colonies odors; 3) absorbed by the colony odors, because of the constant attempts to introduced brooding combs in the colony; 4) avoided by the formation of colonies with physogastric queens and newly hatched workers.

b) Workers of *Scaptotrigona postica* in the pupal stage (white to dark eyes), produce a very different or stronger substance than the odors found in the mixed colony, so that it is not tolerated by *Scaptotrigona tubiba* workers.

c) The presence of brood comb and cell construction, interactions queen-workers over the brood comb and during the pre-fixation phase (where they stimulate each other), are very important to the beginning and continuity of all constructions.

d) The internal stimuli to the pre-fixation phase and fixation, i.e., queen appetite and ovary pression, proposed by Sakagami and Zucchi (1966), are more important than the external ones (= presence of a ready complete cell and workers concentration around this all), because these sub-processes can occur even before the cells been ready.

e) A queen does not lay eggs before having fixed the cell or batch of cells that will be provisioned, according to the characteristics of the species. The sequence of the process is not altered, as observed in normal colonies.

f) The chemical stimulus (during the fixation process the queen regurgitates a drop that is kept between her mandibles) is responsible for the first drop of larval food on the cell that will be provisioned. It is more important than the mechanical stimuli that occurred during the queen-workers interactions.

g) In mixed colonies of genus *Melipona* the queens only lay eggs at the beginning of the oviposition process. Later on, they are hindered by the workers that lay eggs during the provisioning phase, and afterwards begin the cell operculation. In Trigonini bees this process does not occur.

h) The behavior of workers around the provisioned cell can prevent the queen's attempts to come nearer; in this case, the adaptation of the queen to the new situation depends on her skill and also on the difference of size between both species.

i) The Meliponinae queens show great capacity of adaptation to the new conditions, as far as possible.

j) After being adapted to the mixed colony conditions, a queen of *N. testaceicornis* can lay eggs even in cells where she had previously oviposited. It is possible that as soon as a queen begins her oviposition, she cannot stop before

a certain amount of eggs is delivered, for they were already to be delivered at once. In colonies of her own species the queen is offered an average number of 26,6 cells for each process, and in a mixed colony with workers of *Scaptotrigona postica* the average number observed was 2,3.

k) The chemical stimulus aroused by the queen egg induce the workers to begin operculation (Sakagami and Zucchi, 1966); the egg shape does not modify this behavior, but the egg position over the larval food is very important because it is responsible for a larger area of releasing stimuli.

l) An ovarioli of a *Melipona quadrifasciata* worker is supposed to produce two or more eggs.

m) The patterns of behavior in the process of cell construction and oviposition are not modified, in spite of the adaptations occurred as time goes on queens and workers do not change their behavior.

n) The quantity of glandular secretion contained in the larval food can be responsible, direct or indirectly, for the caste determination in Trigonini.

o) In philogenetically related groups, the quality of larval food is not a characteristic of the species, or at least it does not seem to be; the quality of larval food that does not belong to related species can be a characteristic of larger groups.

p) Our results reinforce the genetic-environmental hypothesis for the caste determination in *Melipona*.

q) The laying workers of Trigonini can lay eggs either in royal or in normal cells.

r) The position of the queen's body over the cells presenting a larger diameter than that of cells of her own species can alter the probably muscular functioning of her genital organs, and her eggs will produce males. Queens of *P. (F.) schrottkyi* and *P. (P.) droryana* laid eggs in cells constructed by workers of *N. testaceicornis* and from those cells hatched about 50% males from the queen's eggs.

s) The presence of more than one egg in the same cell is due to the workers' oviposition and not to an over-activity of a *Melipona* queen.

t) In *Melipona*, from brood cells with two or more eggs, the males that come out are originated by the workers.

u) In one colony of *M. quadrifasciata*, where the queen is physiologically young, the males are produced by the workers.

v) The ovuli laid by the queen of *M. quadrifasciata* are not due to a small quantity of spermatozoa in her spermatheca.

w) The physiological alterations found in the queen of *M. quadrifasciata* during her final period of life can be responsible for the laying of eggs that produce males. These alterations have a direct or indirect influence on the ovarian development of the workers, because in the presence of old-aged queens the workers do not produce males.

x) The process of the queen asking the workers for some food can be one type of the "dominance-subordination" mechanisms in which the queen tries to maintain contacts with the workers in order to have a greater possibility to dominate them.

y) For the stingless bees of Meliponinae studied in this work, we suppose that there is a kind of "queen substance" that controls the development of worker's ovaries.

z) The "queen substance" of the Meliponinae species may present a basic common structure to which was added a different factor that makes the sign specific for each Meliponini species.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKAHIRA, Y.; SAKAGAMI, S. F. & ZUCCHI, R. — Die Nähreier von den Arbeiterinnen einer stachellosen Biene, *Trigona (Scaptotrigona) postica*, die von der Königin kurz vor der eigenen Eiablage gefressen werden. *Zool. Anz.* 185 (1-2): 85-93, 1970.
- ATWAL, A. S. & SHARMA, O. P. — The introduction of *Apis mellifera* queens into *Apis indica* colonies and the associated behavior of the two species. *Apimondia*. XXI Int. Apic. Congr. Maryland. USA, p. 77, 1967.
- BEIG, D. — The production of males in queenright colonies of *Trigona (Scaptotrigona) postica*. *J. Apicul. Res.* 11 (1): 33-39, 1972.
- BEIG, D. & SAKAGAMI, F. S. — Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process. II. *Melipona seminigra merrillae* Cockerell. *Annot. Zool. Jap.* 37 (2): 112-119, 1964.
- BUSCHINELLI, A. & STORT, A. C. — Estudo do comportamento de "*Melipona pseudo-centris pseudocentris*" (Cockerell, 1912). *Rev. Brasil. Biol.* 25 (1): 67-80, 1965.
- BUTLER, C. G. — The method and importance of the recognition a colony of honeybees (*A. mellifera*) of the presence of its queen. *Trans. Roy. Ent. Soc. London.* 105: 11-29, 1954.
- BUTLER, C. G. — Some further observations on the nature of "queen substance" and of its role in the organisation of a honey-bee (*A. mellifera*) community. *Proc. Roy. Ent. Soc. London.* 31: 12-16, 1956.
- BUTLER, C. G. — The scent of queen honeybees (*A. mellifera*) that causes partial inhibition of queen rearing. *J. Inst. Physiol.* 7: 258-264, 1961.
- CAMARGO, C. A. — Mating of the social bee *Melipona quadrifasciata* under controlled conditions (Hymenoptera, Apidae). *J. Kansas Ent. Soc.* 45 (4): 520-523, 1972.
- CAMARGO, C. A. — I. Aspectos da reprodução dos Apídeos sociais. Dissertação de mestrado. Fac. Med. de Ribeirão Preto. USP, 1973, 63 pp.
- CAMILLO, C. — Estudos adicionais sobre os zangões de *Trigona (Friesella) schrottkyi* (Hym., Apidae). *Ciênc. e Cult.* (Suplemento). 23: 273, 1971.
- CARVALHO, D. S. — Estudos bionômicos em *Melipona subnitida* Ducke. Monografia. Fac. Fil. Ciênc. Lt. de Ribeirão Preto, São Paulo 1970, 22 pp.
- CÔNTEL, E. P. B. — Aspectos genéticos e biológicos obtidos a partir de estudos de proteínas, em duas espécies de *Melipona*. Dissertação de mestrado. Fac. Med. de Ribeirão Preto. USP, 1972, 103 pp.

- DARCHEN, R. & DELAGE, B. — Facteur déterminant les castes chez les Trigones (Hyménoptères, apides), *C. R. Acad. Sci. Paris.* 270: 1372-1373, 1970.
- DARCHEN, R. & DELAGE-DARCHEN, B. — Le déterminisme des castes chez les Trigones (Hyménoptères, Apidés). *Insectes Sociaux.* 18 (2): 121-134, 1971.
- DETHIER, V. G. — The physiology of olfaction in insects. *Ann. N. Y. Sci.* 58 (2): 139-157, 1954.
- EVANS, H. E. — Comparative ethology and the systematics of spider wasps. *Syst. Zool.* 2 (4): 155-172, 1953.
- FARRAR, C. L. — Productive management of honeybee colonies in Northern States. U.S.D.A. Circular n° 702. Washington D. C., 1944.
- FONSECA, V. L. I. — Aspectos da biologia de *Paratrigona subnuda* (Moure) (Apidae, Meliponinae). Dissertação de Mestrado. Inst. Biociên. USP, 1970, 58 pp.
- GOMES DA SILVA, D. — Aspectos do comportamento de *Melipona quadrijasciata quadrijasciata* Lepeletier. Monografia. Fac. Fil. Ciên. Let. de Ribeirão Preto, São Paulo, 1970, 24 pp.
- GROOT, A. P. & WOOGD, S. — On the ovary development in queenless worker bees (*Apis mellifera* L.). *Experientia.* 10: 384-385, 1954.
- HEBLING, N. J.; KERR, W. E. & KERR, F. S. — Divisão de trabalho entre operários de *Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha* Moure. *Papéis Avulsos Zool. S. Paulo* 16 (15): 115-127, 1964.
- HUSING, J. O. & WEIDE, W. — Observations on the repellent effect of various substances on the honeybee. XVI Int. Beekeep. Cong. Prelim. Sci. Meet., 1956.
- IHERING, H. — Biologia das abelhas melíferas do Brasil. *Bol. Agr. Sec. Est. São Paulo.* 31 (58-8): 435-506, 649-714, 1930. Trad. do orig. alemão impr. em *Zool. Jahrbücher.* 19: 179-283, 1903.
- JULIANI, L. — A descrição do ninho e alguns dados biológicos sobre a abelha *Plebeia julianii* Moure, 1962 (Hymenoptera, Apoidea). *Rev. Brasil. Ent.* 12: 31-58, 1967.
- KALTOFEN, R. S. — The problem of colony odour in honeybees. *Z. Verg. Physiol.* 33: 462-472, 1951.
- KERR, W. E. — Formação das castas no gênero *Melipona* (Illiger, 1806). *An. Esc. Sup. Agr. Luiz de Queiroz.* 3: 299-312, 1946.
- KERR, W. E. — Contribuição à biologia e genética do gênero *Melipona* (Hym. — Apidae). *Bol. Soc. Bras. Ent.* 1 (1): 15-16, 1948a.
- KERR, W. E. Estudos sobre o gênero *Melipona*. *An. Esc. Sup. Agr. Luiz de Queiroz.* 5: 181-276, 1948b.
- KERR, W. E. — Genetic determination of castes in the genus *Melipona*. *Genetics.* 35: 143-152, 1950.
- KERR, W. E. — Some aspects of the evolution of social bees (Apidae). *Evol. Biol.* 3: 119-175, 1969.
- KERR, W. E. — New approaches in the genetics and cytogenetics of bees. 1973 (No prelo).

- KERR, W. E. & SANTOS NETO, G. R. — Contribuição para o conhecimento da bionomia dos Meliponini. 5. Divisão de trabalho entre as operárias de *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* Lep. *Insectes Sociaux*. 3 (3): 423-430, 1956.
- KERR, W. E. & AMARAL, E. — Apicultura científica e prática. Secr. Est. Neg. Agric. Est. São Paulo. 1960, 148 pp.
- KERR, W. E.; ZUCCHI, R.; NAKADAIRA, J. T. & BUTOLO, J. E. — Reproduction in the social bees (Hymenoptera: Apidae). *Jour. N. Y. Ent. Soc.* 70: 265-276, 1962.
- KERR, W. E. & NIELSEN, R. A. — Evidences that genetically determined *Melipona* queens can become workers. *Genetics*. 54 (3): 859-866, 1966.
- KERR, W. E.; STORT, A. C. & MONTENEGRO, M. J. — Importância de alguns fatores ambientais na determinação das castas do gênero *Melipona*. *An. Acad. Brasil. Ciênc.* 38 (1): 149-168, 1966.
- KOENIGER, N. — Factors determining the laying of drone and worker eggs by the queen honeybee. *Bee World*. 15 (4): 166-169, 1970.
- NOGUEIRA-NETO, P. — Notas bionômicas sobre meliponíneos (Hymenoptera, Apoidea). IV. Colônias mistas e questões relacionadas. *Rev. de Entomologia*. 8 (1-2): 305-367, 1950.
- NOGUEIRA-NETO, P. — Stingless bees and their study. *Bee World*. 32 (10): 73-76, 1951.
- NOGUEIRA-NETO, P. — A arquitetura das células de cria dos meliponídeos. Tese de doutoramento. Fac. Fil. Ciênc. Let. São Paulo. USP, 1963, 126 pp.
- NOGUEIRA-NETO, P. — Notas bionômicas sobre Meliponíneos. III. Sobre a enxameagem. *Arq. Mus. Nac.* 42: 419-451, 1954.
- NOGUEIRA-NETO, P. — A criação de abelhas indígenas sem ferrão. 2ª ed. São Paulo, Chácaras e Quintais, 1970, 365 pp.
- OLIVEIRA, M. A. C. & FONSECA, V. L. I. — Observações sobre o comportamento de uma colônia mista de *Plebeia saiqui* — *Plebeia droryana* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Ciênc. e Cult.* 25 (5): 460-462, 1973.
- PAIN, J. — Sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effects physiologiques. *Ann. Abeille*. 4: 73-152, 1961.
- REMBOLD, H. — Biochemical aspects of queen bee determination. Apimondia. XXI Inst. Apic. Congr. Maryland. USA, p. 54, 1967.
- REZENDE, J. A. — Uma colônia mista de duas espécies de *Plebeia* (Hymenoptera, Apoidea). *Papéis Avulsos Zool. S. Paulo*. 20 (2): 9-12, 1967.
- SAKAGAMI, S. F. — Some interespecific relations between japanese and european honeybees. *J. Anim. Ecol.* 28: 51-58, 1959.
- SAKAGAMI, S. F. — Preliminary report on the specific difference of behavior and other ecological characters between european and japanese honeybees. *Acta Hymenopterologica*. 1 (2): 171-198, 1960.
- SAKAGAMI, S. F. — Techniques for the observation of behavior and social organization of stingless bees by using a special hive. *Papéis Avulsos Zool. S. Paulo*. 19: 151-162, 1966.
- SAKAGAMI, S. F.; BEIG, D.; ZUCCHI, R. & AKAHIRA, Y. — Occurrence of ovary-developed workers in queenright colonies of stingless bees. *Rev. Brasil. Biol.* 28 (2): 115-129, 1963.

- SAKAGAMI, S. F.; BEIG, D. & AKAHIRA, Y. — Behavior studies of the stingless bees with special reference to the oviposition process. III. Appearance of laying workers in an orphan colony of *Partamona (Partamona) testacea* (Klug) *Jap. J. Ecol.* **14** (2): 50-57, 1964.
- SAKAGAMI, S. F.; BEIG, D. & KYAN, C. — Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process. IV. *Cephalotrigona femorata* (Smith). *Kontyû.* **32** (4): 464-471, 1964.
- SAKAGAMI, S. F.; MONTENEGRO, M. J. & KERR, W. E. — Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process. V. *Melipona quadri-fasciata anthidiodes* Lepageletier. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.* **15** (4): 578-607, 1965.
- SAKAGAMI, S. F. & ONIKI, Y. — Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process. I. *Melipona compressipes manaosensis* Schwarz. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.* **15** (2): 300-318, 1963.
- SAKAGAMI, S. F. & ZUCCHI, R. — Oviposition process in a stingless bee, *Trigona (Scaptotrigona) postica* Latr. (Hym.). *Studia Ent.* **6** (1-4): 497-510, 1963.
- SAKAGAMI, S. F. & ZUCCHI, R. — Estudo comparativo do comportamento de várias espécies de abelhas sem ferrão, com especial referência ao processo de aprovisionamento e postura das células. *Ciênc. e Cult.* **18** (3): 283-296, 1966.
- SAKAGAMI, S. F. & ZUCCHI, R. — Behavior studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process. VI. *Trigona (Tetragona) clavipes*. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.* **16**: 292-313, 1967.
- SAKAGAMI, S. F. & ZUCCHI, R. — Oviposition behavior of an Amazonian stingless bee, *Trigona (Duckeola) ghilianii*. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool.* **16** (4): 564-581, 1968.
- SAKAGAMI, S. F.; ZUCCHI, R. & CAMILLO, C. — Oviposition behavior of a Brazilian stingless bee *Plebeia (Friesella) schrottkyi*. 1973 (No prelo).
- SALT, G. — A contribution to the ethology of the Meliponinae. *Trans. Ent. Soc. London.* **77**: 431-470, 1929.
- SCHWARZ, H. F. — The genus *Melipona*. *Bul. Am. Mus. Nat. Hist.* **63**: 231-460, 1932.
- SILVA, D. L. N.; ZUCCHI, R. & KERR, W. E. — Biological and behavioural aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Anim. Behav.* **20** (1): 123-132, 1972.
- TARELHO, Z. V. S. — Contribuição ao estudo citogenético dos Apoidea. Dissertação de mestrado. Fac. Med. de Ribeirão Preto. USP, 1973. 98 pp.
- TERADA, Y. — Contribuição ao estudo da regulação social em *Leurotrigona muelleri* e *Friesemelitta varia* (Hymenoptera Apidae). Dissertação de mestrado. Fac. Med. de Ribeirão Preto. USP, 1973. 80 pp.
- VELTHUIS, H. H. W. — Ovarian development in *Apis mellifera* worker bees. *Ent. Exp. & Appl.* **13**: 377-394, 1970.
- VELTHUIS, H. H. W. — Observations on the transmission of queen substances in the honey bee colony by the attendants of the queen. *Behavior.* **41** (1-2): 105-129, 1972.
- VELTHUIS, H. H. W. & van ES, J. — Some functional aspects of the mandibular glands of the queen honeybee. *J. Apic. Res.* **3** (1): 11-16, 1964.

- VERHEIJEN-VOOGD, C. — How worker bees perceive the presence of their queen. *Z. Vergl. Physiol.* 41: 527-582, 1959.
- WIRTZ, P. — Differentiation in the honeybee larva. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen.* 73: 1-155, 1973.
- WOYKE, J. — Diploid drone substance — cannibalism substance. *Apimondia, XXI Int. Apic. Cong. Maryland. USA*, p. 57, 1967.
- ZUCCHI, R. — Aspectos bionômicos de *Exomalopsis aureopilosa* e *Bombus atratus* incluindo considerações sobre a evolução do comportamento social (Hymenoptera: Apoidea). Tese de doutoramento. Fac. Fil. Ciên. Let. de Ribeirão Preto. São Paulo, 1973, 140 pp.