

LILA VIANNA TEIXEIRA

**PRODUÇÃO DE RAINHAS EM ESPÉCIES DE ABELHAS  
SEM FERRÃO COM CÉLULAS DE CRIA DISPOSTAS EM  
CACHO (HYMENOPTERA, APIDAE, MELIPONINI)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

**VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2012**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

T266p  
2012

Teixeira, Lila Vianna, 1981-

Produção de rainhas em espécies de abelhas sem ferrão com células de cria dispostas em cacho (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) / Lila Vianna Teixeira. – Viçosa, MG, 2012. vi, 39f. : il. ; (algumas color.) ; 29cm.

Inclui anexo.

Orientador: Lucio Antonio de Oliveira Campos.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Abelha sem ferrão. 2. Castas. 3. Abelha - Reprodução.  
4. Abelha - Biologia. I. Universidade Federal de Viçosa.  
Departamento de Entomologia. Programa de Pós-Graduação em Entomologia. II. Título.

CDD 22. ed. 595.799

LILA VIANNA TEIXEIRA

**PRODUÇÃO DE RAINHAS EM ESPÉCIES DE ABELHAS SEM  
FERRÃO COM CÉLULAS DE CRIA DISPOSTAS EM CACHO  
(HYMENOPTERA, APIDAE, MELIPONINI)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Aprovada: 31 de outubro de 2012

---

Georgina Maria de Faria Mucci

---

José Eduardo Serrão

---

Maria Augusta Lima Siqueira

---

Denilce Meneses Lopes

---

Lucio Antonio de Oliveira Campos  
(Orientador)

***Aos meus pais, José Geraldo e Vânia,  
e aos meus irmãos, Nilo e Igor.***

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

Ao CNPq, pelas bolsas concedidas.

Ao Lucio Campos, pela orientação e pela amizade.

Ao Prof. Ben Oldroyd (USyd) pela orientação no período “sanduíche”.

Ao Prof. Ben Oldroyd e a Prof<sup>a</sup>. Madeleine Beeckman da Universidade de Sydney por me receberem em seu laboratório e pelo apoio com os experimentos realizados em Sydney.

Ao Prof. Murilo Drummond e Prof<sup>a</sup>. Lenira Lacerda (UFMA), pelo apoio e pela acolhida durante minha estadia no Maranhão.

Aos Professores José Eduardo Serrão, Georgina Faria Mucci, Maria Augusta Siqueira e Denilce Lopes, por participarem desta banca.

A Megan Halcroft, pelo empréstimo das colônias de *Austroplebeia* e pelas conversas sobre abelhas.

Ao pessoal do Laboratório de Insetos Sociais da Universidade de Sydney em especial ao Michael Duncan, Michael Holmes e James Mackinson, pelo apoio e pela companhia durante minha estadia em Sydney.

Ao IAN (Instituto de Abelhas Nativas) e seus funcionários em especial ao Sr. Ilson, pelo apoio com os experimentos realizados na Reserva Santo Amaro.

Ao Falcão e Geísa, ao Rafael Cabral e ao pessoal do PET-MA, pelo apoio e pela companhia durante minha estadia na Reserva Santo Amaro.

Aos funcionários do Apiário Central da UFV, em especial ao Íris e ao Cabrito.

Ao Sr. Mauro Bardassi pelas colônias de *Leurotrigona*.

Ao Malcolm Ricketts pelo empréstimo de equipamentos fotográficos.

A Prof<sup>a</sup>. Gisele Garcia (UFMA), pela acolhida e pela companhia nos finais de semana na Reserva Santo Amaro (MA).

À Rute e ao Flávio, pela companhia durante nossa estadia em Sydney.

Aos meus amigos do Apiário.

Aos meus amigos do Cenáculo e da Capela.

Aos meus pais e irmãos.

A Deus, por tudo.

## SUMÁRIO

RESUMO .....	v
ABSTRACT .....	vi
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. OBJETIVOS .....	5
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	6
3.1. Produção de rainhas em <i>Frieseomelitta silvestrii</i> .....	6
3.2. Produção de rainhas em <i>Leurotrigona muelleri</i> .....	8
3.3. Produção de rainhas em <i>Austroplebeia australis</i> .....	10
4. RESULTADOS .....	13
4.1. Produção de rainhas em <i>Frieseomelitta silvestrii</i> .....	13
4.2. Produção de rainhas em <i>Leurotrigona muelleri</i> .....	16
4.3. Produção de rainhas em <i>Austroplebeia australis</i> .....	20
5. DISCUSSÃO .....	28
6. CONCLUSÃO .....	33
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	34
8. ANEXO I .....	36

## RESUMO

TEIXEIRA, Lila Vianna, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, outubro de 2012. **Produção de rainhas em espécies de abelhas sem ferrão com células de cria dispostas em cacho (Hymenoptera, Apidae, Meliponini).** Orientador: Lucio Antonio de Oliveira Campos. Coorientadora: Mara Garcia Tavares.

Entre os Meliponini cuja determinação de castas é exclusivamente trófica existem dois processos de formação de células reais. No primeiro deles são construídas células reais maiores que as células que originam operárias e que contém todo o alimento que a larva irá consumir durante seu desenvolvimento. No segundo, as células reais são formadas a partir de uma célula inicial do tamanho de células de operárias cuja larva consome o alimento de sua própria célula e de uma célula vizinha. Esse último processo foi encontrado em espécies com células de cria dispostas em cacho e possibilita que rainhas sejam produzidas em colônias órfãs. O objetivo deste trabalho foi estudar os processos de produção de rainhas nas espécies *Frieseomelitta silvestrii*, *Leurotrigona muelleri* e *Austroplebeia australis*. A formação de células reais foi acompanhada em colônias experimentais destas espécies, com e sem rainhas. Nas três espécies houve formação de células reais tanto em colônias com rainhas fisogástricas quanto em colônias órfãs. As células reais surgiram a partir de uma célula do tamanho de célula que origina operária e as rainhas surgiram a partir de larvas que consumiram o alimento contido em duas células. Em *F. silvestrii* a segunda célula envolvida no processo de formação de células reais é uma célula auxiliar. Em *L. muelleri* as duas células envolvidas são células de cria e aparentemente iguais. Em *A. australis* a segunda célula envolvida na formação de células reais pode ser uma célula de cria semelhante à inicial ou uma célula maior que uma célula que origina operárias. Em todas as espécies com células de cria dispostas em cacho estudadas até o momento, e apenas nessas espécies, a formação de células reais ocorre a partir de duas outras células. Esse processo, de alguma forma, está associado a este arranjo de células de cria. Conclui-se que a produção de rainhas nos Meliponini com células de cria dispostas em cacho ocorre por um processo diferente do apresentado pelas espécies com células de cria em favo.

## ABSTRACT

TEIXEIRA, Lila Vianna, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, October of 2012. **Queen production in stingless bees species with clustered brood cells (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. Adviser: Lucio Antonio de Oliveira Campos. Co-adviser: Mara Garcia Tavares.

Among Meliponini with exclusively trophic caste determination there are two processes of royal cells formation. In the first of them royal cells are constructed bigger than regular brood cells and containing all the food larvae will consume during development. In the second one, royal cells are formed from an initial cell with the same size as a worker cell whose larva consumes its own and a neighboring cell food supply. This last process was found in species with clustered brood cells and through this same process gyne production in queenless colonies is possible. The aim of this work was to study the gyne production processes in *Frieseomelitta silvestrii*, *Leurotrigona muelleri* e *Austroplebeia australis*. Royal cells formation was accompanied in all experimental colonies, queenright and queenless. In all three species there was royal cells formation in queenright and queenless colonies from initial cells with the same size as worker cells and gynes developed from larvae that had consumed food from two cells. In *F. silvestrii* the second cell involved in a royal cell formation process is an auxiliary cell. In *L. muelleri* both cells involved are apparently equal brood cells. In *A. australis* second cell involved in royal cell formation can be a brood cell similar to the initial one or a cell bigger than those that originate workers. In all species with clustered brood cells studied by now, and only on these species, royal cell formation occurs from two other cells. This process is somehow associated to this brood cell arrangement. In conclusion, queen production in Meliponini with clustered brood cells occurs by a different process than that presented by species with brood cells in combs.

## 1. INTRODUÇÃO

Nas colônias de abelhas sociais, as fêmeas encontram-se divididas em duas castas: rainhas e operárias. As rainhas exercem a função reprodutiva enquanto as operárias exercem as funções de manutenção das estruturas do ninho, coleta de alimento, limpeza e defesa da colônia (Michener 1974).

Em Meliponini existem duas vias de determinação de castas: trofogenética e trófica (Michener 1974, Sakagami 1982). No gênero *Melipona* a determinação se dá por via trofogenética. Para que uma larva fêmea se desenvolva em rainha, ela deve ser heterozigota em dois *loci* relacionados à determinação de castas e, além disso, deve receber quantidades suficientes de alimento (Kerr 1950, Kerr *et al.* 1966). Caso uma dessas condições esteja ausente, a larva se tornará operária. Nesse gênero, rainhas e operárias se desenvolvem em células de cria de mesmo tamanho e a quantidade de alimento necessária para o desenvolvimento de rainhas é apenas ligeiramente maior que a quantidade de alimento presente em células nas quais se desenvolvem operárias (Kerr *et al.* 1966). Quanto à qualidade do alimento, alguns estudos apontam que não existe diferença na composição do alimento das células que originam rainhas e operárias em Meliponini (Camargo 1972, Delage-Darchen e Darchen 1982). No entanto, já foi demonstrado que pequenas variações na composição do alimento larval em *Melipona* interferem na quantidade de rainhas produzidas (Jarau *et al.* 2010).

Nos demais gêneros de Meliponini a determinação de castas é trófica. Nestes, todas as larvas fêmeas são bipotentes, podendo tornar-se rainhas ou operárias dependendo apenas da quantidade de alimento ingerido (Camargo 1972, Engels e Imperatriz-Fonseca 1990). As rainhas se desenvolvem em células reais, que são células de cria maiores que as de operárias e que recebem uma quantidade maior de alimento que as fornecidas às larvas de operárias.

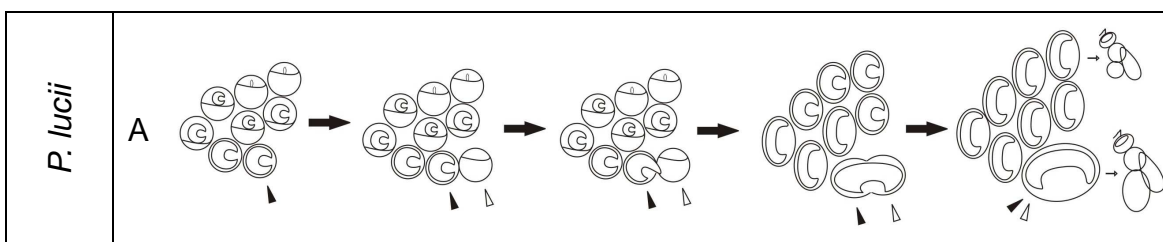
As células reais podem ser construídas grandes — com tamanho inicial semelhante ao tamanho final — ou podem surgir a partir de uma célula inicial pequena — do tamanho de células de operárias (Engels e Imperatriz-Fonseca 1990, Terada 1974, Hartfelder *et al.* 2006, Teixeira 2007). A construção de células reais grandes desde o princípio é a estratégia de produção de rainhas apresentada pela maioria das espécies de meliponíneos. O surgimento de

células reais a partir de células do tamanho de células de operárias foi descrito por Terada (1974) para *Frieseomelitta varia* e *Leurotrigona muelleri* — espécies que constroem células de cria arranjadas em cacho. A autora, observando colônias com rainhas fisogástricas (daqui em diante chamadas de “colônias normais”) das duas espécies, descreveu o processo no qual a larva presente em uma célula de cria do tamanho de uma célula de operária, após ter consumido o alimento presente em sua própria célula, perfura a parede comum à sua célula e a uma célula vizinha, consumindo uma porção extra de alimento. Posteriormente, a célula vizinha é desmanchada, o orifício feito pela larva conectando as duas células é fechado pelas operárias e a célula inicial — remodelada por dentro pela larva hiperalimentada e por fora pelas operárias — aumenta de tamanho. Durante muito tempo o trabalho de Terada (1974) foi o único relato sobre formação de células reais a partir de duas células menores.

Vinte e oito anos após o trabalho de Terada (1974), Faustino e colaboradores (2002) fizeram o primeiro relato de produção de rainhas de emergência em Meliponini e descreveram o processo de produção de rainhas em colônias sem rainhas fisogástricas (daqui em diante chamadas “colônias órfãs”) de *Frieseomelitta varia*. No processo descrito as rainhas são produzidas a partir de larvas que consomem o alimento presente em duas células e as células reais surgem a partir de células do tamanho de células de operárias. No entanto, a segunda célula envolvida no processo se trata de uma célula auxiliar (Faustino *et al.* 2002) — célula que contém apenas alimento, não recebe postura e é construída adjacente a uma célula de cria preexistente contendo uma larva em fase final de alimentação — e não de uma célula de cria propriamente dita — que além de alimento recebe postura e, geralmente, é construída pouco tempo depois de sua célula vizinha. A larva presente na célula inicial, após consumir o alimento adicional contido na célula auxiliar por meio de um orifício de conexão, transforma-se em rainha (Faustino *et al.* 2002).

O segundo relato de produção de rainhas por adição de célula auxiliar refere-se à espécie *Plebeia lucii* (Teixeira 2007, Fig. 1). Nesta espécie, a adição de célula auxiliar é o único processo pelo qual rainhas são produzidas, ocorrendo tanto em colônias normais quanto em colônias órfãs. Além disso, também foi observado que a quantidade de rainhas produzidas em colônias órfãs é maior que a produzida em colônias normais, sugerindo que o surgimento de novas rainhas na colônia seja regulado pela presença de rainha

fisogástrica (Teixeira 2007).



**Figura 1.** Formação de células reais em *Plebeia lucii* conforme observações de (Teixeira 2007). (◉) significa que desta célula nascerá uma operária; (◉) significa que desta célula nascerá uma rainha; (▼) marca a célula que contém a larva que se tornará rainha; (▼) marca a célula auxiliar.

Nas espécies de abelhas sociais, quando a rainha de uma colônia morre ela é substituída (Michener 1974). Em *Bombus*, na ausência da rainha, geralmente a maior operária se torna dominante assumindo o papel de rainha da colônia, podendo inclusive ser fecundada (Silva-Matos e Garófalo 1995). Em colônias órfãs de *Apis* uma rainha pode ser criada a partir de uma larva que originaria operária (Michener 1974). As operárias modificam uma célula de cria com larva de até três dias de idade, transformando-a em realeira e passam a alimentar a larva com geléia real. Esta larva dá origem a uma rainha que pode, após fecundada, substituir a rainha ausente (Michener 1974). Essas rainhas produzidas em consequência da orfandade da colônia são chamadas de rainhas de emergência. Em Meliponini, rainhas ausentes podem ser substituídas por uma rainha jovem presente na colônia, às vezes mantida em uma cela de aprisionamento, ou por uma rainha que venha emergir após a orfandade, principalmente em *Melipona*, que normalmente produz um excesso de rainhas (Michener 1974). Tanto em *Bombus* quanto em *Melipona* foram descritos casos em que rainhas fecundadas podem invadir colônias órfãs assumindo o lugar da rainha ausente (Michener 1974, Wenseleers *et al.* 2011). Até a publicação do trabalho de Faustino e colaboradores (2002) com *F. varia* não se conhecia nenhum caso de rainha produzida em resposta à orfandade em Meliponini. Posteriormente rainhas de emergência foram relatadas também em *P. lucii* (Teixeira 2007)

As três espécies com relatos de surgimento de células reais a partir de células iniciais pequenas, do tamanho de células de operárias — *F. varia*

(Terada 1974, Faustino *et al.* 2002), *P. lucii* (Teixeira 2007) e *L. muelleri* (Terada 1974) — apresentam em comum a disposição das células de cria em cacho. Esse arranjo das células em cacho é apresentado por mais de 10 gêneros de Meliponini (conferir Anexo). Foi sugerido que “células de cria arranjas em cacho” seja uma condição ancestral entre os Meliponini (Michener 1961, Wille 1969, Wille e Michener 1973, Michener 1974). A partir desse arranjo de células teriam surgido as células arranjas em favos horizontais e posteriormente, como adaptação a nidificação em cavidades muito estreitas, o arranjo em cachos teria reaparecido como uma condição derivada em algumas espécies (Michener 1961, Wille 1969, Wille e Michener 1973, Michener 1974). A filogenia de Meliponini apresentada por Rasmussen e Cameron (2010) suporta a hipótese de que a disposição das células de cria em cacho seja um caso de homoplasia, ou seja, surgiu nos diferentes grupos por convergência evolutiva.

Após as observações de Faustino e colaboradores (2002) e Teixeira (2007) tornou-se necessário o estudo mais aprofundado do processo de produção de rainhas em colônias normais e órfãs de espécies que constroem células de cria em cacho. A formação de células reais a partir de duas células foi estudada em um pequeno número de espécies, nas quais ainda é apenas parcialmente conhecida. Faz-se necessário, por exemplo, verificar se de fato não há produção de células auxiliares em *Leurotrigona* e *Frieseomelitta* conforme a descrição realizada por Terada (1974), ou se a produção de células auxiliares observada por Faustino e colaboradores (2002) em colônias órfãs de *F. varia* ocorreria também em colônias normais de *Frieseomelitta* e em colônias normais e órfãs de *Leurotrigona*. Seria necessário ainda, verificar se os processos apresentados pelas espécies já estudadas também ocorrem nas outras espécies do mesmo gênero e em espécies de gêneros ainda não estudados.

## 2. OBJETIVOS

Neste trabalho, foram propostas observações nas espécies *Frieseomelitta silvestrii* (Friese, 1902), *Leurotrigona muelleri* (Friese, 1900) e *Austroplebeia australis* (Friese, 1898), no intuito de compreender melhor o processo de produção de rainhas nas espécies com células de cria dispostas em cachos. Além disso, esses dados poderão auxiliar no entendimento da evolução desses processos.

Os objetivos específicos propostos são:

- 1) Verificar qual é o processo utilizado para produção de novas rainhas em colônias normais de *F. silvestrii*, *L. muelleri* e *A. australis*.
- 2) Verificar se ocorre, e como ocorre, produção de rainhas em colônias órfãs das mesmas espécies.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

Foram realizados experimentos com três espécies de abelhas sem ferrão: *Frieseomelitta silvestrii*, *Leurotrigona muelleri* e *Austroplebeia australis*. As datas, locais e metodologias utilizados em cada um deles encontram-se descritos a seguir.

#### 3.1. Produção de rainhas em *Frieseomelitta silvestrii*

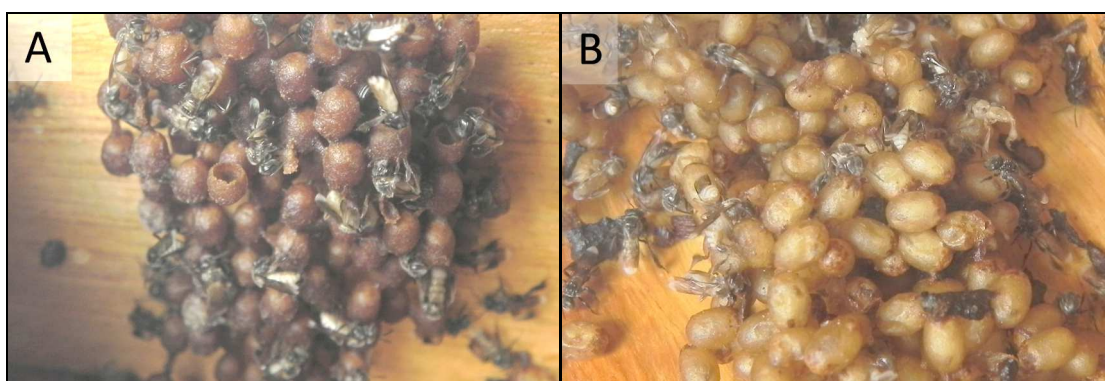
As observações foram realizadas na Base de Pesquisa Reserva Santo Amaro em Urbano Santos-MA (3°10'44"S 43°27'55"O), com o apoio do Prof. Murilo Drummond da Universidade Federal do Maranhão, no período de julho de 2010. Foram utilizadas três colônias de *Frieseomelitta silvestrii*. As colônias estavam originalmente nos troncos onde nidificaram. Estes troncos contendo ninhos foram coletados durante um programa de resgate de colônias em áreas da região, que seriam desmatadas.

Cada colônia foi transferida inteira para uma caixa experimental e deixada em recuperação por três dias. Foram então, divididas em duas novas colônias, contendo cada uma delas aproximadamente a mesma quantidade de cria nova, cria velha, alimento e operárias. As células contendo cria nova foram diferenciadas das células contendo cria velha pela aparência. Células mais escuras, formadas por uma camada mais espessa de cerume foram identificadas como contendo cria nova. Enquanto células mais claras, com camada de cerume bem fina, foram identificadas como contendo cria velha (Fig. 2). Na medida do possível as células de cria, principalmente as novas, foram separadas em pequenas porções e espalhadas na caixa de modo possibilitar a observação de um maior número de células. A rainha permaneceu em uma das colônias e a outra foi deixada órfã.

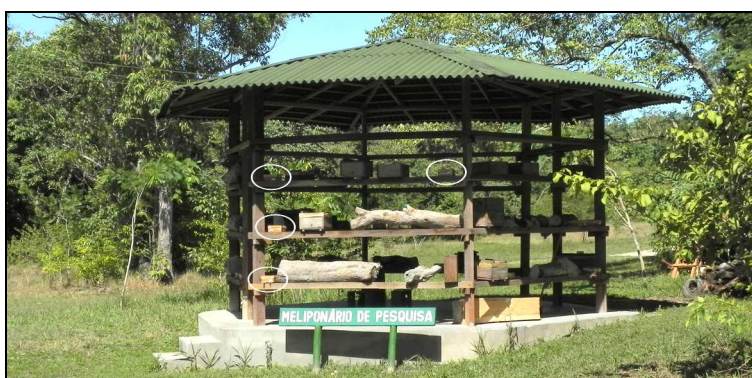
Uma das colônias foi deixada na caixa inicial e a outra foi colocada em uma caixa nova. Todas as caixas utilizadas no experimento eram de madeira, com medidas internas de 13 x 13 x 5 cm, cobertas com folha de acetato transparente e uma tampa de madeira. As colônias foram deixadas em um meliponário coletivo (Fig. 3), à temperatura ambiente, onde as observações foram realizadas.

As colônias foram observadas e fotografadas diariamente por 20 dias.

Durante as observações foram anotadas informações a respeito de novas células observadas e células reais presentes. As fotografias foram observadas posteriormente para obtenção de informações mais precisas sobre a construção de novas células, em que dia foram construídas ou desmanchadas, e em que dia mudaram o formato. As células foram reconhecidas como sendo reais por serem maiores que as células ao seu redor. Foi assumido que todas as células consideradas reais continham futuras rainhas uma vez que neste gênero as operárias não realizam postura (Staurengo-da-Cunha *et al.* 1986, Staurengo-da-Cunha e Campos 1993) e, portanto espera-se que todos os ovos tenham sido ovipositados pela rainha. Não foi verificado se algum destes ovos originou macho.



**Figura 2.** Células de cria de *Frieseomelitta silvestrii*. A) Células novas. B) Células velhas.



**Figura 3.** Meliponário da Base de Pesquisa Reserva Santo Amaro. Os círculos brancos marcam algumas das colônias experimentais de *Frieseomelitta silvestrii* utilizadas.

### 3.2. Produção de rainhas em *Leurotrigona muelleri*

As observações foram realizadas no Apiário Central da Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa-MG (20°45'33"S 42°52'4"O), de agosto/2010 a outubro/2011. Foram utilizadas três colônias fortes de *Leurotrigona muelleri*, que estavam em caixas de madeira e foram obtidas em Ribeirão Preto-SP com o Sr. Mauro Bardassi. Cada colônia foi dividida em duas novas colônias, contendo cada uma delas aproximadamente a mesma quantidade de cria nova, cria velha, alimento e operárias. Células de cria novas foram diferenciadas de células de cria velhas principalmente pelo formato arredondado ou alongado, respectivamente (Fig. 4). Na medida do possível as células de cria, principalmente as novas, foram separadas em pequenas porções e espalhadas na caixa de modo a possibilitar a observação de um maior número de células. A rainha permaneceu em uma das colônias e a outra foi deixada órfã. As novas colônias foram colocadas em caixas de madeira, com medidas internas de 13 x 13 x 5 cm, cobertas com folha de acetato transparente e uma tampa de madeira.

A primeira colônia foi dividida em 17/08/10 e as outras duas foram divididas em 26 e 27/04/11. As colônias foram observadas e fotografadas diariamente por 30 dias após a divisão. Durante as observações foram anotadas informações a respeito de novas células observadas, número de células reais presentes e qualquer outra informação relacionada ao surgimento de novas rainhas. Assim como no experimento anterior, as fotografias foram observadas posteriormente para um acompanhamento mais preciso dos dados. Além dos dois períodos de 30 dias com observações diárias, as colônias foram observadas em outros 70 dias com intervalos variados, totalizando 130 dias de observações.

As células foram reconhecidas como reais por serem maiores que as células vizinhas que estavam aproximadamente na mesma fase. As células reais não foram retiradas das colônias nem abertas manualmente.



**Figura 4.** Células de cria de *Leurotrigona muelleri*. Células novas à esquerda e células velhas à direita da foto.

### 3.3. Produção de rainhas em *Austroplebeia australis*

As observações foram realizadas no Laboratório de Insetos Sociais da Universidade de Sydney (33°53'6"S 151°11'18"L), em Sydney-NSW (Austrália) de janeiro a março de 2012, durante período de doutorado sanduíche no exterior, sob orientação do Prof. Ben Oldroyd. Foram utilizadas três colônias de *Austroplebeia australis*. Uma delas estava na Universidade há mais de 10 anos e as outras duas foram cedidas da criação da pesquisadora Megan Halcroft da Universidade do Oeste de Sydney (UWS).

Cada colônia foi dividida em duas novas colônias, cada uma delas contendo partes semelhantes de cria nova, cria velha, alimento e operárias. A cria nova foi diferenciada da cria velha pela cor e formato das células. As células de cria nova foram identificadas por apresentarem coloração mais escura, resultante de uma camada de cerume mais espessa, e por serem arredondadas. As células de cria velha foram identificadas por serem mais claras e com formato alongado (Fig. 5). A rainha permaneceu em uma das colônias e a outra foi deixada órfã.

As novas colônias foram colocadas em caixas de madeira, com medidas internas de 15 x 24 x 9 cm, cobertas com folha de acetato transparente e uma tampa de madeira. As colônias foram observadas e fotografadas diariamente por um período de aproximadamente 50 dias. Durante as observações foram anotadas informações a respeito de novas células observadas, células reais presentes e qualquer outra informação relacionada ao surgimento de novas rainhas. Assim como nos experimentos anteriores, as fotografias permitiram fazer um acompanhamento mais preciso dos dados.

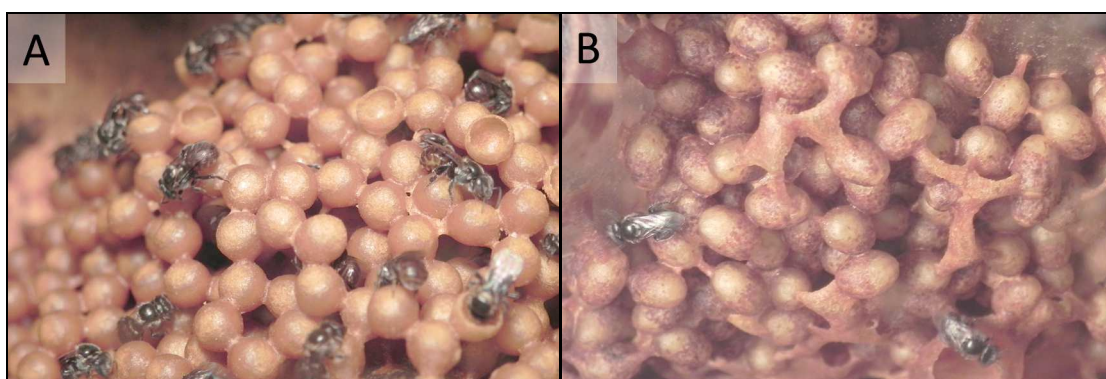
Esta espécie apresenta células de cria, principalmente as mais novas, bastante próximas entre si, de modo que separá-las em pequenas porções danificaria muito a cria. Além disso, não é possível realizar o acompanhamento de uma única célula de cria desde sua construção até a emergência do indivíduo ou porque novas células são constantemente construídas, umas sobre as outras, ou porque quando a construção de novas células cessa em determinada área as operárias constroem uma camada de invólucro, que também impede a visualização. Portanto, para possibilitar o acompanhamento das células de cria, foram utilizados pequenos tubos plásticos delimitando porções da cria (Fig. 6). Estes tubos foram adicionados em porções arbitrárias

da cria. Regularmente as estruturas de cerume adicionadas pelas operárias sobre ou dentro destes tubos eram removidos manualmente.

As seis novas colônias foram mantidas em um ambiente com temperatura controlada em aproximadamente 28°C com tubos de entrada conectando as colônias ao exterior.

As colônias foram divididas em 10/01/2012, 12/01/2012 e 23/01/2012. Após a abertura do último par de novas colônias foi observada a invasão das colônias por operárias das colônias vizinhas. Por esta razão, as entradas dessas duas últimas foram mantidas fechadas pelo restante das observações e alimentação adicional (mel diluído 70%) foi fornecida.

Quando as células reais observadas apresentavam aparência de que o indivíduo estava prestes a emergir elas eram retiradas das colônias e abertas. Caso o indivíduo no interior da célula já estivesse adulto, ele era acondicionado em geladeira. Se ainda fosse pupa, era deixado à temperatura da sala de observações até que avançasse em seu desenvolvimento. Ao final do período de observações todas as células com aparência de real encontradas nas colônias foram retiradas, abertas e os indivíduos foram guardados em tubos de Eppendorf individuais, inicialmente em geladeira e posteriormente em álcool 70%. Todas as rainhas virgens observadas vivas ou mortas também foram coletadas e preservadas da mesma forma.



**Figura 5.** Células de cria de *Austroplebeia australis*. A) Células novas. B) Células velhas.



**Figura 6.** Interior de uma das colônias experimentais de *Austroplebeia australis* mostrando a região da cria e os tubos plásticos utilizados.

## 4. RESULTADOS

Os resultados encontrados nos diferentes experimentos são apresentados nas seções a seguir.

### 4.1. Produção de rainhas em *Frieseomelitta silvestrii*

Durante o período de observações foram produzidas células reais tanto em colônias normais (com rainha) quanto em colônias órfãs de *Frieseomelitta silvestrii* (Tabela 1). Todas as células reais que puderam ser observadas desde o início foram formadas a partir da adição de célula auxiliar a uma célula de cria pré-existente (Tabela 1, Fig. 7 e 8). Grande parte das células auxiliares acompanhadas, 17 de 23, foram desmanchadas após terem sido esvaziadas pelas larvas da célula adjacente (Tabela 1).

Foi observado que quando a larva termina de se alimentar ela se encontra curvada dentro de sua célula. Em consequência da movimentação da larva, para reposicionamento e tecelagem do casulo, a célula de cria tem seu tamanho e formato ligeiramente alterados. Enquanto a larva induz essas alterações no formato da célula a partir de dentro, as operárias, que continuamente trabalham retocando células de cria e estruturas do ninho, auxiliam na remodelagem da célula pelo lado de fora.

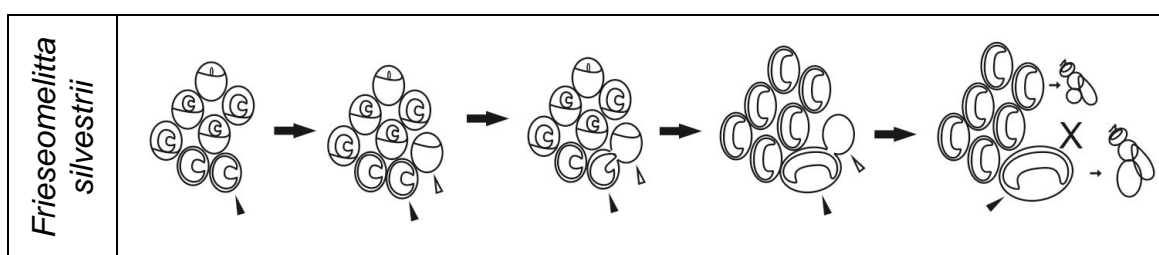
A formação de 14 células reais foi acompanhada completamente (Tabela 2). Nestes processos observou-se que a mudança de formato da célula que se torna real ocorre de 2 a 6 dias após a construção da célula auxiliar (Tabela 2). Além disso, foi observado que a célula auxiliar é desmanchada de 1 a 10 dias após a mudança de formato da célula real (Tabela 2). As células auxiliares duraram de 4 a 14 dias (Tabela 2).

**Tabela 1.** Células reais e auxiliares observadas em colônias normais e órfãs de *Frieseomelitta silvestrii*

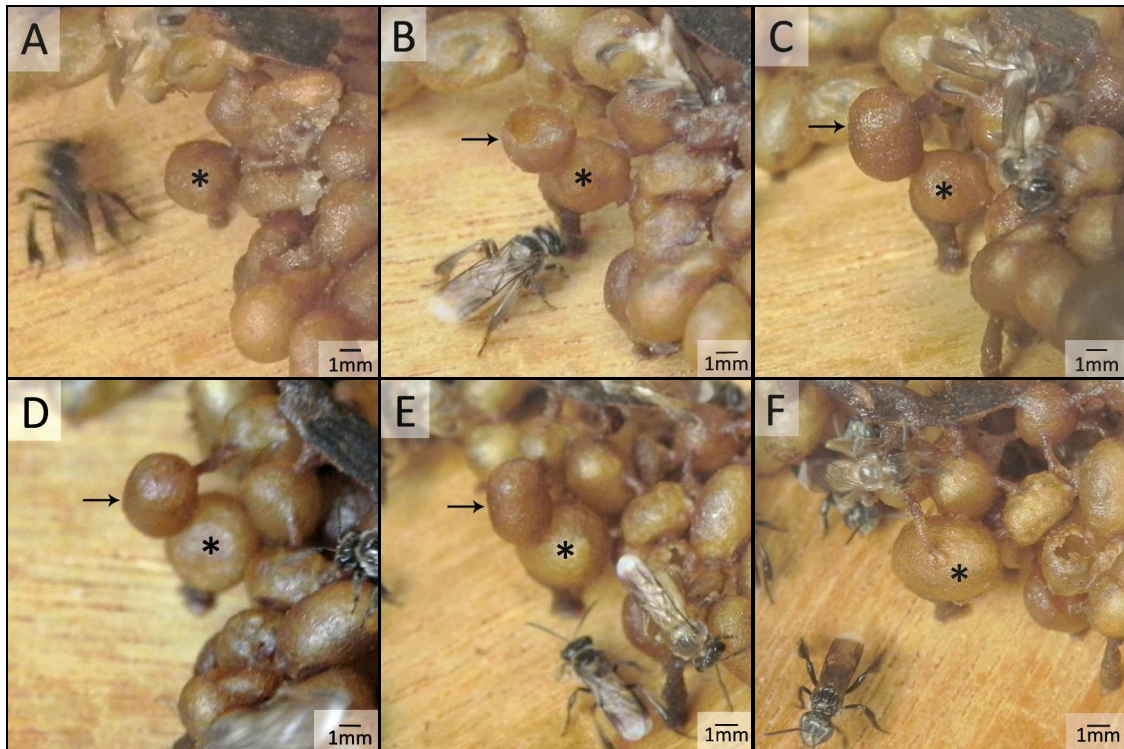
	colônias normais	colônias órfãs
Quantidade de células reais observadas	4	19
Células reais formadas a partir da adição de célula auxiliar	sim: 2 não foi possível observar: 2	sim: 17 não foi possível observar: 2
A célula auxiliar foi desmanchada durante o período de observações?	sim: 1 não: 1	sim: 16 não: 1

**Tabela 2.** Etapas dos processos de formação de células reais em colônias órfãs de *Frieseomelitta silvestrii* (n = 14)

Período entre a construção da célula auxiliar até a mudança de formato da célula real	2 a 6 dias
Período entre a mudança de formato da célula real até a célula auxiliar ser desmanchada	1 a 10 dias
Período de duração da célula auxiliar desde sua construção até ser desmanchada	4 a 14 dias



**Figura 7.** Formação de células reais em *Frieseomelitta silvestrii* com adição de célula auxiliar. (⊖) nascerá uma operária; (⊕) nascerá uma rainha; (⊖) célula que contém a larva que se tornará rainha; (⊖) célula auxiliar; (X) célula auxiliar desmanchada.



**Figura 8.** Etapas da formação de uma célula real em *Frieseomelitta silvestrii*. O \* marca a célula inicial, que se torna real; a seta marca a célula auxiliar. A) célula inicial do tamanho de uma célula de operária. B) início da construção de uma célula auxiliar. C) célula auxiliar completamente construída. D) célula inicial com o tamanho ligeiramente aumentado. E) célula real já formada ainda com a célula auxiliar. F) célula real sem a auxiliar.

## 4.2. Produção de rainhas em *Leurotrigona muelleri*

Foi observada a formação de células reais em colônias normais e órfãs de *Leurotrigona muelleri* (Tabela 3). Vinte e três destas surgiram a partir de células inicialmente do tamanho de células de operárias, cujas larvas, após haverem consumido o alimento de sua própria célula, perfuraram a parede comum à sua célula e à célula de cria vizinha, ingerindo também o alimento contido nesta (Fig. 9 A e 10; Tabela 3).

Durante o período de observações, foram construídas cinco células reais grandes desde o início (medindo 1,3x o diâmetro de uma célula de operária, aproximadamente 2,2x o volume). No entanto, em apenas uma destas observou-se o desenvolvimento do indivíduo (Fig. 9 B e 11). Três destas células foram desmanchadas antes que o alimento fosse consumido (13, 25 e 45 dias após haverem sido construídas) e a última foi encoberta por cria nova, impedindo o prosseguimento das observações.

Ao lado de todas as células consideradas reais uma célula vizinha foi desmanchada (Tabela 3). Exceção feita apenas às cinco células que foram construídas grandes desde o início. Essas células vizinhas foram desmanchadas após as células reais, que inicialmente eram pequenas, aumentarem de tamanho. Além disso, ao serem desmanchadas apresentavam aspecto de já estarem vazias. Das 25 células vizinhas que foram desmanchadas, quatro foram abertas experimentalmente. Nessas quatro, foi possível observar presença de orifício de conexão entre a célula que se torna real e a célula vizinha. O orifício de conexão foi observado também em uma quinta célula após as operárias terem desmanchado a célula vizinha. Em três ocasiões foi possível observar restos de ovo ou larva jovem dentro da célula desmanchada.

Três células reais formadas a partir de duas células foram acompanhadas desde o início da construção das células. A segunda célula envolvida, cujo conteúdo foi consumido pela larva presente na célula inicial, foi construída de 2 a 7 dias após a primeira. Esta célula vizinha foi desmanchada de 28 a 37 dias após a construção da primeira célula. As células reais tiveram duração de 74 a 92 dias desde a construção da primeira célula até a emergência do indivíduo.

Em colônias órfãs, todas as células envolvidas na formação de células

reais já estavam presentes na colônia logo após a divisão. Nenhuma delas foi construída posteriormente. Nas colônias normais, a maioria das células que originou células reais também já estava nas colônias no dia da divisão. As células que foram construídas depois são as cinco que foram construídas grandes além dos três pares que foram acompanhados desde antes da construção das células.

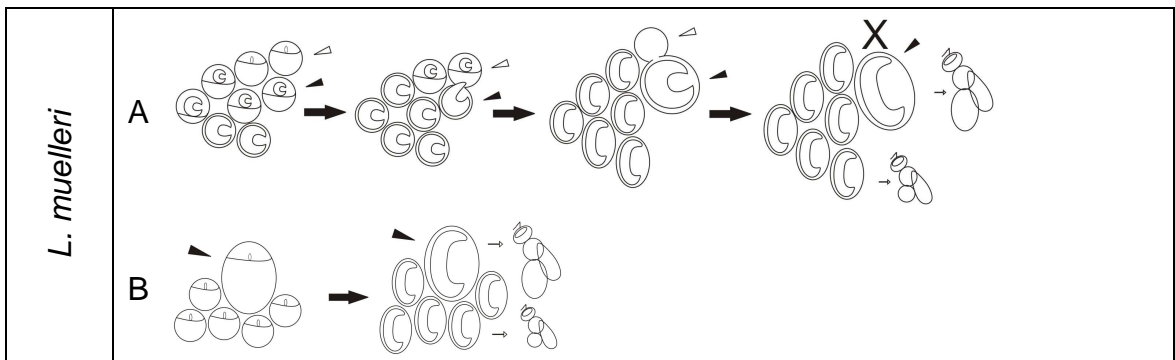
Em duas das colônias órfãs observadas foi observada postura de operárias 150 dias após a divisão das colônias.

**Tabela 3.** Células reais observadas em colônias normais e órfãs de *Leurotrigona muelleri* durante todo o período de observações

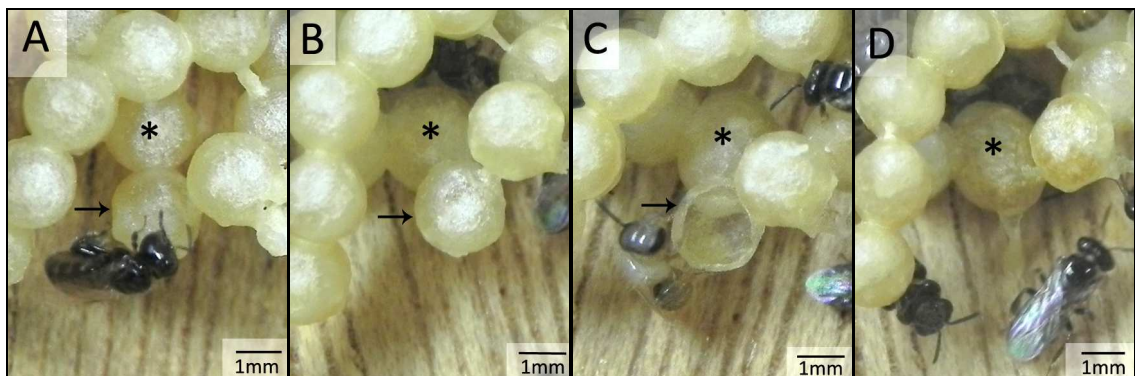
	<b>Colônias normais</b>	<b>Colônias órfãs</b>
Quantidade de células reais produzidas	22	8
Tamanho da célula inicial	pequeno: 16 grande: 5 não foi possível observar: 1	pequeno: 7 não foi possível observar: 1
Célula vizinha foi desmanchada?	sim: 17 <sup>1</sup> não : 5	sim: 8 <sup>2</sup>
A(s) célula(s) já estava(m) na colônia no dia da divisão?	sim: 14 não: 8	sim: 8
O indivíduo terminou o desenvolvimento ou não?	sim: 13 não: 6 não foi possível observar: 3	sim: 6 não: 2

<sup>1</sup> uma das células foi desmanchada experimentalmente para verificar presença ou ausência de orifício de conexão entre as células

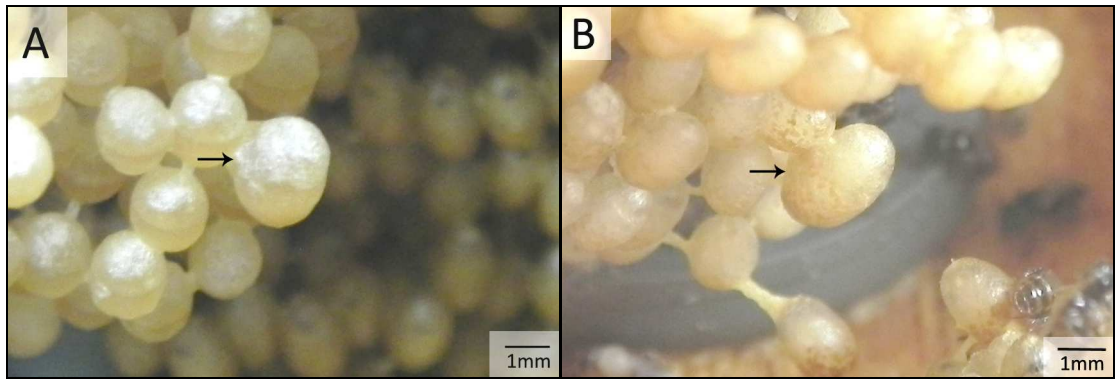
<sup>2</sup> três células foram desmanchadas experimentalmente



**Figura 9.** Formação de células reais em *Leurotrigona muelleri*. (⊙⊙) nascerá uma operária; (⊙⊙) nascerá uma rainha; (⊥) célula que contém a larva que se tornará rainha; (∧) segunda célula envolvida no processo; (X) sinaliza que uma célula foi desmanchada. A) célula real originada a partir de duas células, com perfuração de célula de cria vizinha, que posteriormente é desmanchada. B) célula real construída grande desde o início.



**Figura 10.** Etapas da formação de uma célula real em *Leurotrigona muelleri*. O \* marca a célula inicial e a seta marca a segunda célula envolvida no processo. A) as duas células envolvidas no processo com aparência igual. B) célula inicial está ligeiramente maior que a célula vizinha. C) a célula vizinha, cujo alimento foi consumido pela larva da célula inicial, está parcialmente desmanchada. D) célula real totalmente desenvolvida.



**Figura 11.** Célula real construída grande desde o início em *Leurotrigona muelleri* (indicada pela seta). A) célula real recém construída. B) célula real contendo indivíduo em estágio avançado de desenvolvimento.

### 4.3. Produção de rainhas em *Austroplebeia australis*

Em *Austroplebeia australis* houve produção de novas rainhas tanto em colônias normais quanto em colônias órfãs (Tabela 4). Foi acompanhada a formação de 16 células reais e em todos os casos as rainhas resultaram de larvas que consumiram o alimento de duas células (Fig. 12 A–D e 13). Em sete ocasiões uma das células envolvidas na formação da célula real era maior que uma célula de operária (com diâmetro aproximadamente 1,2x maior e volume 1,7x maior) (Fig. 12 A–C e 14). Nas outras ocasiões as duas células envolvidas no processo apresentavam originalmente mesmo tamanho que células de operárias (Fig. 12 D e 15).

As células reais produzidas resultaram do aumento de tamanho e remodelagem de uma das células de cria envolvidas no processo e destruição da outra célula (Fig. 12 A, B e D, 13 e 15). A larva que perfura a célula vizinha permanece em sua célula original e aumenta de tamanho em consequência da porção extra de alimento consumido. Devido ao aumento de tamanho da larva, de sua movimentação dentro da célula e do trabalho de reparação das operárias pelo lado externo, a célula é remodelada assumindo forma e tamanho de uma célula real. Aparentemente ambas as células envolvidas na formação da célula real recebem postura. Parece ainda que as larvas ao consumirem o alimento presente na segunda célula consomem também ovos ou larvas que estiverem presentes. Em apenas um caso observado, a segunda célula foi incorporada na formação da célula real (Fig. 12 C e 16, Tabela 4).

As células construídas inicialmente maiores recebem postura além do alimento. Em colônias órfãs, as células maiores começam a ser construídas um a dois dias antes de as operárias iniciarem postura, portanto nesse período recebem apenas alimento. Todas as vezes em que foram observadas em colônias normais estavam relacionadas com a produção de rainhas. Quando foram construídas em colônias órfãs, ou estavam relacionadas com a produção de rainhas, ou deram origem a machos, ou ainda podiam permanecer sem modificações caso não tivessem sido perfuradas nem tivessem recebido postura de ovo viável.

Uma célula real foi acompanhada desde antes da construção das duas células envolvidas em sua formação. As duas células foram construídas no mesmo dia, uma delas era maior. A larva que furou a célula vizinha é a que

estava na célula grande. Aparentemente ela furou a célula vizinha no 13º dia após a construção das células. A célula vizinha foi desmanchada no 27º dia. No 42º dia a célula foi retirada da colônia e verificou-se que continha uma pupa de rainha. No 50º a pupa tornou-se um indivíduo adulto.

Não foi possível fazer um acompanhamento preciso de todas as células reais formadas nas colônias devido à disposição natural das células de cria e à dificuldade de separá-las sem causar grandes danos. Além das rainhas produzidas nas células reais acompanhadas, outras rainhas foram retiradas das colônias durante o experimento (Tabela 5). Estas rainhas foram encontradas andando pela colônia ou em células reais encontradas já completamente formadas e contendo indivíduos em estágio avançado de desenvolvimento. Considerando que o tempo de desenvolvimento de uma rainha é de pelo menos 50 dias (de ovo a adulto) e que a larva ingere a segunda porção de alimento por volta do 13º dia, as rainhas retiradas da colônia a partir do 40º dia de experimento podem ter sido formadas após a divisão das colônias.

De 6 a 9 dias após as divisões, as operárias de *A. australis* nas colônias órfãs iniciaram postura de ovos viáveis levando à produção de machos que chegaram à fase adulta. Foram observados machos produzidos em células pequenas e também nas células grandes. Estes últimos eram machos gigantes, com tamanho maior e proporção corporal diferente de machos normais (Fig. 17). Entre as células retiradas das colônias no final do experimento, 13 continham machos gigantes (12 pupas e 1 adulto). Quatro dessas células foram acompanhadas desde o início (Tabela 6). Machos gigantes foram produzidos tanto a partir de apenas uma célula grande, quanto a partir de duas células sendo uma delas grande e a outra pequena (Tabela 6). Nesse último caso a larva de macho se comportou de maneira semelhante às larvas de rainha, perfurando a célula vizinha e consumindo alimento extra, após haverem consumido o alimento contido em sua própria célula.

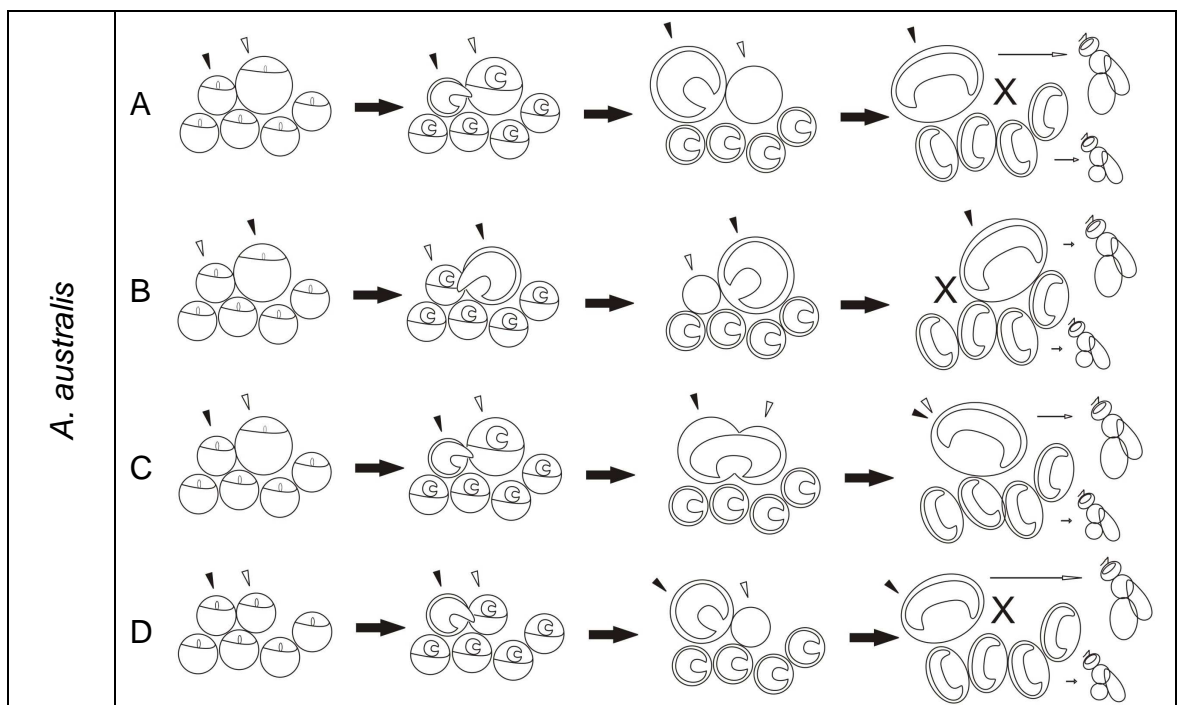
**Tabela 4.** Células reais acompanhadas em colônias normais e órfãs de *Austroplebeia australis*.

	<b>Colônias normais</b>	<b>Colônias órfãs</b>
Quantidade de células reais acompanhadas	7	9
A célula real origina de quantas células?	duas: 7	duas: 9
As duas células envolvidas já estavam na caixa no dia da divisão?	sim: 2	sim: 6
	não: 5	não: 2
		não foi possível observar: 1
A larva de uma das células fura a célula vizinha?	sim: 7	sim: 9
A célula vizinha (que foi perfurada e teve seu conteúdo consumido) foi desmanchada?	sim: 6 <sup>1</sup>	sim: 9 <sup>1</sup>
	incorporada: 1	
Uma das células era grande?	sim: 4	sim: 3
	não: 3	não: 4
		não foi possível observar: 2
A larva que fura estava em célula grande ou pequena?	pequena: 6	pequena: 8
	grande: 1	não foi possível observar: 1
A célula real foi retirada experimentalmente antes da emergência do adulto, foi desmanchada pelas operárias (devido a emergência do adulto ou interrupção do desenvolvimento) ou foi deixada na colônia?	retirada: 5	retirada: 5
	desmanchada: 1	desmanchada: 3
	deixada: 1	deixada: 1
A larva/rainha terminou o desenvolvimento?	sim: 6	sim: 7
	não: 1	não: 2

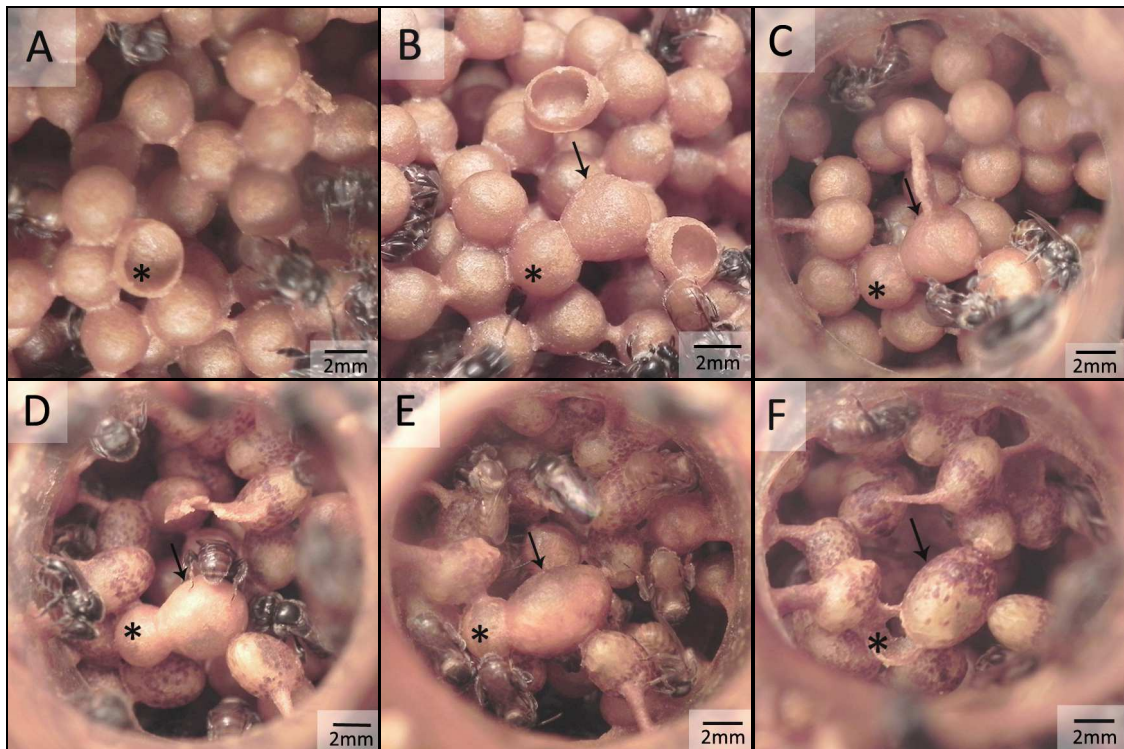
<sup>1</sup> duas células foram desmanchadas experimentalmente para verificar presença ou ausência de orifício de conexão entre as células

**Tabela 5.** Rainhas de *Austroplebeia australis* coletadas andando dentro das colônias experimentais ou retiradas de células reais que não puderam ser acompanhadas e foram encontradas já em seu tamanho final, após o 40º dia de observações.

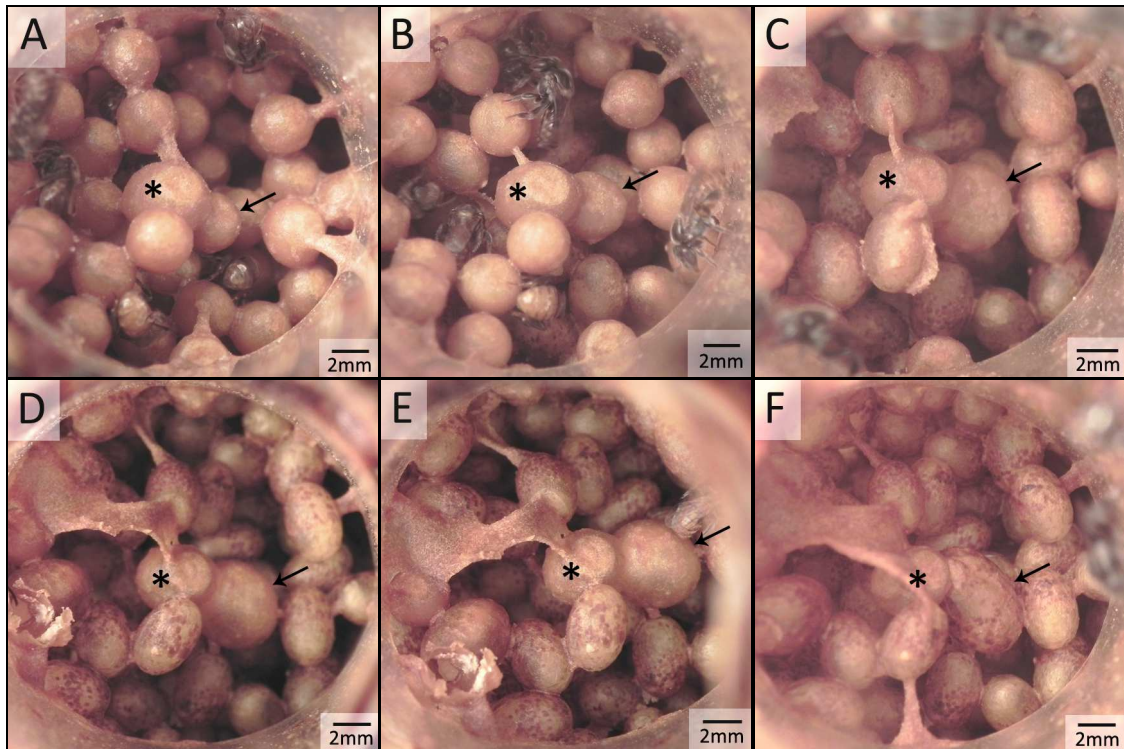
	colônias normais	colônias órfãs
Quantidade de rainhas coletadas	6	19
De onde foram coletadas	colônia: 1 célula: 5	colônia: 6 célula: 13



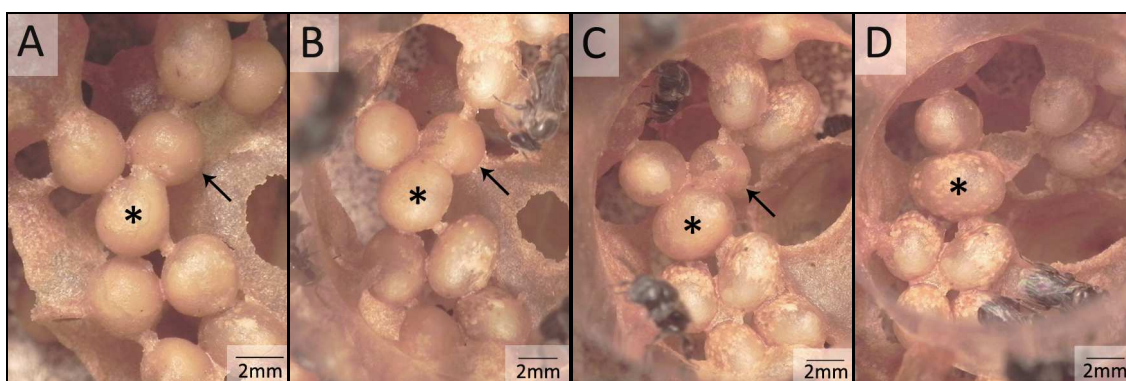
**Figura 12.** Formação de células reais em *Austroplebeia australis*. (⊙) nascerá uma operária; (⊙) nascerá uma rainha; (v) célula que contém a larva que se tornará rainha; (v) segunda célula envolvida no processo; (X) sinaliza que uma célula foi desmanchada. A) a larva de uma célula pequena perfura uma célula grande que posteriormente é desmanchada. B) a larva de uma célula grande perfura uma célula pequena que posteriormente é desmanchada. C) a larva de uma célula pequena perfura uma célula grande que posteriormente é incorporada na célula real. D) a larva de uma célula pequena perfura outra célula pequena que posteriormente é desmanchada.



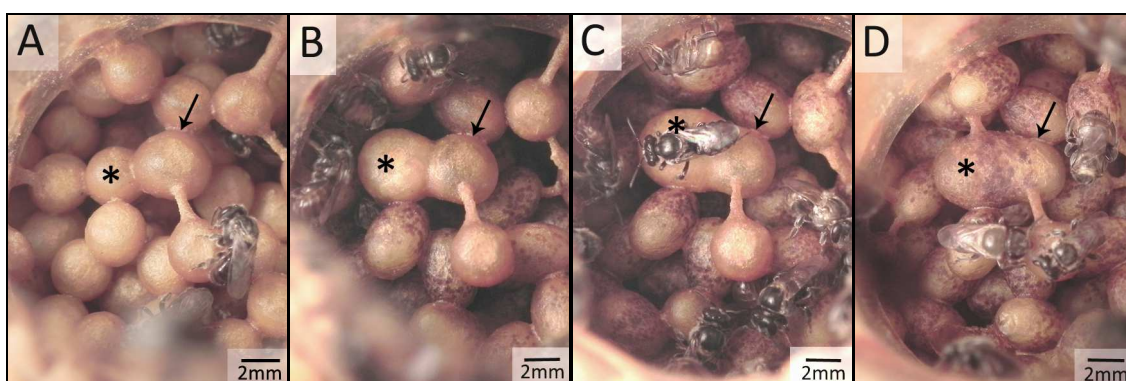
**Figura 13.** Surgimento de uma célula real, em *Austroplebeia australis*, desde a construção até seu tamanho final. O \* marca a célula pequena e a seta marca a célula grande. A) antes da construção das duas células. B) as duas células já estão construídas. C) um tubo plástico foi adicionado para permitir o acompanhamento. D) a larva da célula grande perfura a parede entre as células e consome o alimento contido na célula vizinha. E) a larva termina a alimentação, aumenta de tamanho e a célula grande é remodelada. F) a célula pequena é destruída.



**Figura 14.** Surgimento de célula real, em *Austroplebeia australis*, cuja larva que perfura a célula vizinha é proveniente da célula pequena, do tamanho de uma célula que origina operária. O \* marca a célula grande e a seta indica a célula pequena que tornou-se real após ter sido remodelada devido ao aumento de tamanho da larva que ingeriu uma porção extra de alimento. A) as duas células no início do processo, uma pequena e uma grande (maior que uma célula que origina operária). B) a célula originalmente pequena aumenta de tamanho em consequência do crescimento da larva que está em seu interior e consumiu o alimento contido na célula vizinha. C) a célula que contém a larva que perfurou a célula vizinha já está maior que a segunda célula envolvida no processo. D e E) a célula inicialmente pequena aumenta de tamanho. F) a célula inicial, com a larva que se torna rainha, atinge seu tamanho máximo; a segunda célula, nesse caso, não foi desmanchada.



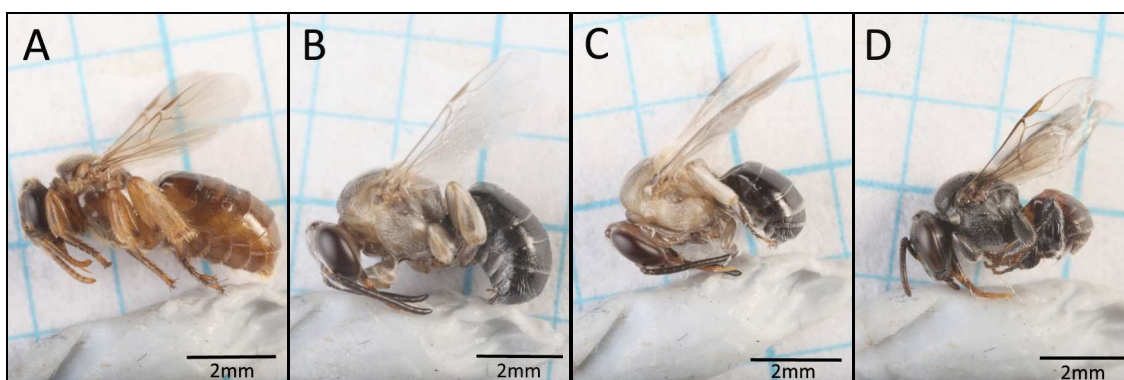
**Figura 15.** Surgimento de uma célula real, em *Austroplebeia australis*, a partir de duas células do mesmo tamanho (do tamanho de células que originam operárias). O \* marca a célula inicial e a seta marca a segunda célula envolvida no processo. A) as duas células envolvidas na produção de rainhas ainda do mesmo tamanho. B) célula inicial já um pouco maior que a célula vizinha. C) célula inicial maior que a célula vizinha, cujo conteúdo está sendo consumido pela larva presente na célula inicial. D) célula real formada; a segunda célula foi desmanchada.



**Figura 16.** Surgimento de célula real, em *Austroplebeia australis*, resultante da união de duas células. O \* marca a célula inicial pequena e a seta indica a segunda célula que é grande. A) as duas no início do processo. B) a larva da célula inicial perfura a parede entre as duas células e consome o alimento contido na segunda célula, ambas as células já apresentam tamanho semelhante. C) ao invés de a segunda célula envolvida no processo ser destruída ela é gradualmente incorporada à célula inicial. D) célula real formada.

**Tabela 6.** Detalhes da formação das células que deram origem a machos gigantes em colônias órfãs de *Austroplebeia australis* (n=4)

Uma das células era grande?	sim: 4
A larva de uma das células fura a célula vizinha?	sim: 2 não: 2
A larva que fura é de célula grande ou pequena?	pequena: 1 grande: 1
A célula vizinha é desmanchada?	sim: 1 não: 3



**Figura 17.** Indivíduos adultos de *Austroplebeia australis*. A) rainha. B) macho gigante. C) macho normal. D) operária.

## 5. DISCUSSÃO

Os resultados encontrados mostram que o processo de produção de rainhas em colônias normais e órfãs de *Frieseomelitta silvestrii* é semelhante àquele descrito por Faustino e colaboradores (2002) em colônias órfãs de *F. varia*. Diferem, porém, da descrição fornecida por Terada (1974) para esta última espécie, uma vez que esta autora não descreveu a presença de células auxiliares. Considerando os estudos já realizados até o momento [Faustino *et al.* 2002 (*F. varia*); Fadil *et al.* 2012 (*F. languida*); e este trabalho (*F. silvestrii*)] a produção de rainhas parece ser semelhante entre as espécies do gênero *Frieseomelitta*. A produção de rainhas a partir de larvas que consomem o alimento de duas células parece ser a única forma de produção de rainhas tanto em colônias normais quanto em colônias órfãs destas espécies.

Em *Leurotrigona muelleri* os resultados encontrados, de um modo geral, confirmaram as observações de Terada (1974), e mostraram ainda que ocorre produção de rainhas em colônias órfãs por meio da perfuração de célula de cria vizinha, como acontece em colônias normais. Entretanto, essas rainhas produzidas em colônias órfãs não podem ser consideradas rainhas de emergência uma vez que as duas células envolvidas em sua formação foram construídas quando a rainha ainda estava presente na colônia. O presente estudo mostrou que essa espécie não constrói células auxiliares.

Em *Austroplebeia australis*, assim como nas espécies descritas acima, as rainhas são provenientes de larvas que perfuraram uma célula vizinha. De maneira semelhante ao observado em *Plebeia lucii* (Teixeira 2007) e em *Friesemelitta* (Faustino *et al.* 2002, Fadil *et al.* 2012, este trabalho), essa célula vizinha pode ser diferente das células de cria nas quais se desenvolvem operárias e estar diretamente ligada à formação de células reais. Em *P. lucii* (Teixeira 2007) e *Friesemelitta* (Faustino *et al.* 2002, Fadil *et al.* 2012) a célula se diferencia por não apresentar postura e em *A. australis* ela se diferencia por ser maior. Adicionalmente, células reais em *A. australis* podem ser formadas de maneira semelhante à observada em *L. muelleri*, — nos casos em que as duas células envolvidas na formação de células reais são células de cria de mesmo tamanho.

Até o momento quatro gêneros de Meliponini com células de cria dispostas em cachos tiveram pelo menos uma espécie estudada em relação à

produção de células reais: *Frieseomelitta* (Terada 1974, Faustino *et al.* 2002, Fadil *et al.* 2012, este trabalho), *Plebeia* (Teixeira 2007), *Leurotrigona* (Terada 1974, este trabalho) e *Austroplebeia* (este trabalho). Apesar da existência de algumas diferenças entre os processos de produção de rainhas apresentados por estas espécies, a formação de rainhas a partir de larvas que consomem alimento de duas células é característica comum a todos eles. É possível que a produção de rainhas a partir de duas células esteja de tal forma associada à disposição das células de cria em cachos que seja a forma predominante de produção de rainhas em todas as espécies com essa característica. Somente o estudo de um número maior de espécies que constroem células dispostas em cacho, incluindo espécies de gêneros que ainda não foram estudados, poderá fornecer dados que permitam verificar a veracidade desta hipótese.

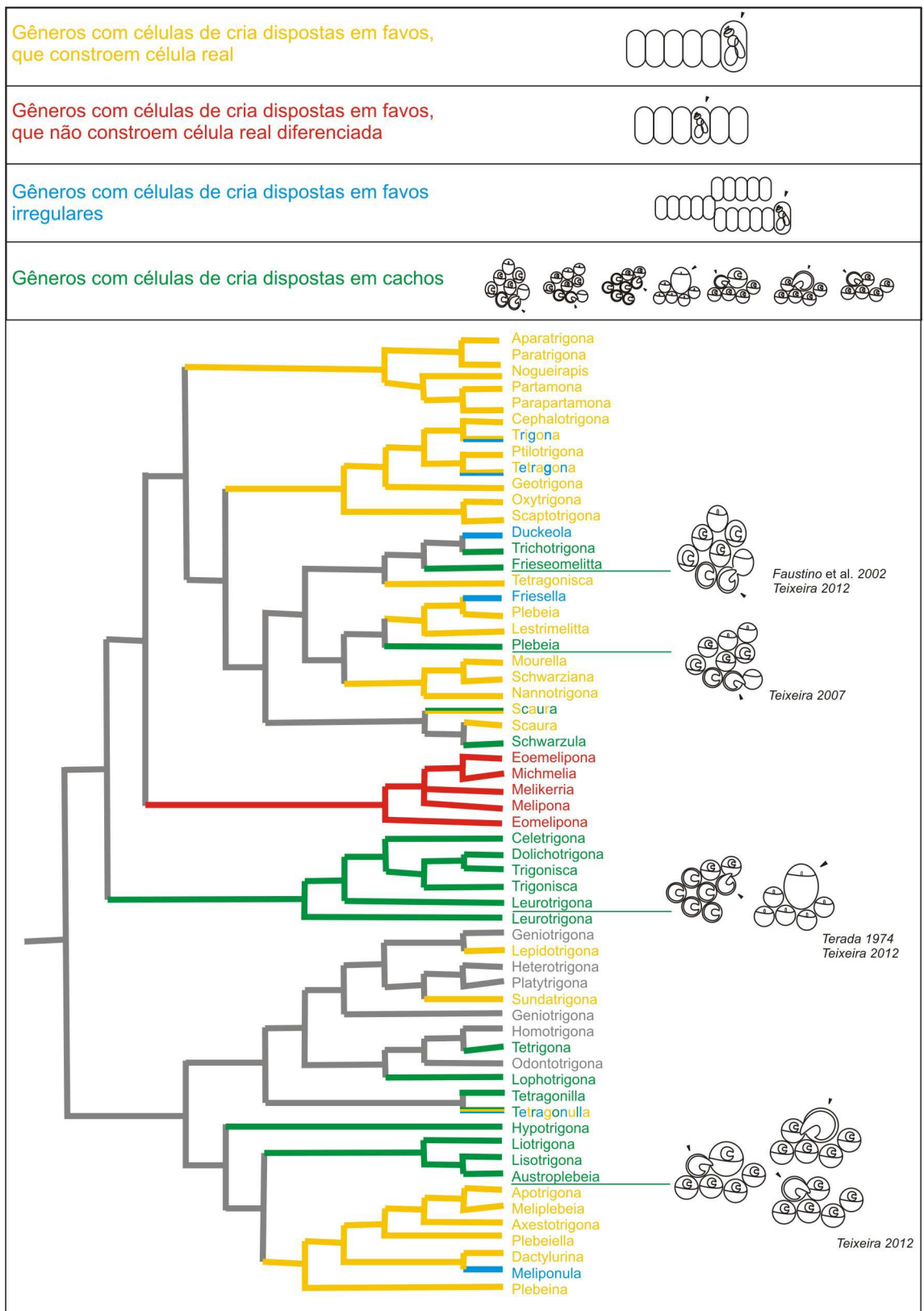
O conhecimento atual sobre o tipo de arranjo das células de cria e sobre os processos de formação de células reais apresentado pelas espécies de Meliponini (resumidos na Fig. 18 e Anexo I) ainda é incompleto. No entanto, considerando a rota de evolução do arranjo de células de cria neste grupo, proposta por Wille (1969), pode-se sugerir uma possível rota para os processos de formação de células reais.

- No ancestral dos Meliponini, que apresentaria células de cria em cacho (Michener 1961, Wille 1969), as larvas que dariam origem às rainhas perfurariam uma célula de cria vizinha de mesmo tamanho, e consumiriam o alimento contido nesta, de modo semelhante ao observado na formação da maioria das células reais em *L. muelleri* e de parte das células reais em *A. australis*.
- A partir desse ancestral teriam surgido espécies em que parte das células envolvidas na formação da célula real seria maior que células de cria normais, como observado em *A. australis*.
  - Como rainhas maiores, criadas com mais alimento, tem maior valor adaptativo (Wenseleers *et al.* 2005) essa característica teria se fixado e teria dado origem tanto ao sistema observado em *A. australis* — uma das duas células envolvidas na formação da célula real é maior que a célula de operária — quanto ao encontrado em *L. muelleri* — parte das rainhas são criadas em

células reais construídas maiores, sem que a larva fure uma célula vizinha.

- Nas espécies que constroem células de cria em favos, a produção de rainhas a partir de células construídas maiores — provisionadas com maior quantidade de alimento e cujas larvas perderam o hábito de furar células vizinhas — teria sido mantida como única estratégia.
- Se, como sugere Michener (1961), parte das espécies que constroem células em cacho deriva de espécies que construiriam células de cria organizadas em favos, com o ressurgimento do arranjo das células em cacho, haveria também ressurgimento da formação de células reais a partir de duas células, como observado em *Plebeia lucii*.

Em colônias órfãs de *F. silvestrii*, *A. australis* e *L. muelleri* foram formadas células reais. O surgimento de células reais em colônias órfãs é possível devido ao processo de produção de rainhas envolvendo duas células, que só foi observado, até o momento, em espécies com células de cria dispostas em cacho (Terada 1974, Faustino *et al.* 2002, Fadil *et al.* 2012, Teixeira 2007, e este trabalho). Embora tenha sido observada a eclosão de rainhas em colônias órfãs dessas três espécies, apenas nas duas primeiras estas rainhas podem ser consideradas como sendo “de emergência” (rainhas produzidas em resposta à orfandade). Em *L. muelleri*, todas as células envolvidas na produção das rainhas já estavam presentes quando o período de orfandade foi estabelecido (esta espécie não possui células auxiliares) enquanto em *F. silvestrii* e *A. australis*, pelo menos parte das células envolvidas na formação das células reais, foi construída e provisionada quando a colônia já estava órfã. Rainhas de emergência foram observadas também em *F. varia* (Faustino *et al.* 2002) e em *P. lucii* (Teixeira 2007).



**Figura 18.** Filogenia de Meliponini com informações relativas à organização das células de cria e ao processo de construção de células reais. O (¹) marca a célula com a larva que se tornará rainha. A filogenia utilizada foi adaptada a partir da Fig 3 do trabalho de Rasmussen e Cameron 2010. As referências utilizadas para a disposição das células de cria encontram-se listadas no

Anexo. Consideramos que todas as espécies com células de cria dispostas em favos (exceto as do grupo *Melipona*), e em favos irregulares, constroem células reais grandes desde o início, sem perfuração de célula vizinha. As referências utilizadas relativas aos processos de produção de rainhas em grupos com células de cria dispostas em cachos encontram-se listadas na própria figura.

## 6. CONCLUSÃO

A produção de células reais nas espécies de abelhas sem ferrão com células de cria dispostas em cacho não segue o mesmo padrão apresentado por espécies com células de cria dispostas em favos. As espécies estudadas até o momento apresentaram processos de formação de células reais que, apesar de conterem algumas diferenças, exibem semelhanças importantes. Em todas elas foi observado que as larvas que darão origem a rainhas após ingerirem o alimento contido em sua célula perfuram a parede que separa sua célula de uma célula adjacente e ingere o alimento contido nesta última, diferenciando-se em uma larva real (a exceção observada foram as poucas células reais, construídas como tal, das quais emergem parte das rainhas de *Leurotrigona mulleri*)

Em *Frieseomelitta silvestrii* o processo de produção de rainhas é o mesmo em colônias normais e órfãs. As operárias adicionam uma célula auxiliar a uma célula de cria pré-existente, da mesma forma que em *F. varia*.

Em *Leurotrigona muelleri* a produção de rainhas também ocorre da mesma maneira em colônias normais e órfãs. Nesta espécie, algumas larvas furam uma célula de cria vizinha a sua e consomem o alimento que ela contém. Assim aumentam de tamanho e se diferenciam em rainhas. Além disso, observa-se também a construção de células reais grandes desde o início, porém em menor frequência e apenas em colônias normais.

Em *Austroplebeia australis* todas as rainhas produzidas consumiram o alimento contido em sua própria célula e em uma célula vizinha, tanto em colônias normais quanto em colônias órfãs. As duas células envolvidas na formação da célula real podem ser de mesmo tamanho ou uma delas pode ser maior.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

CAMARGO, C. A. 1972. Determinação de castas em *Scaptotrigona postica* Latreille (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Biologia*. 32(1): 133–138.

DELAGE-DARCHEN, B. & DARCHEN, R. 1982. Déterminisme des castes chez mélipones et trigones. In: *Social Insects in the Tropics*. Vol I. Jaisson, P. (ed.). Université Paris-Nord. pp 31–40.

ENGELS, W.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 1990. Caste development, reproductive strategies, and control of fertility in honey bees and stingless bees. In: *Social Insects – An evolutionary approach to castes and reproduction*. Engels, W. (Ed.) Berlim: Springer-Verlag. pp 167–230.

FADIL, J. P. R.; MATEUS, S.; NUNES, T. M.; NASCIMENTO, F. S. 2012. Production of new queens in queenless colonies of *Frieseomelitta languida* Moure 1990 (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Anais do X Encontro Sobre Abelhas*. Ribeirão Preto, SP, Brasil. pp 411.

FAUSTINO, C. D.; SILVA-MATOS, E. V.; MATEUS, S.; ZUCCHI, R. 2002. First record of emergency queen rearing in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Insectes Sociaux*. 49: 111–113.

HARTFELDER, K.; MAKERT, G. R.; JUDICE, C. C.; PEREIRA, G. A. G.; SANTANA, W. C.; DALLACQUA, R.; BITONDI, M. M. G. 2006. Physiological and genetic mechanisms underlying caste development, reproduction and division of labor in stingless bees. *Apidologie*. 37: 144–163.

JARAU, S.; VAN VEEN, J. W.; TWELE, R.; REICHLE, C.; HERRERA GONZALES, E.; AGUILAR, I.; FRANCKE, W.; AYASSE, M. 2010. Workers make the queens in *Melipona* bees: identification of geraniol as a caste determining compound from labial glands of nurse bees. *Journal of Chemical Ecology*. 36: 565–569.

KERR, W. E.; STORT, A. C.; MONTENEGRO, M. 1966. Importância de alguns fatores ambientais na determinação de castas do gênero *Melipona*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 38(1): 149–168.

KERR, W. E. 1950. Genetic determination of castes in the genus *Melipona*. *Genetics*. 35: 143–152.

MICHENER, C. D. 1961. Observations on the nests and behavior of *Trigona* in Australia and New Guinea (Hymenoptera, Apidae). *American Museum Novitates*. 2026: 1–46.

MICHENER, C. D. 1974. The social behavior of bees. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press. 404p.

RASMUSSEN, C.; CAMERON, S. A. 2010. Global stingless bee phylogeny supports ancient divergence, vicariance, and long distance dispersal. *Biological Journal of The Linnean Society*. 99: 206–232.

SAKAGAMI, S. F. 1982. Stingless bees. In: *Social Insectes Vol III*. Hermann, H.R. (ed.). New York: Academic Press. pp 361–423.

SILVA-MATOS, E. V.; GARÓFALO, C. A. 1995. Observations on the development of queenless colonies of *Bombus atratus* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Apicultural Research*. 34(4): 177–185.

STAURENGO-DA-CUNHA, M. A.; CAMPOS, L. A. de O. 1993. Desenvolvimento ovariano em operárias de *Frieseomelitta varia varia* (Lep. 1836) (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Biologia*. 53(1): 63–69.

STAURENGO-DA-CUNHA, M. A.; GOMES, G. M.; CAMPOS, L. A. de O. 1986. Desenvolvimento ovariano em operárias adultas de *Frieseomelitta silvestrii languida* (Hymenoptera, Apidae) sob condições normais e de orfandade. *Ciência e Cultura*. 38(10): 1725–1731.

TEIXEIRA, L. V. 2007. Produção de rainhas em colônias de *Plebeia lucii* (Hymenoptera, Apidae, Meliponina). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil.

TERADA, Y. 1974. Contribuição ao estudo da regulação social em *Leurotrigona muelleri* e *Frieseomelitta varia* (Hymenoptera, Apidae). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brasil.

WENSELEERS, T.; ALVES, D. A.; FRANCOY, T. M.; BILLEN, J.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 2011. Intraspecific queen parasitism in a highly eusocial bee. *Biology Letters*. 7: 173–176.

WENSELEERS, T.; RATNIEKS, F. L. W.; RIBEIRO, M. de F.; ALVES, D. de A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 2005. Working-class royalty: bees beat the caste system. *Biology Letters*. 1: 125–128.

WILLE, A. 1969. A new species of stingless bee *Trigona (Plebeia)* from Costa Rica, with descriptions of its general behavior and cluster-type nest. *Revista de Biología Tropical*. 15(2): 299–313.

WILLE, A.; MICHENER, C. D. 1973. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae). *Revista de Biología Tropical*. 21(supl. 1): 1–278.

## 8. ANEXO

**Tabela:** Tipos de arranjo das células de cria dos gêneros de Meliponini utilizados nas análises de Rasmussen e Cameron (2010) e as referências que descrevem essa característica em cada grupo.

<b>Gênero</b>	<b>Arranjo das células de cria</b>	<b>Referência</b>
<i>Aparatrigona</i>	favos	1
<i>Apotrigona</i>	favos	1
<i>Austroplebeia</i>	cache	1
<i>Axestotrigona</i>	favos	1
<i>Celetrigona</i>	cache	1
<i>Cephalotrigona</i>	favos	2
<i>Dactylurina</i>	favos verticais	1
<i>Dolichotrigona</i>	cache	1
<i>Duckeola</i>	favos irregulares	2
<i>Friesella</i>	favos irregulares	1
<i>Frieseomelitta</i>	cache	1
<i>Geniotrigona 1*</i>	-	-
<i>Geniotrigona 2*</i>	-	-
<i>Geotrigona</i>	favos	2 <sup>a</sup>
<i>Heterotrigona*</i>	-	-
<i>Homotrigona*</i>	-	-
<i>Hypotrigona</i>	cache	1
<i>Lepidotrigona</i>	favos	3 / 4
<i>Lestrimelitta</i>	favos	1
<i>Leurotrigona</i>	cache	1
<i>Liotrigona</i>	cache	5 <sup>a</sup>
<i>Lisotrigona</i>	cache	4 <sup>a</sup>
<i>Lophotrigona</i>	cache	6
<i>Meliplebeia</i>	favos	1
<i>Melipona</i>	favos	1
<i>Meliponula</i>	favos irregulares	1
<i>Mourella</i>	favos	1

**Tabela:** Continuação...

<b>Gênero</b>	<b>Arranjo das células de cria</b>	<b>Referência</b>
<i>Nannotrigona</i>	favos	1
<i>Nogueirapis</i>	favos	1
<i>Odontotrigona</i> *	-	-
<i>Oxytrigona</i>	favos	1
<i>Parapartamona</i>	favos	7
<i>Paratrigona</i>	favos	1
<i>Partamona</i>	favos	1
<i>Platytrigona</i> *	-	-
<i>Plebeia 1</i>	favos	8
<i>Plebeia 2</i>	cache	8
<i>Plebeiella</i>	favos	1
<i>Plebeina</i>	favos	1
<i>Ptilotrigona</i>	favos	2 / 9
<i>Scaptotrigona</i>	favos	1
<i>Scaura 1</i>	favos / cache	8 / 10
<i>Scaura 2</i>	favos	8
<i>Schwarziana</i>	favos <sup>b</sup>	1
<i>Schwarzula</i>	cache	1
<i>Sundatrigona</i>	favos	11
<i>Tetragona</i>	favos <sup>b</sup> / favos irregulares	2 / 8
<i>Tetragonilla</i>	cache	6
<i>Tetragonisca</i>	favos	2 / 12
<i>Tetragonula</i>	cache / favos / favos irregulares	1
<i>Tetrigona</i>	cache	8
<i>Trichotrigona</i>	cache	1
<i>Trigona</i>	favos / favos irregulares	13
<i>Trigonisca</i>	cache	1

<sup>a</sup> a referência encontrada é sobre uma espécie do mesmo gênero, mas que não entrou no trabalho de Rasmussen e Cameron 2010

<sup>b</sup> podendo ser espirais

\* não foi encontrada nenhuma referência sobre o tipo de arranjo de células de cria dessa espécie.

1. MICHENER, C. D. 2007. The bees of the world. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 953p.
2. CAMARGO, J. M. F.; PEDRO, S. R. M. 2003. Sobre as relações filogenéticas de *Trichotrigona* Camargo e Moure (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). In: Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure. Melo, G. A. R.; Alves-dos-Santos, I. (eds). Editora UNESC, Criciúma, 2003
3. SAWATTHUM, A. 2004. Stingless beekeeping in Thailand. In: Proceedings of the 8<sup>th</sup> IBRA International Conference on Tropical Bees and VI Encontro Sobre Abelhas. Ribeirão Preto, SP, Brasil. pp 382–385.
4. CHINH, T. X.; SOMMEIJER, M. J.; BOOT, W. T.; MICHENER, C. D. 2005. Nest and colony characteristics of three stingless bee species in Vietnam with the first description of the nest of *Lisotrigona carpenter* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). Journal of the Kansas Entomological Society 78(4): 363–372.
5. NJOYA, M.T.M. 2010. Diversity of stingless bees in Bamenda afro-montane forests – Cameroon: Nest architecture, behaviour and labour calendar. Tese de Doutorado. Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn, Alemanha.
6. SCHWARZ, H. F. 1948. Stingless bees (Meliponidae) of the western hemisphere – *Lestrimelitta* and the following subgenera of *Trigona*: *Trigona*, *Paratrigona*, *Schwarziana*, *Parapartamona*, *Cephalotrigona*, *Oxytrigona*, *Scaura*, and *Mourela*. Bulletin of the American Museum of Natural History 90: i–xviii, 1–546.
7. AZEVEDO, G. G.; ZUCCHI, R. 2000. Relações etológicas entre *Partamona* Schwarz e *Parapartamona* Schwarz (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). Anais do IV Encontro Sobre Abelhas. Ribeirão Preto, SP, Brasil. pp 258–264.

8. WILLE, A.; MICHENER, C. D. 1973. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae). *Revista de Biología Tropical*. 21(supl. 1): 1–278.
9. CAMARGO, J. M. F.; PEDRO, S. R. M. 2004. Meliponini neotropicais: o gênero *Ptilotrigona* Moure (Hymenoptera, Apidae, Apinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 48(3): 353–377.
10. YAMADA, A. M. T. D. 2010. Relações filogenéticas do gênero *Scaura* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) e filogeografia de *Scaura latitarsis*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil.
11. SAKAGAMI, S. F.; INOUE, T.; YAMANE, S.; SALMAH, S. 1989. Nests of the myrmecophilous stingless bee, *Trigona moorei*: How do bees initiate their nest within an arboreal ant nest. *Biotropica* 21:265–274.
12. CORTOPASSI-LAURINO, M. NOGUEIRA-NETO, P. 2003. Notas sobre a bionomia de *Tetragonisca weyrauchi* Schwarz, 1943 (Apidae, Meliponini). *Acta Amazônica* 33(4): 643–650.
13. MICHENER, C. D. 1974. The social behavior of bees. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press. 404p.