



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ  
MUSEU PARAENSE EMILIO GOELDI  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**RAFAEL LEANDRO CORRÊA GOMES**

**RELAÇÃO ENTRE LONGEVIDADE E FORRAGEIO EM OPERÁRIAS DE  
*MELIPONA FASCICULATA* SMITH, 1854 (APIDAE, MELIPONINI) EM  
AMBIENTE TROPICAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, curso de Mestrado, Museu Paraense Emilio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera.

Co-orientador: Dr. Cristiano Menezes

Belém-Pará  
2013

**RAFAEL LEANDRO CORRÊA GOMES**

**RELAÇÃO ENTRE LONGEVIDADE E FORRAGEIO EM OPERÁRIAS DE  
*MELIPONA FASCICULATA* SMITH, 1854 (APIDAE, MELIPONINI) EM  
AMBIENTE TROPICAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, curso de Mestrado, Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador:  
Prof. Dr. Felipe Andrés León Contrera  
Instituto de Ciências Biológicas/ICB – UFPA

Co-orientador:  
Dr. Cristiano Menezes  
Laboratório de Botânica/CPATU – Embrapa Amazônia Oriental

Belém-Pará  
2013

BANCA EXAMINADORA

---

**Prof. Dr. Michael Hrcir**

Departamento de Ciências Animais  
Universidade Federal do Semi-Árido (UFERSA)

---

**Prof. Dr. Mauro Ramalho**

Universidade Federal da Bahia (UFBA)

---

**Dr<sup>a</sup>. Márcia Motta Maués**

Embrapa Amazônia Oriental (CPATU)

---

**Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Cristina Espósito**

Laboratório de Ecologia e Zoologia de Invertebrados - ICB  
Universidade Federal do Pará

---

**Dr. Sérgio Dias Hilário**

Departamento de Zoologia - IB  
Universidade de São Paulo (USP)

"As flores desabrocham e murcham  
As estrelas brilham e um dia se apagam  
Até mesmo a Terra, o Sol, nossa Galáxia...  
Todo Universo... Um dia vai desaparecer  
A vida de um homem... Comparada a isso, equivale a um piscar de olhos  
Neste ínfimo lapso temporal, o homem nasce, ama, odeia...  
Ri, chora... Luta, fere-se... Fica feliz, fica triste...  
"E por fim, tomba em um sono eterno chamado morte...".  
(Shaka)

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Dr. Felipe Andrés León Contrera pela paciência e dedicação durante esta importante etapa da minha vida, com suas críticas e apoio que serviram para engrandecer meu conhecimento.

Ao meu Co-orientador Dr. Cristiano Menezes por compartilhar seu conhecimento e tornar cada dúvida uma futura pergunta a ser respondida e pelas críticas que vieram a contribuir para este trabalho.

A minha família, que mesmo nos momentos distantes nunca me deixou desamparado, dando incondicional apoio durante todos estes anos, em especial a minha mãe Marilena, que eu tanto amo e que sempre me motivou a seguir em frente.

A Anna de Oliveira pelo incomparável apoio e carinho durante meu trabalho, sem o qual não seria hoje o que é.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro durante o mestrado.

Ao Dr. Giorgio Venturieri pela amizade, logística e conhecimento sobre o mundo das abelhas.

A Embrapa Amazônia Oriental pela logística e segurança durante a realização deste trabalho.

Ao Antônio Lola, por cordialmente fornecer dados de pluviosidade gerados na estação climatológica de São Brás, através do Projeto Climurb (IG/UFGA/CNPq).

Aos amigos “abelhudos” do Laboratório de botânica da Embrapa Amazônia Oriental que me acompanharam durante a realização deste trabalho.

Aos meus amigos de mestrado, pelo tempo que estivemos juntos, onde me foram dadas críticas e apoio para seguir com este trabalho.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO .....	9
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	13
3.1. ÁREA DE ESTUDO.....	13
3.2. COLÔNIAS.....	14
3.3. MARCAÇÃO DAS ABELHAS .....	15
3.4. COLETA DE DADOS .....	17
3.5. ANÁLISE DOS DADOS .....	19
4. RESULTADOS.....	20
4.1. PERÍODO CHUVOSO .....	20
4.1.1. ANÁLISE DE SOBREVIVÊNCIA .....	22
4.2. PERÍODO SECO .....	24
4.2.1. ANÁLISE DE SOBREVIVÊNCIA .....	26
4.3. COMPARAÇÃO ENTRE AS ESTAÇÕES CHUVOSA E SECA.....	29
4.3.1. LONGEVIDADE E IDADE DE INÍCIO DE FORRAGEIO .....	29
4.3.2. LONGEVIDADE E IDADE DE INÍCIO DE FORRAGEIO: COMPARAÇÃO INTRACOLONIAL .....	30
4.4. MODELAGEM WEIBULL.....	32
5. DISCUSSÃO.....	36
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	43
ANEXO.....	48

**RELAÇÃO ENTRE LONGEVIDADE E FORRAGEIO EM OPERÁRIAS DE  
*MELIPONA FASCICULATA* SMITH, 1854 (APIDAE, MELIPONINI) EM  
AMBIENTE TROPICAL**

Rafael Leandro Corrêa GOMES\*<sup>1</sup>, Cristiano MENEZES<sup>2</sup>, Felipe Andrés León

CONTRERA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ciências Biológicas, Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas, Universidade Federal do Pará, Campus Universitário do Guamá, Rua Augusto Corrêa, nº1, Belém, Pará, Brasil, CEP: 66075-110.

<sup>2</sup> Laboratório de Botânica, Embrapa Amazônia Oriental, Trav. Dr. Enéas Pinheiro s/nº Caixa Postal, 48 Belém, Pará, Brasil, CEP 66095-100.

\*Correspondência: R. L. C. Gomes

leandrobiologia@yahoo.com.br

+55\*\*(91) 3201-8180

Título Resumido: Longevidade de operárias de *Melipona fasciculata* Smith, 1854

Este trabalho foi elaborado seguindo as normas da revista *Apidologie*, com exceção do idioma, resumo, margens, localização e formatação das figuras e tabelas, e numeração de linhas, para fins de padronização do layout de apresentação desta dissertação. As normas de publicação constam no Anexo 1.

## RESUMO

A longevidade em insetos sociais pode ser condicionada por inúmeros fatores, como por exemplo, as condições ambientais que podem alterar o comportamento de forrageio das abelhas para suprir as necessidades do ninho. O objetivo do presente trabalho foi estudar os fatores que afetam a longevidade das abelhas sem ferrão em ambientes amazônicos. Dessa forma, em três colônias da abelha sem ferrão *Melipona fasciculata*, foram marcadas individualmente 91 abelhas na estação chuvosa e 109 abelhas na estação seca onde foram registrados diariamente o número de abelhas sobreviventes, a idade de início de forrageio e o tempo gasto em atividades de forrageio, em cada época. Durante a estação chuvosa a longevidade máxima foi de 80 dias enquanto que na estação seca a máxima longevidade foi de 56 dias. A longevidade de operárias foi diferente entre as estações do ano (teste de log-rank  $p=0,0000$ ), assim como a idade de início de forrageio ( $U=552$ ;  $p=0,0000$ ). A longevidade apresentou correlação com a idade de início de forrageio na estação chuvosa (Spearman  $R=0,23$ ) e seca (Spearman  $R=0,17$ ), onde observamos que abelhas que forrageavam em idade mais jovem viviam menos do que abelhas que começavam a forragear em idades mais avançadas. Abelhas que forrageavam mais jovens e, no entanto, apresentavam longevidade maior do que outras abelhas, alternavam dias de forrageio e dias dentro do ninho, o que as permitiu aumentar sua longevidade em relação a aquelas que forrageavam vários dias consecutivos. Durante a estação chuvosa apenas um parâmetro da modelagem Weibull foi similar ao observado nas colônias de *M. fasciculata*, enquanto que durante a estação seca, o padrão de sobrevivência estimado foi totalmente diferente do padrão real. A função de risco apresentou comparativamente diferenças entre as estações, onde as operárias no período seco apresentaram uma probabilidade de morte até duas vezes maior do que no período de chuvas, o que provavelmente torna muito difícil estimar com precisão o padrão de sobrevivência destes insetos. Dessa forma, concluímos que *M. fasciculata* assim como outras espécies, apresenta longevidade diferenciada entre dois períodos do ano e que a idade de início de forrageio, em parte, pode nos ajudar a compreender o padrão de mortalidade desta espécie de abelha.

Palavras-chave: Mortalidade, Idade de início de forrageio, Época chuvosa, Época seca, modelagem Weibull.



## 1. INTRODUÇÃO

Dentro da história de vida dos insetos, a longevidade é uma importante característica da evolução deste grupo na adaptação aos diferentes meios de vida (Carey 2001a). Muitos exemplos sobre a expectativa de vida dos insetos podem ser citados, como os poucos dias de vida para adultos de efemerópteras; algumas semanas de vida para vespas parasitóides; de semanas a meses para operárias de formigas, abelhas e cupins; anos de vida para rainhas de abelhas e vespas; e décadas de vida para rainhas de formigas e cupins (Carey 2001b; Keller & Genoud 1997; Page Jr. & Peng 2001; Vonshak & Shlagman 2009).

Comparativamente, indivíduos solitários e sociais são diferentes em muitos aspectos, dentre estes a vida colonial, a qual segundo Keller & Genoud (1997) promoveu evolutivamente um incremento na expectativa de vida de insetos sociais em relação a algumas espécies solitárias. Dessa forma as vantagens que podem ser atribuídas aos indivíduos de uma colônia são muitas, tais como maior proteção contra predação e parasitismo, possibilidade de estocar alimento, cuidado cooperativo com a prole em estágios iniciais de vida e abrigo contra variações ambientais adversas, o que favorece a sobrevivência e conseqüentemente o aumento da longevidade, pois tornam alguns indivíduos menos susceptíveis aos riscos externos e internos da colônia (Carey 2001b).

Em abelhas, os principais mecanismos que podem ser usados para inferir sobre diferenças na longevidade entre rainhas ou operárias nas colônias são os custos comportamentais, fatores genéticos, morfológicos e fisiológicos (Biesmeijer & Tóth 1998; Amdam & Omholt 2002). O'Donnel & Jeanne (1995) abordaram duas hipóteses

que podem ser utilizadas para justificar padrões de senescência em insetos sociais, tais como: a hipótese da senescência programada - onde a longevidade é dependente da acumulação de alelos deletérios com efeitos idade-específica; e a hipótese da taxa de vivência (“rate of living”) - onde a expectativa de vida é limitada pela não renovação fisiológica dos recursos ou não regeneração morfológica das estruturas.

Trabalhos sobre a expectativa de vida de *Apis mellifera* Linneaus, 1758 mostram diferenças na longevidade de operárias entre as estações de verão e inverno em áreas temperadas (Maurizio 1950; Free & Spencer-Booth 1959; Page Jr. & Peng 2001). As operárias de *Apis* podem apresentar em média uma longevidade de 35 dias no verão, conhecidas também como “*summer bees*”, enquanto que no inverno estas abelhas “*winter bees*” podem sobreviver até oito meses (Maurizio 1950; Free & Spencer-Booth 1959; Amdam & Omholt 2002). No entanto em ambiente subtropical, como visto por Terada et al. (1975) *A. mellifera* parece não apresentar longevidade marcadamente diferenciada entre duas estações climáticas, como mostrado em ambientes temperados. Os autores sugerem que o efeito sobre a longevidade pode estar relacionado ao gradiente de umidade que potencialmente pode afetar a curva de sobrevivência. Outras hipóteses também levantadas por Terada et al. (1975) foram que o clima árido pode apresentar um efeito antagônico ao de climas temperados sobre o tamanho da colônia, pois, colônias muito pequenas podem ser afetadas por condições ambientais que colônias grandes ou populosas não são vulneráveis.

A longevidade para abelhas sociais parece estar relacionada ao esforço fisiológico desempenhado durante sua vida, quando se leva em consideração o esforço durante a procura e coleta de recursos, ou mesmo aos riscos de predação fora do ninho (Page Jr. & Peng 2001). As condições internas da colônia também afetam a longevidade, como por exemplo, a presença ou ausência de rainha fisogástrica (Alves et

al. 2009). No entanto, não podemos descartar que a senescência programada possa ocorrer em insetos sociais, sendo então mascarado pelo estresse ambiental postulado pela hipótese da taxa de vivência (O'Donnel & Jeanne 1995). Exemplos de senescência programada podem ser encontrados na fase adulta de efemerópteras ou borboletas (Dunlap-Pianka et al. 1977; Finch 1990). Um bom exemplo para a hipótese de “rate of living” encontra-se no trabalho de Wolf & Schmid-Hempel (1989), onde os autores aderiram diferentes pesos ao tórax de forrageiras de *A. mellifera* e demonstraram que operárias submetidas a maior esforço durante atividade de forrageio apresentavam expectativa de vida menor e conseqüente diminuição na atividade de forrageio em relação a abelhas com menores pesos aderidos ao corpo.

Trabalhos sobre longevidade são relativamente escassos (ver revisão em Halcroft et al. 2013) em abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini), um grupo diverso de himenópteros sociais representados por cerca de 500 espécies descritas (Michener 2013), com uma distribuição Pantropical (Regiões Indo-Australiana, Neotropical, África-Madagascar) (Camargo & Vit 2013), que apresentam hábitos de vida em colônias, com diferenças marcantes em morfologia e comportamentos entre as castas (Michener 2007; Michener 2013). A maior parte dos trabalhos sobre longevidade de meliponíneos trata de espécies de áreas subtropicais, com poucos trabalhos em áreas tropicais, como o trabalho de Roubik (1982), que comparou a longevidade de operárias de *Melipona fulva*, Lepeletier, 1836 e *Melipona favosa* (Fabricius, 1798) em dois períodos distintos do ano na Guiana Francesa. O autor mostrou que as operárias viviam menos na estação mais seca, em relação à época chuvosa, provavelmente por causa da maior oferta de recursos e maior esforço fisiológico em atividades de forrageio, embora um experimento nos moldes de Wolf & Schmid-Hempel (1989), para testar a “taxa de vivência” não tenha sido feito.

No trabalho de Simões & Bego (1991) com *Scaptotrigona postica* Latreille, 1807 (chamada nesse artigo de *Nannotrigona (Scaptotrigona) postica*) em clima subtropical, os autores mostraram que as operárias viveram até cerca de 60 dias, e que a longevidade foi diferente dentro das colônias estudadas. Como os autores estudaram longevidade de uma forma descritiva, podemos supor que as diferenças intercoloniais baseadas nas necessidades das colônias, também podem influenciar o comportamento de forrageio (Roubik,1982; Rueppell et al. 2009), consequentemente influenciando também a sobrevivência dos indivíduos da colônia.

Como a maioria das espécies de abelhas sem ferrão se alimentam dos recursos florais (pólen e néctar) coletados por operárias durante o forrageio nas flores (Michener 2013), o esforço de forrageio pode ser um fator importante para a regulação da longevidade nas abelhas. O tempo gasto para procurar e coletar cada um destes recursos provavelmente depende de uma série de fatores, tais como distância do ninho, competição intra e interespecífica, predação, dentre outros. Este tempo gasto durante a atividade de forrageio pode ser reconhecido como o esforço de forrageio, e provavelmente encontra-se relacionado também à longevidade das abelhas, assim como a idade com que começam a sair do ninho. Abelhas que forrageiam em idade mais jovem podem apresentar maior esforço de forrageio do que abelhas forrageiras mais tardias, consequentemente, podendo apresentar uma expectativa de vida menor, como encontrado por Wolf & Schmid-Hempel (1989) e Becerra-Guzmán et al. (2005) em *A. mellifera*.

Nessa mesma linha, o trabalho de Biesmeijer & Tóth (1998) demonstrou que forrageiras de *Melipona beecheii* Bennett, 1831 apresentaram esforço de forrageio (tempo de forrageio) diferenciado para coleta de recursos, gastando mais tempo para coleta de pólen em relação ao néctar. Os autores sugerem que maiores esforços de

fornagem propiciam maior probabilidade de indivíduos morrerem por predação, pois passam mais tempo longe da segurança do ninho, o que é uma das premissas da hipótese de “taxa de vivência” destacados por O’Donnell & Jeanne (1995).

Devido ao conhecimento existente sobre longevidade das espécies de abelhas em climas subtropicais e temperados, este trabalho tem como objetivo verificar o padrão de longevidade para uma espécie de abelha sem ferrão da região amazônica, *Melipona fasciculata* Smith, 1854, em ambiente tropical, investigando duas questões centrais: se operárias de *M. fasciculata* apresentam longevidade diferenciada entre período chuvoso e período seco; e se a longevidade de operárias de *M. fasciculata* apresenta relação com a idade de início de forrageio.

### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1. ÁREA DE ESTUDO**

Este trabalho foi realizado no meliponário localizado na área externa do laboratório de Botânica da Embrapa Amazônia Oriental (1°26′11.52″S, 48°26′35.50″W) em Belém, Pará, Brasil (Figura 1), durante o período de fevereiro a abril de 2012, que corresponde à época de chuvas na área de estudo, e entre agosto a outubro, período correspondente à época seca. A região apresenta clima do tipo Af, de acordo com a classificação de Köppen-Geiger (Peel et al. 2007), com precipitação a partir de 60 mm nos meses mais secos do ano. Neste estudo a categorização das épocas em seca e chuvosa foi feita utilizando os dados de pluviosidade mensal obtidos na estação climatológica de São Brás, fornecidas pelo Projeto Climurb (IG/UFPA/CNPq).

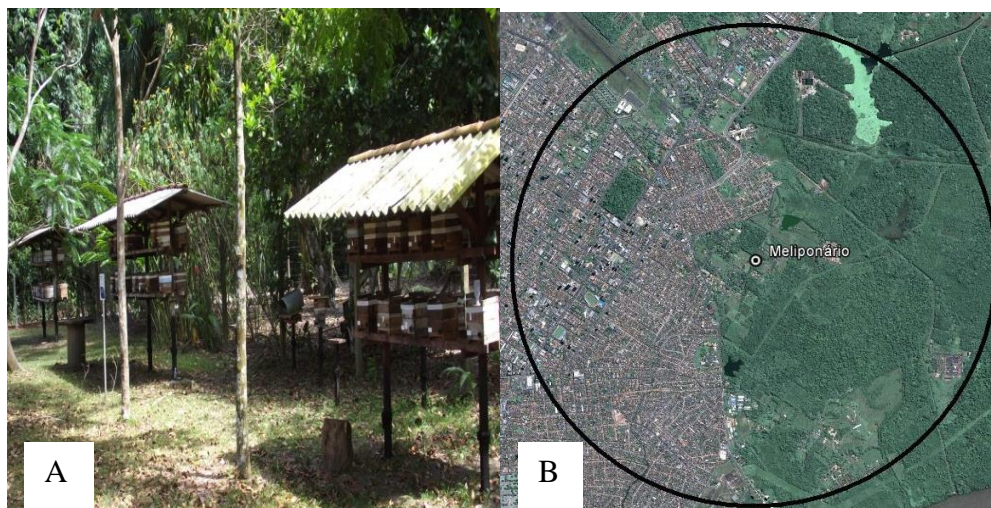


Figura 1: Meliponário do laboratório de botânica da Embrapa Amazônia Oriental, localizado em Belém, Pará (A). Raio de ação máximo estimado (2,5 km) para operárias de *Melipona fasciculata* (círculo preto) em relação ao meliponário da Embrapa (B).

Na área em que foi realizado o trabalho podem ser encontradas áreas de floresta primária, floresta secundária e áreas de cultivo, e que de acordo com o raio de ação ou distância de forrageio das abelhas (2,5 Km) (Araújo et al. 2004), permite às colônias de *M. fasciculata* potencialmente coletar recursos em áreas abertas, áreas de cultivo (e.g. palmeiras de açaí), capoeiras, ou ambientes de floresta ombrófila densa.

### 3.2. COLÔNIAS

Foram utilizadas três colônias de *M. fasciculata* (popularmente chamadas de uruçú-cinzenta), durante a estação chuvosa e seca de 2012. Estas colônias foram mantidas em caixas racionais para a criação de abelhas sem ferrão (modelo em Venturieri et al. 2003; Figura 2A e 2B). Entre a tampa e o sobreninho de cada colônia foi colocada uma placa de vidro transparente para facilitar a visualização interna das mesmas, além de um tubo de plástico de aproximadamente 15 cm como extensão da entrada do ninho para permitir identificação mais precisa das abelhas em atividades externas (Figura 2B). A placa de vidro e o tubo de plástico foram colocados um mês

antes do início do experimento, para permitir a ambientação das colônias e assim não prejudicar o comportamento natural das abelhas.



Figura 2: Caixas utilizadas para criação de abelhas sem ferrão, mostrando as divisões na estrutura das caixas (A), com a utilização de uma placa de vidro para visualização interna das abelhas marcadas e tubo de plástico na entrada da colônia para visualização de abelhas guardas e forrageiras (B).

### 3.3. MARCAÇÃO DAS ABELHAS

Em cada colônia, os favos de cria mais velhos localizados na área do sobreninho, foram removidos cuidadosamente para uma caixa vazia de criação de abelhas, junto com partes do invólucro original da colônia (Figura 3). Após a emergência de cada operária dos favos de cria, as mesmas foram colocadas em tubos de eppendorfs para terem seu peso mensurado em uma balança de precisão digital (O-HAUS Marte MP4 V2. 5 Class 2;  $d=0,001$  g) e em seguida receberam uma etiqueta com numeração única para diferenciar as operárias e cor diferente para diferenciar as colônias (Queen Marking Kit, E.H. Thorne beehives Ltd.). Estas etiquetas foram coladas na região central-dorsal do tórax de cada abelha com cola especial atóxica e inodora, para não prejudicar o

movimento das asas e conseqüentemente a habilidade de voar (Figura 4). Cada etiqueta apresenta o peso de aproximadamente 0,01g.

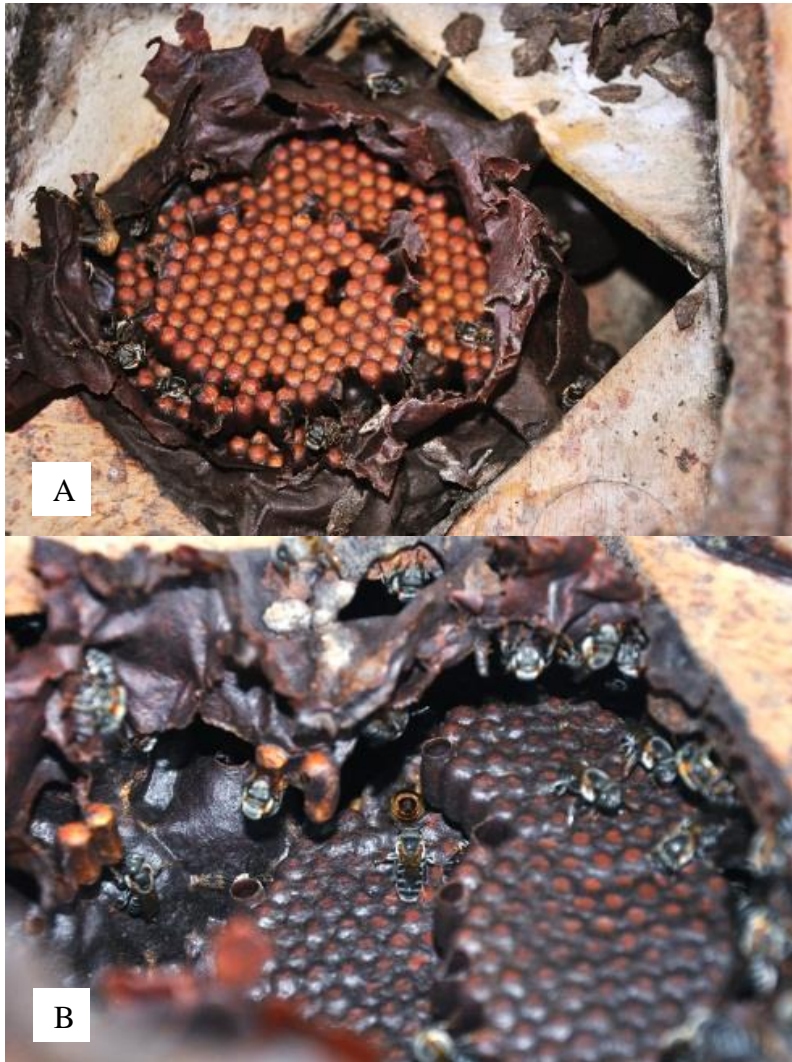


Figura 3: (A) Favos de cria velhos, de coloração clara; (B) Favos de cria mais novos, de coloração mais escura.



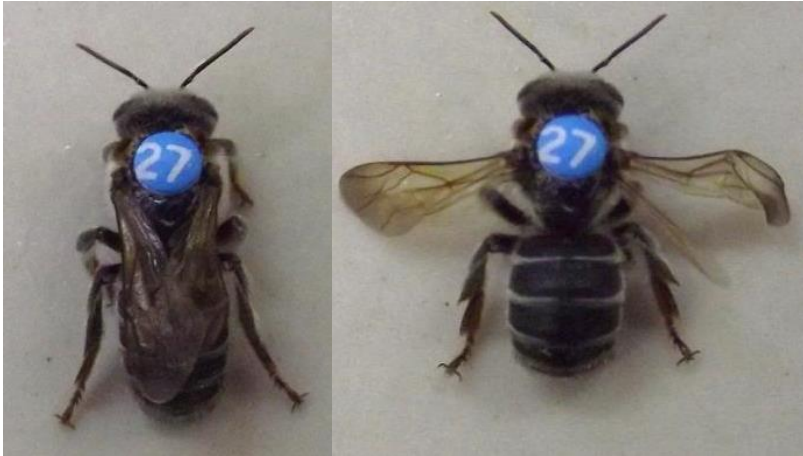


Figura 4: Operária de *Melipona fasciculata* marcada com etiqueta individual na região central do tórax.

Devido as diferenças entre as colônias em relação ao número de favos de cria disponíveis para marcação de recém-emergidas nas estações chuvosa e seca, adotou-se um período de sete dias consecutivos para a marcação das operárias. As operárias marcadas foram devolvidas aos ninhos de origem poucos minutos depois da pesagem e marcação para minimizar o stress sobre as mesmas. Ao final das marcações durante cada dia, os favos de cria também eram devolvidos às respectivas colônias para não causar morte dos mesmos e assim não comprometer o nascimento de novas operárias nos dias subsequentes. O processo de remoção dos favos de cria e marcação das operárias foi repetido diariamente, durante o período de sete dias delimitado para marcação. No período chuvoso e seco foram marcadas 91 e 109 abelhas, respectivamente, sendo que as três colônias utilizadas na estação chuvosa foram as mesmas utilizadas na estação seca.

#### 3.4. COLETA DE DADOS

Durante e após o período de marcação de operárias, os ninhos foram observados internamente através da placa de vidro no sobreninho, todos os dias, para verificar quantas abelhas marcadas ainda estavam vivas, sendo este procedimento realizado até

10 dias depois do último registro de uma abelha marcada durante a atividade externa ou em observações diretas no ninho. A longevidade de cada operária foi definida como o número de dias entre o nascimento e marcação das operárias e o último dia observada viva dentro do ninho ou realizando atividade de forrageio.

Atividades externas foram registradas para todas as três colônias, durante o período em que as abelhas marcadas começaram atividade de forrageio (época chuvosa e seca). Após verificar a idade com que as abelhas marcadas começaram a forragear, foram registrados também o tipo de recurso (e.g. coleta de pólen) e o tempo gasto na coleta deste recurso (tempo referente à saída e posterior retorno ao ninho).

A atividade externa foi dividida em duas etapas: tempo de forrageio e atividade de forrageio. As observações de atividade externa foram realizadas no período da manhã, começando na faixa de horário das seis horas da manhã até às 12 horas. Durante 60 minutos em uma faixa de horário foram feitas coletas de tempo de forrageio (e.g. 0600 h - 0700 h; 08:00 h – 09:00 h; 10:00 h – 11:00 h), e em outra faixa de horário feitas coletas de atividade de forrageio (e.g. 0700 h - 0800 h; 09:00 h – 10:00 h; 11:00 h – 12:00 h), alternando a cada dia a ordem de coleta. A atividade de forrageio foi registrada através de observação direta na entrada dos ninhos durante um período de cinco minutos por colônia, para identificar as abelhas que retornavam ao ninho com pólen ou néctar.

De acordo com o tipo de recurso coletado pelas abelhas, estas foram classificadas como forrageiras de pólen, forrageiras de néctar e forrageiras mistas (Biesmeijer & Tóth, 1998). Abelhas forrageadoras de néctar foram determinadas como aquelas com mais de 80% de coleta de néctar durante a atividade externa; abelhas forrageadoras de pólen coletaram este recurso em mais de 80% da atividade externa; e abelhas mistas apresentaram coleta de pólen ou néctar em proporções nunca superiores

a 80%. Não foram consideradas abelhas coletoras de resina ou barro, já que não foi registrada a coleta destes recursos por nenhuma operária marcada. As abelhas que coletaram néctar foram denominadas aquelas que retornaram à colônia sem nenhum recurso visível que poderia estar aderido nas pernas posteriores (Roubik, 1989), uma vez que abelhas coletoras de pólen são facilmente identificadas por aderirem pelotas de pólen na região da corbícula.

### 3.5. ANÁLISE DOS DADOS

Para verificar diferenças entre as curvas de sobrevivência das colônias *de M. fasciculata* nas estações chuvosa e seca, foram feitas curvas de Kaplan-Meier e posterior comparação pelo teste log-rank (Stat Soft 2005; Botelho et al. 2009). Para testar a relação entre a longevidade e a idade de início de forrageio e longevidade e peso ao nascer, durante a época chuvosa e seca, foram feitas análises de correlação de Spearman (Zar 1999).

Para comparar a longevidade e idade de início de forrageio entre as forrageiras especialistas em néctar, especialistas em pólen e forrageiras mistas durante a estação chuvosa foram realizadas análises de variância de Kruskal-Wallis. Nas comparações entre o tempo de coleta de néctar e pólen durante a estação chuvosa, foi realizado o teste de Mann-Whitney, considerando apenas o tempo de coleta para cada abelha em dias diferentes, dessa forma, garantindo o máximo de independência entre as amostras (Zar 1999). Com este tipo de tratamento não foram considerados mais de uma vez o tempo de forrageio de uma mesma abelha, em um mesmo dia. Durante a estação seca não foram realizadas comparações de longevidade e idade de início de forrageio entre especialistas em néctar, especialistas em pólen e forrageiras mistas, bem como tempo de coleta de néctar e pólen, devido ao baixo número de amostras.

Neste trabalho também foi feita modelagem Weibull (Fleming 2001) com o intuito de estimar qual padrão de longevidade poderia ser encontrado para operárias de *M. fasciculata* nas duas épocas do ano. Dentro da modelagem Weibull além das curvas de sobrevivência estimadas (weight 1, weight 2 e weight 3), foram calculadas também a função de risco ou taxa de risco “hazard function”. A função de risco descreve a probabilidade de morte em cada faixa de idade, o que permitiu a comparação entre os períodos de maior mortalidade nas colônias estudadas, em conjunto com os padrões estimados pela modelagem (Stat Soft 2005).

As comparações entre as curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier, teste log-rank, correlação de Spearman, análise de variância de Kruskal-Wallis, teste de Mann-Whitney e Modelagem Weibull foram feitas utilizando o software STATISTICA® 7.0, com nível de significância de 0,05.

## **4. RESULTADOS**

### **4.1. PERÍODO CHUVOSO**

Durante o período chuvoso, de um total de 91 abelhas marcadas, somente um indivíduo não foi amostrado nas observações diretas dentro do ninho e nas coletas de atividade externa, não sendo então considerado nas análises. A longevidade máxima encontrada para as operárias de *M. fasciculata* foi de 80 dias, enquanto que a longevidade mínima foi de 17 dias. Em relação à idade de início de forrageio, o primeiro registro foi observado com 41 dias, enquanto que o último registro foi observado para uma operária com 75 dias de vida. O peso ao nascer apresentou baixa correlação com a longevidade (Spearman  $R=0,09$ ;  $p=0,07$ ).

As operárias marcadas de *M. fasciculata* que foram observadas em atividades de forrageio totalizaram 78 indivíduos; destas, 36 foram classificadas como forrageiras

mistas (coletaram néctar e pólen sem preferência por um dos recursos); 28 como especialistas em néctar; e 14 como especialistas em coleta de pólen. A longevidade ( $H=1,65$ ;  $gl=2$ ;  $n=78$ ;  $p=0,44$ ) e idade de início de forrageio ( $H=1,89$ ;  $gl=2$ ;  $n=78$ ;  $p=0,39$ ) entre as abelhas das categorias mistas, especialista em néctar e especialistas em pólen não foram diferentes entre si (Tabela 1).

Tabela 1: Longevidade e idade de início de forrageio (em dias) para operárias de *Melipona fasciculata*, de acordo com o tipo de recurso coletado durante a estação chuvosa. dp= desvio padrão.

<b>Classificação de forrageio</b>	<b>Longevidade (média±dp)</b>	<b>Idade de início de forrageio (média±dp)</b>
Forrageiras mistas (n=36)	62,30 ± 9,20	46,16 ± 5,05
Especialistas em néctar (n=28)	59,35 ± 9,34	49,40 ± 7,03
Especialistas em pólen (n=14)	58,57 ± 12,74	49,42 ± 10,68

Abelhas classificadas como mistas apresentaram uma média de 18 dias de forrageio, enquanto que especialistas em néctar apresentaram 12 dias de forrageio e abelhas especialistas em pólen somente oito dias. O tempo gasto por forrageiras durante a saída e retorno ao ninho para coletar néctar foi em média de 24 minutos, enquanto que para coletar pólen as abelhas gastaram em média 13 minutos. Considerando apenas o tempo de coleta realizado em dias diferentes, foi observado que as forrageiras demoravam mais quando saíam para coletar néctar do que quando saíam para coletar pólen ( $U=74,000$ ;  $p=0,029$ ; néctar  $n=25$ ; pólen  $n=11$ ).

#### 4.1.1. ANÁLISE DE SOBREVIVÊNCIA

As curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier não indicam diferenças (teste de log-rank) entre as colônias ( $p = 0,272$ ; Figura 5) e, por isso, foram agrupados numa única análise (Fig. 6). A média de longevidade e idade de início de forrageio entre as colônias também foram similares (Tabela 2).

Tabela 2: Longevidade e idade de início de forrageio entre as colônias de *Melipona fasciculata*, durante a estação chuvosa. dp= desvio padrão.

<b>Colônia</b>	<b>Longevidade (média±dp)</b>	<b>Idade de início de forrageio (média±dp)</b>
1	55,07 ± 14,49 (n=28)	46,09 ± 4,52 (n=22)
2	57,37 ± 11,10 (n=24)	49,00 ± 6,69 (n=22)
3	60,74 ± 10,70 (n=39)	48,26 ± 8,52 (n=34)

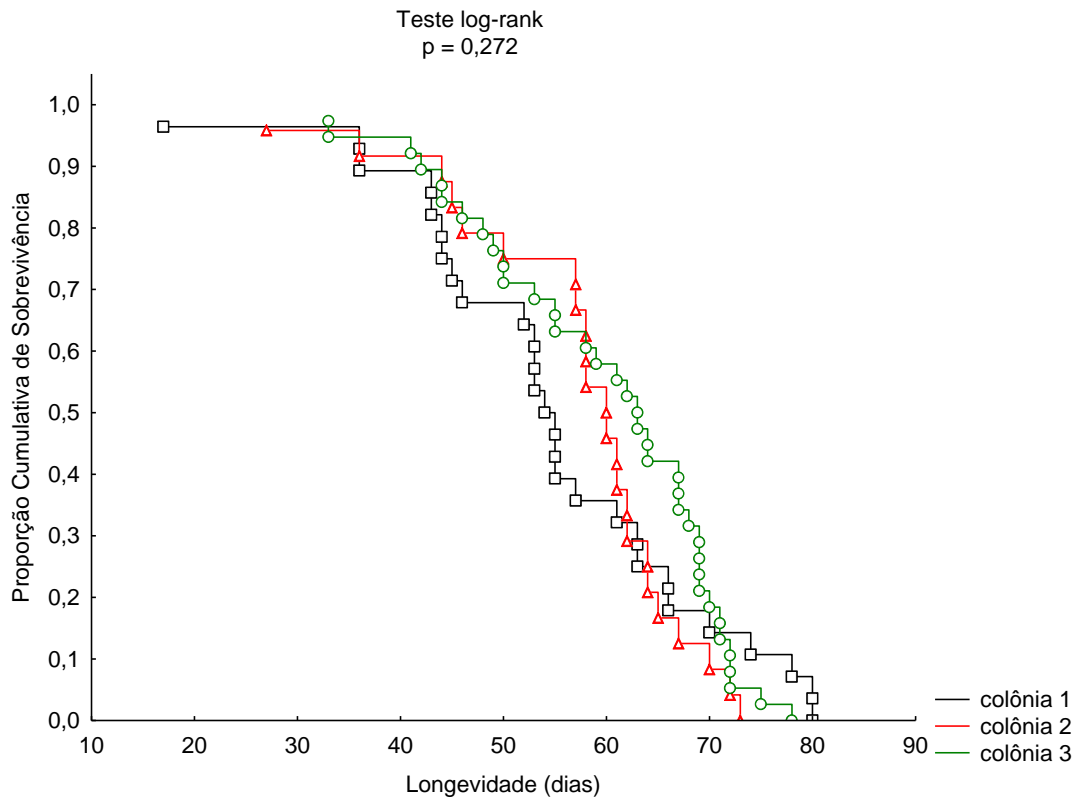


Figura 5: Curvas de Kaplan-Meier comparando a sobrevivência de operárias de três colônias de *Melipona fasciculata* durante a estação chuvosa.

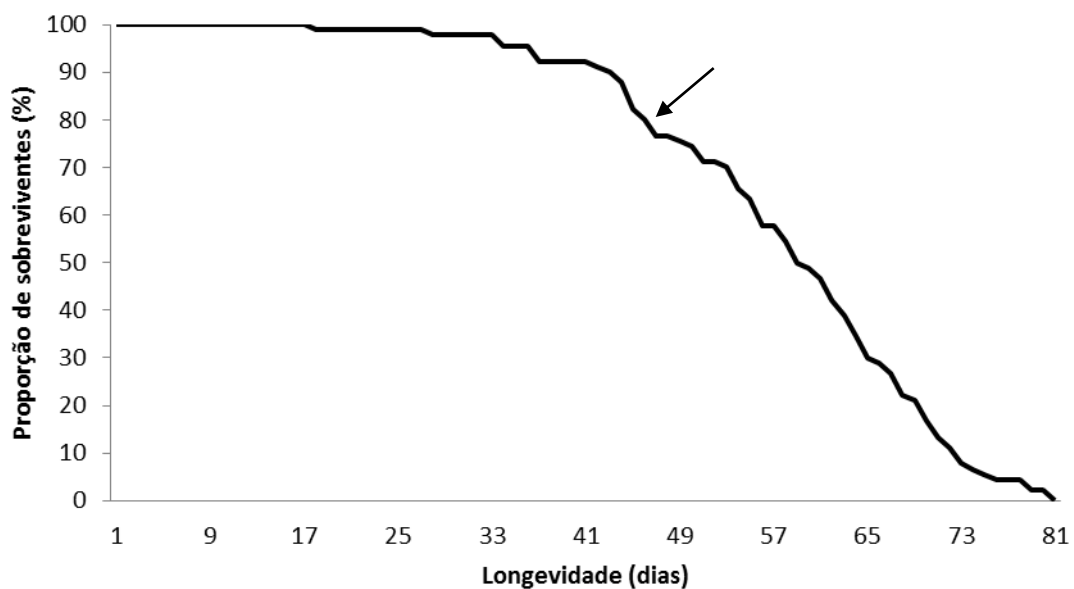


Figura 6: Curva de sobrevivência total (utilizando as curvas de sobrevivência das três colônias) para operárias de *Melipona fasciculata* durante a estação chuvosa. A seta indica a idade média em que as operárias começaram a forragear.

Os primeiros registros de morte entre as operárias ocorreram em indivíduos com 17 dias, sendo que 40 dias após a marcação das operárias foi verificado que 10% do total de abelhas já haviam morrido. Após este período as abelhas começaram suas atividades de forrageio e a proporção de sobreviventes a cada dia declinou fortemente (Figura 6). A longevidade das operárias apresentou correlação com a idade de início de forrageio (Spearman  $R=0,23$ ;  $p=0,036$ ) (Figura 7).

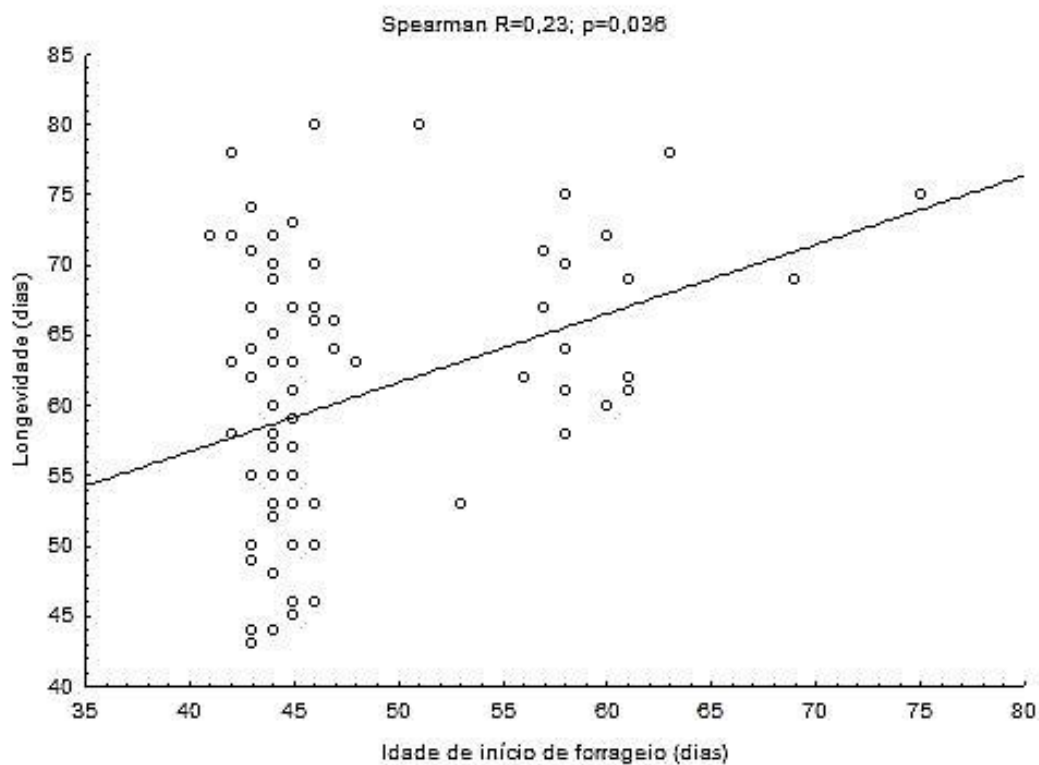


Figura 7: Correlação entre longevidade e idade de início de forrageio em operárias de *Melipona fasciculata*, durante a estação chuvosa.

#### 4.2. PERÍODO SECO

Durante a época seca, todas as 109 abelhas marcadas foram amostradas durante o experimento, seja durante as observações diretas dentro do ninho ou durante as atividades de forrageio. A longevidade máxima encontrada para *M. fasciculata* durante o período seco foi de 56 dias, enquanto que a longevidade mínima foi de apenas três dias. Os primeiros registros de forrageio foram verificados em operárias com 32 dias de



vida, enquanto que o último registro de forrageio foi de uma operária com idade de 51 dias. A correlação entre peso e longevidade para as abelhas foi baixa (Spearman  $R=0,17$ ;  $p=0,000$ ), no entanto, ainda significativa.

Foram observadas 62 abelhas em atividades de forrageio durante todo o experimento na estação seca, sendo que a maioria (56 forrageiras) foi representada por especialistas em néctar. Abelhas classificadas como forrageiras mistas e especialistas em pólen foram representadas por apenas quatro e dois indivíduos, respectivamente. A longevidade e idade de início de forrageio entre as abelhas mistas, especialistas em néctar e especialistas em pólen apresentaram valores muito próximos (Tabela 3).

Tabela 3: Longevidade e idade de início de forrageio para operárias de *Melipona fasciculata*, em relação ao comportamento de forrageio, durante a estação seca. dp= desvio padrão.

<b>Classificação de forrageio</b>	<b>Longevidade (média±dp)</b>	<b>Idade de início de forrageio (média±dp)</b>
Forrageiras mistas (n=4)	45,25 ± 5,73	41,00 ± 5,29
Especialistas em néctar (n=56)	43,64 ± 6,31	38,87 ± 5,30
Especialistas em pólen (n=2)	41,00 ± 1,41	38,50 ± 2,12

Abelhas classificadas como mistas apresentaram uma média de 5,25 dias de forrageio, enquanto que especialistas em néctar apresentaram em média 5,76 dias de forrageio e abelhas especialistas em pólen somente 3,5 dias. Não foi possível testar diferenças entre a longevidade e idade de início de forrageio, bem como o tempo gasto por forrageiras na coleta de recursos, devido o baixo número de amostras para coletoras de pólen (foram registradas apenas seis abelhas que coletaram pólen durante todo experimento).

#### 4.2.1. ANÁLISE DE SOBREVIVÊNCIA

Comparando as curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier das três colônias de *M. fasciculata* durante a estação seca, foram verificadas diferenças significativas ( $p=0,00003$ ) entre as mesmas. Comparando cada ponto da curva de sobrevivência referente à proporção cumulativa de sobrevivência por dia (Figura 8) a colônia 3 destacou-se como apresentando um padrão de sobrevivência bem diferente das colônias 1 e 2, sendo então removida das análises do padrão geral de sobrevivência de operárias de *M. fasciculata* (Figura 9). A colônia 3 também se destacou quanto à longevidade média, embora não apresentasse diferença na idade de início de forrageio das operárias em relação às colônias 1 e 2 (Tabela 4).

Tabela 4: Longevidade e idade de início de forrageio entre as colônias de *Melipona fasciculata*, durante a estação seca. dp= desvio padrão.

<b>Colônias</b>	<b>Longevidade (média±dp)</b>	<b>Idade de início de forrageio (média±dp)</b>
Colônia 1	39,37 ± 1 3,70 (n=32)	39,25 ± 5,48 (n=24)
Colônia 2	37,31 ± 12,22 (n=38)	38,81 ± 4,21 (n=27)
Colônia 3	24,69 ± 13,83 (n=39)	38,90 ± 7,03 (n=11)

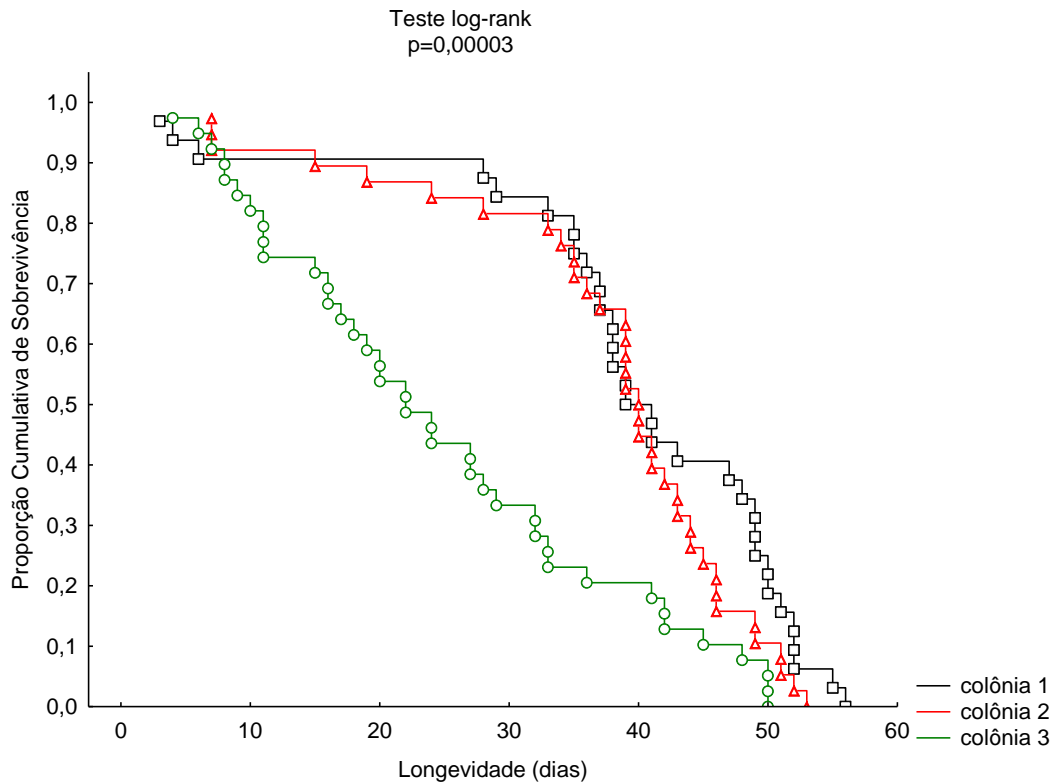


Figura 8: Curvas de Kaplan-Meier comparando a sobrevivência de operárias de três colônias de *Melipona fasciculata* durante a estação seca, com destaque para a colônia 3 que apresentou uma curva de sobrevivência diferenciada em relação às colônias 1 e 2.

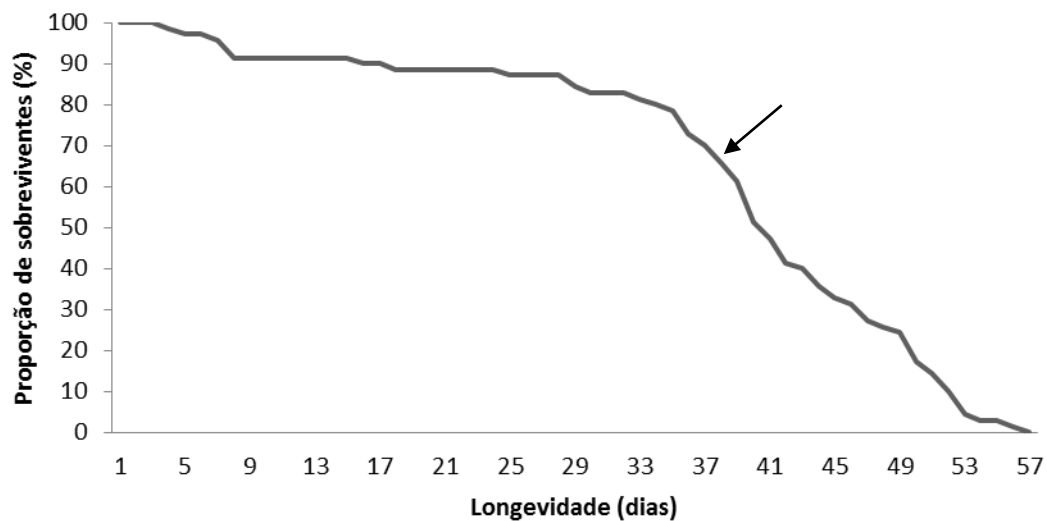


Figura 9: Curva de sobrevivência total (utilizando as curvas de sobrevivência das colônias 1 e 2) para operárias de *Melipona fasciculata* durante a estação seca. A seta indica a idade média em que as operárias começaram a forragear.

Durante o intervalo de até 31 dias de idade, cerca de 20% das operárias de *M. fasciculata* (pertencentes às colônias 1 e 2) já haviam morrido, já que não foram mais observadas dentro do ninho e durante o período de forrageio. Após o início de forrageio das operárias, foi verificado o aumento da mortalidade e conseqüentemente o declínio acentuado de sobreviventes (Figura 9). Dessa forma, assim como no período chuvoso, a longevidade das operárias durante a estação seca também apresentou correlação com a idade de início de forrageio (Spearman  $R=0,17$ ;  $p=0,00001$ ), onde abelhas que começaram a forragear mais tardiamente tenderam a viver mais do que abelhas que forragearam em idade mais jovem (Figura 10).

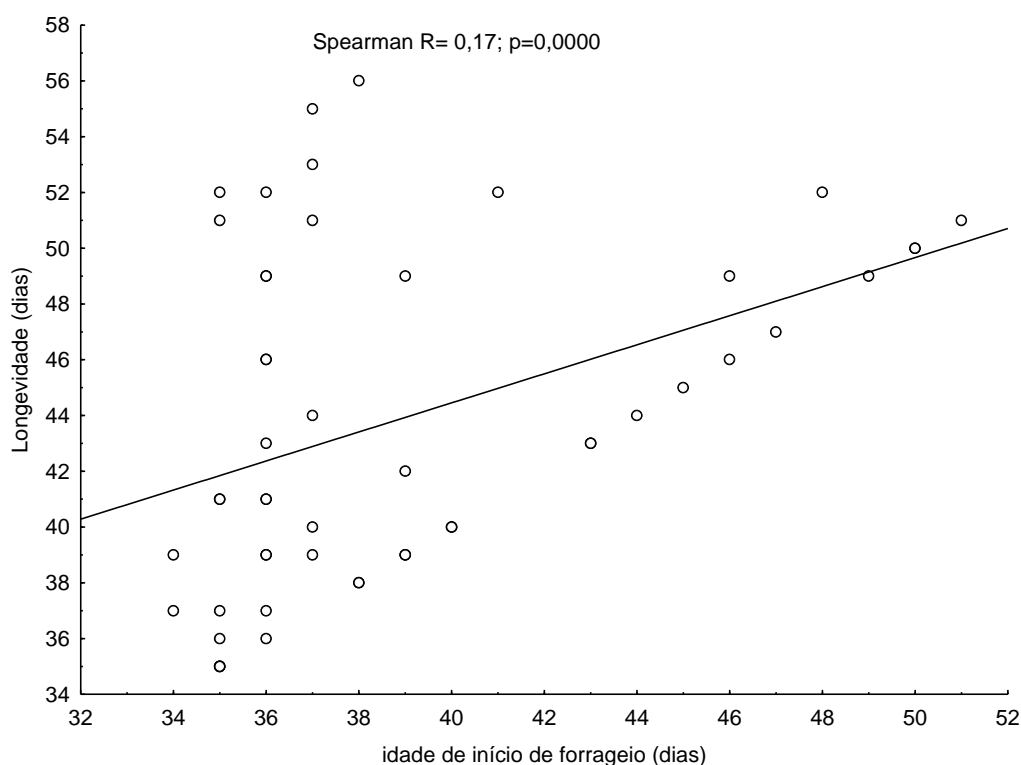


Figura 10: Correlação entre a longevidade de operárias de *Melipona fasciculata* e idade de início de forrageio, durante a estação seca.

Na colônia 3, durante a estação seca, foi verificado o menor valor de longevidade média (25 dias), sendo que a maior mortalidade ocorreu antes do início de forrageio, quando cerca de 80% das operárias já haviam morrido.

### 4.3. COMPARAÇÃO ENTRE AS ESTAÇÕES CHUVOSA E SECA

#### 4.3.1. LONGEVIDADE E IDADE DE INÍCIO DE FORRAGEIO

Na estação chuvosa as operárias de *M. fasciculata* apresentaram maior longevidade do que na estação seca, uma vez que foram observadas abelhas que viveram pelo menos 24 dias a mais do que abelhas no período seco (Figura 11). As abelhas viveram em média 58,07 dias na época de chuvas enquanto que no período seco, as abelhas viveram em média 38,25 dias. Comparando as curvas de sobrevivência através do teste log-rank, foram verificadas diferenças significativas entre a longevidade de abelhas nos períodos chuvoso e seco ( $p=0,0000$ ).

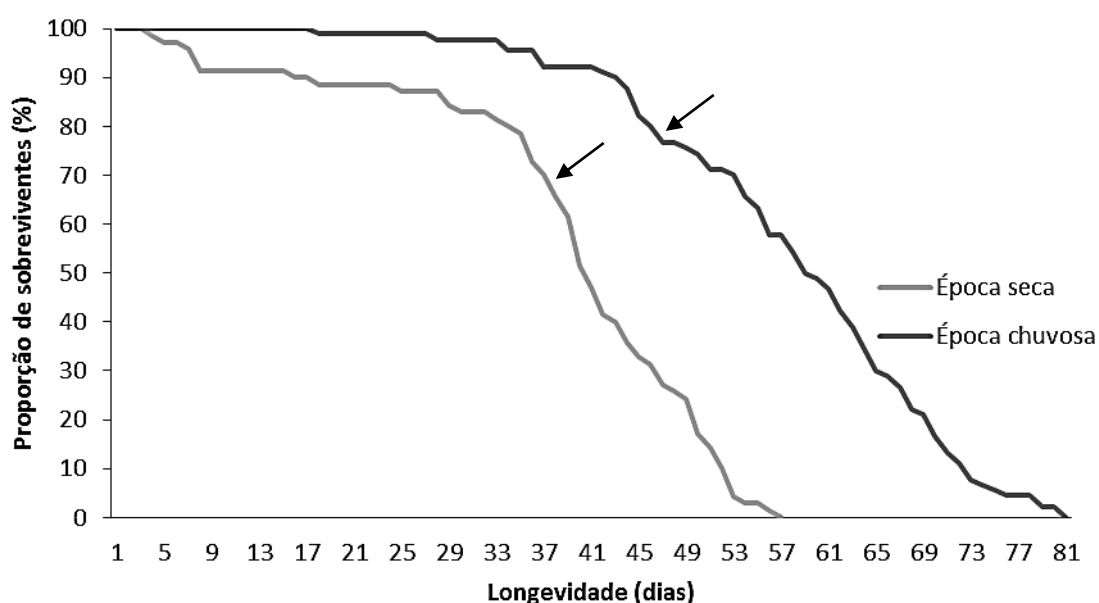


Figura 11: Longevidade de operárias de *Melipona fasciculata* na estação chuvosa e estação seca (considerando apenas as colônias 1 e 2). A seta indica a média de idade de início de forrageio nas duas épocas.

A idade de início de forrageio apresentou diferenças entre as estações ( $U=552$ ;  $p=0,0000$ ; estação chuvosa  $n=78$ ; estação seca  $n=51$ ), dessa forma, na época seca as abelhas que começaram a forragear geralmente eram mais novas do que abelhas que

começaram a forragear na época chuvosa. As curvas de sobrevivência das operárias nos dois períodos do ano declinam acentuadamente após o início do forrageio, onde a proporção de sobreviventes em cada dia decresce rapidamente (Figura 11).

Tanto no período chuvoso quanto no período seco (Figuras 7 e 10), foram observadas operárias que começaram a forragear mais cedo e apresentaram longevidade maior do que operárias que iniciaram o forrageio mais tardio. Estas abelhas, diferentemente das forrageiras tardias, que forragearam poucos dias seguidos até sua morte, apresentavam o comportamento de potencialmente forragear muitos dias (intervalo de dias entre o início de forrageio e último forrageio), porém o forrageio foi efetivamente observado poucas vezes. Dessa forma, durante as estações seca e chuvosa, abelhas que apresentaram potencialmente 20 dias de forrageio, foram vistas forrageando durante apenas quatro dias, normalmente não consecutivos.

#### **4.3.2. LONGEVIDADE E IDADE DE INÍCIO DE FORRAGEIO: COMPARAÇÃO INTRACOLONIAL**

Comparando as curvas de sobrevivência das colônias entre as duas estações do ano, através do log-rank test, foi verificado que durante a estação chuvosa as operárias pertencentes à colônia 1 ( $p=0,00004$ ), colônia 2 ( $p=0,00000$ ) e colônia 3 ( $p=0,00000$ ) apresentaram maior longevidade em relação a operárias que nasceram durante a estação seca (Figura 12, Figura 13 e Figura 14). A idade de início de forrageio foi diferente entre os dois períodos do ano para a colônia 1 ( $U=110,5000$ ;  $p=0,0007$ ; estação chuvosa  $N=22$ ; estação seca  $N=24$ ) e colônia 2 ( $U=44,5000$ ;  $p=0,0000$ ; estação chuvosa  $N=22$ ; estação seca  $N=27$ ). Nestas colônias, as abelhas iniciaram a atividade de forrageio em idade mais jovem na época seca do que na época chuvosa.

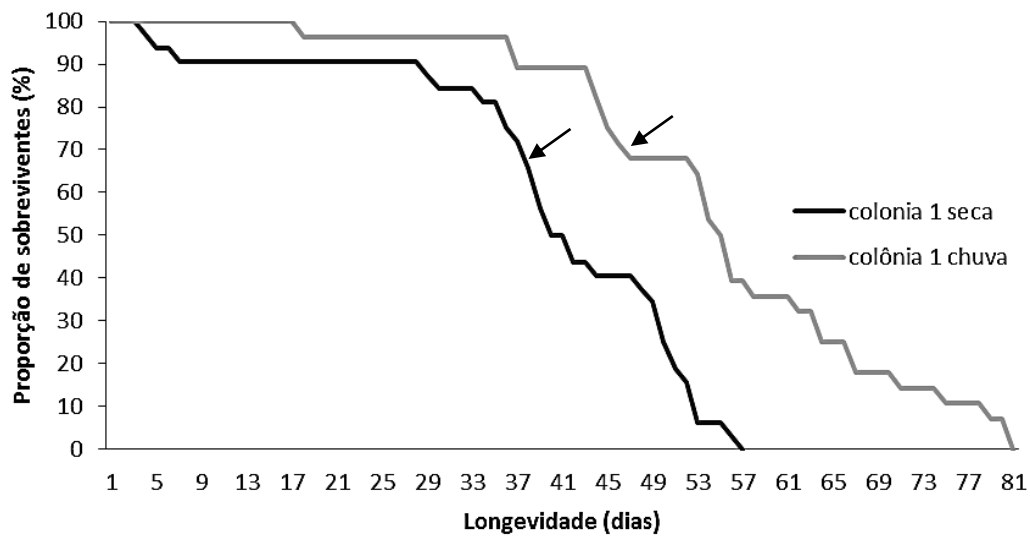


Figura 12: Longevidade de operárias de *Melipona fasciculata* pertencentes a colônia 1, entre duas estações do ano (época seca e chuvosa). A seta indica a média de idade de início de forrageio nas duas épocas.

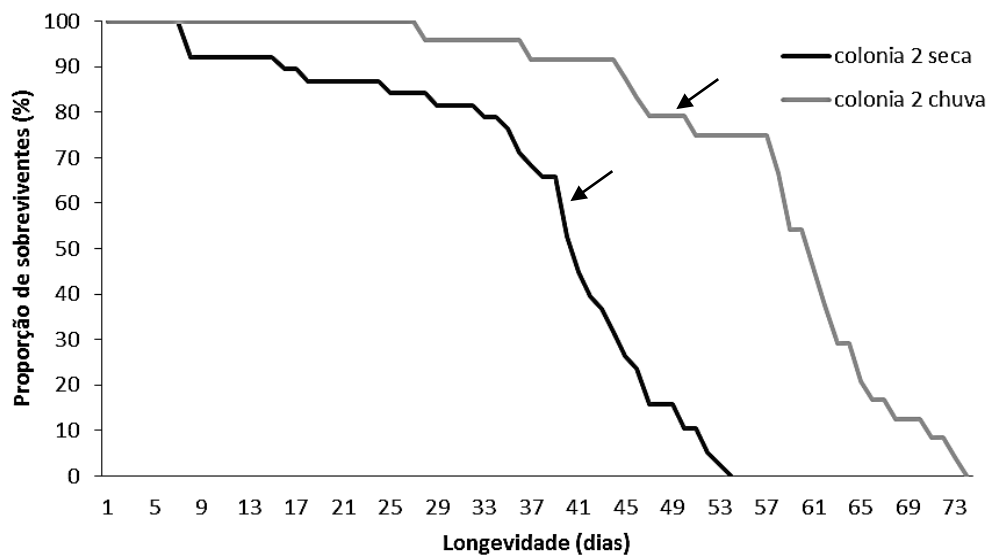


Figura 13: Longevidade de operárias de *Melipona fasciculata* pertencentes a colônia 2, entre duas estações do ano (época seca e chuvosa). A seta indica a média de idade de início de forrageio nas duas épocas.

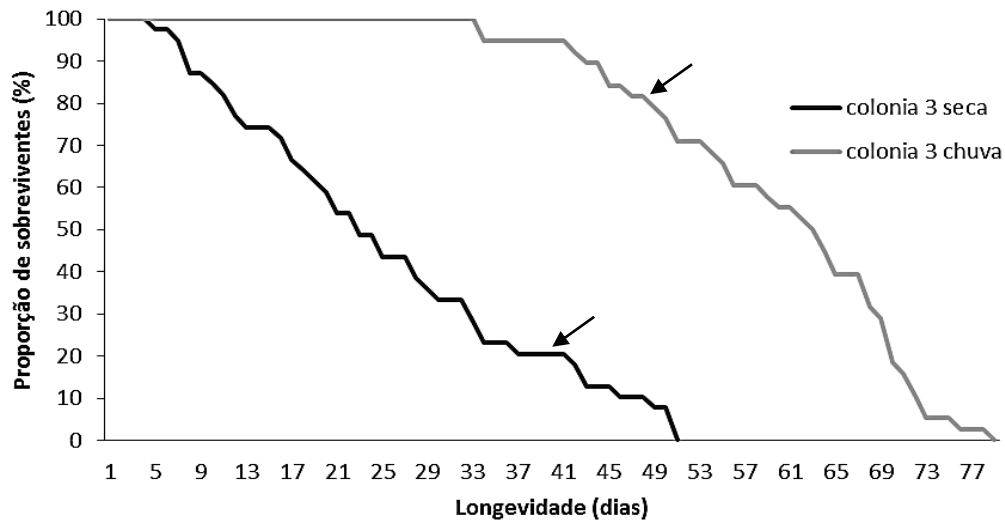


Figura 14: Longevidade de operárias de *Melipona fasciculata* pertencentes a colônia 3, entre duas estações do ano (época seca e chuvosa). A seta indica a média de idade de início de forrageio nas duas épocas.

Assim como visto nas colônias 1 e 2, a longevidade de operárias da colônia 3 também foi maior no período chuvoso ( $p=0,0000$ ), e a idade de início de forrageio foi tardia em relação a estação seca ( $U=80,0000$ ;  $p=0,0047$ ; estação chuvosa  $N=34$ ; estação seca  $N=11$ ). Durante a época chuvosa a proporção de sobreviventes a cada dia diminuiu rapidamente logo após o início de forrageio, o que contrastou com o período seco, onde aproximadamente 75% das abelhas já haviam morrido antes se tornarem forrageiras (Figura 14).

#### 4.4. MODELAGEM WEIBULL

As curvas de sobrevivência estimadas para operárias de *M. fasciculata* durante a estação seca foram representadas por três parâmetros (weight 1; weight 2 e weight 3), no entanto destes, somente o parâmetro weight2 ( $p=0,08$ ) apresentou semelhança com o padrão de sobrevivência observado durante o experimento (Tabela 5).



Tabela 5: Parâmetros estimados na modelagem Weibull (weight 1; weight 2 e weight 3) e comparação com sobrevivência observada (valores de p) de operárias de *Melipona fasciculata* durante a estação chuvosa.

Parâmetro estimado	Chi <sup>2</sup>	G1	P (valor)
Weight 1	42,43648	9	0,0000
Weight 2	15,31621	9	0,0826
Weight 3	77,85909	9	0,0000

Os parâmetros weight1 e weight3 apresentaram estimaram curvas de sobrevivência com menor taxa de mortalidade do que o observado ( $p=0,0000$ ) principalmente após o início da atividade de forrageio (Figura 15). Esta taxa de mortalidade pode ser representada pela função de risco ou probabilidade de morte em determinada faixa etária, onde também neste caso o parâmetro weight 2 gera curva de ajuste mais próxima aos valores observados (Figura 16).

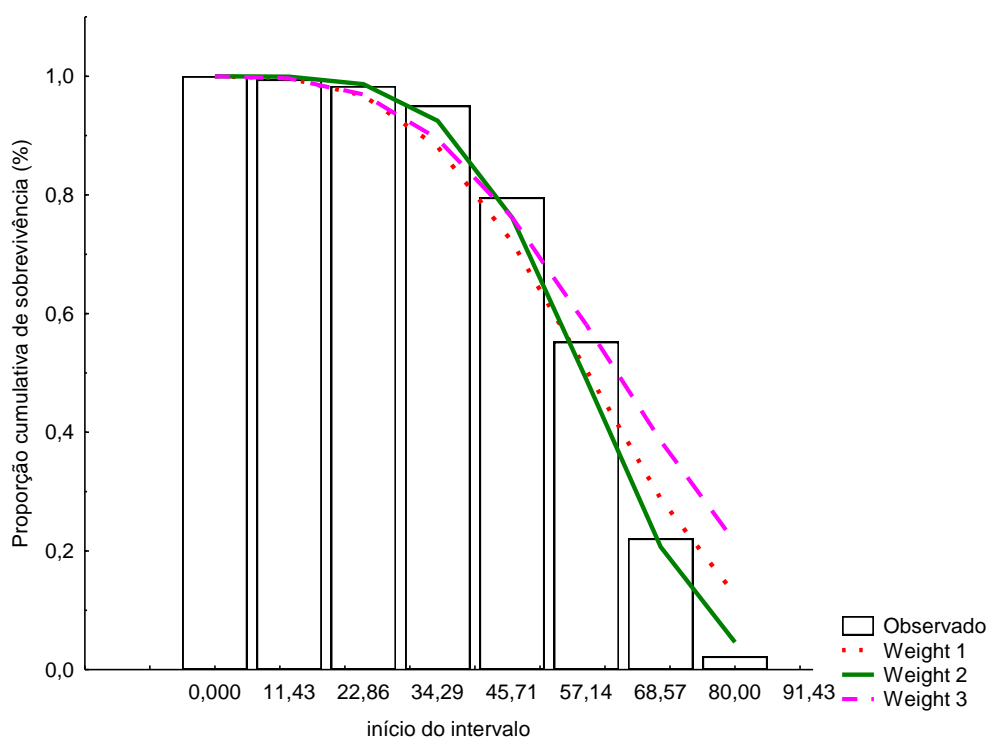


Figura 15: Estimativas de sobrevivência dos parâmetros da modelagem weibull (weight 1; weight 2 e weight 3) e sobrevivência observada de operárias de *Melipona fasciculata* durante a estação chuvosa.

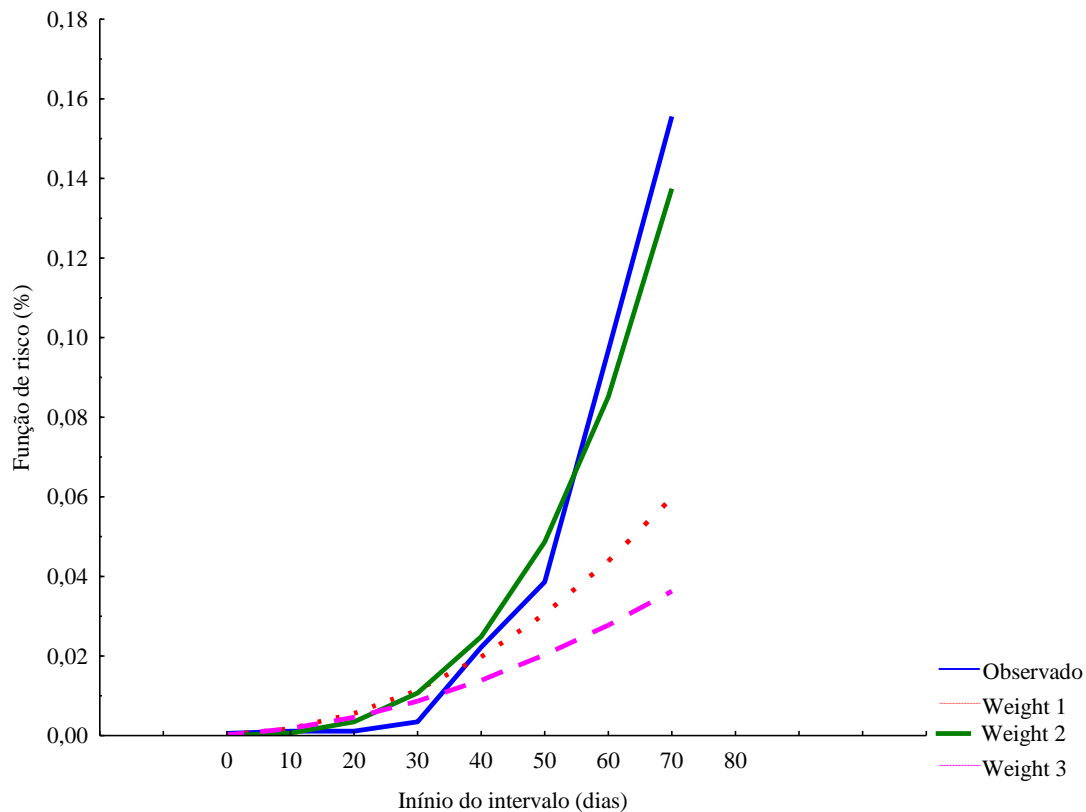


Figura 16: Função de risco observado e estimado (weight 1;weight 2 e weight 3) para operárias de *Melipona fasciculata* durante a estação chuvosa.

Durante a estação seca, considerando somente as colônias 1 e 2, todos os parâmetros da modelagem Weibull produziram curvas significativamente diferentes ( $p=0,0000$ ) dos valores observados (Figura 17). A probabilidade de morte observada foi pequena durante o período inicial de vida, aumentando consideravelmente no período próximo do início de forrageio (24 a 32 dias). A probabilidade de morte observada aumentou com a idade das abelhas, sendo que se acentuou após o 38º dia (média de idade de início de forrageio) (Figura 18).

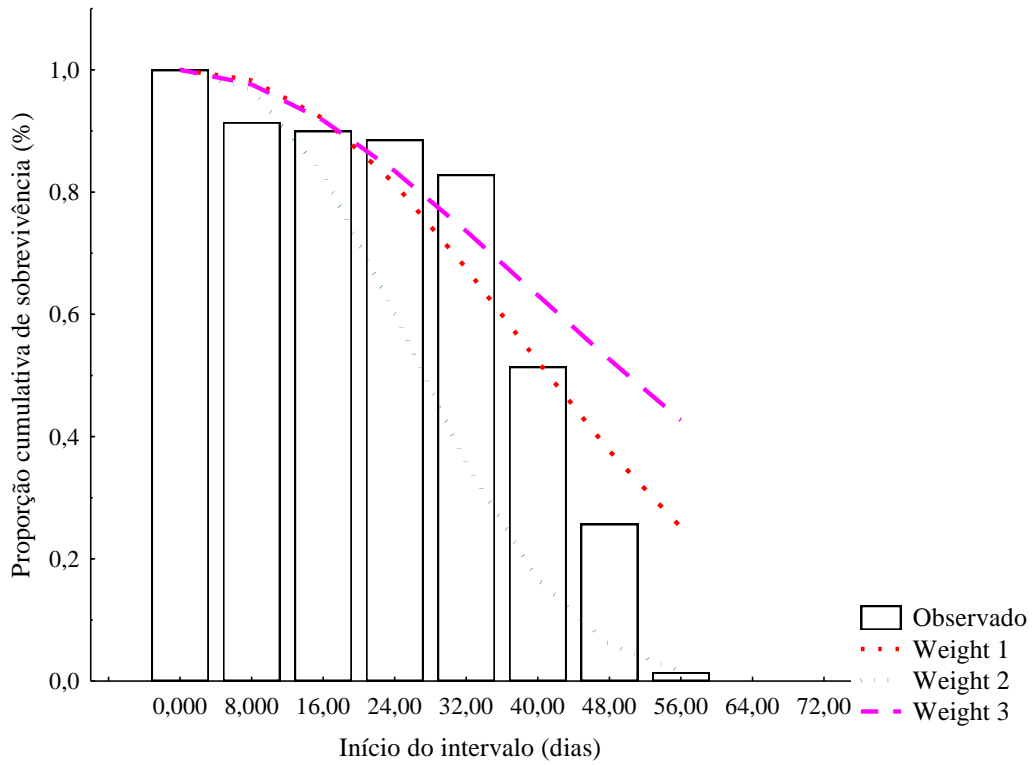


Figura 17: Estimativas de sobrevivência dos parâmetros da modelagem Weibull (weight 1; weight 2 e weight 3) e sobrevivência observada de operárias de *Melipona fasciculata* durante a estação seca.

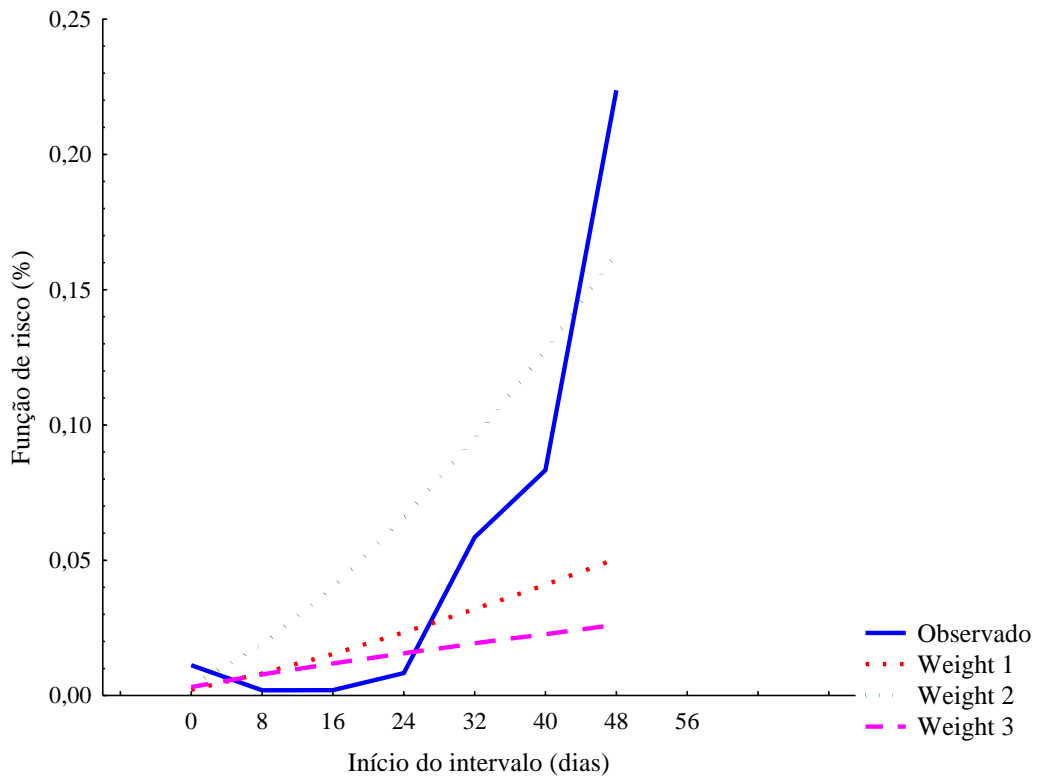


Figura 18: Função de risco observado e estimado (weight 1; weight 2 e weight 3) para operárias de *Melipona fasciculata* durante a estação seca.

De acordo com os resultados observados de função de risco apresentados para as estações chuvosa (Figura 16) e seca (Figura 18), em ambos os períodos do ano, a probabilidade de morte é baixa para operárias nos estágios iniciais de vida, aumentando com a idade. Durante a estação chuvosa, as primeiras forrageiras com 41 dias de vida apresentavam probabilidade de morte diária de 0,025%, enquanto que as primeiras forrageiras durante a estação seca, com idade de 32 dias, tinham probabilidade de morte de 0,06%. A probabilidade de morte diária durante a estação chuvosa, quando metade das forrageiras já fazia atividade externa (48 dias), foi de aproximadamente 0,036% enquanto que no período seco, com aproximadamente 38 dias de idade, metade das forrageiras apresentavam probabilidade de morte diária de 0,08%.

## 5. DISCUSSÃO

A longevidade máxima de operárias de *M. fasciculata* durante a estação chuvosa foi próxima ao encontrada para outras espécies dentro do gênero *Melipona*, como é o caso de *M. fulva* e *M. favosa*, que apresentaram longevidade de 85 e 95 dias, respectivamente, na Guiana Francesa (Roubik 1982). Em ambiente subtropical operárias de *M. fasciculata* apresentaram longevidade máxima de 80 dias (Giannini 1997), similar ao resultado que encontramos durante a estação chuvosa. Biesmeijer & Tóth (1998) na Costa Rica, mostraram que *M. beecheii* apresentaram em média longevidade de 51 dias, com algumas abelhas vivendo até 101 dias. Durante a estação chuvosa, as colônias sobrevivem principalmente dos recursos estocados dentro do ninho, o que pode levar a menor atividade externa das colônias, e consequentemente menor mortalidade de

abelhas em estágio iniciais de vida. Durante o período de chuvas a exposição a fatores extrínsecos seria minimizada, contribuindo também para incremento na longevidade. A regulação da expectativa de vida das operárias pode ser afetada por fatores extrínsecos (Remolina et al. 2007), tais como predação, ou a própria morte por desgaste fisiológico em conjunto com fatores ambientais (e.g. chuva, vento) (O'Donnel & Jeanne 1995).

Durante a estação seca, a longevidade de operárias de *M. fasciculata* foi menor do que no período chuvoso, mostrando que para esta espécie assim como em *A. mellifera*, exceto em ambiente subtropical como visto por Terada et al. (1975), pode-se esperar uma expectativa de vida diferenciada entre duas estações em um mesmo ano. As diferenças entre a longevidade de abelhas comparando dois períodos do ano também foi observada por Roubik (1982) com as espécies *M. fulva* e *M. favosa*. O autor sugere que a sobrevivência dos indivíduos, bem como o crescimento da própria colônia, segue o padrão de abundância sazonal dos recursos, o seja, as abelhas ficam mais tempo dentro do ninho quando há escassez de recursos.

Neste experimento a média de idade de início de forrageio no período chuvoso foi maior e enquanto operárias de até 75 dias de idade forrageavam pela primeira vez, muitas outras forrageiras já haviam morrido. A idade de forrageio também foi registrada para outras espécies, como *M. beecheii* que apresenta início de forrageio a partir de 40 dias (Biesmeijer & Tóth 1998) e *M. panamica* que apresenta operárias com forrageio a partir de 20 dias (Inoue et al. 1999). Em *Bombus atratus* o início de forrageio pode ser realizado em abelhas de 0-5 dias de vida, o que tem influência direta sobre a mortalidade dos indivíduos (Silva-Matos & Garófalo 2000; ver também Dukas 2008). Segundo Rueppell et al. (2007) a transição entre operárias e forrageiras é um período crítico na história de vida destas abelhas, o que provavelmente interfere na expectativa

de vida de muitos indivíduos da colônia em função do nível de desgaste fisiológico (O'Donnel & Jeanne 1995; Higginson et al. 2011).

No período seco a idade de início de forrageio foi precoce em relação ao observado na estação chuvosa, e dessa forma, a longevidade encontrada neste período foi menor. Diferenças entre a idade de início de forrageio e longevidade entre as épocas podem ser justificadas principalmente pelo efeito diferenciado que cada estação climática pode ter sobre as colônias, uma vez que a própria mortalidade natural de forrageiras e as condições do ninho podem alterar a resposta das forrageiras ainda vivas. Rueppell (2009) mostrou para *A. mellifera* que em colônias grandes, com maior produção de células de cria e alta taxa de atividade externa, operárias que forrageiam mais cedo conseqüentemente apresentam uma expectativa de vida menor em comparação com colônias pequenas, onde aparentemente há um “trade-off” entre expectativa de vida das forrageiras e o crescimento da colônia.

De acordo com Keller & Genoud (1997), a massa corporal é uma importante variável que pode apresentar correlação com a expectativa de vida dos organismos. Neste trabalho medimos o peso das abelhas recém-emergidas, onde observamos que o peso apresentou maior correlação com longevidade na estação seca, o que pode dar evidências de sua importância no padrão de sobrevivência das abelhas nesta época.

Em relação às forrageiras classificadas de acordo com o tipo de recurso coletado, na estação chuvosa a maioria foi representada por forrageiras mistas enquanto que no período seco foi de forrageiras especialistas em néctar. Estes resultados assemelham-se aos encontrados por Biesmeijer & Tóth (1998) onde foi observada a maior coleta de néctar durante um período do ano. A coleta de néctar foi observada principalmente durante a estação chuvosa, enquanto que pólen foi coletado por poucas forrageiras, o que pode ser explicado principalmente pela disponibilidade dos recursos no ambiente

serem diferente entre as estações e a probabilidade de encontrar recurso pelas forrageiras. Forrageiras de *M. fasciculata* normalmente apresentam fidelidade floral (Martins et al. 2011), coletando o mesmo tipo de recurso de uma espécie de planta a qual visitou previamente durante forrageio, sendo assim, por exemplo, com maior oferta de néctar no ambiente provavelmente seria mais fácil encontrar este tipo de recurso do que pólen.

Neste trabalho durante a estação chuvosa o tempo de forrageio para coletar néctar foi maior do que o tempo para coleta de pólen, o que contrasta com resultados de Biesmeijer & Tóth (1998), onde o tempo de coleta de recurso foi maior para coleta de pólen. Provavelmente a disponibilidade de recursos no meio também influenciou o tempo de coleta pelas forrageiras, uma vez que para coletar pólen as abelhas poderiam se deslocar menos do que para coletar néctar, já que durante a realização do experimento foram observadas espécies de plantas com pólen em suas flores nas proximidades das colônias, servindo como potenciais fontes tanto de pólen quanto de néctar para as abelhas. Mostramos também que o tipo de recurso coletado não apresenta relação com a longevidade das forrageiras e, provavelmente, outros fatores como a idade de início do forrageio são mais importantes na regulação da expectativa de vida das forrageiras (Rueppell et al. 2007).

Durante a estação chuvosa as colônias apresentaram semelhanças na longevidade de operárias, porque estavam provavelmente sujeitas a mesma dinâmica de escassez de recurso com baixa atividade externa (Roubik, 1982), em contraste com a estação seca, onde as diferenças entre a longevidade da colônia 3 em comparação com as demais mostram que esta provavelmente foi influenciada por outros fatores não observados neste trabalho e que pode ter levado a uma mortalidade de abelhas diferente do observado nas outras colônias. Segundo Begon et al. (2007) três tipos de curva de

sobrevivência podem ser atribuídas aos organismos de acordo com a mortalidade e a idade, com a qual durante a estação chuvosa e seca (apenas as colônias 1 e 2) *M. fasciculata* apresenta uma curva de sobrevivência do tipo I, onde a mortalidade aumenta nos estágios finais de vida, assim como em *A. mellifera*, *M. favosa*, *M. fulva* e *Scaptotrigona postica* (Sekiguchi & Sakagami 1966; Roubik 1982; Simões & Bego 1991).

A longevidade em ambos os períodos do ano apresentou correlação com a idade de início de forrageio, um padrão também observado por Becerra-Gusmán et al. (2005) e Sekiguchi & Sakagami (1966). Apesar de a mortalidade ser maior no período de forrageio, a morte de abelhas dentro do ninho sugere também a influência de fatores internos à colônia (Remolina 2007; Higginson et al. 2011).

Durante a estação seca a colônia 3 apresentou uma curva de sobrevivência do tipo II, onde a probabilidade de morte é constante com a idade. Segundo Rueppell et al. (2009) diferenças em nível colonial podem alterar o valor individual de cada indivíduo, onde a menor sobrevivência é observada em indivíduos com depreciado valor para a colônia, o que deve acontecer em colônias grandes ou populosas como a colônia 3.

Assim como a longevidade, a idade de início de forrageio também foi diferente entre as estações, sendo o forrageio realizado precocemente na estação seca. O “trade-off” entre longevidade e início de forrageio também foi referido por Rueppell et al. (2009), entretanto, algumas operárias de *M. fasciculata* que iniciaram o forrageio mais precocemente, alternando entre dias de forrageio e dias dentro do ninho, ampliaram sua expectativa de vida. Este tipo de plasticidade comportamental também foi visto em *A. mellifera* por Sekiguchi & Sakagami (1966) e Rueppell et al. (2009), onde forrageiras alternavam entre dias de forrageio e dias dentro do ninho. Este tipo de comportamento foi observado em abelhas que iniciaram forrageio em idade mais jovem e assim



apresentaram longevidade maior do que abelhas com início de forrageio mais tardio, mostrando uma plasticidade comportamental em forrageiras que minimizam atividade de forrageio por incrementar a longevidade em relação a outras abelhas (Rueppell et al. 2008).

Ao contrário da estação chuvosa, durante a estação seca os parâmetros estimados dentro da modelagem Weibull foram totalmente diferentes do padrão observado, o que pode estar relacionado à alta probabilidade de morte que as abelhas apresentaram neste segundo período. Isto também significa que na estação seca, a combinação de fatores intrínsecos e extrínsecos produzem taxas de mortalidade muito distintas (e maiores) do esperado. Devido a transição entre abelhas de ninho para forrageiras ter forte influência sobre o padrão observado de longevidade, parece que a modelagem Weibull falha principalmente em considerar a mudança importante na expectativa de vida de *M. fasciculata* pós-início de forrageio.

Como mostrado por Rueppell et al. (2007) em *A. mellifera*, a taxa de mortalidade das abelhas aumenta com a idade e de acordo com sua história de vida antes e depois do forrageio. A plasticidade comportamental pode alterar como cada indivíduo responde as necessidades da colônia ou como ele faz o “trade-off” entre forrageio e longevidade (Sekiguchi & Sakagami, 1966), sendo assim difícil determinar como poderá ser precisamente o padrão de sobrevivência das abelhas em um determinado momento, sem considerar como as decisões individuais são integradas no nível colonial

O aumento da probabilidade de morte com a idade foi observada por Higginson et al. (2011), que relacionaram esse padrão com danos nas asas (dano nas asas simulando desgaste alar) e, conseqüentemente, maiores desgastes fisiológicos com atividade de vôo/forrageio. Em *M. fasciculata*, o risco de morte é menor na estação

chuvosa em comparação com o período seco e à medida que as abelhas começam atividade de forrageio, na estação seca, a probabilidade de morte diária dobrou, o que nos permite supor que durante este período, as abelhas estavam mais susceptíveis aos riscos de predação (Carey 2001b), e que quando isso não ocorria, as forrageiras poderiam morrer por desgaste fisiológico (Neukirch 1982) enquanto excessivamente batiam as asas como compensação pela perda natural de área da asa (Higginson et al. 2011) durante atividades de forrageio.

Dessa forma, concluímos que *M. fasciculata* apresenta longevidade marcadamente diferenciada entre duas estações do ano em clima tropical, e que a longevidade das abelhas nas duas estações apresenta relação com a idade de início de forrageio. Entretanto, tanto fatores intrínsecos como extrínsecos contribuem para variações nos padrões de longevidade entre as estações. Além disso, a plasticidade comportamental das operárias durante a fase de forrageio também pode influenciar profundamente a expectativa de vida. Assim, a modelagem weibull parece falhar em captar a influência de mudanças drásticas na expectativa de vida em função da idade, devido à combinação de fatores intrínsecos e extrínsecos, especialmente após o início de forrageio. Assim sendo, a longevidade em abelhas sem ferrão pode ser condicionada por múltiplos fatores o que torna este tema interessante para futuras pesquisas em insetos sociais.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, D. A., Imperatriz-Fonseca, V. L., Francoy, T. M., Santos-Filho, P. S., Nogueira-Neto, P., Billen, J., Wenseleers, T. (2009) The queen is dead – long live the workers: intraespecific parasitism by workers in the stingless bee *Melipona scutellaris*. *Mol. Ecol.* **18**, 4102-4111.
- Amdam, G. V., Omholt, s. W. (2002) The Regulatory Anatomy of Honeybee Lifespan. *J. Theor. Biol.* **216**, 209-228.
- Araújo, E. D., Costa, M., Chaud-Netto, J., Fowler, H. G. (2004) Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): Inference of flight range and possible ecological implications. *Braz. J. Biol.* **64** (3B), 563-568.
- Becerra-Guzmán, F., Guzmán-Novoa, E., Correa-Benítez, A., Zozaya-Rubio, A. (2005) Length of life, age at first foraging and foraging life of Africanized and European honey bee (*Apis mellifera*) workers, during conditions of resource abundance. *J. Apicult. Res.* **44** (4), 151-156.
- Begon, M., Townsend, C. R., Harper, J. L. (2007) *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. 4ed. Porto alegre: Artmed.
- Biesmeijer, J. C., Tóth, E. (1998) Individual foraging, activity level and longevity in the stingless bee *Melipona beecheii* in Costa Rica (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Ins. Soc.* **45**, 427-443.
- Botelho, F., Silva, C., Cruz, F. (2009) *Epidemiologia explicada – Análise de sobrevivência*. *Acta Urol.* **26** (4): 33-38.
- Camargo, J. M. F., Vit, P. (2013) Historical Biogeography of the Meliponini (Hymenoptera, Apidae, Apinae) of the Neotropical Region, in: Vit, P., Pedro, S. R. M.

- & Roubik, D. W. (Eds.) Pot-Honey: a legacy of stingless bees. Springer New York Heidelberg Dordrecht London. pp 19-34.
- Carey, J. R. (2001a) Insect biodemography. *Ann. Rev. Entomol.* **46**, 79-110.
- Carey, j. R. (2001b) Demographic mechanisms for the evolution of long life in social insects. *Exp. Gerontol.* **36**, 713-722.
- Dukas, R. (2008) Mortality rates of honey bees in the wild. *Insect. Soc.* **55**, 252-255.
- Dunlap-Pianka, H., Boggs, C. L., Gilbert, L. E. (1977) Ovarian dynamics in Heliconiine butterflies: Programmes senescence versus eternal youth. *Science* **197**, 487 – 490.
- Finch, C. E. (1990) Longevity, senescence and the genome. Chicago and London: University of Chicago Press.
- Fleming, R. A. (2001) The Weibull model and an ecological application: describing the dynamics of foliage biomass on Scots pine. *Ecol. Model.* **138**, 309-319.
- Free, J. B., Spencer-Booth, Y. (1959) The longevity of worker honey bees (*Apis mellifera*). *Proc. R. Entomol. Soc. London* **34A**, 141–150.
- Keller, L., Genoud, M. (1997) extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. *Nature* **389**, 958-960.
- Giannini, K. M. (1997) Labor division in *Melipona compressipes fasciculata* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). *An. Soc. Entomol. Brasil* **26** (1), 153-162.
- Halcroft, M., Haigh, A. M., Spooner-Hart, R. (2013) Ontogenic time and worker longevity in the Australian stingless bee, *Austroplebeia australis*. *Insect. Soc.*,doi: 10.1007/s00040-013-0291-9 (in press).
- Higginson, A. D., Barnard, C. J., Tofilski, A., Medina, L., Ratnieks, F. (2011) Experimental wing damage affects foraging effort and foraging distance in honeybees *Apis mellifera*. *Psyche* **2011**, 01-07.

- Inoue, T., Roubik, D. W., Suka, T. (1999) Nestmate recognition in the stingless bee *Melipona panamica* (Apidae, Meliponini). *Ins. Soc.* **46**, 208-218.
- Martins, A. C. L., Rêgo, M. M. C., Carreira, L. M. M., Albuquerque, M. C. (2011) Espectro polínico de mel de tiúba (*Melipona fasciculata* Smith, 1854, Hymenoptera, Apidae). *Acta Amaz.* **41** (2). 183-190.
- Maurizio, A. (1950) The influence of pollen feeding and brood rearing on the length of life and physiological conditions of the honeybee. *Bee World* **31**, 9–12.
- Michener, C. D. (2007) *The Bees of the World*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Michener, C. D. (2013) The Meliponini, in: Vit, P., Pedro, S. R. M. & Roubik, D. W. (Eds.) *Pot-Honey: a legacy of stingless bees*. Springer New York Heidelberg Dordrecht London. pp. 03-18.
- Neukirch, A. (1982) Dependence of the life span of the honeybee (*Apis mellifica*) upon flight performance and energy consumption. *J. Comp. Physiol.* **146**, 35-40.
- O'Donnell, S., Jeanne, R. L. (1995) Implications of senescence patterns for the evolution of age polyethism in eusocial insects. *Behav. Ecol.* **3** (3), 269-273.
- Page jr., R. E., Peng, C. Y. –S. (2001) Aging and development in social insects with emphasis on the honey bee, *Apis mellifera* L. *Exp. Gerontol.* **36**, 695-711.
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., McMahon, T. A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydr. Earth Syst. Sci.* **4**, 439-473.
- Remolina, S. C., Hafez, D. M., Robinson, G. E., Hughes, K. A. (2007) Senescence in the worker honey bee *Apis mellifera*. *J. Insect Physiol.* **53** (10), 1027-1033.
- Roubik, D. W. (1982) Seasonality in colony food storage, brood production and adult survivorship; Studies of *Melipona* in Tropical Forest (Hymenoptera: Apidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* **55** (4), 789-800.

- Roubik, D. W. (1989) Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press.
- Rueppell, O., Bachelier, C., Fondrk, M. K., Page Jr., R. E. (2007) Regulation of life history determines lifespan of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). Exp. Gerontol. **42**. 1020-1032.
- Rueppell, O., Linford, R., Gardner, J. C., Fine, K. (2008) Aging demographic plasticity in response to experimental age structures in honeybees (*Apis mellifera* L.). Behav. Ecol. Sociobiol **62**, 1621-1631.
- Rueppell, O., Kaftanoglu, O., Page Jr. R. E. (2009) honey bee (*Apis mellifera*) workers live longer in small than in larger colonies. Exp. Gerontol. **44**, 447-452.
- Sekiguchi, K., Sakagami, S. F. (1966) Structure of foraging population and related problems in the honeybee, with considerations on the division of labour in bee colonies. Hokkaido Nat. Agr. Exp. Sta. Rep. **69**, 01-62.
- Silva-Matos, E. V., Garófalo, C. A. (2000) Worker life tables, survivorship, and longevity in colonies of *Bombus (Fervidobombus) atratus* (Hymenoptera: Apidae). Rev. Biol. Trop. **48** (2/3), 657-664.
- Simões, D., Bego, L. R. (1991) Division of labor, average life span and life table in *Nannotrigona (Scaptotrigona) postica* Latreille (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). Naturalia **16**, 81-97.
- Stat Soft, Inc. (2005) Statistica®7.1. Data analysis software system. 1984-2005 [online] [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com) (acessado em 20 de dezembro de 2012).
- Terada, Y., Garofalo, C. A., Sakagami, S. F. (1975) Age-survival curves for workers of two eusocial bees (*Apis mellifera* and *Plebeia droryana*) in a subtropical climate, with notes on worker polyethism in *P. droryana*. J. Apicult. Res. **14** (3/4), 161-170.

Venturieri, G. C., Raiol, V. F. O., Pereira, C. A. B. (2003) Avaliação da introdução da criação racional de *Melipona fasciculata* (Apidae: Meliponina), entre os agricultores familiares de Bragança-PA, Brasil. *Biot. Neotrop.* **3** (2), 01-07.

Vonshak, M., Shlagman, A. (2009) A *Camponotus fellah* queen sets a record for Israeli ant longevity. *Isr. J. Entomol.* **39**, 165-168.

Wolf, T. J., Schmid-Hempel, P. (1989) Extra loads and foraging life span in honeybee workers. *J. An. Ecol.* **58** (3), 943-954.

Zar, J. H. (1999) *Biostatistical analysis*. 4 ed. New Jersey: Prentice Hall Inc.

## **ANEXO**

**Anexo 1** – Normas para a publicação de manuscritos no periódico Apidologie.

[http://www.apidologie.org/doc\\_journal/instructions/apido\\_instructions.pdf](http://www.apidologie.org/doc_journal/instructions/apido_instructions.pdf)