

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**“Influência do tamanho do alvéolo de cria no peso ao nascer e no comportamento de
forrageamento das operárias de abelhas *Apis mellifera* L.”**

CAMILA MAIA DA SILVA

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e
Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências
para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área:
Entomologia

RIBEIRÃO PRETO - SP

2009

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**“Influência do tamanho do alvéolo de cria no peso ao nascer e no comportamento de
forrageamento das operárias de abelhas *Apis mellifera* L.”**

CAMILA MAIA DA SILVA

Orientador: Prof. Dr. David De Jong

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e
Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências
para a obtenção do título de Mestre em Ciências, Área:
Entomologia

RIBEIRÃO PRETO - SP

2009

AUTORIZO A DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

MAIA-SILVA, CAMILA

Influência do tamanho do alvéolo de cria no peso ao nascer e no comportamento de forrageamento das operárias de abelhas *Apis mellifera* L. Camila Maia da Silva; Orientador: Prof. Dr. David De Jong – Ribeirão Preto, 2009.

85p.:27il.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/ USP – Departamento de Biologia.

1. *Apis mellifera*. 2. Tamanho do alvéolo de cria. 3. Peso ao nascer. 4. Atividade Forrageira. 5. Divisão de trabalho.

Dedico,

Aos meus pais **Dorival e Rosa**
que estão sempre presentes
em todos os momentos da minha vida
e por serem meus verdadeiros mestres;

Às minhas irmãs **Fabiana, Carla e Bruna**
por me incentivar, me apoiar
e principalmente por serem exemplos
de uma amizade sincera;

Ao meu amor **Michael** por estar ao meu lado,
e por me permitir momentos únicos,
maravilhosos e
simplesmente inesquecíveis.
Seria impossível sem VOCÊ!!!

Simplesmente Obrigada
Amo vocês!!!!

Agradeço,

À **Deus** pelas oportunidades que Ele coloca em meu caminho, pela minha vida e pelo imenso amor de minha família;

Ao **Prof. Dr. David De Jong** pela oportunidade, orientação, dedicação, incentivo e sugestões durante a realização desse trabalho;

Ao **Prof. Dr. Lionel Segui Gonçalves** por todos os ensinamentos, auxílio, disponibilidade e amizade durante esses anos;

Ao **Prof. Dr. Tiago Maurício Franco**y pelos conselhos, correções, apoio e principalmente pela paciência em todos os momentos;

À **Profa. Dra. Zilá L.P. Simões** e ao **Prof. Dr. Carlos Alberto Garófalo**, coordenadores do Curso de Pós-Graduação em Entomologia, pelos auxílios prestados sempre que necessário;

Ao **Prof. Dr. Ademilson E.E. Soares** e **Prof. Dr. Evandro Camillo**, pela agradável convivência durante esses anos;

Aos técnicos **Adelino Penatti, Jairo de Souza, Luiz Roberto Aguiar, Roberto Mazzuco** pelo auxílio prestado em todas as ocasiões e principalmente pela amizade e momentos de alegria durante todos esses anos;

À secretaria do Programa de pós-graduação em Entomologia, **Renata Andrade Cavallari** e **Vera** pela imprescindível ajuda e imensa paciência;

Ao trio **Daiana Almeida, Marina Lopes Grassi e Vanessa de Andrade Bugalho** pela ajuda nos momentos mais difíceis. E pelo melhor ambiente de trabalho do mundo. Valeu meninas!!!

Às minhas queridas amigas **Amanda Freire de Assis e Ana Rita T. O. Baptistela** pela amizade e companheirismo. Muito obrigada pela maravilhosa convivência!!!

Aos meus queridos amigos do **Apilab**: **Aline Patrícia Turcato, Clycie Aparecida, Gesline Fernandes de Almeida, Fabrício Capelari, Matheus de Oliveira Bazoni, Michelle Manfrini Moraes, Rogério Ap. Pereira** pela cumplicidade, alegria e apoio em todos os momentos;

Aos queridos amigos do **bloco A**: Adriana Mendes, Aline Makert, Ana Durvalina Bontorim, Ana Maria Bonetti, Ana Paula Farnesi, Anete Lourenço, Carlos Lobo, Camila, Francis de Moraes, Ivan Akatso, Michele Prioli, Moisés Elias, Mônica Florecki, Omar Martinez, Paulo Emílio Alvarenga, Pedro Roberto Prado, Rodrigo Dallacqua, e Weyder Cristiano. Obrigada!!!

À **Marcela B. Laure** e **Vera Lúcia Figueiredo** pelo carinho e amizade sempre dedicados, e pelos auxílios prestados durante a coleta de dados;

Aos meus queridos cunhadinhos **Ricardo** e **Willian** pelo carinho e incentivo durante todos os momentos. Obrigada por fazerem parte da minha vida!!!

À minha linda sobrinha **Maite** pela alegria que ela proporciona a nossa família. Amo você!!!

Ao **Prof. Dr. Peter Rosenkranz** pelo envio das rainhas de *Apis mellifera carnica*, fundamentais para a realização deste trabalho;

À **Karin Gonçalves Rossi** e **6 P Marketing e propaganda Ltda** pelo fornecimento dos números plastificados utilizados na marcação individual das abelhas, o que possibilitou a realização dos experimentos;

Ao **CNPq** e **FAPESP**, pelo suporte financeiro;

Ao **Departamento de Biologia** da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto;

Ao **Departamento de Genética** da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto.

Die Biene Maja

Karel Svoboda

*In einem unbekannten Land,
vor gar nicht allzu langer Zeit,
war eine Biene sehr bekannt,
von der sprach alles weit und breit.*

*Und diese Biene, die ich meine, nennt sich Maja
kleine, freche, schlaue Biene Maja.*

*Maja fliegt durch ihre Welt,
zeigt uns das, was ihr gefällt.*

*Wir treffen heute uns're Freundin Biene Maja
diese kleine, freche Biene Maja.
Maja, alle lieben Maja*

*Maja (Maja)
Maja (Maja)
Maja, erzähle uns von dir.*

*Wenn ich an einem schönen Tag
durch eine Blumenwiese geh'
und kleine Bienen fliegen seh'
denk' ich an eine, die ich mag:*

*Und diese Biene, die ich meine, nennt sich Maja
kleine, freche, schlaue Biene Maja.*

*Maja fliegt durch ihre Welt,
zeigt uns das, was ihr gefällt.*

*Wir treffen heute uns're Freundin Biene Maja
diese kleine, freche Biene Maja.
Maja, alle lieben Maja*

*Maja (Maja)
Maja (Maja)
Maja, erzähle uns von dir.*

RESUMO

“Influência do tamanho do alvéolo de cria no peso ao nascer e no comportamento de forrageamento das operárias de abelhas *Apis mellifera* L.”

Uma eficiente coleta de alimento é fundamental para colônias de insetos sociais, pois garante o crescimento e reprodução da colônia. Portanto, para profundamente entender como o forrageamento é regulado a compreensão dos fatores que influenciam este comportamento é muito importante. Devido ao fato, que existem várias diferenças comportamentais entre as abelhas *Apis mellifera* africanizadas (poli-híbrido) e as abelhas *Apis mellifera* de subespécies de origem européias, algumas respostas podem ser obtidas através da comparação entre tais abelhas. Alguns fatores como o tamanho corporal, indicado pelo peso da operária recém-nascida, podem contribuir para a organização social de tais abelhas e conseqüentemente influenciar o comportamento forrageiro. Sabe-se que, com o objetivo de produzir abelhas africanizadas de tamanho maior, uma prática muito comum entre os apicultores profissionais é o uso de cera estampada com padrões europeus (alvéolos maiores), no entanto os efeitos deste tipo de prática são desconhecidos. Os objetivos deste trabalho se constituíram em investigar a influência do peso e das características genéticas das operárias africanizadas e européias no comportamento de forrageamento de pólen em duas estações do ano. Para tal, observamos a atividade forrageira de abelhas *Apis mellifera* africanizadas e de abelhas *Apis mellifera carnica* desenvolvidas em alvéolos de cria grandes (tamanho européia) e pequenos (tamanho africanizada). Os experimentos foram realizados no Apiário Experimental do Departamento de Genética da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto – USP. Próximo ao laboratório foi montada uma Estação Climatológica Modelo Vantage Pro-2 acoplada ao computador (com recepção wireless) para registro dos dados climáticos. Para realizarmos os experimentos utilizamos operárias recém-nascidas de abelhas *Apis mellifera* africanizada e de abelhas *Apis mellifera carnica*. Para determinar uma possível variação no peso das operárias, utilizamos favos de cria contendo alvéolos grandes (5.4 mm de largura) e pequenos (4.6 mm de largura). No momento do nascimento de cada operária, tais abelhas foram cuidadosamente pesadas e marcadas no tórax com etiquetas numeradas e coloridas. Posteriormente as abelhas foram introduzidas em uma colônia de observação de abelhas africanizadas. Neste estudo foram marcadas 1384 operárias. Para avaliarmos uma possível influência do peso e das características genéticas das operárias no

comportamento de forrageamento realizamos dois experimentos. No *experimento 1* realizamos a comparação entre forrageadoras africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) e grandes (AAG). No *experimento 2* realizamos a comparação entre forrageadoras *Apis mellifera* africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) e grandes (AAG) e, forrageadoras *Apis mellifera carnica* desenvolvidas nos alvéolos pequenos (ACP) e grandes (ACG), ambos em colônia de abelhas *Apis mellifera* africanizada. Desta maneira, constatamos que o tamanho do alvéolo determina o peso das operárias recém-nascidas. O peso das operárias desenvolvidas em alvéolos grandes foi maior do que o peso das operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos (*Experimento 1*: AAP = 89.9 ± 5.35 mg; AAG = 101.8 ± 7.65 mg $p < 0.001$; *Experimento 2*: AAP = 91.3 ± 6.22 mg; AAG = 99.6 ± 7.10 mg; ACP = 108.5 ± 4.75 mg e ACG = 115.3 ± 9.25 mg, $p < 0.001$). Verificamos que as operárias carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos (4.6 mm) tiveram o peso corporal reduzido, ou seja, o tamanho do alvéolo limitou o crescimento das larvas de operárias carnicas. Existe influência genética na determinação dos pesos das operárias, visto que, as operárias *A. m. carnica* sempre apresentaram peso corporal superior ao peso das operárias de abelhas africanizadas. Ocorreram variações no peso das operárias e variações comportamentais na atividade de forrageamento durante as diferentes estações do ano. Nosso estudo indicou que, em geral, a atividade de coleta de pólen foi maior no grupo das AAG (*Experimento 1*, $p < 0.001$ e *Experimento 2*, $p = 0.002$), demonstrando que tais abelhas são mais eficientes na coleta de pólen do que as AAP. Em ambos os experimentos, as abelhas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG) iniciaram a atividade forrageira mais cedo do que as abelhas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) embora, a idade média do *experimento 1* não apresentou diferença estatística (*Experimento 1*: AAP = 12 dias; AAG = 11 dias, $p = 0.659$ e *Experimento 2*: AAP = 18 dias; AAG = 17 dias, $p < 0.05$). No *experimento 1* a longevidade média das operárias africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes foi maior do que das operárias africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (*Experimento 1*: AAP = 12 dias; AAG = 14 dias, $p = 0.044$). O comportamento de forrageamento de pólen das abelhas carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos e grandes (ACP e ACG) não apresentou diferença estatística. A idade média do início do forrageamento das operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos foi menor do que a idade média das operárias desenvolvidas em alvéolos grandes (AAP = 17 dias e ACG = 18 dias), porém estes resultados não apresentaram diferença estatística. Aparentemente, o início da atividade forrageira influenciou o índice de mortalidade das ACP durante os primeiros vôos de forrageamento. Pois, tais abelhas tiveram longevidade média menor do que as operárias ACG (AAP = 19 dias e ACG = 20 dias, $p = 0.0016$). Observamos também

que as operárias africanizadas e as operárias carnicas, desenvolvidas em colméia de abelhas africanizadas, iniciaram a atividade forrageira com a mesma idade média (18 dias). Porém, a porcentagem de abelhas forrageiras africanizadas que coletaram pólen foi maior do que a porcentagem de abelhas forrageiras *A. m. carnica* ($p = 0.001$), demonstrando que as abelhas africanizadas apresentam preferências intrínsecas mais altas, para executar tarefas relacionadas à coleta de pólen. Visto que as operárias africanizadas forragearam mais do que as operárias carnicas conseqüentemente, as operárias africanizadas tiveram longevidade média menor do que as operárias carnicas (africanizadas, 19 dias e carnicas, 20 dias).

ABSTRACT

"Influence of the brood-comb-cell size on weight at eclosion and foraging behavior of *Apis mellifera* L."

Efficient food gathering is essential for social insect colonies, because it is necessary for colony growth and reproduction. In order to understand how foraging is regulated, it is important to know the factors that influence this behavior. As there are behavioral differences between Africanized honey bees (a predominantly African polyhybrid of African (*Apis mellifera scutellata*) and European *Apis mellifera* subspecies) and bees of European subspecies, some answers may be obtained by comparing such bees. Size, which can be measured as a function of weight at eclosion of the adult, could also be a factor. Traditionally, beekeepers in Brazil have used European-bee-size wax foundation, resulting in larger brood comb cells, but without understanding the effects on the bees and on their production characteristics. We examined the effects of bee size and the type of bee on pollen foraging behavior of bees during two distinct seasons. This was done with workers of Africanized bees and of Carniolan bees (*Apis mellifera carnica*) that were reared in large (European size) and small (Africanized size) brood cells. These experiments were carried out in an experimental apiary on the University of São Paulo campus in Ribeirão Preto in the state of São Paulo. A automated climate station in the apiary was used to record climatic data. Africanized and Carniolan bees were reared in large (5.4 mm width) and small (4.6 mm width) brood cells. Immediately after eclosion, the new adults were weighed and marked with numbered and colored discs. These bees ($n = 1,384$) were introduced into a one-standard-Langstroth-frame observation hive populated with Africanized bees. An initial experiment was done, comparing Africanized bees reared in small and large cells. In a second experiment, both Africanized and European bees were reared in small and large cells. The cell size had a strong influence on the weight of the recently emerged bees. The weight of Africanized bees reared in large cells in the first experiment (101.8 ± 7.65 mg) was significantly greater than the weight of Africanized bees reared in small cells (89.9 ± 5.35 mg) ($p < 0.001$). The same tendency among Africanized bees was maintained in the second experiment (99.6 ± 7.1 mg and 91.3 ± 6.2 mg, respectively) ($p < 0.001$). Carniolan bees reared in large cells (115.3 ± 9.25 mg) were also significantly heavier than those reared in small cells (108.5 ± 4.75 mg) ($p < 0.001$). There was also a genetic influence on body size, as Carniolan bees reared in the same size cells as Africanized bees were significantly heavier; this trend was found both in bees reared in

small and in large brood cells. The Africanized bees reared in large size brood cells were more frequently found foraging for pollen than those reared in small cells (Experiment 1, $p < 0.001$ e Experiment 2, $p = 0.002$). In both trials, the Africanized bees reared in large cells began foraging for pollen at a younger age than did those reared in small cells, though the difference between the means was not significant in trial 1 (Experiment 1 – large cell bees - 11 days, small cell bees 12 days, $p = 0.659$; Experiment 2 – large cell bees 18 days, small cell bees 17 days, $p < 0.05$). The mean longevity of the Africanized bees reared in large cells was greater (14 days) than that of those reared in small cells (12 days) in Experiment 1 (Experiment 1: AAP = 12 days; AAG = 14 days, $p = 0.044$). Pollen foraging did not differ significantly between Carniolan bees reared in small and large cells. The mean age for beginning pollen foraging was lower for Carniolan bees reared in small cells than those reared in large cells, though the difference was not significant (17 and 18 days, respectively). The mean longevity was also shorter among the Carniolan bees reared in small cells compared to those reared in large cells (19 days versus 20 days, respectively). Apparently, beginning foraging earlier influenced longevity in the Carniolan bees, as those produced in small cells had a shorter lifespan (19 days versus 20 days, $p = 0.0016$). The mean age to begin foraging was the same for the Africanized and Carniolan bees (18 days); however, a significantly larger percentage of Africanized bees were pollen foragers ($P < 0.001$). The Africanized bees had a slightly shorter mean lifespan (19 days) than did the Carniolan bees (20 days), though this could be a consequence of more intense foraging activity by the Africanized bees.

Índice

Resumo.....	i
Abstract.....	iii
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Organização social das abelhas <i>Apis mellifera</i>	2
1.1.1. Divisão de trabalho entre operárias	3
1.1.2. Plasticidade da divisão de trabalho	4
1.2. O comportamento forrageiro das abelhas <i>Apis mellifera</i>	6
1.2.1. Mecanismos que regulam o comportamento de forrageamento.....	9
1.2.2. Regulação do comportamento de forrageamento de pólen.....	13
2. OBJETIVOS	17
3. MATERIAL E MÉTODOS	19
3.1. Locais de Estudos	19
3.2. Espécies Estudadas	19
3.3. Procedimento Experimental	20
3.3.1. O efeito do tamanho do alvéolo do favo sobre o tamanho do corpo (peso) das operárias.....	20
3.3.2. Efeito do tamanho do corpo (peso) das operárias sobre o comportamento de forrageamento.....	23
3.4. Análise Estatística	29
4. RESULTADOS	31
4.1. O efeito do tamanho do alvéolo do favo sobre o tamanho do corpo (peso) das operárias.....	31
4.1.1. <i>Experimento 1</i> . Peso ao nascer de operárias africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes e pequenos.....	31
4.1.2. <i>Experimento 2</i> . Peso ao nascer de operárias africanizadas e carnicas desenvolvidas em alvéolos grandes e pequenos.....	34
4.1.3. Comparação do peso das operárias <i>experimento 1 e 2</i>	38
4.2. Análise das variáveis climáticas (temperatura, chuva e umidade relativa do ar) durante os experimentos.....	39
4.3. O efeito do tamanho do corpo (peso) das operárias sobre o comportamento de forrageamento.....	41
4.3.1. <i>Experimento 1</i> . Comportamento de forrageamento das operárias africanizadas (AAP e AAG).....	41
4.3.2. <i>Experimento 2</i> . Comportamento de forrageamento das operárias africanizadas e carnicas (AAP, AAG, ACP, ACG).....	48
5. DISCUSSÃO.....	60
5.1. O efeito do tamanho do alvéolo do favo sobre o tamanho do corpo (peso) das operárias.....	60
5.2. Análise das variáveis climáticas (temperatura, chuva e umidade relativa do ar) durante os experimentos.....	65
5.3. O efeito do tamanho do corpo (peso) das operárias sobre o comportamento de forrageamento.....	66
6. CONCLUSÕES.....	74
7. BIBLIOGRAFIA.....	77



INTRODUÇÃO

1. INTRODUÇÃO

Colônias de insetos eusociais (formigas, cupins, algumas vespas e algumas abelhas) são estruturadas de modo a possuírem características marcantes, como a divisão de trabalho, a diferenciação de castas, o cuidado cooperativo com a cria e a sobreposição de gerações (Wilson, 1971). Em uma colônia de *Apis mellifera*, por exemplo, tem sempre alguns indivíduos comprometidos com o comportamento forrageiro, outros na construção do ninho, enquanto outros alimentam larvas, processam o mel, guardam a entrada, entre outras atividades. Quando um intruso ameaça a entrada do ninho, centenas ou milhares de abelhas operárias podem responder imediatamente ferroando o intruso e, então, sacrificando a própria vida. Desta maneira, o ato de sacrificar a própria vida em defesa da colônia, é sinal de que a seleção está operando no nível da colônia e não no nível do indivíduo (Page & Erber, 2002).

Portanto, para profundamente entender o comportamento de insetos sociais, dois níveis devem ser considerados, o nível individual e o nível da colônia. Em analogia aos organismos superiores compostos de múltiplas células, colônias de insetos sociais são freqüentemente considerados "super-organismos" (Wilson, 1971; Moritz & Fuchs, 1998), nos quais cada operária faz o papel de uma célula somática. Porém ao contrário dos organismos multicelulares, colônias de insetos sociais há pouco ou nenhum controle central a fim de coordenar o comportamento das suas subunidades. A decisão de cada operária de iniciar, continuar ou abandonar certa tarefa depende de estímulos locais, assim como interações com companheiras do ninho ou pistas ambientais (Moritz & Fuchs, 1998). Portanto, devido à falta de uma direção superior, é surpreendente como um "super-organismo" consegue organizar as decisões das suas "células" a fim de otimizar seu comportamento (Jarau & Hrncir, 2009).

Provavelmente o melhor exemplo estudado de processos organizados em insetos sociais é o forrageamento, e este serve de referência para explicar ou entender outros processos comportamentais (Page & Erber, 2002). De fato, a exploração eficiente de fontes alimentares é decisiva para a sobrevivência das colônias. A colônia equivale a um animal solitário, pois tenta otimizar seu influxo alimentar através do ajuste das decisões e estratégias forrageiras frente às respectivas condições ambientais e a sua própria condição

fisiológica. Porém, para efetuar esses ajustes, a organização e a coordenação efetiva das operárias são indispensáveis. Por outro lado, o sucesso do forrageamento depende em geral, das decisões das forrageadoras e da sua capacidade de achar recursos e coletar alimento. Para a compreensão completa de processos forrageiros, é imprescindível entender o nível individual, o nível colonial e as interações entre os dois (Jarau & Hrncir, 2009).

1.1. ORGANIZAÇÃO SOCIAL DAS ABELHAS *Apis mellifera*

Em insetos sociais, o comportamento de cada indivíduo foi selecionado para promover o crescimento e a reprodução da colônia (Wilson, 1971). Uma colméia de abelhas *Apis mellifera* é formada por três tipos de indivíduos: zangões, rainha e operárias os quais exercem papéis distintos nessa sociedade (Winston, 1987). Os zangões, que se desenvolvem a partir de ovos não fertilizados, executam uma só função, a importante tarefa de fecundar a rainha (Michener, 1974; Winston, 1987).

Rainha e operárias, que se desenvolvem a partir de ovos fertilizados, formam duas castas distintas (Michener, 1974). Se um ovo fertilizado vai se desenvolver em uma operária ou em uma rainha depende da composição do alimento fornecido à larva em desenvolvimento, durante os primeiros três dias de vida larval. Os fatores nutricionais agem sobre o sistema hormonal da larva assim, a quantidade e qualidade do alimento fornecido a uma larva em desenvolvimento determinam sua casta. O alimento da rainha é chamado de “geléia real” e difere do alimento das operárias, além da quantidade fornecida, por conter mais secreções da glândula mandibular das operárias nutrízes (Winston, 1987).

A rainha é a única fêmea fértil capaz de ser fecundada e, além da função reprodutora, é capaz de manter a organização social da colônia utilizando-se de feromônios por ela sintetizados (Seeley, 1985). Esse controle por sinais químicos, sobre a colônia, também influencia na fisiologia das operárias fazendo com que permaneçam estéreis (Winston, 1987).

No decorrer da vida de uma operária adulta cada indivíduo passa por uma sequência regular de tarefas, começando pela limpeza de alvéolos, terminando com o

forrageamento. Esse fenômeno, troca de funções com a idade, é chamado de "polietismo etário" (Seeley, 1982, 1985).

1.1.1. DIVISÃO DE TRABALHO ENTRE OPERÁRIAS

Além da divisão de trabalho entre rainha e operárias para reprodução, uma colônia apresenta também uma divisão de trabalho entre as operárias que executam tarefas relacionadas com o crescimento e o desenvolvimento da colônia (Robinson, 1992). A diferenciação dos membros de uma colônia em especialistas de trabalho, combinado com a sua integração pelo sistema de comunicação, permite que uma colônia trabalhe muito mais eficientemente do que se ela fosse uma agregação simples de indivíduos idênticos (Seeley, 1985).

O padrão que define a especialização para o trabalho entre as operárias é a idade. A divisão de trabalho em operárias de abelhas *Apis mellifera* está intimamente relacionada com as diferentes características morfológicas, fisiológicas e comportamentais, típicas de idades específicas (Seeley, 1982, 1985). Uma consequência deste relativo sincronismo de troca no desempenho de tarefas (polietismo etário) é a existência de quatro estágios comportamentais, claramente definidos entre as operárias: 1) as responsáveis pela limpeza dos alvéolos, 2) as responsáveis pelo cuidado com a cria, 3) as responsáveis pelo armazenamento de alimento e 4) as responsáveis pelo forrageamento (Seeley, 1982).

A organização do espaço do ninho está envolvida na organização da divisão temporal do trabalho. O primeiro estágio comportamental é formado por operárias relacionadas à limpeza de alvéolos do favo (comportamento realizado *no centro* do ninho e composto por operárias de 0 - 2 dias), o segundo estágio é formado por operárias que executam tarefas relacionadas ao cuidado com a cria como: alimentação da cria e rainha, e também operculação e desoperculação dos alvéolos de cria (comportamento realizado *no centro* do ninho e composto por operárias de 2 - 11 dias), o terceiro estágio é formado por operárias responsáveis pelo armazenamento de alimento e também pela alimentação e higiene ("grooming") das companheiras, pela ventilação e pela construção dos favos (comportamento realizado na periferia do ninho e composto por operárias de 11 - 20

dias), o quarto estágio é formado só por forrageadoras (ocorre *fora* do ninho e é composto por operárias de 20+ dias) (Seeley, 1982).

A passagem entre atividades intranidais para o forrageamento é claramente uma adaptação, pois as operárias que executam as atividades intranidais, possuem maior proteção do que as abelhas forrageiras - operárias mais velhas – que estão mais expostas a acidentes e a predadores. Desta forma, adiando o trabalho mais perigoso para idades mais avançadas uma operária garante um maior período de vida e de contribuição à colônia (Seeley, 1982, 1985).

Outro fator importante da divisão de trabalho é que as operárias não são especialistas extremas de trabalho, mas ao contrário, são semi-especialistas e executam um conjunto de tarefas a cada idade. Pois, se as operárias fossem especialistas em uma única tarefa a cada idade, elas não seriam eficientes na localização da região de execução dessa tarefa, pois as operárias procurariam, em área relativamente grande, por locais adicionais de trabalho para executar a sua única tarefa (Seeley, 1985). Porém, uma pequena porcentagem de operárias se especializa em executar tarefas raras como vigiar a entrada da colônia ou remover escombros (abelhas mortas) para contribuir com o sucesso da colônia (revisado por Robinson, 1992).

1.1.2. PLASTICIDADE DA DIVISÃO DE TRABALHO

A plasticidade do comportamento é um fator chave para a divisão de trabalho nas sociedades de insetos (Robinson, 1992). Estudos que integram a biologia do comportamento, a endocrinologia, a genética e a biologia do desenvolvimento têm explorado a regulação da plasticidade da divisão de trabalho em colônias de *Apis mellifera* (Robinson, 1992; Robinson et al., 1989; Huang & Robinson, 1996; Giray & Robinson, 1994).

O polietismo etário é um padrão bem estabelecido, porém a idade de realização de cada tarefa específica é extremamente flexível, e as abelhas podem acelerar, atrasar ou reverter esse padrão de comportamento (Robinson, 1992). A plasticidade da divisão de trabalho ocorre em função de mudanças fisiológicas das operárias, como resultado da influência ambiental na determinação do comportamento (revisado por Robinson, 1992).

Há uma flexibilidade considerável na transição do comportamento de dentro da colônia para o forrageamento (Michener, 1974), determinada pelas condições internas da colônia e pelas condições ambientais (Huang & Robinson, 1996). Além disso, quando necessário, a operária forrageira pode voltar a exercer o papel de nutridora (Bloch & Robinson, 2001).

Internamente, uma colônia enfrenta mudanças no tamanho da população e na distribuição da idade dos seus indivíduos (idade demográfica da colônia), e essas mudanças estão associadas ao desenvolvimento colonial, à disponibilidade de alimento, ao período do ano, à pressão predatória e às condições climáticas (Huang & Robinson, 1996). A flexibilidade, plasticidade, permite que as colônias respondam a estas mudanças nas condições internas e externas através do ajuste do número de operárias individuais engajadas nas diferentes tarefas, contribuindo desta forma, para o sucesso reprodutivo da colônia bem como para crescimento e o desenvolvimento contínuo e a produção de uma nova geração de sexuais (Robinson, 1992; Huang & Robinson, 1996).

De acordo com os resultados encontrados por Huang & Robinson (1996), a idade que uma abelha inicia o forrageamento está relacionada com quantidade de abelhas forrageiras presentes no ninho. Em colônias formadas apenas por operárias jovens, os vôos de orientação, atividade de guarda e o forrageamento iniciaram mais cedo sugerindo que a idade demográfica de uma colônia influencia diretamente na divisão de trabalho.

Por exemplo, em colméia manipulada “single-cohort”, constituída inteiramente por abelhas de mesma idade, foi observado que devido à falta de operárias mais velhas, algumas abelhas mesmo jovens (três dias) iniciaram o comportamento de forrageamento (Morais-Vátimo, 2008), enquanto outras mostraram um desenvolvimento normal do comportamento executando o papel de nutridora. A ausência de abelhas forrageiras (idades mais avançadas) estimula o início do forrageamento das operárias jovens da colméia (Huang & Robinson, 1996).

1.2. O COMPORTAMENTO FORRAGEIRO DAS ABELHAS *Apis mellifera*

O comportamento forrageiro das abelhas *Apis mellifera* é foco de muitos estudos sobre a plasticidade do comportamento do nível individual e do nível da colônia (Page & Erber, 2002). A atividade, relacionada com a idade das operárias, que apresenta maior variação, envolve os vôos para fora da colônia, vôos de orientação e forrageamento. Normalmente, um dia antes de iniciar o forrageamento as operárias executam vôos em círculos (vôos de orientação). Dessa forma, esses círculos gradualmente crescentes, servem para familiarizar as operárias com os marcos existentes ao redor do ninho e com a localização da entrada (Winston, 1987). Todavia, a atividade de vôo das abelhas não ocorre somente para forragear, também ocorre para retirar o lixo, chamado de detrito, do interior da colônia, o qual é formado por restos de favo, abelhas mortas, exúvias larvais e pupais, entre outros (Michener, 1974).

As forrageiras deixam a colônia para coletar pólen, néctar, água e própolis, uma resina coletada das plantas e usada na construção do ninho e na defesa contra microorganismos. Algumas abelhas coletam somente pólen ou néctar enquanto outras coletam ambos, em proporções variadas, em cada viagem forrageira (Page & Erber, 2002). As condições da colônia e os recursos encontrados pelas forrageiras no campo determinam qual recurso, ou qual combinação de recursos, será coletado (Winston, 1987). O tempo de vida de uma forrageira é curto, algumas coletam por apenas 4 ou 5 dias antes de morrer.

A atividade forrageira varia sazonalmente ao longo do ano, principalmente em relação à quantidade de pólen coletada pelas colônias. A atividade forrageira é influenciada por fatores ambientais, meteorológicos, temperatura, intensidade de luz, vento, chuva e umidade relativa, os quais também podem influenciar a oferta de recursos pelas plantas (Nunes-Silva, 2007). Análises da relação entre vento, chuva, e intensidade de forrageamento mostraram diminuição do forrageamento com ventos fortes e chuva intensa (Winston, 1987).

Alguns fatores intrínsecos das operárias podem interferir na decisão individual de iniciar a atividade forrageira e de continuar ou não a realizar essa atividade. Tais fatores estão relacionados à genética, aos sistemas neurais e hormonais, a memória e idade das

operárias (informações aprendidas e experiência prévia). Além disso, informações da colônia tais como, os estímulos que causem a realização do trabalho (recursos estocados, odores, entre outros) e as interações entre as operárias (trofaláxis, danças), ou ainda fatores externos da colônia, disponibilidade de flores, competição nas fontes de alimento, também interferem na decisão individual das operárias (Beshers & Fewel, 2001; Page & Erber, 2002).

Fatores internos das colônias (tamanho da colônia, quantidade de cria e quantidade de alimento estocado) são estímulos muito importantes do forrageamento (Michener, 1974). Por exemplo, o estado nutricional da colônia interfere na característica do néctar que será coletado pelas forrageiras. Quando a situação alimentar de uma colônia é boa, as forrageadoras exploram somente fontes lucrativas de néctar (ricas em carboidrato), mas quando a situação é ruim, as forrageadoras da colônia exploram tanto fontes lucrativas como fontes menos lucrativas (Seeley, 1989).

Além disso, a atividade forrageira inclui uma partição de tarefas, ou seja, quando uma forrageira de néctar retorna ao ninho, ela transfere o néctar coletado no campo para uma operária receptora, que deposita o néctar em um alvéolo do favo. Desta maneira, coletar néctar é uma tarefa das abelhas forrageiras que deve ser completada pelas abelhas receptoras (Seeley, 1989; Ratnieks & Anderson, 1999).

As operárias do ninho também manipulam o pólen, porém só depois que esse já foi depositado nos alvéolos, pois as forrageadoras coletam o pólen disponível nas flores e então, retornam ao ninho e depositam as cargas de pólen diretamente nos alvéolos do favo. Exceto pólen, todos os outros recursos coletados pelas forrageiras (néctar, resina e água) são transferidos para outras operárias no ninho (Winston, 1987).

A partição de tarefas no forrageamento de néctar tem benefícios e custos. Um dos custos é o tempo gasto para a passagem do material entre os indivíduos direta ou indiretamente. Além disso, quando há transferência direta do material entre os indivíduos, atrasos podem ocorrer. Quando as forrageiras esperam receptoras para a passagem do material ou quando as receptoras esperam pelas forrageiras, dependendo do grupo que está em excesso, é uma importante informação para as operárias sobre a necessidade de um determinado recurso na colônia (Seeley, 1989; Ratnieks & Anderson, 1999).

Desta forma, as forrageadoras percebem a falta ou o excesso de alimento dentro da colônia através da frequência de contatos com as abelhas que recebem o alimento (operárias receptoras). Se as forrageadoras percebem que faltam operárias para receber o alimento, elas ativam suas companheiras através de danças de tremor ("tremble dance") e assim aumentam a capacidade de processamento do alimento ("feedback" positivo). Por outro lado, a dança de tremor tem um efeito inibidor às danças de requebrado, o sinal que ativa forrageadoras adicionais ("feedback" negativo) (Seeley, 1995).

A atividade forrageira de uma colônia pode ser definida pelo número de abelhas forrageiras para cada recurso em um dado momento. Esta atividade pode mudar por consequência da plasticidade do comportamento das forrageiras (Page & Erber, 2002). A comunicação entre as operárias, junto aos mecanismos de orientação, permite o recrutamento e a exploração efetiva dos recursos. As abelhas, por exemplo, podem ajustar o esforço de forrageamento, principalmente através da mudança do número total de forrageiras de néctar e não através do aumento no número de viagens de coletas dessas forrageiras. Isto deve permitir que as colônias explorem fontes efêmeras de néctar rapidamente, visto que um maior número de operárias forrageiras irá coletar esse recurso simultaneamente, tornando a tarefa mais eficiente do que se fosse realizada através de um aumento no número de vôos individuais (Thom et al., 2000).

A habilidade dessas abelhas em compartilhar a informação sobre os locais das fontes de alimento, ajuda suas colônias a alcançar uma alta eficiência no forrageamento. Se uma abelha descobre uma nova e rica fonte de alimento ela recruta, prontamente, suas companheiras para a mesma, e assim ajuda a assegurar que as forças de forrageamento da colônia permaneçam focalizadas nas fontes de alimento mais ricas (Seeley, 1985). As abelhas *Apis mellifera* possuem uma "linguagem referencial", em que as forrageadoras, que encontram uma fonte de alimento valiosa, indicam sua posição (direção e distância da colônia), através da famosa "dança do requebrado" dentro do ninho. O movimento desta dança pode ser dividido em dois componentes: o primeiro, a direção da fase de requebrado ("waggle phase") relativa à gravidade e que corresponde à direção da fonte de alimento, relativa à posição do sol, e o segundo, a duração da fase do requebrado que está correlacionado com a distância do recurso (Seeley, 1985; Dyer, 2002). Não somente encontra-se uma alta correlação entre os componentes do movimento e a posição da fonte

de alimento, mas também, existem provas experimentais de que as abelhas recrutadas usam essas informações para achar determinada fonte (Dyer, 2002). Além da posição e distância da fonte de alimento, as forrageiras também podem informar a qualidade de um recurso. A qualidade de uma fonte de néctar, por exemplo, pode ser determinada através do tempo que a forrageira gasta para coletar tal recurso e a energia obtida a cada viagem e, a alta lucratividade da fonte provoca um aumento na produção de dança, executada por cada abelha forrageira, dentro do ninho (Maia-Silva et al., 2008).

1.2.1. MECANISMOS QUE REGULAM O COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO

Mudanças nas atividades temporais executadas pelas operárias são acompanhadas por mudanças, ativação e regressão, na atividade das glândulas exócrinas (Michener, 1974; Robinson, 1985; Seeley, 1985). A transição do comportamento das operárias de dentro da colônia para o forrageamento é acompanhada por mudanças na dieta (Crailsheim et al., 1992), pela redução do estoque de lipídeos estomacais (Toth & Robinson, 2005), pela redução de proteínas da hemolinfa (Crailsheim, 1986), pelo aumento do hormônio juvenil (HJ) (Fluri et al., 1982), e pelo alto nível de octopamina no cérebro (Schulz & Robinson, 2001).

Durante a transição da tarefa de nutridora para forrageadoras a glândula mandibular deixa de sintetizar alimento larval para produzir 2-heptanona, um feromônio de defesa da colônia (Robinson, 1985). Além disso, as glândulas produtoras de cera, responsáveis pela construção dos favos, diminuem de tamanho e atividade secretora (Seeley, 1985). Desta forma, quando as operárias estão envolvidas na defesa da colônia e no forrageamento elas deixam de produzir alimento larval e cera e passam a produzir feromônios de alarme (Seeley, 1985). Assim como o comportamento forrageiro, o comportamento defensivo é mais intenso nas abelhas mais velhas do que nas mais jovens (revisado por Robinson, 1992).

Nas operárias o hormônio juvenil (HJ), um hormônio de crescimento produzido pelo "corpora allata" dos insetos, coordena mudanças na atividade das glândulas exócrinas, portanto, está envolvido na regulação do polietismo etário das abelhas *Apis*

mellifera (Robinson, 1985, 1992). O nível de hormônio juvenil na hemolinfa das abelhas operárias aumenta continuamente durante a vida adulta, controlando as mudanças relacionadas com a idade (Robinson, 1985). Baixos títulos de HJ estão associados com comportamentos dentro do ninho, tais como o cuidado com a cria durante as três primeiras semanas de vida das operárias, contudo altos títulos de HJ a partir da terceira semana estão associados ao forrageamento (Fluri et al., 1982; Robinson, 1985, 1992).

Estudos demonstraram que as operárias de abelhas *Apis mellifera* tratadas com hormônio juvenil iniciaram a atividade forrageira mais cedo (Robinson, 1985, 1987; Robinson et al., 1989). Assim, a plasticidade do forrageamento pode ser regulada pelo nível de HJ das operárias, visto que, operárias com títulos mais altos de HJ iniciam o forrageamento precocemente, enquanto, as nutridoras têm baixos títulos, e as abelhas que reverterem do forrageamento para nutrição da cria mostram uma queda no título de HJ (Robinson et al., 1989, 1992). Segundo Huang & Robinson (1992), a presença de operárias mais velhas inibe a produção de HJ nas operárias mais jovens.

Além disso, as aplicações de HJ em *Apis mellifera* induziram diversas mudanças na fisiologia das operárias associadas ao polietismo etário, tais como a degeneração prematura das glândulas hipofaríngeas, um processo que geralmente acompanha a saída do ninho para as atividades no campo (Robinson, 1992), e outro efeito foi a produção prematura dos feromônios de alarme e defesa, 2-heptanona e acetato de isoamil (Robinson, 1985). Contudo estudos demonstraram que as abelhas iniciaram o forrageamento mesmo depois da remoção do " corpora allata " (CA) porém, mais tarde do que as operárias com CA. Assim, o HJ não é necessário para iniciar o comportamento forrageiro, mas é importante para determinar a idade em que as mudanças de comportamento ocorrem (Sullivan et al., 2000).

Estudos demonstraram que há também uma regulação genética da divisão de trabalho, sendo o genótipo das operárias um componente importante do comportamento forrageiro (revisado por Robinson, 1992; Page & Erber, 2002). Embora todos os membros de uma colônia de abelhas compartilhem a mesma mãe não compartilham o mesmo pai, este fato é muito relevante para entender a evolução da vida social da abelha (Seeley, 1985). A rainha acasala com diferentes machos, durante vários vôos de acasalamento. No final desse período de acasalamento, os espermatozoides ficam

armazenados em pacotes dentro da espermateca da rainha (Page, 1986). O efeito dos muitos acasalamentos é a complexidade das relações genéticas dentro da colônia (Seeley, 1985). Cada zangão que fecunda a rainha dá origem a uma subfamília, portanto membros de uma subfamília são mais próximos entre si do que com membros de outras subfamílias (Giray & Robinson, 1994). Tais subfamílias demonstraram diferenças no comportamento intranidal e também na atividade de coleta de pólen e néctar, demonstrando a influência da variedade genotípica na divisão de trabalho (revisado por Robinson, 1992).

A espécie *Apis mellifera* possui cerca de 24 subespécies ou "raças geográficas" que diferem não somente na cor do corpo e detalhes estruturais, tais como comprimento do língua, tamanho do corpo e cobertura de pêlo, mas também no comportamento social (Ruttner, 1988).

Alguns estudos verificaram que existem diferenças raciais na idade em que as campeiras iniciaram o primeiro vôo de forrageamento (Winston & Katz, 1982; Brillet et al., 2002). Segundo Winston & Katz (1982) as operárias africanizadas, abelhas polí-híbridas resultantes do cruzamento entre as subespécies européias (*A. m. mellifera*, *A.m. ligustica*, *A.m. carnica* e *A.m. caucasiana* entre outras) e africana (*Apis mellifera scutellata*) iniciam o forrageamento mais cedo do que as operárias das raças européias.

Segundo Winston & Katz (1982), em colônias de abelhas *Apis mellifera* existem estímulos para o forrageamento. Estes estímulos incluem a distribuição da idade das operárias, a longevidade das operárias, o tamanho da colônia, a quantidade de cria, o estoque de mel e pólen na colônia bem como a disponibilidade de néctar e pólen no campo, e o nível de atividade da colônia. Segundo estes autores, existem diferenças entre as raças em relação aos estímulos para o forrageamento, de cada colônia. Pois, uma vez que as operárias africanizadas, em colônias européias, iniciam o forrageamento mais tarde, enquanto as operárias de abelhas européias, em colônias africanizadas, iniciam o forrageamento mais cedo, conclui-se que, em colônias de abelhas africanizadas há mais estímulos para o forrageamento do que em colônias européias.

Desta maneira, há diferenças no forrageamento entre as colônias de abelhas africanizadas e de abelhas européias, e estas diferenças envolvem o ambiente da colônia e as respostas das operárias às condições da colônia. As diferenças comportamentais entre

as raças são fatores importantes na determinação do crescimento e para as características reprodutivas da colônia (Winston, 1987; Winston & Katz, 1982).

Estudos com raças européias demonstraram que as abelhas da subespécie *Apis mellifera carnica* podem atingir distâncias maiores para forragear, que as abelhas da subespécie *Apis mellifera ligustica* (Gould, 1982). Diferenças no comportamento higiênico, no comportamento defensivo (agressividade), nas preferências do forrageamento, na longevidade e na enxameação, têm sido demonstradas entre as raças e também podem variar entre os genótipos de uma colônia. Estes resultados demonstram que existem diferenças raciais na divisão de trabalho, mas estas ainda não são bem estudadas (Brillet et al., 2002).

Há também, hipóteses de que a diferença do tamanho corporal das operárias contribui para a organização social das abelhas *Apis mellifera*. De acordo com alguns estudos, se as abelhas maiores são melhores coletoras de alimento (talvez pelo fato de que as abelhas maiores são mais fortes, com melhor capacidade de manipular as flores ou ainda melhores para escapar de predadores) do que as abelhas menores, tais diferenças seriam uma adaptação da colônia, de modo que as operárias maiores iniciam o forrageamento mais cedo do que as operárias menores (revisado por Nowogrodzki, 1984).

Em ambos halictíneos e abelhas *Bombus*, a nutrição larval influencia o tamanho das operárias adultas. Os indivíduos maiores em halictíneos tendem a ser mais parecido com a rainha, possuem maior desenvolvimento ovariano, e geralmente não deixam o ninho para forragear. Em *Bombus*, as abelhas maiores iniciam a atividade forrageira mais cedo do que as abelhas menores que geralmente, realizam tarefas internas (Brian, 1952; revisado por Nowogrodzki, 1984).

Kerr e Hebling (1964), em seus estudos com abelhas *Apis mellifera*, estes autores concluíram que o tamanho corporal, indicado pelo peso das operárias recém-nascidas, influencia nas atividades executadas por tais operárias durante a fase adulta. Segundo estes autores, as operárias maiores executaram as tarefas do ninho mais cedo que as operárias menores. Outras vantagens encontradas nas abelhas maiores, é que estas são menos suscetíveis a envenenamentos por pesticidas do que as abelhas menores (revisado

por Nowogrodzki, 1984), e também possuem probóscides maiores possibilitando alcançar melhor o néctar de algumas flores (Piccirillo, 2001).

Alguns fatores podem afetar o peso da operária recém emergida, o tamanho do alvéolo, o número e a idade das abelhas nutrizas, a população da colônia, a disponibilidade de pólen e néctar, fatores genéticos, doenças e as estações do ano (Winston, 1987). O tamanho dos alvéolos dos favos, nos quais as operárias se desenvolvem, sofre uma redução contínua, pois as paredes dos alvéolos tornam-se mais espessas, devido ao acúmulo de própolis, de pólen, de tecidos da pupa da última muda e excrementos resultantes dos vários ciclos de crias no favo (revisado por Nowogrodzki, 1984).

Segundo Berry & Delaplane (2001) e Piccirillo & De Jong (2003) a redução no espaço do alvéolo e a relativa deficiência de alimento podem forçar as larvas mudar, prematuramente, para fase pré pupal de não alimentação, forçando assim as abelhas nutrizas opercularem os alvéolos antes do desenvolvimento total das larvas. Desta forma a redução do tamanho do alvéolo age como fator limitante do desenvolvimento larval, reduzindo o peso da abelha recém-nascida.

Essa variação no peso das operárias pode influenciar o desenvolvimento da colméia, a longevidade das abelhas, a divisão do trabalho, a morfologia das abelhas, o desempenho da colméia, susceptibilidade a doenças, a população final e a produção de mel, porém, estudos são necessários para avaliar esses fatores.

1.2.2. REGULAÇÃO DO COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO DE PÓLEN

Em colônias de *Apis mellifera* o pólen é estocado em pequenas quantidades quando comparado ao mel (Seeley, 1985). O mel é a principal fonte de carboidrato tanto para os adultos como para as crias, enquanto o pólen é a principal fonte de proteínas. Porém o pólen é consumido principalmente pelas abelhas nutrizas, as quais secretam o alimento larval através das glândulas hipofaríngeas (Crailsheim et al., 1992).

O consumo de pólen pelas abelhas nutrizas reduz a quantidade de pólen estocado dentro da colônia (Pankiw et al., 1998). A decisão de uma abelha forrageira, de coletar pólen depende da quantidade de larva (cria), bem como da quantidade de pólen estocado

na colônia e a disponibilidade de pólen no campo (Pankiw et al., 1998; Dreller et al., 1999; Dreller & Tarpy, 2000) (Figura 1). Assim, a colônia responde às mudanças na disponibilidade dos recursos e às mudanças das condições da colônia (Pankiw et al., 1998).

Freqüentemente, as operárias caminham sobre os favos do ninho e colocam a cabeça dentro dos alvéolos, inspecionando e avaliando o estado nutricional da colônia, desta forma as operárias obtêm informações sobre as necessidades da colônia (revisado por Robinson, 1992). A regulação da quantidade de pólen estocado envolve respostas aos estímulos de dentro do ninho e a interação entre milhares de operárias comprometidas no forrageamento e no cuidado com a cria (Page & Erber, 2002). Estudos demonstraram que aumentando a quantidade de pólen (pólen adicional), dentro de uma colméia, diminui o número de forrageadoras de pólen até que, o excesso seja consumido pelas abelhas nutrízes e, a quantidade de pólen dentro da colméia retorne ao nível inicial. Assim, o efeito do pólen estocado é reduzir o forrageamento por pólen. Inversamente, respostas também ocorrem quando o pólen estocado é retirado da colméia, pois provoca um aumento no número de forrageiras de pólen até que as operárias colem a quantidade de pólen que foi retirada (Fewell & Winston, 1992). Estes resultados sugerem um mecanismo que, inibi ou estimula o forrageamento, associado com as quantidades de pólen estocado nos favos (Dreller et al., 1999; Dreller & Tarpy 2000). Visto que, a quantidade de alvéolos vazios próximos à área de cria estimula o forrageamento por pólen, quanto maior a quantidade de forrageadoras coletando pólen, menor o número de alvéolos vazios, fornecendo assim, informações às outras forrageadoras.

A presença de larvas jovens, também afeta a quantidade de forrageiras que coletam pólen: mais larva resulta em mais forrageiras de pólen (Free, 1967; Pankiw et al., 1998; Dreller et al., 1999; Dreller & Tarpy, 2000). Segundo Pankiw et al. (1998), as larvas de *Apis mellifera* produzem feromônio da cria que estimulam o forrageamento por pólen. Para que possam ser estimuladas, as abelhas devem ter contato direto com as larvas, pois este estímulo não é um sinal volátil, ou seja, trata-se de um estímulo direto (Dreller & Tarpy, 2000). De acordo com os resultados encontrados por Pankiw et al. (1998) e Pankiw & Page (2001), o feromônio da cria, que estimula o forrageamento por pólen, não afeta o forrageamento de néctar, pois as abelhas que iniciaram o

forrageamento, em resposta ao estímulo, foram abelhas que anteriormente não tinham sido observadas forrageando (Figura 1).

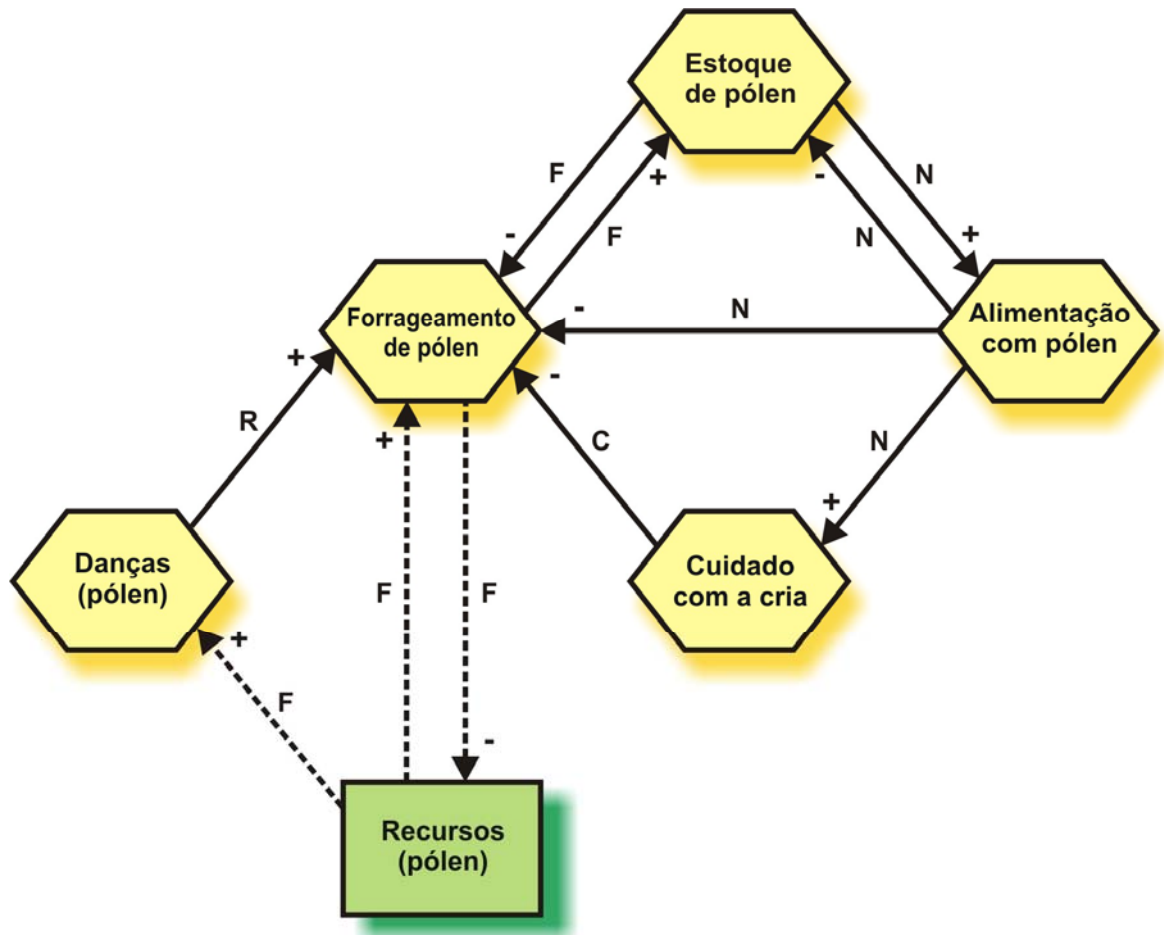


Figura 1: Mecanismos que regulam o forrageamento de pólen. Os nós são as tarefas ligadas ao forrageamento de pólen; vetores são os indivíduos transmitindo informações: F, forrageadora; N, nutridora; C, cria; R, recrutadora. As abelhas forrageiras retornam com pólen recebem informações sobre o nível de pólen estocado, pois elas guardam as cargas de pólen dentro dos alvéolos. A quantidade de pólen estocado é um feedback negativo. O pólen é removido dos alvéolos pelas abelhas nutrízes, as quais alimentam primeiro a cria em desenvolvimento e doa o excesso de pólen para as abelhas forrageiras. Receber o pólen das abelhas nutrízes é um feedback negativo para o forrageamento. As abelhas forrageiras também recebem informações da cria sobre a quantidade de pólen estocado, as quais produzem um feromônio (relacionado com a fome) quando elas não recebem alimento; o cuidado com a cria reduz o nível do feromônio. Informação sobre pólen disponível e a localização é transmitido por forrageadoras de pólen através de danças. As danças ativam operárias que ainda não estavam atuando na atividade forrageira (Modificado de Fewell, 2003).

Como descrito anteriormente, o peso das operárias é um fator importante na organização social das abelhas *Apis mellifera*, influenciando o comportamento de forrageamento. De acordo com resultados encontrados por Brian (1952), em colônias de *Bombus* além das operárias maiores iniciarem a atividade forrageira mais cedo do que as operárias menores, as forrageiras maiores coletam pólen e néctar enquanto as forrageiras menores coletam apenas néctar. Desta forma, em *Apis mellifera*, a variação do tamanho corporal poderia contribuir potencialmente para eficiência do forrageamento de pólen, assim como ocorre nas espécies de abelhas *Bombus*. Porém, são poucas as informações sobre o efeito do tamanho corporal no comportamento forrageiro de abelhas *Apis mellifera*. Assim frente à extrema importância do conhecimento sobre o comportamento forrageiro na sociedade das abelhas *Apis mellifera*, torna-se necessário estudos que avaliem os fatores que regulam este comportamento.



OBJETIVOS

2. OBJETIVOS

Estudos com subespécies de *Apis mellifera* demonstraram importantes diferenças inter-raciais no comportamento social. Sabe-se que as abelhas africanizadas (*Apis mellifera*) são poli-híbridas, resultantes do cruzamento entre as subespécies européias e africana, e apresentam várias diferenças comportamentais quando comparadas as outras raças. Além disso, com o objetivo de produzir abelhas africanizadas de tamanho maior, uma prática muito comum entre os apicultores profissionais é o uso de cera estampada com padrões europeus (alvéolos maiores). No entanto, os efeitos deste tipo de prática são desconhecidos. Estudos demonstraram que o tamanho corporal, indicado pelo peso da operária recém-nascida, pode contribuir para a organização social das abelhas *Apis mellifera*, porém estudos são necessários para investigar a influência comportamental de tais fatores. Desta maneira, sendo os componentes genéticos e, o tamanho corporal, fatores importantes da divisão de trabalho, o presente estudo visa responder as seguintes questões:

1) O tamanho do alvéolo de cria interfere no peso das operárias e conseqüentemente no comportamento forrageiro das abelhas *Apis mellifera*?

2) Existem diferenças no comportamento forrageiro entre as abelhas africanizadas e as abelhas de raça européia?

E para responder tais questões, o presente trabalho visa examinar os seguintes objetivos específicos:

Determinar o peso ao nascer das operárias africanizadas e européias desenvolvidas em alvéolos de crias grandes e pequenos;

Analisar se existem diferenças comportamentais, relacionadas ao forrageamento, entre operárias africanizadas e européias desenvolvidas em alvéolos grandes e pequenos, bem como o início do forrageamento;

Verificar a longevidade média das operárias africanizadas e europeias desenvolvidas em alvéolos de crias grandes (europeia) e pequenos (africanizada);

Analisar as variáveis climáticas como temperatura, quantidade de chuva e umidade relativa durante o comportamento forrageiro das operárias africanizadas e europeias.



MATERIAIS E MÉTODOS

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. LOCAL DE ESTUDO

Os experimentos foram desenvolvidos no Apiário Experimental do Departamento de Genética da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto - USP, e as colméias de observação foram instaladas em uma sala do Laboratório APILAB situado no mesmo departamento. O município de Ribeirão Preto - SP situa-se a uma altitude de 621 metros acima do nível do mar e o clima está entre o tropical e o subtropical, com verão chuvoso e inverno seco.

3.2. ESPÉCIES ESTUDADAS

O estudo foi realizado com abelhas *Apis mellifera* (abelhas africanizadas) e *Apis mellifera carnica* (abelhas européias) instaladas em colméias padronizadas, modelo Langstroth. As abelhas africanizadas, como descrito anteriormente, são poli-híbridas resultantes do cruzamento entre as subespécies européias (*A. m. mellifera*, *A.m. ligustica*, *A.m. carnica* e *A.m. caucasiana*) e africana (*Apis mellifera scutellata*) introduzidas no Brasil em 1839 e 1956 respectivamente. A partir disto, iniciou-se uma rápida expansão das abelhas pelo Brasil, as abelhas africanas realizaram diversos cruzamentos com as subespécies européias já existentes no país, resultando em um poli-híbrido, que posteriormente foi chamado de abelha africanizada (Gonçalves, 1974). Já a subespécie *Apis mellifera carnica* é natural da região dos Alpes austríacos meridionais, entre a Eslovênia e o Vale do Danúbio (Winston, 1987). As colônias de *Apis mellifera carnica* instaladas no apiário experimental foram originadas a partir de rainhas fecundadas naturalmente na Alemanha, doadas pelo Prof. Dr. Peter Rosenkranz. Para a manutenção das colônias, estas foram freqüentemente alimentadas artificialmente com xarope, uma solução de água com açúcar 50% (peso/volume) de acordo com as necessidades de cada colônia.

3.3. PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL

3.3.1. O EFEITO DO TAMANHO DO ALVÉOLO DO FAVO SOBRE O TAMANHO DO CORPO (PESO) DAS OPERÁRIAS.

FAVOS UTILIZADOS:

Como descrito anteriormente, o tamanho do alvéolo do favo, onde as operárias se desenvolvem, interfere no peso das operárias, ou seja, abelhas desenvolvidas em alvéolos maiores tendem a ser maiores e abelhas desenvolvidas em alvéolos menores tendem a ser menores. Sabe-se que as abelhas africanizadas naturalmente constroem alvéolos do favo com diâmetro médio entre 4.6 – 4.8 mm de largura, enquanto as abelhas européias constroem alvéolos do favo com diâmetro médio entre 5.2 - 5.4 mm de largura (Piccirillo & De Jong, 2003).

A proposta desse estudo foi avaliar se o tamanho do alvéolo do favo (alvéolos grandes e pequenos) interfere no peso das operárias de abelhas *Apis mellifera* e a partir disso, avaliar se o peso dessas operárias apresenta alguma influência no comportamento de forrageamento. Para determinar uma possível variação no peso das operárias, foram utilizados favos contendo alvéolos grandes (5.4 mm de largura) e pequenos (4.6 mm de largura) (Figura 2).

Para a construção dos favos utilizamos quadros armados com folhas de cera alveolada com largura 5.4 mm e 4.6 mm para serem construídos pelas abelhas. Após a construção dos favos de tamanhos distintos, foram montados quadros híbridos contendo alvéolos dos dois tipos: alvéolos grandes e alvéolos pequenos no mesmo favo (Figura 3). Para calcular a média do diâmetro dos alvéolos, com a ajuda de uma régua medimos, aleatoriamente, a largura horizontal de 10 alvéolos lineares e também utilizamos um paquímetro de precisão para medir os alvéolos individualmente.

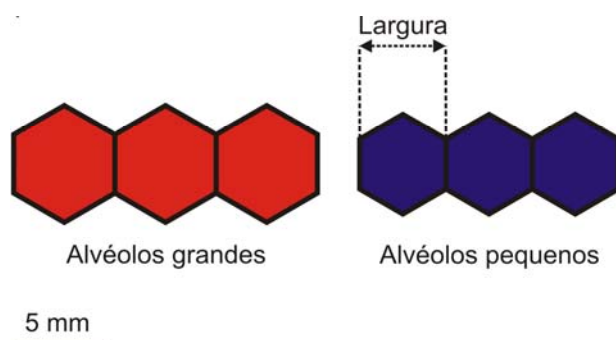


Figura 2: Esquema dos favos de cria. Nos experimentos foram usados favos com alvéolos de tamanho diferentes: alvéolos grandes (5.4 mm) e pequenos (4.6 mm). Nas figuras a seguir, as cores vermelha e azul representarão os grupos das abelhas desenvolvidas nos alvéolos grandes e os grupos das abelhas desenvolvidas nos alvéolos pequenos, respectivamente.

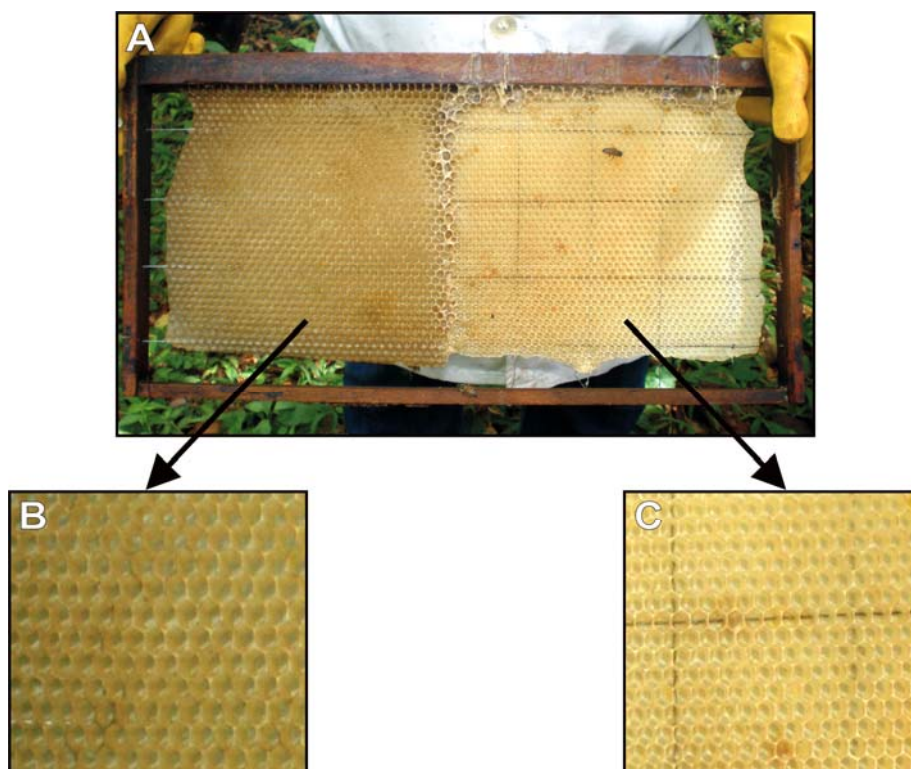


Figura 3: Favo híbrido. (A) Favo híbrido contendo alvéolos de dois tipos: alvéolos grandes e alvéolos pequenos no mesmo favo; (B) Alvéolos do favo híbrido com diâmetro 5.4 mm de largura (grande); (C) Alvéolos do favo híbrido com diâmetro 4.6 mm de largura (pequeno).

GRUPOS EXPERIMENTAIS:

Para avaliar a influência do tamanho corporal (peso) das operárias no comportamento de forrageamento, foram realizados dois experimentos. No *experimento 1*, uma rainha de *Apis mellifera* africanizada foi confinada, através de uma tela excludora de rainha, na região central do favo híbrido por aproximadamente 10 horas. Após a postura controlada o favo híbrido foi mantido em uma colméia do apiário experimental para nutrição das larvas. Um dia antes do nascimento das operárias, o favo foi removido da colméia e transferido para uma estufa (34° C). Periodicamente, retiramos o favo da estufa para procurar abelhas nascendo. No momento do nascimento de cada operária, tais foram pesadas em uma balança de precisão, cuidadosamente, não permitindo que as operárias se alimentassem, para não provocar o aumento do peso corporal devido à ingestão de alimento. Neste experimento foram formados dois grupos distintos: abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos, 4.6 mm (AAP); abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos grandes, 5.4 mm (AAG). No total foram pesadas 599 operárias sendo 303 abelhas do grupo AAP e 296 abelhas do grupo AAG.

No *experimento 2*, utilizamos o mesmo procedimento experimental, porém, os grupos foram originados a partir do confinamento de uma rainha *Apis mellifera* africanizada em um favo híbrido, e de uma rainha *Apis mellifera carnica* em outro favo híbrido. Os favos foram mantidos na mesma colméia, transferidos para estufa (34° C) e abelhas foram pesadas em balança de precisão. Desta forma, neste experimento foram formados quatro grupos distintos: abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos, 4.6 mm (AAP); abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos grandes, 5.4 mm (AAG); abelhas carnica desenvolvidas nos alvéolos pequenos, 4.6 mm (ACP) e abelhas carnica desenvolvidas nos alvéolos grandes, 5.4 mm (ACG). No total foram pesadas 785 abelhas operárias sendo: 296 abelhas do grupo AAP; 114 abelhas do grupo AAG; 178 abelhas do grupo ACP e 197 abelhas do grupo ACG.

Sabe-se que entre os fatores que afetam o peso da operária incluem a região do favo onde as larvas se desenvolvem bem como, o número e a idade das abelhas nutrizas que alimentam as larvas. Desta forma, em ambos os experimentos, experimento 1 e 2, confinamos a rainha na região central dos favos híbridos, assim as larvas desenvolveram-

se na mesma região do favo e foram alimentadas pelas mesmas operárias nutrizes da colméia, eliminando assim, possíveis interferências no peso destas abelhas. Além disso, descartamos somente as operárias que emergiram parasitadas por varroa, pois o ácaro reduz o peso e a longevidade das operárias (De Jong & De Jong, 1983).

3.3.2. EFEITO DO TAMANHO DO CORPO (PESO) DAS OPERÁRIAS SOBRE O COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO.

MARCAÇÃO INDIVIDUAL DAS OPERÁRIAS:

O método de marcação de abelhas é um método eficiente na análise da construção do contexto colonial através do comportamento individual. Após serem pesadas as abelhas foram marcadas sobre o tórax com etiquetas plastificadas coloridas e numeradas (Figura 4) possibilitando diferenciar os grupos das operárias.



Figura 4: Marcação individual. Abelhas africanizadas marcadas com etiquetas coloridas e numeradas.

Neste estudo foram marcadas 1384 abelhas, no *experimento 1*, foram marcadas 599 operárias sendo 303 abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos (AAP) e 296 abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos (AAG) e no *experimento 2*, foram marcadas 785 operárias sendo 296 abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos (AAP); 114 abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos grandes (AAG); 178 abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos pequenos (ACP) e 197 abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos grandes (ACG).

COLMÉIA DE OBSERVAÇÃO:

Posteriormente à marcação individual, as abelhas foram introduzidas na colônia de observação e monitoradas diariamente. Para monitorar e acompanhar o comportamento forrageiro de cada grupo (indivíduos pesados e marcados) instalamos uma colméia de observação composta por um quadro (favo) de cria e paredes laterais de vidro, através destas paredes foi possível acompanhar as abelhas forrageiras (Figura 5A). Para que a atividade da colônia fosse mantida em condições normais, tal colméia possuía uma rainha fecundada, em postura, e aproximadamente 3.500 abelhas operárias de várias idades. Após a montagem de tal colméia, a população passou por um período de adaptação, para que posteriormente fossem iniciados os experimentos.

Sabe-se, que a presença de larvas jovens afeta a quantidade de forrageiras que coletam pólen: mais larva resulta em mais forrageiras de pólen (Free, 1967; Pankiw et al., 1998; Dreller et al., 1999; Dreller & Tarpy, 2000), portanto, antes de iniciarmos os experimentos foi colocado um favo contendo larvas e ovos de operárias para estimular o forrageamento por pólen.

Na parte superior da colméia foi feito um orifício, sobre o qual foi encaixado um frasco de vidro, cuja finalidade foi oferecer xarope, uma solução de água com açúcar 50% (peso/volume), diariamente. Para permitir a entrada e saída das abelhas foi instalado, entre o ninho e a parede da sala de observação, um tubo plástico transparente de aproximadamente 10 cm de comprimento e 2,5 cm de diâmetro. Durante o período de forrageamento, para observar e monitorar o fluxo de abelhas forrageiras foi instalado um corredor de madeira especial (Figura 5B) e tal, corredor foi conectado entre o tubo plástico e o orifício na parede. Este corredor contém uma caixa com paredes e fundo de

madeira e tampa de vidro, medindo, 20 cm x 5 cm x 3cm (comprimento, largura e altura) dotado de quatro obstáculos ou portas móveis que obrigam as abelhas a andar em zigue-zague, facilitando ao observador a identificação do número e cor das abelhas marcadas (Morais - Vátimo, 2008).

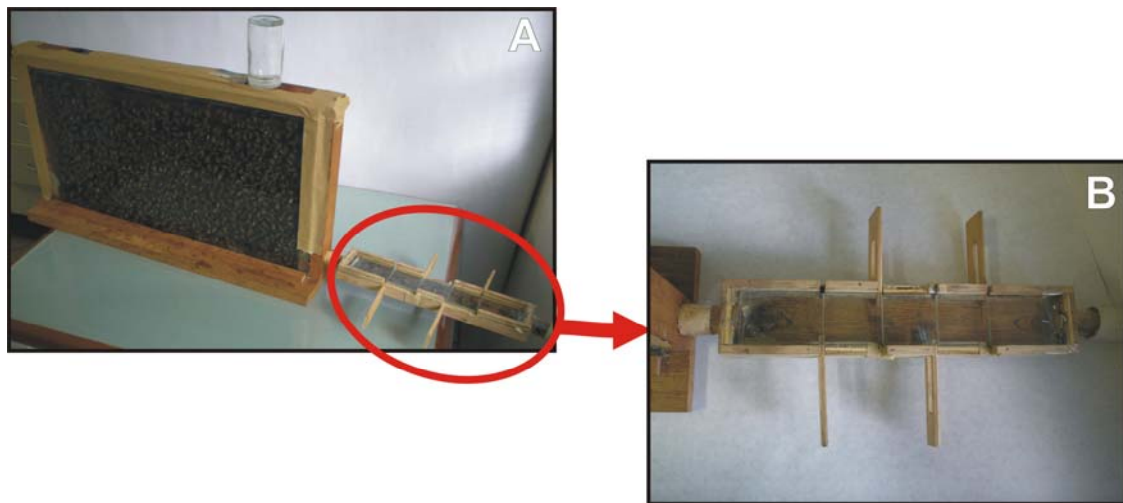


Figura 5: Colméia de observação. (A) Foi utilizada uma colméia de observação de abelhas *Apis mellifera* africanizada, diariamente foi oferecido alimento (xarope) às abelhas através de um frasco localizado na parte superior e tal colméia foi conectada ao ambiente externo através do corredor de madeira; (B) Corredor de madeira com tampa de vidro e os 4 obstáculos inseridos entre a colméia e o orifício na parede da sala, permitindo o acesso das abelhas ao exterior e facilitando a identificação das forrageiras numeradas.

É comum que algumas operárias mais velhas da colônia ataquem as abelhas marcadas durante a introdução dessas abelhas. Para garantir um maior índice de aceitação das abelhas marcadas pela colônia foi elaborada uma câmara adaptada (Figura 6A e 6B). A parte inferior da câmara (fundo) é fechada por uma tela de alumínio, contendo dois orifícios, pelos quais as operárias têm acesso à colméia de observação, e a parte superior da câmara é fechada por uma tampa de alumínio que veda a colméia do meio externo (Figura 6A). Antes de serem introduzidas, propriamente ditas na colméia, as abelhas foram colocadas inicialmente nesta câmara adaptada instalada na parte superior da própria colméia de observação, na qual as abelhas ficaram retidas por um período de aproximadamente 8 horas. Durante esse período, os orifícios permaneceram fechados com uma rolha, após a abertura dos orifícios as abelhas atravessaram da câmara para a

colméia. O período de confinamento foi necessário para diminuir o cheiro da cola utilizada na marcação das etiquetas e, além disso, o fundo da câmara, uma tela perfurada, permitiu que as abelhas marcadas tivessem contato com as abelhas da colméia através de trofaláxis. Durante o período de confinamento, as operárias marcadas se alimentaram de cãndi, uma mistura de açúcar e mel (Morais - Vátimo, 2008).

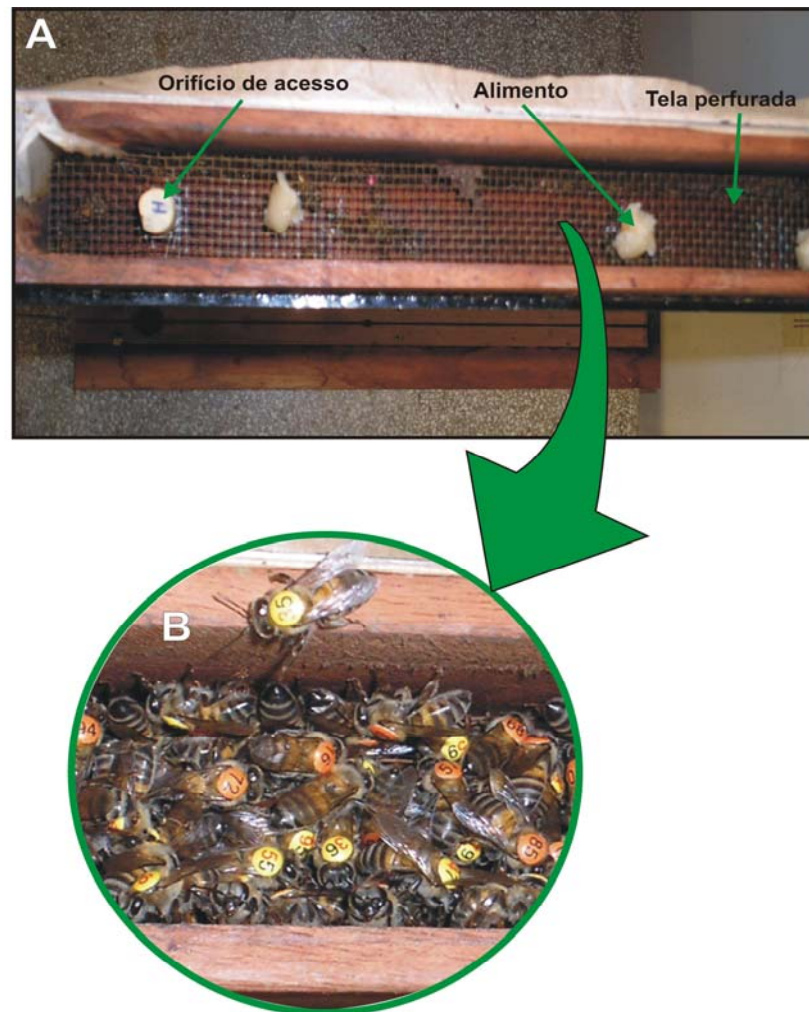


Figura 6: Câmara de adaptação. Parte superior da colméia de observação destacando a câmara adaptada para introdução de operárias marcadas recém-nascidas; **(A)** Câmara de adaptação com alimento para as abelhas marcadas e os orifícios fechados com uma rolha, após a abertura dos orifícios as abelhas atravessaram da câmara para a colméia; **(B)** Câmara com abelhas marcadas em período de adaptação.

OBSERVAÇÃO DO COMPORTAMENTO FORRAGEIRO:

As análises do comportamento de forrageamento consistiam em dois tipos de comparação. *Experimento 1*- comparação entre forrageadoras africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) e grandes (AAG), em colônia de abelhas *Apis mellifera* africanizada. *Experimento 2*- comparação entre forrageadoras *Apis mellifera* africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) e grandes (AAG) e, forrageadoras *Apis mellifera carnica* desenvolvidas nos alvéolos pequenos (ACP) e grandes (ACG), em colônia de abelhas *Apis mellifera* africanizada.

Para que tivéssemos certeza de que as operárias eram realmente forrageiras registramos apenas as operárias que chegavam à colméia com pólen na corbícula. Nessas observações monitoramos o número de abelhas forrageiras entrando na colônia com pólen. Através do corredor de madeira instalado na colméia de observação foi possível monitorar a entrada das abelhas bem como, identificá-las. Para calcular a porcentagem de abelhas forrageiras de cada grupo ($\text{total de abelhas forrageiras} \times 100 / \text{total de abelhas vivas}$), diariamente registramos o número de abelhas vivas de cada grupo. Durante esses experimentos as abelhas foram alimentadas diariamente com xarope, conseqüentemente observamos uma grande quantidade deste alimento armazenado no favo.

Experimento 1 - Comparação entre forrageadoras africanizadas abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e grandes (AAP e AAG). Os dois grupos foram introduzidos na mesma colméia de observação (*Apis mellifera* africanizada). Observações diárias foram realizadas durante os primeiros 29 dias de vida das operárias. Neste período os grupos foram observados entre 7:00 e 18:00h, porém em alguns períodos do dia o fluxo de entrada de pólen foi mais baixo, desta maneira, durante os horários de maior atividade realizamos observações contínuas, totalizando 5 horas de observação diária. Tais observações foram realizadas durante a estação fria e seca do ano, entre os dias 7/07/2008 e 04/08/2008.

Experimento 2 - Comparação entre forrageadoras *Apis mellifera* africanizadas AAP e AAG e forrageadoras *Apis mellifera carnica* ACP e ACG (AAP e AAG: abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e grandes, respectivamente e, ACP e ACG: abelhas carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos e grandes, respectivamente).

Os quatro grupos foram introduzidos na mesma colméia de observação (*Apis mellifera* africanizada). Observações diárias foram realizadas durante os primeiros 28 dias de vida das operárias. Neste período os grupos foram observados entre 7:00 e 18:00h, assim como no *experimento 1* em alguns períodos do dia o fluxo de entrada de pólen foi menor, desta maneira, durante os horários de maior atividade realizamos observações contínuas, totalizando 5 horas de observação diária. Tais observações foram realizadas durante a estação quente e úmida do ano, entre os dias 27/10/2008 e 24/11/2008.

CONDIÇÕES CLIMÁTICAS:

Para analisar as variáveis climáticas como, temperatura, chuva e umidade relativa do ar durante o comportamento de forrageamento das operárias, no *experimento 1* utilizamos os dados coletados por uma Estação Climatológica, Modelo Oregon Scientific WMR 928, instalada no Departamento de Ecologia da FFCLRP - USP, localizado à 730 m do local dos experimentos. No *experimento 2* utilizamos os dados coletados por uma Estação Climatológica Modelo Vantage Pro 2 da Davis (figura 7A e 7B), recentemente instalada no apiário experimental próxima ao local de realização dos experimentos, ao lado do APILAB. A estação climatológica coleta dados como a velocidade e direção do vento, quantidade de chuva (mm), pressão barométrica, temperatura e umidade relativa do ambiente externo e interno, entre outros (Bugalho, 2009). Estes dados são enviados para o Console via wireless onde são armazenados diariamente e 24 horas por dia; através de um cabo USB os dados registrados pelo Console são direcionados para o computador onde é possível observá-los em um banco de dados ou representados graficamente. Os dados foram registrados durante os períodos de 4/07/2008 a 04/08/2008 (*Experimento 1*) e de 25/10/2008 a 25/11/2008 (*Experimento 2*).

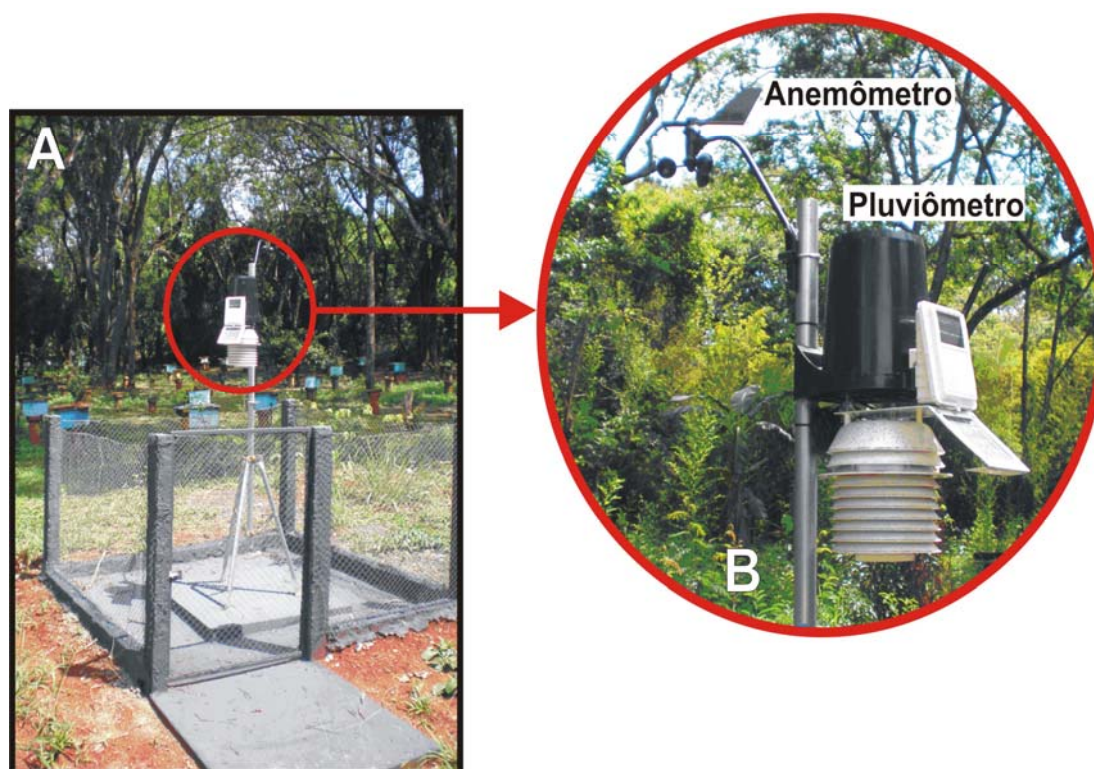


Figura 7: Estação Climatológica Modelo Vantage Pro 2. Instalada ao lado do Apiário Experimental da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto – USP; **(A)** aparelhos responsáveis por captar a velocidade e direção do vento, quantidade de chuva (mm), pressão barométrica, temperatura e umidade relativa do ambiente externo e interno; **(B)** destaque dos aparelhos anemômetro e pluviômetro (Bugalho, 2009).

3.4. ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os resultados foram analisados com o auxílio do Software Sigma Stat for Windows Versão 3.5 e os gráficos foram feitos com o auxílio do Software Sigma Plot for Windows Versão 10.0. A comparação dos pesos entre os grupos AAP e AAG foi realizada através do Mann-Whitney Rank Sum Test e entre os grupos AAP, AAG, ACP e ACG foi realizada através do teste Kruskal-Wallis One Way Analysis of Variance on Ranks, Dunn's test para comparação par-a-par entre os grupos. A comparação do CV entre os grupos AAP e AAG foi realizada através teste F Test e entre os grupos AAP, AAG, ACP e ACG foram realizadas através do Levene's Test.

O Mann-Whitney Rank Sum Test foi utilizado na comparação da longevidade média e na comparação da idade (média) do primeiro vôo de forrageamento entre os

grupos AAP e AAG. O teste Kruskal-Wallis One Way Analysis of Variance on Ranks foi utilizado na comparação da longevidade média e na comparação da idade (média) do primeiro vôo de forrageamento entre os grupos AAP, AAG, ACP e ACG.

A comparação da porcentagem de abelhas forrageiras entre os grupos: AAP e AAG; ACP e ACG e entre abelhas africanizadas e abelhas carnica foi realizada através do Paired t-test. A comparação da quantidade de abelhas forrageiras em cada idade entre os grupos: AAP e AAG; ACP e ACG e entre abelhas africanizadas e abelhas carnica foi realizada através do Teste do qui-quadrado- X^2



RESULTADOS

4. RESULTADOS

4.1. O EFEITO DO TAMANHO DO ALVÉOLO DO FAVO SOBRE O TAMANHO DO CORPO (PESO) DAS OPERÁRIAS.

4.1.1. EXPERIMENTO 1. PESO AO NASCER DE OPERÁRIAS AFRICANIZADAS DESENVOLVIDAS EM ALVÉOLOS GRANDES E PEQUENOS.

Neste estudo, foi possível verificar que o aumento no tamanho do alvéolo (diâmetro) provocou um aumento no peso das operárias recém-nascidas. Foram pesadas 599 operárias, sendo 303 desenvolvidas em alvéolos pequenos de 4.6 mm (AAP) e 296 desenvolvidas em alvéolos grandes de 5.4 mm (AAG). O peso médio das abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) foi 89.9 ± 5.32 mg e o peso médio das abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG) foi 101.8 ± 7.65 mg. Observou-se diferença estatística entre os pesos dos grupos AAP e AAG (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p < 0.001$) (Tabela 1 e Figura 8).

Tabela 1: Experimento 1 - Efeito do tamanho do alvéolo do favo sobre o peso das operárias *Apis mellifera* africanizada. Operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) e em alvéolos grandes (AAG). Foi calculado o coeficiente de variação (CV) dos pesos ($CV = DP.100/média$). * Indica diferença estatística entre os grupos (Mann-Whitney Rank Sum Test e F Test: $p < 0.001$).

	AAP	AAG
Peso médio (mg) $\pm$ d.p.	89.9 ± 5.32	$101.8 \pm 7.65^*$
Peso máximo (mg)	109	126
Peso mínimo (mg)	80	83
Mediana (1º quartil/3º quartil) (mg)	90 (86/94)	101 (96/107)
CV(%)	5.91	7.51*
Número de abelhas (n)	303	292

Comparando o peso médio (mg) das abelhas recém-nascidas desenvolvidas nos dois tipos de alvéolos (4.6 mm e 5.4 mm), nota-se um acréscimo no peso correlacionado ao tamanho do alvéolo. Houve diferença no peso de aproximadamente 11.9 mg entre as

operárias desenvolvidas nos alvéolos pequenos quando comparadas as operárias desenvolvidas nos alvéolos grandes. Desta forma, verificamos que alvéolos de tamanhos (diâmetros) maiores resultam em operárias de tamanhos (pesos) maiores.

Na figura 8, no retângulo do *boxplot* as suas bases têm alturas correspondentes aos primeiro e terceiro quartis da distribuição, o segmento paralelo às bases que corta o retângulo, corresponde ao segundo quartil (mediana). Os valores encontrados no primeiro experimento foram AAP: Peso (mediana) = 90 mg, Peso (1ºquartil/3ºquartil) = 86/94 mg; AAG: Peso (mediana) = 101 mg, Peso (1ºquartil/3ºquartil) = 96/107 mg. O retângulo do *boxplot* corresponde aos 50% dos valores centrais da distribuição dos pesos. Neste estudo, sendo que 50% dos pesos estão distribuídos ente o primeiro e terceiro quartis, no grupo das abelhas desenvolvidas em alvéolos pequenos 50% dos valores dos pesos ficaram entre 86 e 94 mg e no grupo das abelhas desenvolvidas em alvéolos grandes 50% dos valores dos pesos ficaram entre 96 e 107 mg.

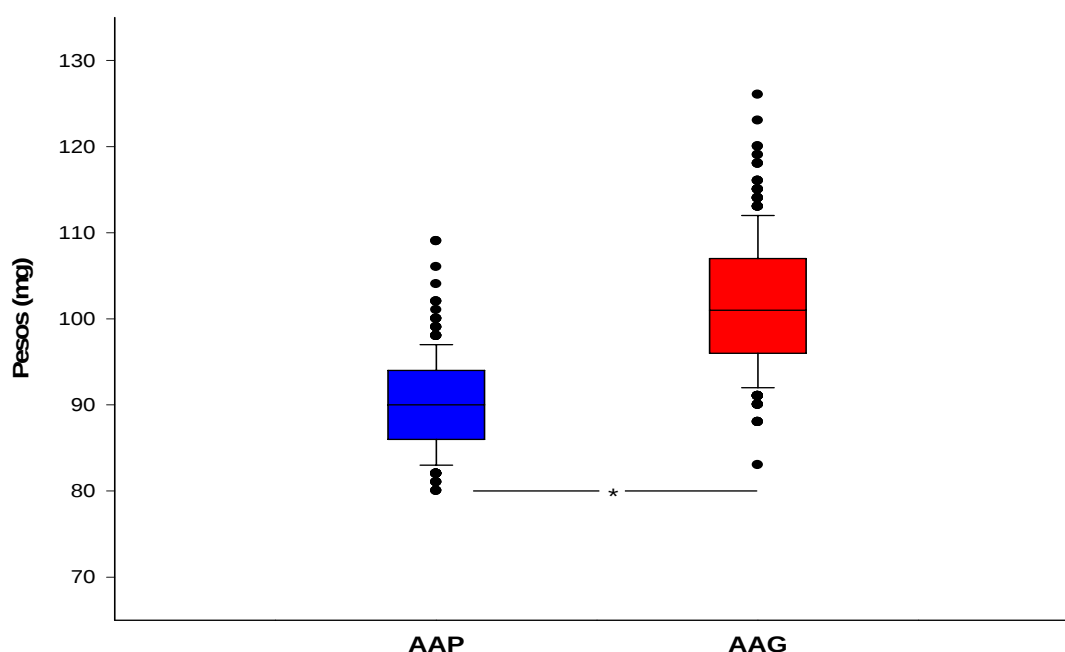


Figura 8: Experimento 1 - Peso das operárias. Comparação do peso das operária AAP e AAG. * indica diferença estatística entre os grupos (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p < 0.001$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos, 4.6 mm e AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos grandes, 5.4 mm.

O teste do coeficiente de variação ($CV = DP.100/média$) indica se a variação dos valores dentro de cada grupo é diferente entre eles. Calculamos o coeficiente de variação (CV) dos pesos das abelhas desenvolvidas nos dois tipos de alvéolos para analisar se houve variação do peso entre as abelhas desenvolvidas no mesmo tipo de alvéolo (AAP (CV) = 5.91 e AAG (CV) = 7.51) (Tabela 1). A comparação dos coeficientes de variação (CV) dos pesos indicou que existe diferença estatística na variação dos pesos entre os alvéolos grandes e pequenos (F Test: $p < 0.001$). Nesse caso, a variação do peso nos dois tipos de alvéolo não é igual (Figura 9).

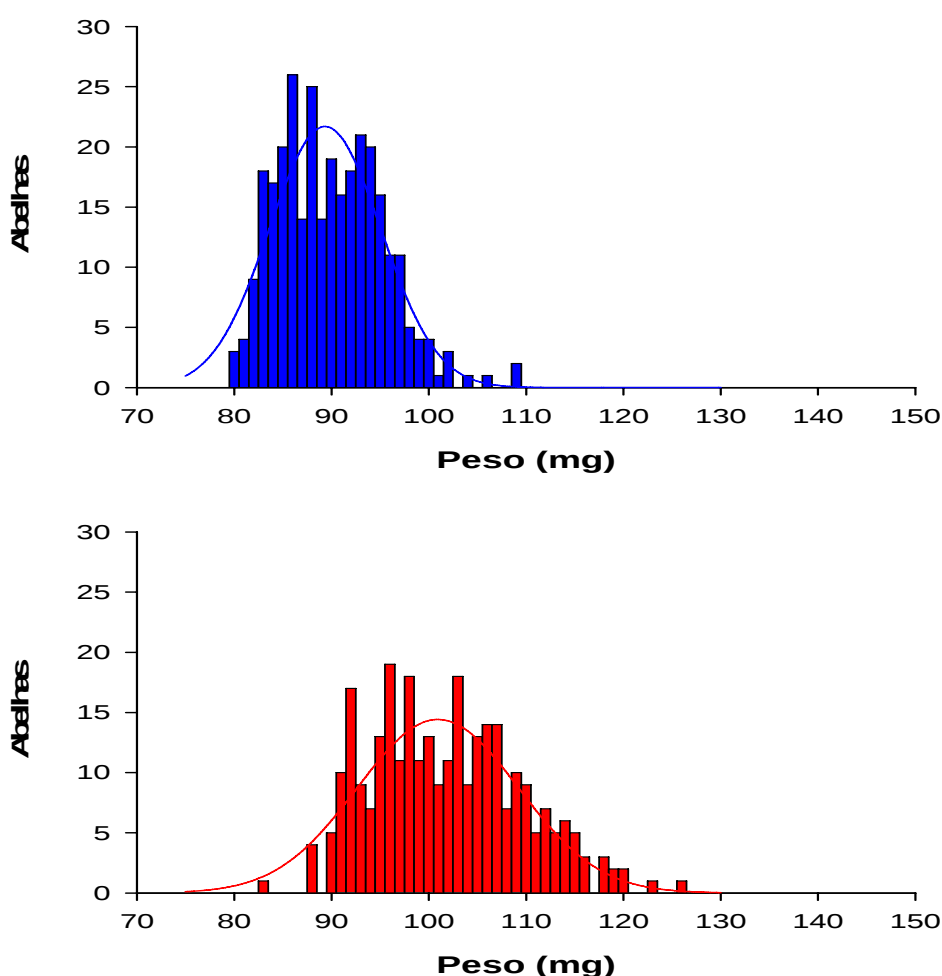


Figura 9: Experimento 1 - Variação do peso das operárias. Comparação do peso das operárias AAP (azul) e AAG (vermelho). No grupo das AAP (azul) a curva mais estreita indica menor variação entre os pesos e no grupo das AAG (vermelho) a curva mais larga indica maior variação entre os pesos. AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos, 4.6 mm e AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos grandes, 5.4 mm.

Na figura 9, nota-se que a curva que representa o grupo das AAG é mais larga indicando maior variação dos pesos quando comparada com a curva que representa o grupo das AAP que é mais estreita e indica menor variação dos pesos. Portanto, como pode ser observado na figura 9, o peso das operárias desenvolvidas nos alvéolos grandes variou mais do que nos alvéolos pequenos. Estes resultados indicam que o tamanho dos alvéolos poderia ser a causa da variação dos pesos dentro do grupo das abelhas desenvolvidas em alvéolos grandes.

4.1.2. EXPERIMENTO 2 . PESO AO NASCER DE OPERÁRIAS AFRICANIZADAS E CARNICAS DESENVOLVIDAS EM ALVÉOLOS GRANDES E PEQUENOS.

Assim como no *experimento 1* verificamos que o aumento no tamanho do alvéolo (diâmetro) provocou um aumento no peso das operárias africanizadas recém-nascida. Por outro lado, a redução no tamanho do alvéolo (diâmetro) provocou uma redução no peso das operárias carnicas recém-nascida. Comparamos também as diferenças no peso determinadas geneticamente entre as raças. Foram pesadas 785 abelhas operárias sendo: 296 abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos de 4.6 mm; 114 abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes de 5.4 mm; 178 abelhas carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos de 4.6 mm e 197 abelhas carnicas desenvolvidas em alvéolos grandes de 5.4 mm. O peso médio das abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) foi 91.3 ± 6.22 mg; o peso médio das abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG) foi 99.6 ± 7.10 mg; o peso médio das abelhas carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos (ACP) foi 108.5 ± 4.75 mg e o peso médio das abelhas carnicas desenvolvidas em alvéolos grandes (ACG) foi 115.3 ± 9.25 mg. As operárias desenvolvidas em alvéolos maiores tiveram maior peso do que as operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos. Observou-se diferença estatística entre todos os grupos (Kruskal-Wallis One Way Analysis of Variance on Ranks: $p < 0.001$; Dunn's test: $p < 0.05$ entre todos os grupos) (Tabela 2 e Figura 10).

Tabela 2: Experimento 2 - Efeito do tamanho do alvéolo do favo sobre o peso das operárias *Apis mellifera* africanizada e *Apis mellifera* carnica. Operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP e ACP) e em alvéolos grandes (AAG e ACG). Foi calculado o coeficiente de variação (CV) dos pesos (CV= DP.100/média). Valores seguidos por letras diferentes (a, b, c, d) diferem estatisticamente entre si (Dunn's test: $p < 0.05$ e Levene's Test: $p < 0.001$)

	AAP	AAG	ACP	ACG
Peso médio (mg) $\pm$ d.p.	91.3 $\pm$ 6.22 ^a	99.6 $\pm$ 7.10 ^b	108.5 $\pm$ 4.75 ^c	115.3 $\pm$ 9.25 ^d
Peso máximo (mg)	112	126	120	140
Peso mínimo (mg)	80	85	100	100
Mediana(1ºquartil/3ºquartil) (mg)	91 (86/95.5)	99.5 (95/103)	108(105/112)	116(108/121.2)
CV(%)	6.81 ^a	7.12 ^b	4.37 ^c	8.02 ^d
Número de abelhas (n)	296	114	178	197

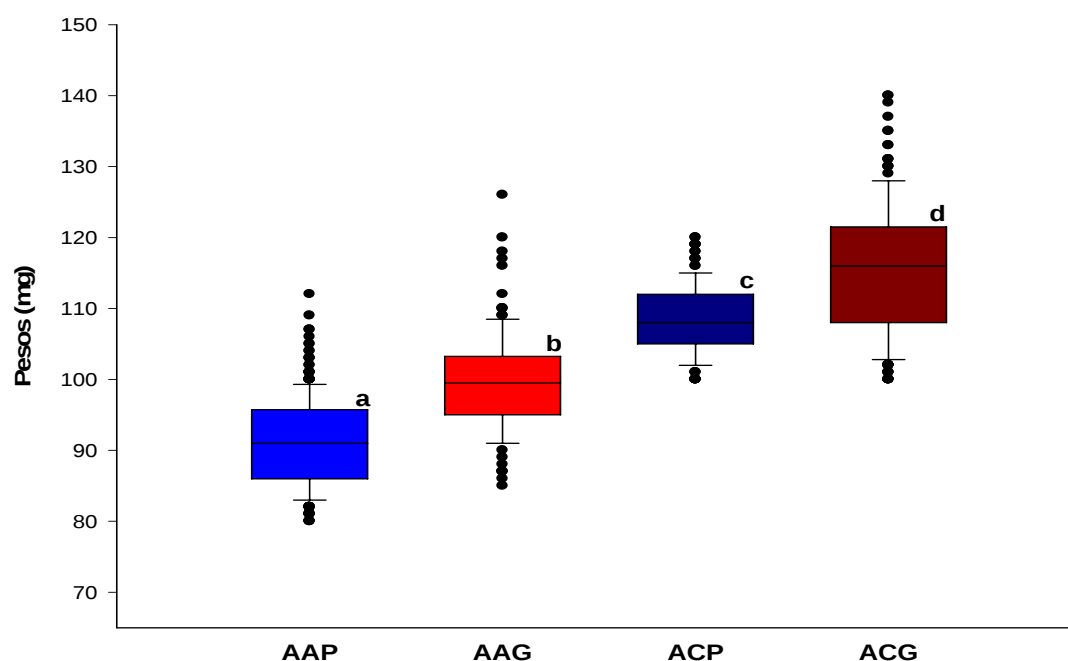


Figura 10: Experimento 2 - Peso das operárias. Comparação do peso das operárias dos grupos AAP, AAG, ACL e ACP. Diferentes letras (a, b, c, d) indica diferença estatística entre os grupos (Dunn's test: $p < 0.05$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos, AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos grandes, ACP - abelhas carnica desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnica desenvolvidas nos alvéolos grandes.

Quando comparamos o peso médio das operárias AAP com as operárias AAG, nota-se diferença de 8.3 mg e quando comparamos as operárias ACP com as operárias ACG nota-se diferença de 6.8 mg. Comparando o peso médio das operárias africanizadas e carnicas, nota-se que entre as AAP e as ACP houve diferença de 16.7 mg; entre as AAG e as ACG houve diferença de 15.7 mg; entre as AAG com as ACP houve diferença de 8.9 mg e comparando as AAP com as ACG houve diferença de 24 mg.

Na análise do segundo experimento (Tabela 2 e Figura 10), os valores encontrados foram AAP: Peso (mediana) = 91 mg, Peso (1ºquartil/3ºquartil) = 86/95.5 mg; AAG: Peso (mediana) = 99.5 mg, Peso (1ºquartil/3ºquartil) = 95/103 mg; ACP: Peso (mediana) = 108 mg, Peso (1ºquartil/3ºquartil) = 105/112 mg e ACG: Peso (mediana) = 116 mg, Peso (1ºquartil/3ºquartil) = 108/121.2 mg. Desta forma, no grupo das operárias AAP, 50% dos pesos ficaram entre 86 e 95.5 mg; no grupo das operárias AAG, 50% dos pesos ficaram entre 95 e 103 mg; no grupo das operárias ACP, 50% dos pesos foram entre 105 e 112 mg e no grupo das operárias ACG, 50% dos pesos foram entre 108 e 121.2 mg.

Para analisar o grau de variação do peso entre as abelhas desenvolvidas no mesmo tipo de alvéolo, calculamos o coeficiente de variação dos pesos ($CV = DP.100/média$) das abelhas africanizadas e carnicas desenvolvidas nos dois tipos de alvéolos (AAP (CV) = 6.81; AAG (CV) = 7.12; ACP (CV) = 4.37 e ACG (CV) = 8.02) (Tabela 2).

A comparação dos coeficientes de variação (CV) dos pesos indicou que existe diferença estatística na variação dos pesos entre todos os grupos AAP, AAG, ACP e ACG (Levene's Test: $p < 0.001$) (Figura 11).

Na figura 11, nota-se que as curvas que representam os grupos das abelhas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG e ACG) são mais largas indicando maior variação dos pesos quando comparada com as curvas que representam os grupos das abelhas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP e ACP) que são mais estreitas e indicam menor variação dos pesos. O peso das operárias africanizadas e carnicas desenvolvidas nos alvéolos grandes variou mais do que o peso das operárias desenvolvidas nos alvéolos pequenos. Estes resultados indicam que em alvéolos de tamanho grande ocorre maior variação dos pesos das operárias.

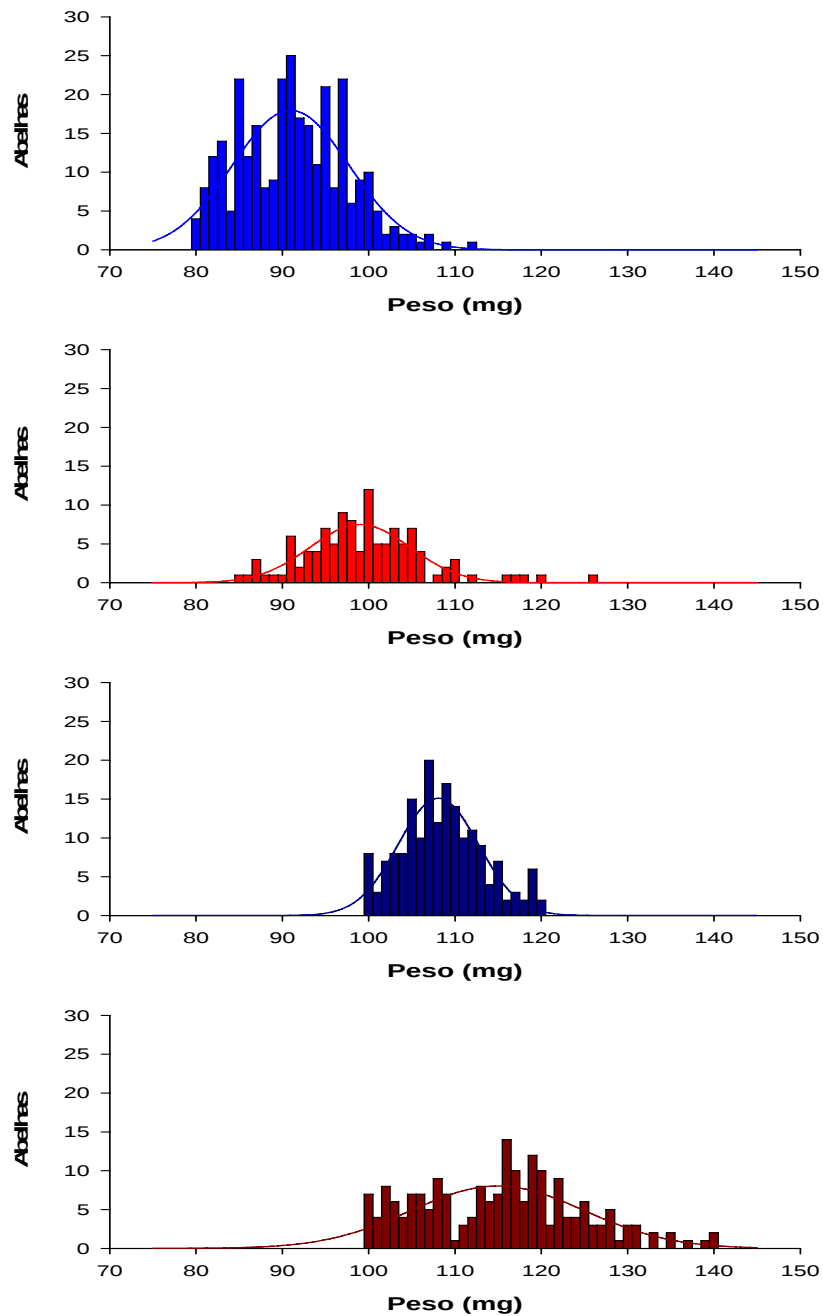


Figura 11: Experimento 2 - Variação do peso das operárias. Comparação do peso das operárias dos grupos AAP (azul claro), AAG (vermelho claro), ACP (azul escuro) e ACG (vermelho escuro). No grupo das abelhas AAP e ACP (azul claro e escuro) a curva mais estreita indica menor variação entre os pesos e no grupo das abelhas AAG e ACG (vermelho claro e vermelho escuro) a curva mais larga indica maior variação entre os pesos. AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos, AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos grandes, ACP - abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos grandes.

4.1.3. COMPARAÇÃO DO PESO DAS OPERÁRIAS *EXPERIMENTO 1 e 2*.

A figura 12 mostra o peso das operárias (porcentagem de abelhas) de cada experimento. As curvas indicam as distribuições da porcentagem de abelhas de cada grupo relacionadas ao peso. As abelhas africanizadas desenvolvidas tanto nos alvéolos pequenos como nos alvéolos grandes tiveram curvas semelhantes, em ambos os experimentos, como pode ser observado pelo ápice da curva.

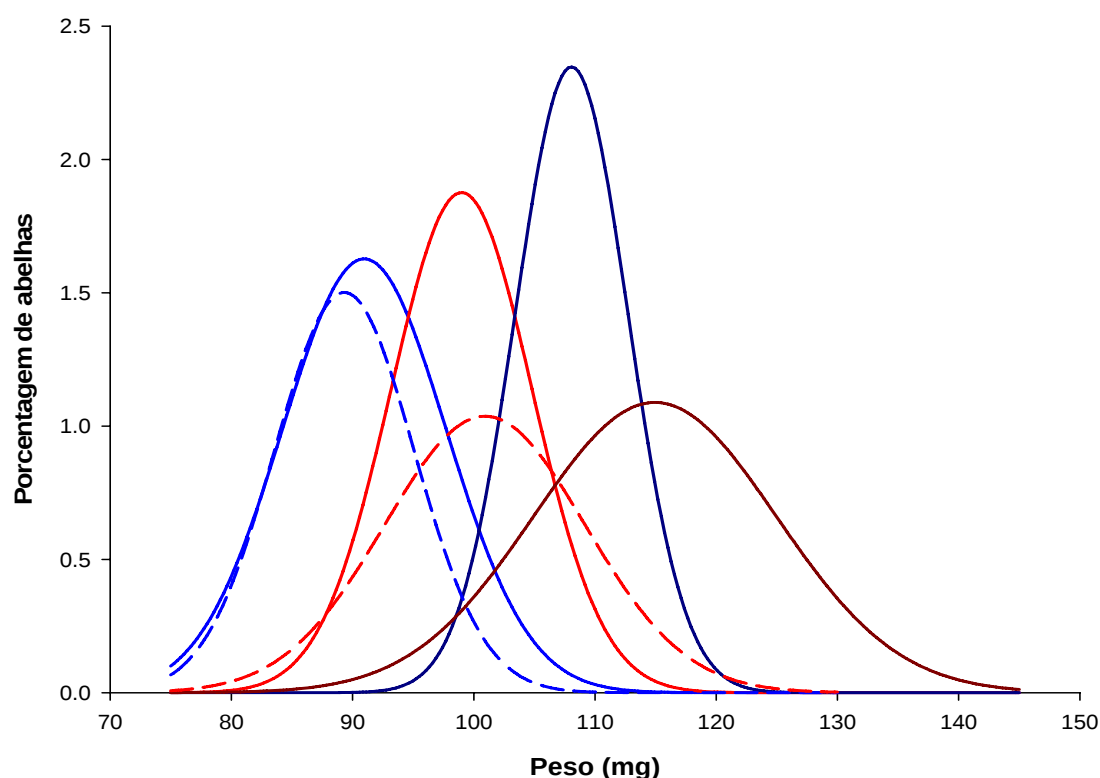


Figura 12: Experimento 1 e 2 - Peso das operárias. Comparação do peso das operárias avaliadas nos experimentos 1 e 2. Linhas tracejadas indicam os valores do *experimento 1*, AAP (azul claro) e AAG (vermelho claro). Linhas inteiras indicam os valores do *experimento 2*: AAP (azul claro); AAG (vermelho claro); ACP (azul escuro) e ACG (vermelho escuro). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos pequenos, AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas nos alvéolos grandes, ACP - abelhas carnícas desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnícas desenvolvidas nos alvéolos grandes.

4.2. ANÁLISE DAS VARIÁVEIS CLIMÁTICAS (TEMPERATURA, CHUVA E UMIDADE RELATIVA DO AR) DURANTE OS EXPERIMENTOS.

Os fatores ambientais, temperatura, chuva e umidade relativa podem influenciar a oferta de recursos pelas plantas e conseqüentemente, afetar a atividade forrageira. Os *experimentos 1* e *2* foram realizados em épocas distintas do ano, portanto, analisamos a influência das variáveis climáticas na atividade forrageira. Os dados climáticos foram registrados durante os períodos de 4/07/2008 a 04/08/2008 (*Experimento 1*) e de 25/10/2008 a 25/11/2008 (*Experimento 2*).

Durante o *experimento 1*, período que corresponde a uma época do ano com baixo índice pluviométrico (mm), foram registradas temperatura média de 20.3°C, mínima de 8°C e máxima de 32°C e foi registrado chuva apenas no 28º dia de observação (precipitação total de 2 mm). A umidade relativa do ar média foi de 58%, mínima de 20% e máxima de 100% (Figura 13). Observamos grande disponibilidade de recursos e intensa coleta de pólen.

Porém no *experimento 2*, período que corresponde a uma época do ano com maiores temperaturas e precipitação, foram registradas temperatura média de 25.7°C, mínima de 19.3°C e máxima de 37.3°C e foram registrados 17 dias de chuva (precipitação total de 145 mm), que ocorreram antes e durante o período de forrageamento. A umidade relativa do ar média foi de 53.3%, mínima de 10% e máxima de 100% (Figura 13). Durante os períodos de chuva observou-se menor disponibilidade de recursos e menor atividade forrageira, influenciando a coleta de pólen.

Comparando as variáveis climáticas durante os dois experimentos, notou-se temperaturas mais altas, e maiores índices pluviométricos no *experimento 2*. Desta maneira, a chuva pode ter influenciado a disponibilidade de recursos (pólen).

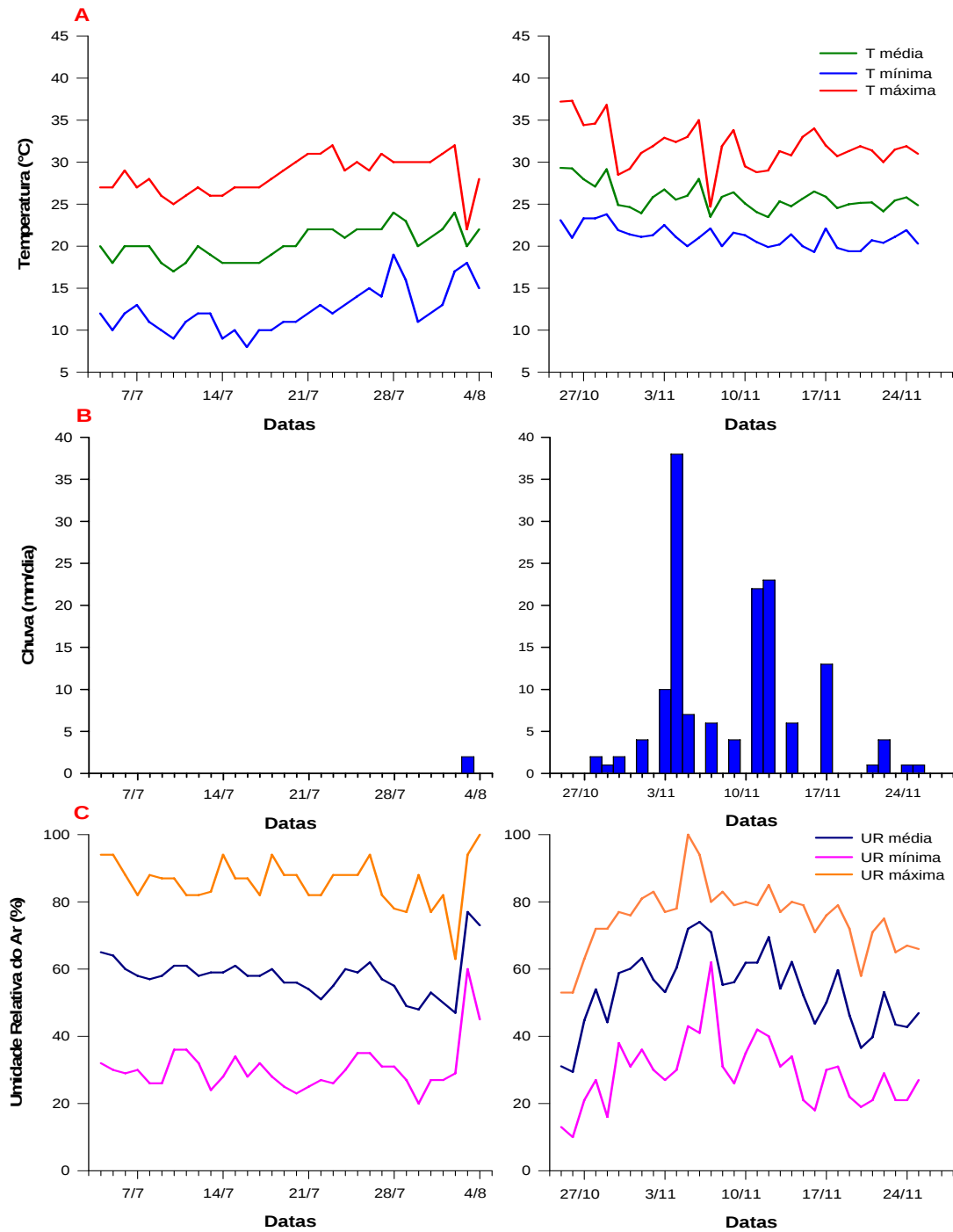


Figura 13: Comparação das variáveis climáticas durante os *experimentos 1 e 2*. (A) temperatura (°C); (B) chuva (mm/dia) e (C) umidade relativa do ar (%). Lado esquerdo: *experimento 1* (4/07/2008 a 04/08/2008), lado direito: *experimento 2* (25/10/2008 a 25/11/2008).

4.3. O EFEITO DO TAMANHO DO CORPO (PESO) DAS OPERÁRIAS SOBRE O COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO.

4.3.1. EXPERIMENTO 1. COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO DAS OPERÁRIAS AFRICANIZADAS (AAP e AAG)

LONGEVIDADE MÉDIA DAS ABELHAS

Foram introduzidas na mesma colméia de observação (*Apis mellifera* africanizada) 599 operárias, sendo 303 operárias AAP e 296 operárias AAG. Visto que, algumas operárias morrem antes mesmo de se tornarem forrageadoras, após o início do forrageamento, diariamente, registramos o número de abelhas vivas dentro da colméia. Assim foi possível calcular a porcentagem de abelhas forrageiras (total de abelhas forrageiras*100/total de abelhas vivas) de cada grupo (Figura 14).

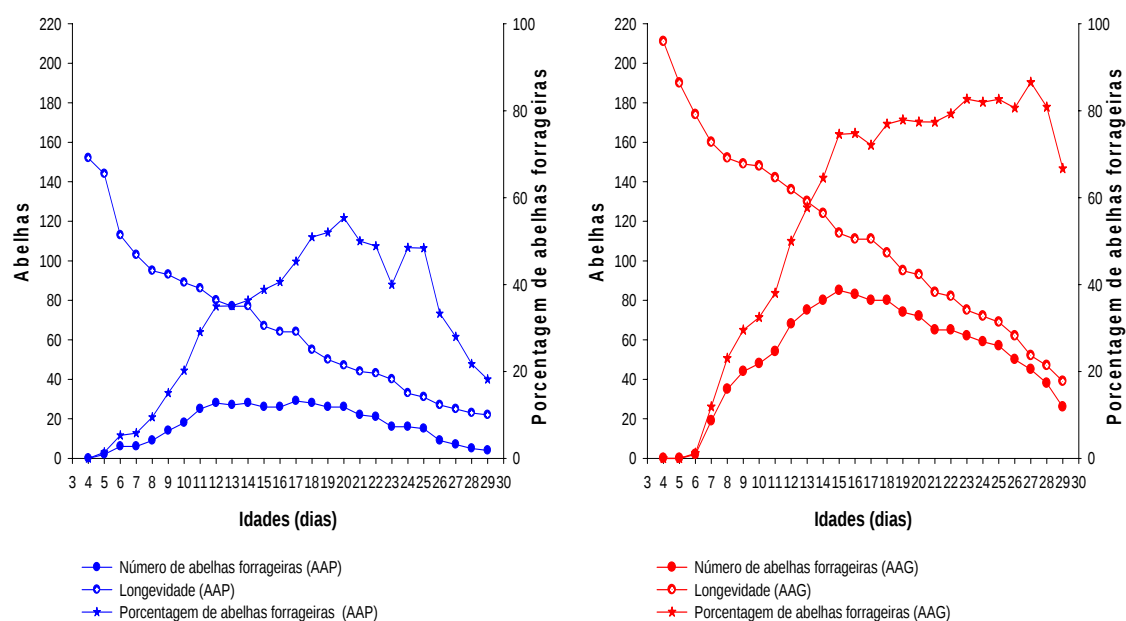


Figura 14: Experimento 1 - Longevidade e Forrageamento. Os gráficos mostram o número total de abelhas forrageiras por idade, a longevidade dos grupos e a porcentagem de abelhas forrageiras a cada idade (total de abelhas forrageiras*100/total de abelhas vivas). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

Registramos a idade na qual cada operária morreu e calculamos o índice de mortalidade (quantidade de abelhas mortas a cada idade) e a longevidade média das operárias. Em ambos os grupos, AAP e AAG, ocorreu maior índice de mortalidade durante os primeiros dias de vida, entre 1 e 8 dia. Este período corresponde aos primeiros vôos de orientação e ao início da atividade forrageira (Figura 15).

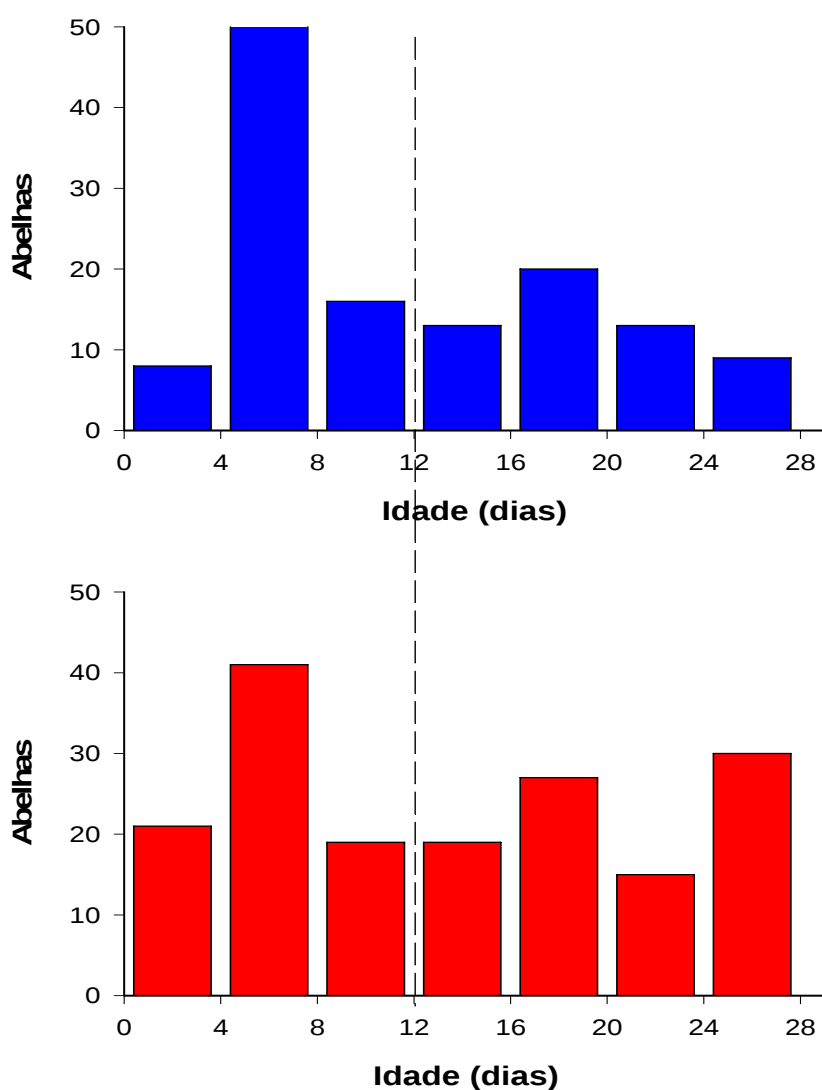


Figura 15: Experimento 1 - Índice de mortalidade. Comparação da quantidade de abelhas mortas em intervalos de quatro dias dos grupos: AAP (azul) e AAG (vermelho). Linha tracejada indica idade média do início do forrageamento (veja Figura 18). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

As operárias AAP tiveram longevidade média de 12 dias e as operárias AAG de 14 dias. A comparação da longevidade média das operárias AAP e AAG demonstrou que ocorreu diferença estatística significativa entre os grupos (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.044$) (Tabela 3 e Figura 16). Portanto, as operárias AAG tiveram maior longevidade quando comparadas as operárias AAP.

Tabela 3: Experimento 1 - Longevidade média. Comparação da longevidade média das operárias AAP e AAG. * Indica diferença estatística (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.044$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

	AAP	AAG
Média (dias) $\pm$ d.p.	12 ± 7	14 ± 8
Mediana (1ºquartil/3ºquartil) (dias)	10 (5/18)	13 (6/22)*
Número de abelhas mortas (n)	130	172

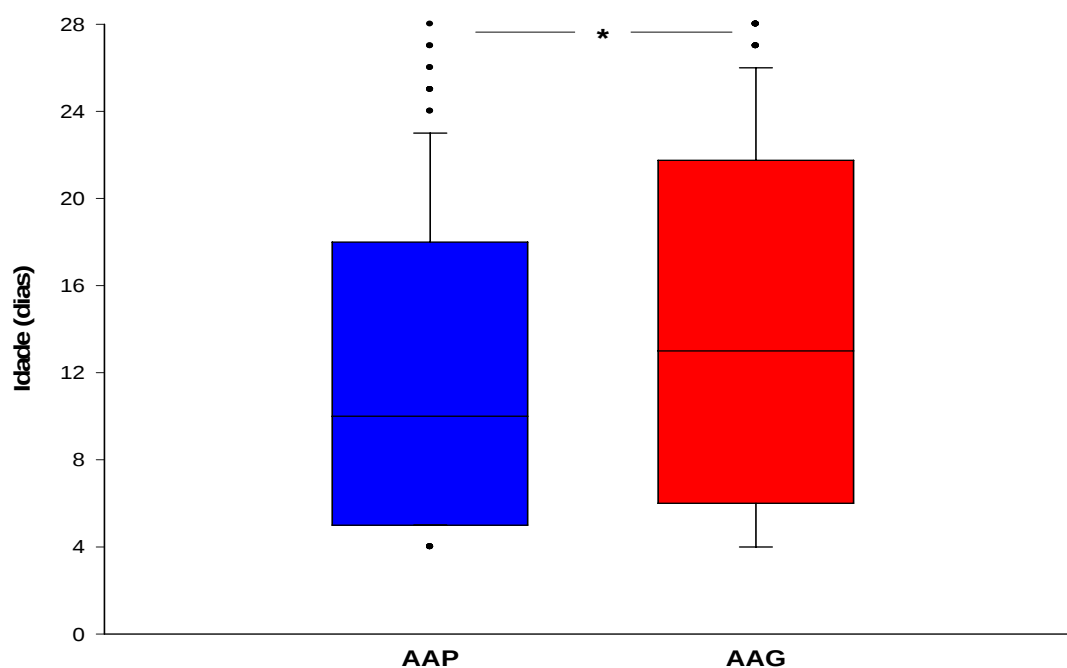


Figura 16: Experimento 1 - Longevidade média. Comparação da longevidade média das operárias dos grupos AAP e AAG. * Indica diferença estatística entre os grupos (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.044$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

INÍCIO DA ATIVIDADE FORRAGEIRA

As operárias AAP e AAG, introduzidas na mesma colméia de observação (*Apis mellifera* africanizada), foram monitoradas durante 29 dias, entre 7:00 e 18:00h. Durante esse período registramos a atividade de coleta de pólen dos grupos. Durante a realização deste experimento observamos uma intensa atividade de coleta de pólen na colméia. Ocorreu um pico de atividade entre 11:00 e 14:00h, após esse período houve uma diminuição gradativa na entrada de pólen até 18:00h. Registramos a idade que cada operária iniciou a atividade de forrageamento (AAP: n = 56 e AAG: n = 127). A faixa etária do início do forrageamento variou entre 5 – 24 dias de idade no grupo das AAP e entre 6 – 25 dias de idade no grupo das AAG (Figura 17).

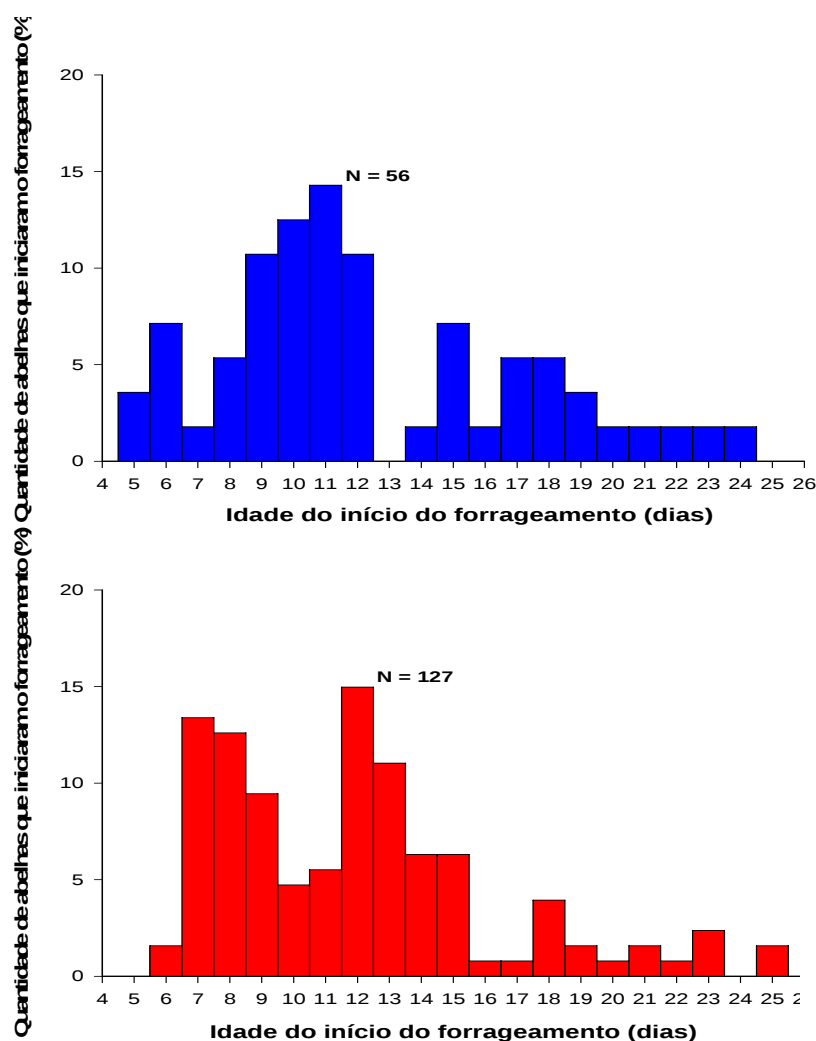


Figura 17: Experimento 1 - Início do forrageamento. Comparação da faixa etária das operárias que coletaram pólen pela primeira vez. Operárias AAP (azul) e AAG (vermelho). O gráfico mostra a quantidade de operárias que iniciaram a atividade forrageira a cada dia do experimento.

Porém a idade média do início do forrageamento foi 12 dias para as operárias AAP e 11 dias para operárias AAG. Embora, as operárias AAG iniciaram a atividade de forrageamento mais cedo do que as operárias AAP, estes resultados não apresentaram diferença estatística (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.659$) (Tabela 4 e Figura 18).

Tabela 4: Experimento 1 - Início do forrageamento. Comparação da idade média do início do forrageamento das operárias AAP e AAG (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.659$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

	AAP	AAG
Média (dias) $\pm$ d.p.	12 $\pm$ 4	11 $\pm$ 4
Mediana (1ºquartil/3ºquartil) (dias)	11 (9/16)	12 (8/14)
Número de abelhas (n)	56	127

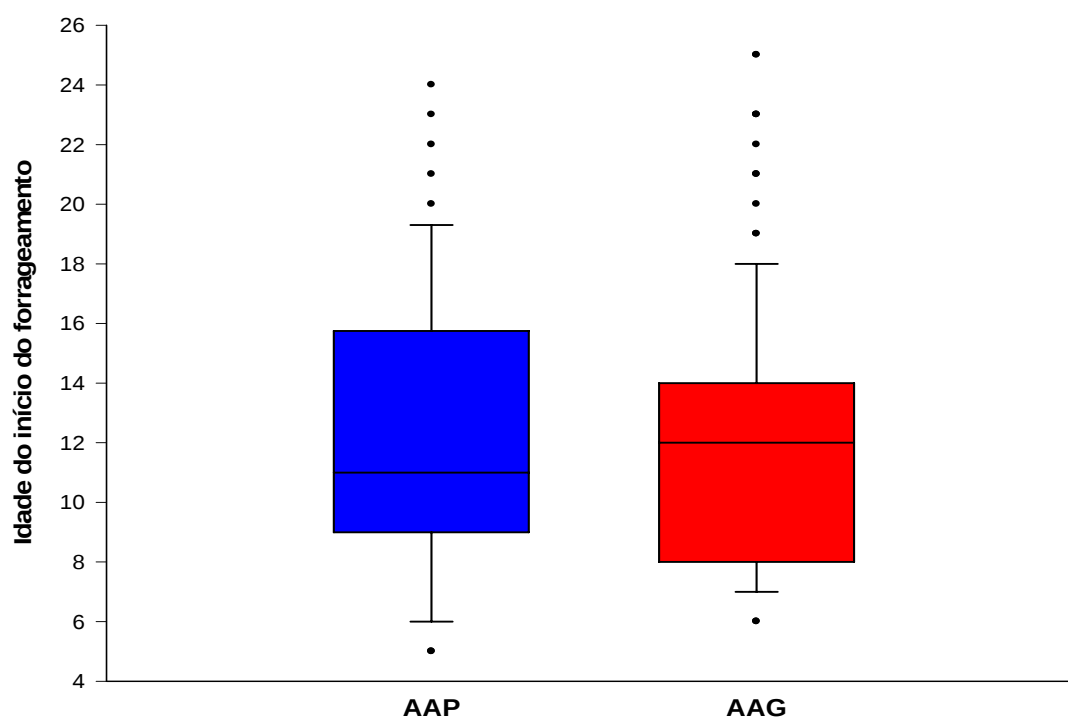


Figura 18: Experimento 1 - Início do forrageamento. Comparação da idade média do início do forrageamento das operárias AAP e AAG. (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.659$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

PORCENTAGEM DE ABELHAS FORRAGEIRAS

Calculamos a porcentagem (total de abelhas forrageiras*100/total de abelhas vivas) de abelhas forrageiras de cada grupo (AAP e AAG) e comparamos a atividade forrageira dos grupos. Em geral, a porcentagem de abelhas forrageiras AAG foi maior do que a porcentagem de abelhas forrageiras AAP (Paired t-test: $p < 0.001$) (Figura 19). A comparação da porcentagem de abelhas forrageiras AAP e AAG em cada idade apresentou diferença estatística em alguns dias observados (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$) (Figura 19 e Tabela 5). Como podemos observar, na tabela e na figura, durante todo o período de observação, a atividade forrageira foi maior no grupo das operárias AAG quando comparada ao grupo das operárias AAP.

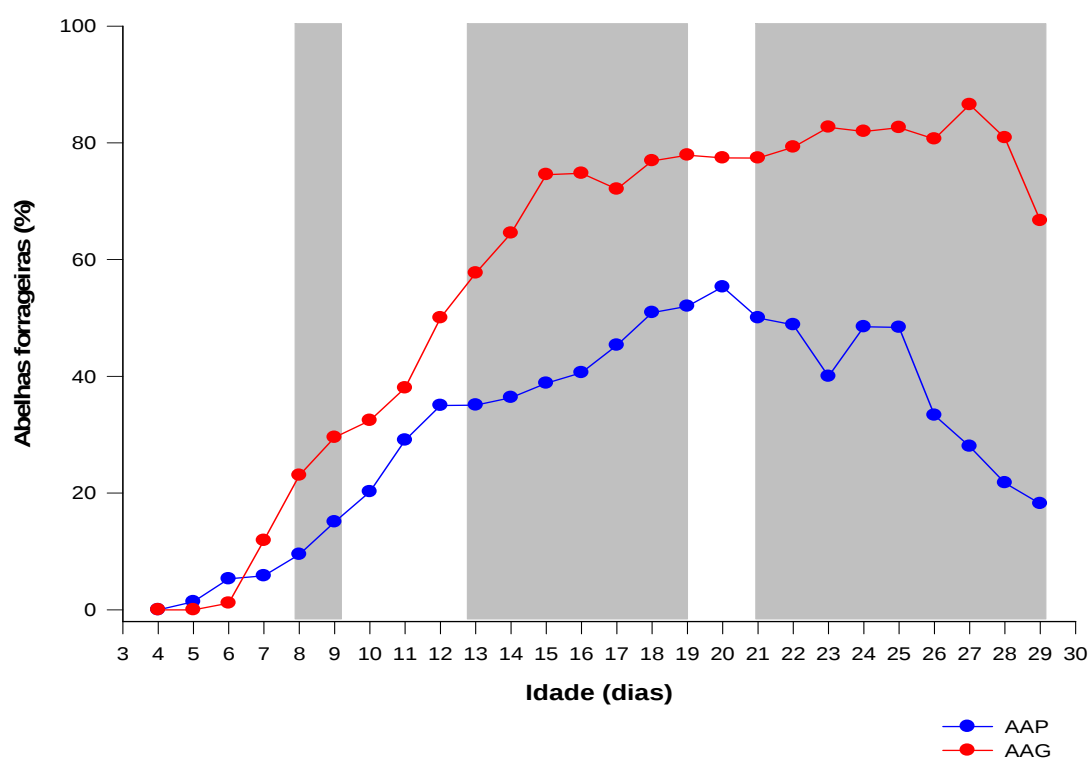


Figura 19: Experimento 1 - Atividade forrageira. Comparação da porcentagem de operárias AAP e AAG que realizaram o comportamento de forrageamento (pólen). A análise de variância indicou diferença estatística entre os grupos (Paired t-test: $p < 0.001$). A área cinza indica diferença estatística entre as idades (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

Tabela 5: Experimento 1. Atividade forrageira. Comparação da porcentagem de abelhas forrageiras AAP e AAG em cada idade. A área cinza e o valor da probabilidade (p) em negrito indicam diferença estatística entre os grupos em determinadas idades (Teste do qui-quadrado- X^2). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

Idades	AAP (%)	AAG (%)	Valor P
5 dias	1.38	0	P = 0.239
6 dias	5.30	1.14	P = 0.102
7 dias	5.82	11.87	P = 0.150
8 dias	9.47	23.02	P = 0.017
9 dias	15.05	29.53	P = 0.026
10 dias	20.22	32.43	P = 0.093
11 dias	29.06	38.02	P = 0.274
12 dias	35	50	P = 0.104
13 dias	35.06	57.69	P = 0.019
14 dias	36.36	64.51	P = 0.004
15 dias	38.80	74.56	P = 0.001
16 dias	40.62	74.77	P = 0.001
17 dias	45.31	72.07	P = 0.014
18 dias	50.90	76.92	P = 0.021
19 dias	52	77.89	P = 0.023
20 dias	55.31	77.41	P = 0.055
21 dias	50	77.38	P = 0.015
22 dias	48.83	79.26	P = 0.004
23 dias	40	82.66	P < 0.001
24 dias	48.48	81.94	P = 0.001
25 dias	48.38	82.60	P = 0.001
26 dias	33.33	80.64	P < 0.001
27 dias	28	86.53	P < 0.001
28 dias	21.73	80.85	P < 0.001
29 dias	18.18	66.66	P < 0.001

4.3.2. EXPERIMENTO 2. COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO DAS OPERÁRIAS AFRICANIZADAS E CARNICAS (AAP, AAG, ACP, ACG)

LONGEVIDADE MÉDIA DAS ABELHAS

Foram introduzidas na mesma colméia de observação (*Apis mellifera* africanizada) 785 operárias, sendo 296 do grupo das AAP; 114 do grupo das AAG; 178 do grupo das ACP e 197 do grupo das ACG. Assim como no *experimento 1*, para calcular a porcentagem de abelhas forrageiras de cada grupo, após o início da atividade forrageira, diariamente registramos o número de abelhas vivas dentro da colméia.

Durante o período de observação no 18º dia, ocorreu morte das abelhas da colméia por envenenamento, entre estas algumas abelhas marcadas. Aparentemente este envenenamento foi provocado devido à coleta de recursos (talvez pólen) contaminado. Porém, as causas deste envenenamento não foram confirmadas. Este fato alterou o comportamento de forrageamento da colméia, portanto no 18º dia não registramos observações. Registramos a quantidade de abelhas mortas após o envenenamento, no grupo das operárias AAP morreram 20.4%, no grupo das operárias AAG morreram 22.2%, no grupo das operárias ACP morreram 42.5% e no grupo das operárias ACG morreram 18.4% das abelhas (Figura 20).

Nas figuras a seguir, o 19º, o 20º e o 21º dia aparecem em destaque (área hachurada), pois durante esses dias observamos uma grande redução da atividade forrageira devido ao envenenamento. Após este período as abelhas forrageiras voltaram a coletar pólen normalmente (Figura 20).

Para calcular o índice de mortalidade (quantidade de abelhas mortas a cada idade) e a longevidade média das operárias observadas durante o experimento, registramos a idade na qual cada operária marcada morreu. Nos grupos (AAP, AAG e ACP) ocorreu maior índice de mortalidade no período que corresponde a faixa etária entre 12 e 20 dias. Entretanto, no grupo das ACG verificamos maior índice de mortalidade entre 16 e 24 dias (Figura 21). Estes períodos correspondem aos primeiros vôos de orientação e ao início da atividade forrageira dos grupos.

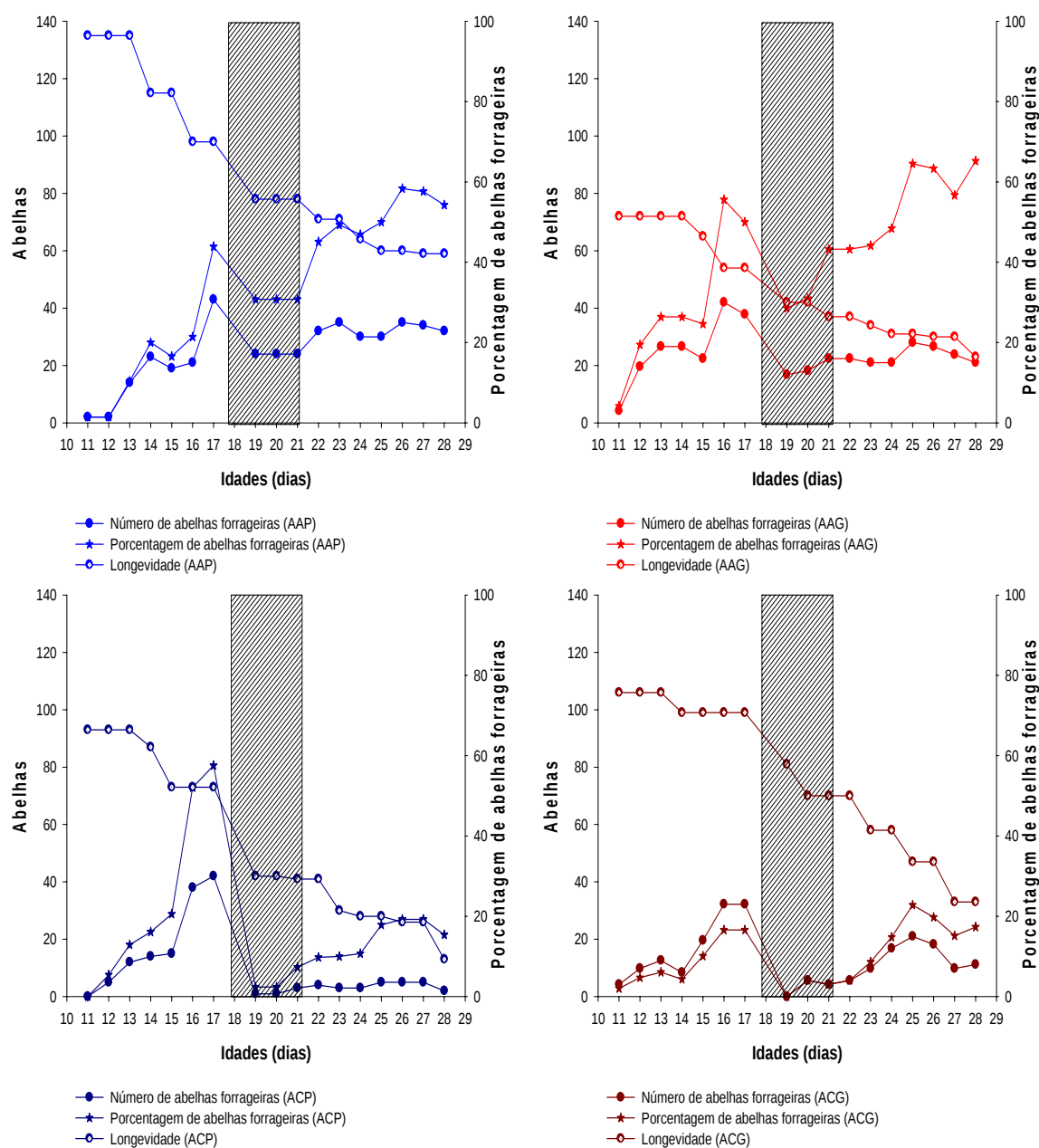


Figura 20: Experimento 2 - Longevidade e Forrageamento. Os gráficos mostram o número total de abelhas forrageiras por idade, a longevidade dos grupos e a porcentagem de abelhas forrageiras a cada idade (total de abelhas forrageiras*100/total de abelhas vivas). A área hachurada indica período em que ocorreu o envenenamento das abelhas (18^o ao 21^o dia). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos, AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes, ACP - abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos grandes.

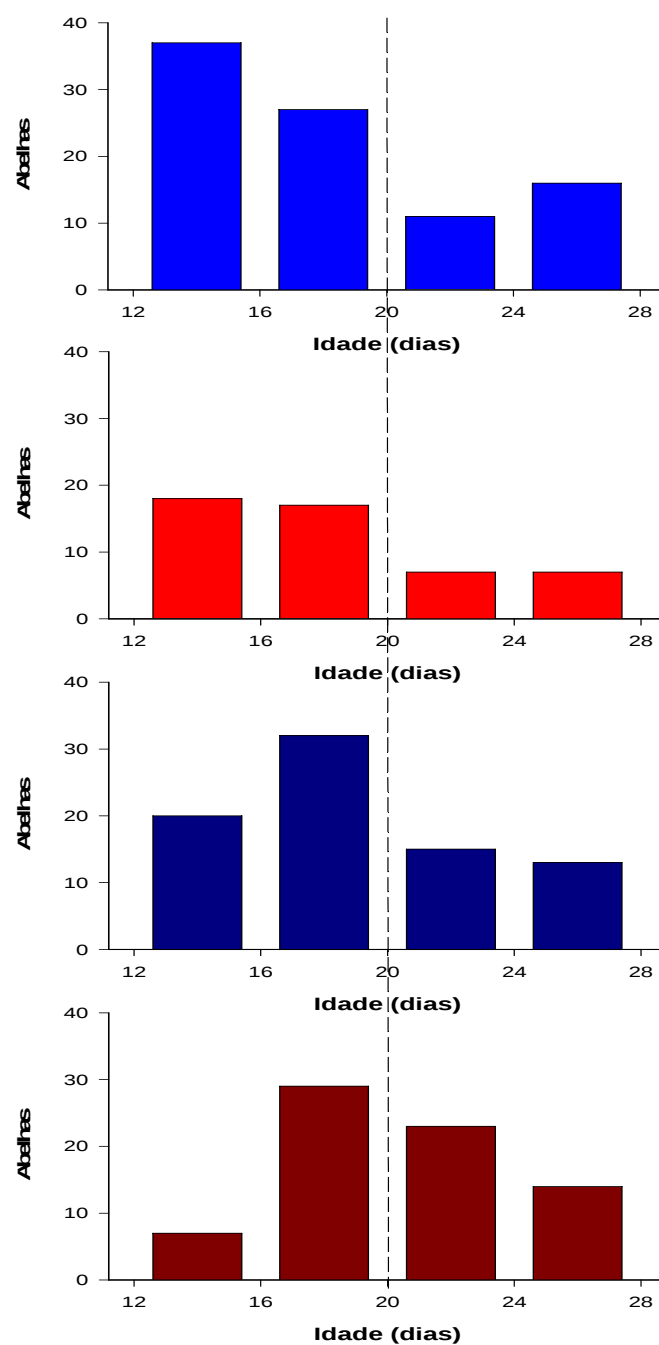


Figura 21: Experimento 2 - Índice de mortalidade. Comparação da quantidade de abelhas mortas em intervalos de quatro dias dos grupos: AAP (azul claro), AAG (vermelho claro), ACP (azul escuro), ACG (vermelho escuro). Linha tracejada indica idade média do início do forrageamento (veja Figura 24) AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos, AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes, ACP - abelhas carnícas desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnícas desenvolvidas nos alvéolos grandes.

As operárias AAP tiveram longevidade média de 19 dias e as operárias AAG de 18 dias. Porém estes resultados não apresentaram diferença estatística (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.843$). No entanto, as operárias ACP tiveram longevidade média de 19 dias e as operárias ACG de 20 dias. A comparação da longevidade média das ACP e ACG demonstrou que ocorre diferença estatística significativa entre esses grupos (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.016$) (Tabela 6 e Figura 22). Portanto, as operárias ACG tiveram maior longevidade quando comparadas as operárias ACP.

Tabela 6: Experimento 2 - Longevidade média. Comparação da longevidade média das operárias dos grupos AAP, AAG, ACP e ACG. * Indica diferença estatística (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.016$).

	AAP	AAG	ACP	ACG
Média (dias) $\pm$ d.p.	19 $\pm$ 5	18 $\pm$ 4	19 $\pm$ 4	20 $\pm$ 4
Mediana(1ºquartil/3ºquartil)(dias)	18 (15/22)	17 (15/21)	17 (16/21)	21 (17/23) *
Número de abelhas mortas (n)	91	49	80	73

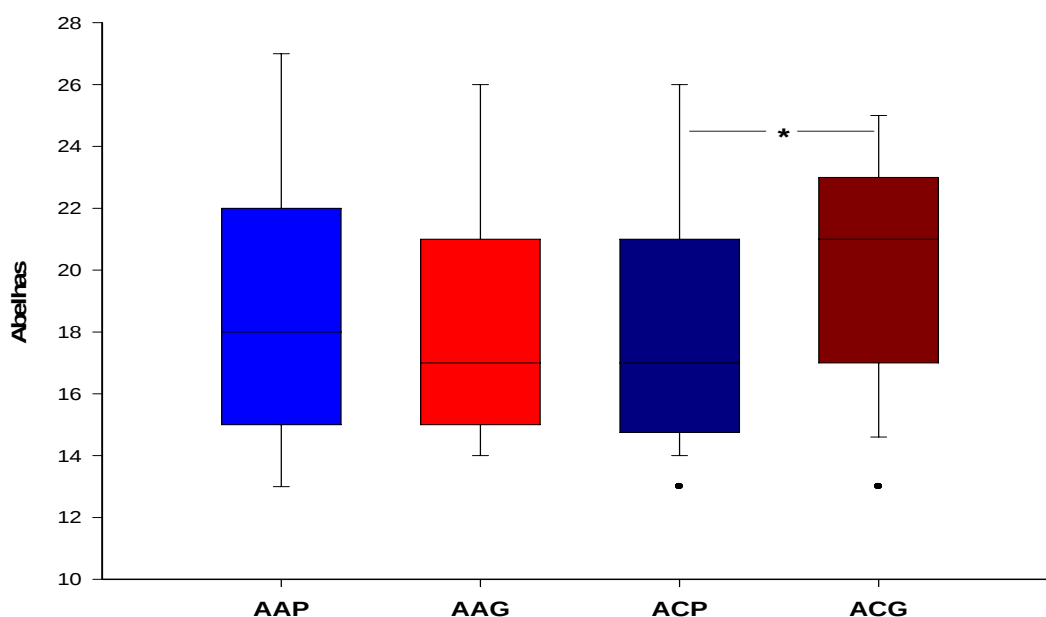


Figura 22: Experimento 2 - Longevidade média. Comparação da longevidade média das operárias dos grupos AAP, AAG, ACP e ACG. * indica diferença estatística entre os grupos (Mann-Whitney Rank Sum Test: $p = 0.016$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos, AAG - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes, ACP - abelhas carnícas desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnícas desenvolvidas nos alvéolos grandes.

INÍCIO DA ATIVIDADE FORRAGEIRA

As operárias AAP, AAG, ACP e ACG introduzidas em colônia de abelhas *Apis mellifera* africanizada, foram monitoradas durante 28 dias, entre 7:00 e 18:00h. Durante esse período registramos a atividade de coleta de pólen dos grupos. Em geral, ocorreu um pico de atividade entre 07:00 e 10:00h, após esse período houve uma diminuição gradativa na entrada de pólen até 18:00h. No entanto, foi comum a ocorrência de chuva e durante tais períodos observamos redução da atividade de coleta de pólen.

Registramos a idade que cada operária iniciou a atividade de forrageamento (AAP: n = 77, AAG: n = 56, ACP: n = 67 e ACG: n = 54) (Figura 23). As primeiras abelhas forrageiras do grupo das AAP, AAG, e ACG tinham 11 dias de idade e as abelhas forrageiras do grupo das ACP tinham 12 dias. A faixa etária do início do forrageamento variou entre 11 – 28 dias de idade no grupo das AAP; entre 11 – 26 dias de idade no grupo das AAG; entre 12 – 27 no grupo das ACP e entre 11 – 28 no grupo das ACG (Figura 23). Porém, a idade média do início do forrageamento dos grupos foi: AAP = 18 dias, AAG = 17 dias, ACP = 17 dias e ACG = 18 dias (Figura 24).

Portanto, assim como no *experimento 1*, as operárias AAG iniciaram a atividade forrageira (17 dias) mais cedo do que as operárias AAP (18 dias). A comparação da idade média do início do forrageamento das AAP e AAG demonstrou que ocorre diferença estatística significativa entre esses grupos (Kruskal-Wallis One Way Analysis of Variance on Ranks, Dunn's Method: $p < 0.05$) (Tabela 7 e Figura 24). No entanto, não houve diferença estatística entre os outros grupos.

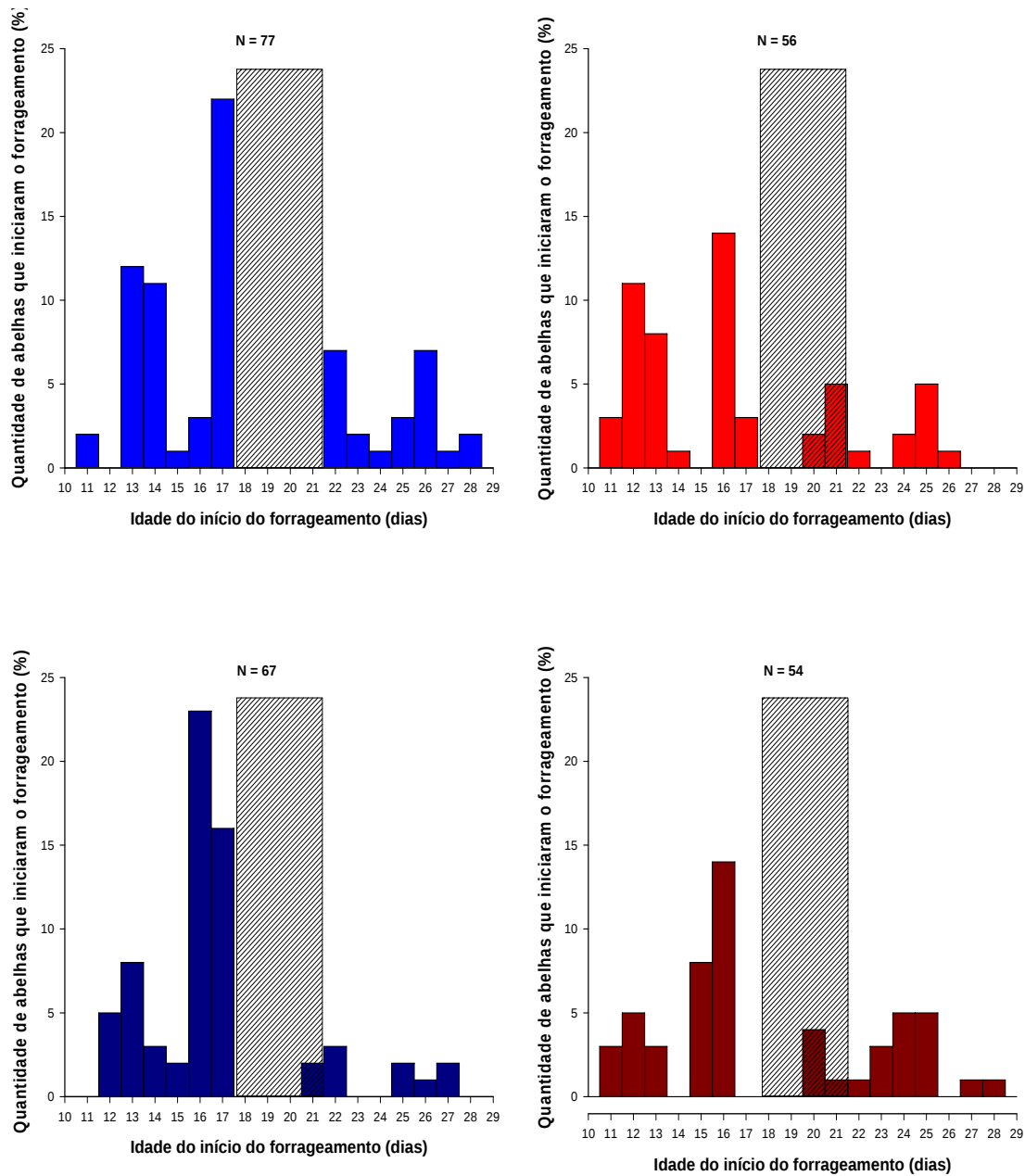


Figura 23: Experimento 2 - Início do forrageamento. Comparação da faixa etária das abelhas que coletaram pólen pela primeira vez, AAP (azul claro), AAG (vermelho claro), ACP (azul escuro) e ACG (vermelho escuro). O gráfico mostra a quantidade de operárias que iniciaram a atividade forrageira a cada dia do experimento. A área hachurada indica período em que ocorreu o envenenamento das abelhas (18º ao 21º dia). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos, AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes, ACP - abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos grandes.

Tabela 7: Experimento 2 - Início do forrageamento. Comparação da idade média do início do forrageamento das operárias AAP, AAG, ACP e ACG. Valores seguidos por letras diferentes (a, b, c, d) diferem estatisticamente entre si (Kruskal-Wallis One Way Analysis of Variance on Ranks, Dunn's Method: $p < 0.05$)

	AAP	AAG	ACP	ACG
Média (dias) $\pm$ d.p.	18 $\pm$ 5	17 $\pm$ 5	17 $\pm$ 4	18 $\pm$ 5
Mediana (1ºquartil/3ºquartil)(dias)	17 (14/22) ^a	16 (13/21) ^b	16 (15/17) ^{a, b}	16 (15/23) ^{a, b}
Número de abelhas (n)	77	56	67	54

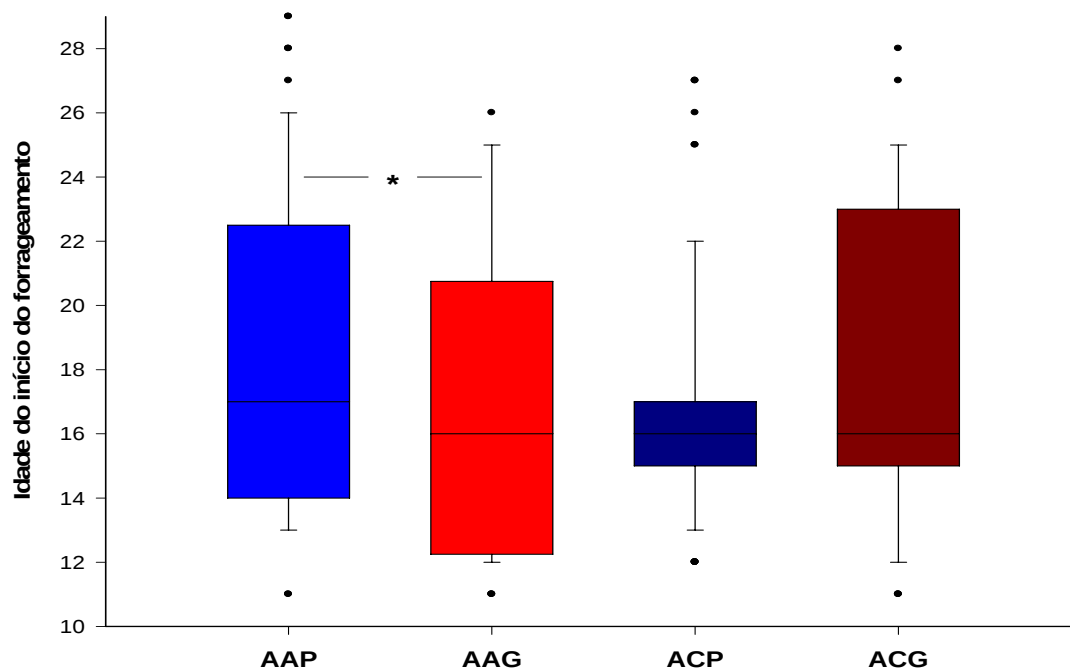


Figura 24: Experimento 2 - Início do forrageamento. Comparação da idade média do início do forrageamento das operárias dos grupos AAP, AAG, ACP e ACG. * indica diferença estatística entre os grupos (Kruskal-Wallis One Way Analysis of Variance on Ranks, Dunn's Method: $p < 0.05$). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos, AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes, ACP - abelhas carnica desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnica desenvolvidas nos alvéolos grandes.

PORCENTAGEM DE ABELHAS FORRAGEIRAS (AAP e AAG)

Assim como no *experimento 1*, a atividade forrageira foi maior no grupo das operárias AAG. Calculamos a porcentagem de abelhas forrageiras de cada grupo (AAP e AAG) e comparamos a atividade forrageira dos grupos. Em geral, a porcentagem de abelhas forrageiras do grupo das AAG foi maior do que a porcentagem de abelhas forrageiras do grupo das AAP (Paired t-test: $p = 0.002$) (Figura 25). A comparação da porcentagem de abelhas forrageiras AAP e AAG em cada idade também apresentou diferença estatística em alguns dias (12, 13 e 16 dias de idade) (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$) (Figura 25 e Tabela 8).

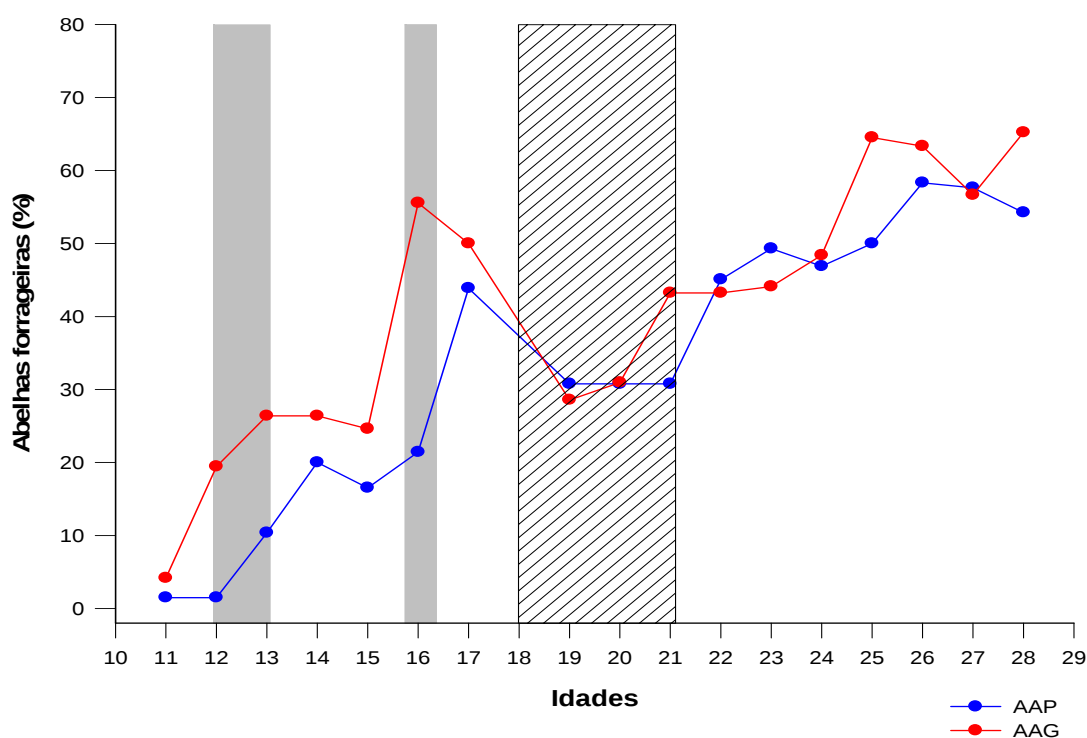


Figura 25: Experimento 2 - Atividade forrageira. Comparação da porcentagem de operárias AAP e AAG que realizaram o comportamento de forrageamento (pólen). A análise indicou diferença estatística entre os grupos (Paired t-test: $p = 0.002$). A área cinza indica diferença estatística entre as idades (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$). A área hachurada indica período em que ocorreu o envenenamento das abelhas (18º ao 21º dia). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

Tabela 8: Experimento 2 - Atividade forrageira. Comparação da porcentagem de abelhas forrageiras AAP e AAG em cada idade. A área cinza e o valor da probabilidade (p) em negrito indicam diferença estatística entre os grupos em determinadas idades (Teste do qui-quadrado- X^2). AAP - abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos e AAG abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes.

Idades	AAP (%)	AAG (%)	Valor P
11	1.48	4.16	P = 0.259
12	1.48	19.44	P < 0.001
13	10.37	26.38	P = 0.008
14	20	26.38	P = 0.348
15	16.52	24.61	P = 0.207
16	21.42	55.55	P < 0.001
17	43.87	50	P = 0.527
22	45.07	43.24	P = 0.846
23	49.29	44.11	P = 0.592
24	46.87	48.38	P = 0.877
25	50	64.51	P = 0.175
26	58.33	63.33	P = 0.650
27	57.62	56.66	P = 0.928
28	54.23	65.21	P = 0.315
29	47.72	65.21	P = 0.100

PORCENTAGEM DE ABELHAS FORRAGEIRAS (ACP e ACG)

Ao contrário das abelhas africanizadas não houve diferença estatística entre a porcentagem de operárias ACP e a porcentagem de operárias ACG que realizaram o comportamento de forrageamento (pólen) (Paired t-test: $p = 0.448$). Em geral, o comportamento forrageiro não difere entre esses grupos. Nota-se que apenas em algumas idades estes grupos apresentaram diferença estatística (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$) (Figura 26).

No início da atividade forrageira as operárias ACP forragearam mais do que as operárias ACG (14, 16 e 17 dia são estatisticamente diferentes) (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$). No entanto, a partir do 23º dia de idade, as operárias ACG forragearam mais do que as operárias ACP (Figura 26 e Tabela 9). Essa diferença foi estatisticamente significativa apenas no 25º dia (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p = 0.046$).

Estes resultados confirmam a diferença da longevidade média destes grupos (ACP e ACG). Visto que, as operárias ACP forragearam mais durante os primeiros dias de idade (média, 17 dias), tais abelhas ficaram mais expostas e conseqüentemente tiveram menor longevidade (média, 19 dias). Entretanto, as operárias ACG iniciaram a atividade

forrageira mais tarde, com idade média de 18 dias, e conseqüentemente tiveram maior longevidade média, de 20 dias (veja Figuras 22 e 24).

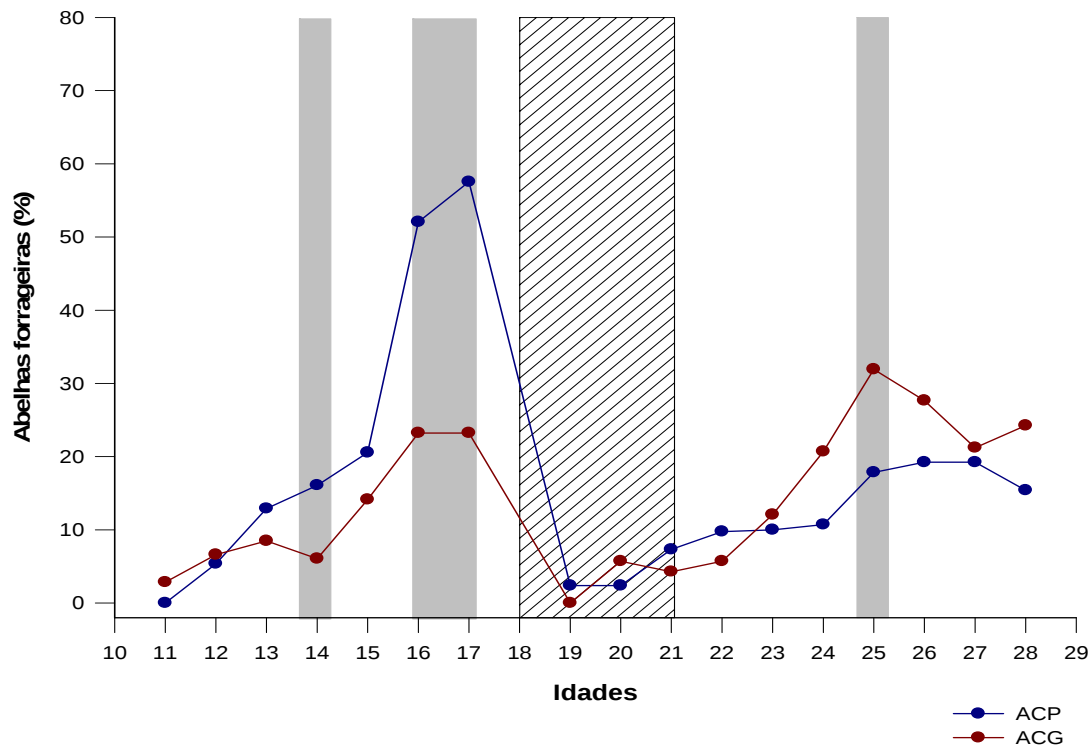


Figura 26: Experimento 2 - Atividade forrageira. Comparação da porcentagem de operárias ACP e operárias ACG que realizaram o comportamento de forrageamento (pólen). Em geral, não existe diferença estatística entre os grupos (Paired t-test: $p = 0.448$). A área cinza indica diferença estatística entre as idades (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$). A área hachurada indica período em que ocorreu o envenenamento das abelhas (18º ao 21º dia). ACP - abelhas carnícas desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnícas desenvolvidas nos alvéolos grandes.

Tabela 9: Experimento 2 - Atividade forrageira. Comparação da porcentagem de abelhas forrageiras ACP e ACG em cada idade. A área cinza e o valor da probabilidade (p) em negrito indicam diferença estatística entre os grupos em determinadas idades (Teste do qui-quadrado- X^2). ACP - abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos pequenos e ACG - abelhas carnicas desenvolvidas nos alvéolos grandes.

Idades	ACP (%)	ACG (%)	Valor P
11	0	2.83	P = 0.093
12	5.37	6.60	P = 0.723
13	12.90	8.49	P = 0.340
14	16.09	6.06	P = 0.033
15	20.54	14.14	P = 0.277
16	52.05	23.23	P = 0.001
17	57.53	23.23	P < 0.001
22	9.75	5.71	P = 0.304
23	10	12.06	P = 0.660
24	10.71	20.68	P = 0.075
25	17.85	31.91	P = 0.046
26	19.23	27.65	P = 0.218
27	19.23	21.21	P = 0.755
28	15.38	24.24	P = 0.159

COMPARAÇÃO DA ATIVIDADE FORRAGEIRA DAS ABELHAS AFRICANIZADAS E CARNICAS

Como descrito anteriormente, as abelhas africanizadas naturalmente constroem alvéolos do favo com diâmetro médio entre 4.6 – 4.8 mm de largura, enquanto as abelhas européias constroem alvéolos do favo com diâmetro médio entre 5.2 - 5.4 mm de largura.

Desta maneira, comparamos a porcentagem de abelhas forrageiras africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (tamanho natural dos alvéolos - AAP) com a porcentagem de abelhas forrageiras carnicas desenvolvidas em alvéolos grandes (tamanho natural dos alvéolos - ACG).

A atividade forrageira foi maior no grupo das abelhas africanizadas. Pois, a comparação da porcentagem de abelhas forrageiras africanizadas e carnicas indicou diferença estatística entre os grupos (Paired t-test: $p = 0.001$). A comparação da porcentagem de abelhas forrageiras africanizadas e carnicas em algumas idade também apresentou diferença estatística (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$) (Tabela 10 e Figura 27).

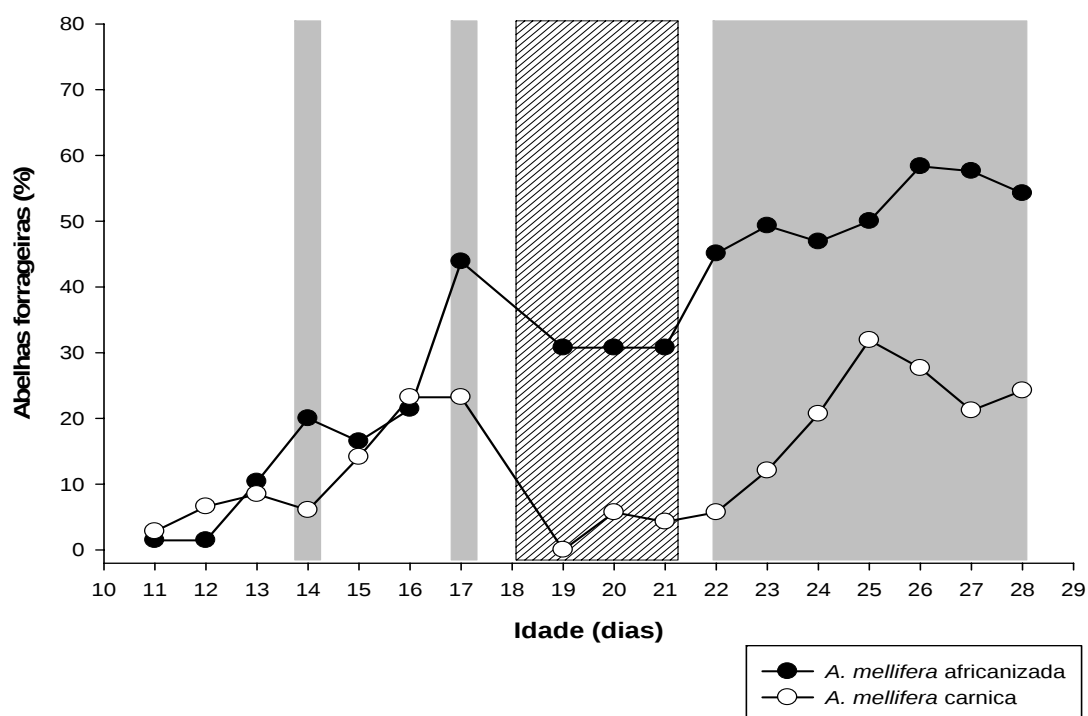


Figura 27: Experimento 2 - Atividade forrageira. Comparação da porcentagem de operárias africanizadas e de operárias carnicas que realizaram o comportamento de forrageamento (pólen). A análise indicou diferença estatística entre os grupos (Paired t-test: $p = 0.001$). A área cinza indica diferença estatística entre as idades (Teste do qui-quadrado- X^2 : $p < 0.05$). A área hachurada indica período em que ocorreu o envenenamento das abelhas (18º ao 21º dia).

Tabela 10: Experimento 2. Comparação da porcentagem de abelhas forrageiras africanizadas e carnicas em cada idade. A área cinza e o valor da probabilidade (p) em negrito indicam diferença estatística entre os grupos em determinadas idades (Teste do qui-quadrado- X^2)

Idades	Africanizadas (%)	Carnicas(%)	Valor P
11	1.48	2.83	P = 0.516
12	1.48	6.60	P = 0.072
13	10.37	8.49	P = 0.665
14	20	6.06	P = 0.006
15	16.52	14.14	P = 0.667
16	21.42	23.23	P = 0.787
17	43.87	23.23	P = 0.012
22	45.07	5.71	P < 0.001
23	49.29	12.06	P < 0.001
24	46.87	20.68	P = 0.001
25	50	31.91	P = 0.046
26	58.33	27.65	P = 0.001
27	57.62	21.21	P < 0.001
28	54.23	24.24	P = 0.001



DISCUSSÃO

5. DISCUSSÃO

5.1. O EFEITO DO TAMANHO DO ALVÉOLO DO FAVO SOBRE O TAMANHO DO CORPO (PESO) DAS OPERÁRIAS.

O tamanho corporal, indicado pelo peso das operárias, é controlado geneticamente e pode variar de acordo com a raça das abelhas *Apis mellifera* (Milne & Friars, 1984; Winston, 1987). Porém, vários fatores podem afetar o peso das operárias recém-nascidas, entre eles um fator importante é que as abelhas do gênero *Apis* são suscetíveis a doenças e pragas apícolas que afetam a saúde da colônia. O ácaro parasita *Varroa destructor*, por exemplo, reduz o peso das operárias recém-nascidas, reduz a longevidade das operárias e, conseqüentemente, provoca danos à colméia (De Jong & De Jong, 1983).

Além disso, o tamanho corporal das operárias está profundamente relacionado com a quantidade e com a qualidade de alimento consumido durante a fase larval. Desta maneira, os recursos disponíveis afetam a fisiologia das abelhas e inclusive o seu tamanho (Cremonez et al., 1998; Francoy, 2007). O tamanho dos alvéolos do favo, nos quais as operárias se desenvolvem também, determina o peso das operárias recém-nascidas (Winston, 1987).

Em uma colméia de abelhas *Apis mellifera* há dois tipos de alvéolos hexagonais que compõe o favo: os alvéolos menores, usados para a cria de operária, e os maiores, usados para desenvolver a cria de zangão. Ambos podem ser usados também, para armazenar mel e pólen. Porém, o tamanho de ambos os alvéolos pode variar com a raça da abelha (Winston, 1987). Abelhas africanizadas constroem favos com alvéolos menores, enquanto que as abelhas das subespécies européias constroem favos com alvéolos maiores. De acordo com resultados encontrados por Piccirillo & De Jong (2003), as abelhas africanizadas constroem alvéolos de operária com diâmetro em média de 4.8 mm de largura, enquanto que as abelhas de subespécies européias, *Apis mellifera carnica* e *Apis mellifera ligustica*, constroem alvéolos de operária com 5.3 e 5.1 mm de largura, respectivamente.

Quezada-Euan & Paxton (1999), também avaliando diâmetro dos alvéolos, verificaram que em colméias de abelhas africanizadas, a medida de 10 alvéolos contínuos

foi em média 48.6 mm ou 4.86 diâmetro/alvéolo e, em colméias de abelhas européias foi em média 51.9 mm ou 5.19 mm diâmetro/alvéolo.

No entanto, o tamanho do alvéolo também pode variar com a idade da colônia. Depois de construído, o favo é parte permanente do ninho, pois as abelhas *Apis* não destroem os alvéolos para reutilizar a cera, como fazem outras abelhas (Michener, 1974). Nos favos velhos, utilizados muitas vezes para o desenvolvimento das crias, ocorre uma redução no diâmetro dos alvéolos devido ao acúmulo de restos de casulos, material fecal das larvas e também restos de pólen. Estudos demonstraram que abelhas desenvolvidas em alvéolos de favos velhos têm o tamanho do corpo reduzido. (Berry & Delaplane, 2001; Piccirillo, 2001). Berry & Delaplane (2001) encontraram que abelhas africanizadas recém-nascidas e desenvolvidas em favos novos apresentaram peso médio de 106.3 mg enquanto as abelhas desenvolvidas em favos velhos apresentaram peso médio de 98.2 mg. Desta maneira, abelhas desenvolvidas em favos novos pesaram cerca de 8.3% a mais que as abelhas desenvolvidas em favos velhos. Além disso, esses autores verificaram que em favos novos houve uma maior área total de cria.

Piccirillo (2001) também verificou uma redução no peso, das operárias africanizadas recém-nascidas, desenvolvidas em favos velhos. As operárias desenvolvidas em favos velhos (diâmetro 4.56 mm) pesaram em média 88.1 mg enquanto que as operárias desenvolvidas em favos novos (diâmetro 4.84 mm) pesaram 92.7 mg (aumento médio de 5.2%).

Além disso, os favos velhos se tornam escurecidos, quase pretos, e mais frágeis com o passar do tempo. Pois, podem acumular diversos contaminantes, como fungos e bactérias, que são facilmente depositados na cera do favo. Segundo Berry & Delaplane (2001), o uso de favos novos otimiza, de maneira geral, a saúde e a reprodução da colônia. Desta forma, estes autores sugerem que os apicultores deveriam eliminar, das colméias, os favos de cria velhos.

Porém, uma prática muito comum entre os apicultores profissionais do Brasil é o uso de cera alveolada na fundação de novos favos. Por muito tempo foi e ainda é muito usada em várias localidades do país a cera estampada com padrões europeus, devido principalmente ao fato de diversos estampadores de cera terem sido importados da Europa (Francoy, 2007). No entanto, segundo McMullan & Brown (2006) abelhas

desenvolvidas em alvéolos de cria maiores e menores, que o padrão natural da subespécie, tendem a seguir os padrões dos alvéolos, ou seja, abelhas desenvolvidas em alvéolos maiores tendem a ser maiores e abelhas desenvolvidas em alvéolos menores tendem a ser menores.

Neste estudo, em ambos os experimentos, foi possível confirmar que o aumento no diâmetro do alvéolo provocou um aumento no peso de operárias africanizadas recém-emergidas. No *experimento 1*, o peso médio das abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) foi 89.9 ± 5.32 mg e o peso médio das abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG) foi 101.8 ± 7.65 mg (aumento médio de 13.2%) (Figura 8). No *experimento 2*, o peso médio das abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP) foi 91.3 ± 6.22 mg e o peso médio das abelhas africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG) foi 99.6 ± 7.10 mg (aumento médio de 9.1%) (Figura 10).

Nossos resultados são semelhantes aos encontrados por Message & Gonçalves (1995), estes autores verificaram que pupas de operárias africanizadas desenvolvidas em favos tipo africanizado, com diâmetro entre 4.5 e 4.6 mm, pesaram em média 99.2 mg enquanto que, as pupas de operárias africanizadas desenvolvidas em favos tipo italiano, com diâmetro entre 4.9 e 5.1 mm, pesaram em média 108.2 mg (aumento médio de 9.1%).

Piccirillo (2001) comparou o peso de operárias africanizadas desenvolvidas em diferentes tipos de favos novos e, verificou que quanto maior o diâmetro do alvéolo maior o peso das operárias. As operárias desenvolvidas em favo de abelhas italianas (diâmetro 5.1 mm) pesaram 95.8 mg e as operárias desenvolvidas em favo de abelhas carnicas (diâmetro 5.3 mm) pesaram 96.9 mg enquanto, que as operárias desenvolvidas em favo de abelhas africanizadas (diâmetro 4.8 mm) pesaram 92.7 mg. Segundo este autor, as operárias africanizadas desenvolvidas em alvéolos maiores além de apresentarem aumento no tamanho do corpo apresentaram maior valor de comprimento da asa anterior.

Visto que, os alvéolos de zangão são maiores que os alvéolos de operária, Nogueira & Gonçalves (1982) avaliaram o efeito dos alvéolos de zangão no peso das operárias recém-nascidas. Estes autores verificaram que as operárias de abelhas

africanizadas desenvolvidas em alvéolos de zangões são mais pesadas do que as operárias desenvolvidas em alvéolos de operárias.

Como descrito anteriormente, em abelhas do gênero *Apis*, estudos demonstraram que existe um componente genético no peso da operária (Winston, 1987), e que populações de regiões mais frias tendem a ter um maior tamanho corporal (Ruttner, 1988). Dentre as subespécies introduzidas no Brasil, a que apresenta maior valor de comprimento de asa anterior é de *A. m. carnica*, seguida por *A. m. mellifera*, *A. m. ligustica* e *A. m. scutellata*, sendo que os valores de comprimento da asa anterior é um dos caracteres morfológicos mais utilizados nas análises morfométricas clássicas para identificação das subespécies (Francoy, 2007).

De acordo com alguns estudos, as abelhas européias são maiores do que as africanizadas. Gonçalves (1970 in Francoy, 2007) comparou diversas medidas da cabeça e tórax de operárias e zangões de abelhas italianas (*A. m. ligustica*) e de abelhas africanizadas e verificou que das 63 medidas extraídas, 58 eram maiores nas abelhas européias, este fato, demonstrou que as abelhas européias são maiores que as africanizadas. Pignata et al. (1998) avaliaram os comprimentos das peças que constituem o aparelho bucal de abelhas caucasianas (*A. m. caucasica*) e africanizadas e demonstraram, que de 10 medidas do aparelho bucal avaliadas, 6 foram maiores nas abelhas caucasianas. Segundo estes autores, as abelhas com glossa mais longas coletaram mais xarope e voaram mais lentamente para a fonte de alimento.

Em nosso experimento, confirmamos que as operárias *A. m. carnica* são mais pesadas do que as operárias de abelhas africanizadas. Visto que, as abelhas africanizadas naturalmente constroem alvéolos do favo com diâmetro médio entre 4.6 – 4.8 mm de largura, as abelhas desenvolvidas neste tipo de alvéolo AAP, tiveram peso médio de 91.3 ± 6.22 mg. No entanto, as abelhas européias constroem alvéolos do favo com diâmetro médio entre 5.2 - 5.4 mm de largura e, as operárias carnicas desenvolvidas neste tipo de alvéolo ACG, tiveram peso médio de 115.3 ± 9.25 . Entre esses grupos houve uma diferença de 24 mg. Comparando o peso médio das operárias africanizadas e carnicas, nota-se que entre as AAP e as ACP houve diferença de 16.7 mg; entre as AAG e as ACG houve diferença de 15.7 mg e entre as AAG e as ACP houve diferença de 8.9 mg. Estes resultados confirmam que o peso das operárias é controlado geneticamente. Nota - se

que, mesmo as operárias africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG) foram mais leves, 99.6 ± 7.10 mg, do que as operárias carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos (ACP), 108.5 ± 4.75 mg (Figura 10).

Nossos resultados são semelhantes aos encontrados por Otis (1982), pois este autor verificou que as operárias de abelhas africanizadas são mais leves do que as operárias de abelhas européias. O peso médio das abelhas africanizadas foi 93.1 mg enquanto que o peso médio das abelhas européias foi 129.5 mg.

Outro ponto importante observado através deste experimento foi que o tamanho do alvéolo limitou o crescimento das larvas de abelhas carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos (4.6 mm). Pois, o peso médio das operárias carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos (natural das abelhas africanizadas) foi menor do que o peso médio das operárias carnicas desenvolvidas em alvéolos grandes (natural das abelhas carnicas), 108.5 ± 4.75 mg e 115.3 ± 9.25 mg, respectivamente, ou seja, ocorreu uma redução no peso médio de 6.8 mg (redução média de 5.9%) (Figura 10).

Sabe-se que o peso das operárias está relacionado com a quantidade de alimento que a larva recebe durante o desenvolvimento. Neste estudo foi possível observar que, os alvéolos maiores permitiram o desenvolvimento de larvas maiores, portanto as larvas desenvolvidas em alvéolos grandes receberam maiores quantidades de alimento e conseqüentemente aumentou o peso das abelhas recém-nascidas.

É interessante notar que o peso das operárias desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG e ACG) variou mais do que o peso das operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP e ACP) (Figuras 9 e 11). É possível que o espaço do alvéolo limitou a variação dos pesos das operárias desenvolvidas nos alvéolos pequenos. Pois, neste tipo de alvéolo houve uma variação menor entre os pesos. Sendo que, o espaço dos alvéolos grandes permitiu maior crescimento das larvas quando comparado aos alvéolos pequenos é possível que o peso das operárias desenvolvidas nos alvéolos grandes foi determinado de acordo com a quantidade de alimento que a larva recebeu.

Em nosso estudo ficou claro que a tendência dos pesos das operárias, desenvolvidas nos alvéolos pequenos e nos alvéolos grandes é sempre a mesma, ou seja, abelhas desenvolvidas em alvéolos grandes tendem a ser maiores e abelhas desenvolvidas em alvéolos pequenos tendem a ser menores. No entanto, é importante notar que houve

diferenças no peso das operárias desenvolvidas na estação seca quando comparado ao peso das operárias desenvolvidas na estação chuvosa. Embora, os autores supracitados também verificaram diferenças no peso das operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos e grandes, tais trabalhos foram realizados em diferentes locais e em diferentes estações do ano. Desta maneira é possível que, os fatores ambientais provocaram variações no peso médio das operárias analisadas.

5.2. ANÁLISE DAS VARIÁVEIS CLIMÁTICAS (TEMPERATURA, CHUVA E UMIDADE RELATIVA DO AR) DURANTE OS EXPERIMENTOS.

Geralmente, pólen é coletado mais intensamente no início da manhã e néctar no final da manhã, podendo ocorrer um segundo pico de coleta desses recursos no final da tarde (Roubik, 1992). Conforme estudos que vêm sendo desenvolvidos no laboratório de pesquisas com abelhas (APILAB-USP) em Ribeirão Preto, em especial sobre as atividades de vôo das abelhas africanizadas, graças ao uso de registradores automáticos (apidômetros), foi constatado que os períodos de atividades de vôo das abelhas estão diretamente relacionados com o nascer e pôr do sol, e ocorre normalmente durante entre 6:00 horas da manhã e 18:00 horas nas nossas condições climáticas subtropicais e de acordo com a estação do ano (Bugalho, 2009).

Em nossos experimentos observamos este padrão de atividade de vôo, porém o pico de atividade variou de acordo com a estação do ano. O primeiro experimento foi realizado durante a estação seca do ano e, a coleta de pólen foi intensa, principalmente entre 11:00 e 14:00h. Em geral, no segundo experimento, ocorreu um pico de atividade entre 07:00 e 10:00h. Porém, observamos que durante os períodos de chuva as abelhas forrageiras reduziram a coleta de pólen, desta maneira, a precipitação influenciou os picos de atividades.

Bugalho (2009) através do monitoramento com registradores automáticos (apidômetros) observou que as abelhas realmente reduziram a saída durante chuvas fortes, porém não cessaram completamente a atividade de vôo. No entanto, esta informação trata-se de um registro de atividade de entrada e saída de abelhas da colméia, mas a atividade de coleta de recursos não foi observada. Hilário et al. (2007) também

através de um sistema automatizado, avaliaram o impacto da pluviosidade sobre a atividade de vôo de colônias de *Plebeia remota*. Estes autores verificaram, predominantemente, decréscimos na atividade externa, tanto antes como durante a precipitação. Além disso, a atividade do vôo foi bem diferente quando comparados dias com chuva e dias sem chuva.

Mudanças ambientais e ciclos diários ou sazonais influenciam as atividades internas e externas das abelhas (Hilário et al., 2000). Dentro dessas mudanças estão os recursos oferecidos por flores tropicais, que são fontes de alimento que variam em quantidade e qualidade, mesmo em um mesmo dia (Roubik, 1992). Segundo Winston (1987), na maioria das áreas da América do Sul a estação chuvosa é o período de poucas flores e, qualquer que seja a estação do ano, a existência de poucas flores provoca diferenças comportamentais na abelha.

As diferentes espécies de abelhas apresentam diferentes picos de atividades e essas diferenças podem resultar da influência de fatores ambientais (Hilário et al., 2000). Estudos relataram que as subespécies de *Apis mellifera* manifestam-se de maneira distinta em sua atividade de vôo perante a ocorrência de chuva. As abelhas *A. mellifera* africanizada continuam forrageando em chuva leve, enquanto que as abelhas européias raramente forrageiam (Roubik, 1992). No entanto, em nossos experimentos não foi possível obter tal informação.

5.3. O EFEITO DO TAMANHO DO CORPO (PESO) DAS OPERÁRIAS SOBRE O COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO.

COMPARAÇÃO DAS OPERÁRIAS DESENVOLVIDAS NOS ALVÉOLOS PEQUENOS E GRANDES.

Assim como outras abelhas sociais, as abelhas *Apis mellifera* apresentam uma divisão de trabalho dependente da idade (polietismo etário), no qual, as operárias jovens são responsáveis por tarefas intranidais, como cuidado com a cria e construção de alvéolos enquanto que o forrageamento é tarefa das operárias mais velhas da colônia (Seeley, 1982). A idade em que as operárias iniciam os vôos de forrageamento é altamente variável, no entanto alguns estudos indicam que operárias de raças européias iniciam o

forrageamento, aproximadamente, no 23º dia de vida (Winston, 1987). De acordo com Seeley (1982) em *Apis mellifera ligustica* a faixa etária que compreende o início do forrageamento é entre 10 e 27 dias de vida (idade média, 20.6 dias). Segundo Winston & Katz (1982) a probabilidade de uma operária iniciar o forrageamento aumenta com a idade.

Segundo Huang & Robinson (1996), a disponibilidade de recursos pode regular a idade do início da atividade de forrageamento. Em nosso estudo, observamos que a faixa etária e a idade média do início do forrageamento variaram de acordo com as estações do ano (Figuras 17 e 23). No *experimento 1*, tanto as operárias AAP como as AAG iniciaram o forrageamento mais cedo, com idade média de 12 e 11 dias respectivamente, do que no *experimento 2*, as quais iniciaram a atividade de forrageamento com idade média: AAP de 18 dias e AAG de 17 dias (Figura 18 e 24). Porém, durante o *experimento 2*, ocorreu maior índice pluviométrico (Figura 13). Desta maneira, os fatores ambientais e conseqüentemente a disponibilidade de recursos podem ter provocado atrasos no início do forrageamento. Huang & Robinson (1996), em seus experimentos, simularam chuva e confinaram as abelhas forrageiras dentro da colméia, conseqüentemente estes autores verificaram que a presença das abelhas forrageiras mais velhas dentro da colméia atrasou o início do forrageamento das abelhas mais jovens.

Em nosso estudo, as abelhas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG) iniciaram a atividade forrageira mais cedo do que as abelhas desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP), em ambos os experimentos. Houve diferença de 1 dia entre os grupos, embora a idade média do *experimento 1* não apresentou diferença estatística (*experimento 1*: AAP = 12 dias; AAG = 11 dias, $p = 0.659$ e *experimento 2*: AAP = 18 dias; AAG = 17 dias, $p < 0.05$). Em geral, a porcentagem de operárias AAG que coletaram pólen foi maior do que a porcentagem de operárias AAP, em ambos os experimentos. Portanto, nosso estudo indicou que as AAG são mais eficientes na coleta de pólen do que as AAP (Figuras 19 e 25). Kerr & Hebling (1964) também encontraram diferenças entre abelhas *Apis mellifera* maiores e menores no início da atividade de forrageamento. Segundo estes autores as operárias maiores iniciam a atividade de forrageamento mais cedo do que as operárias menores. Brian (1952) verificou que, em abelhas do gênero *Bombus*, as abelhas maiores iniciam a atividade forrageira mais cedo do que as abelhas menores. Além disso,

este autor verificou diferenças, entre os grupos, no tipo de recurso coletado. As operárias maiores coletaram pólen e néctar enquanto as operárias menores coletaram apenas néctar.

É possível que as diferenças no tamanho da abelha contribuam para a organização social das colônias de abelhas *Apis mellifera*. Tal característica seria uma adaptação ao nível da colônia na qual, as abelhas maiores iniciam o forrageamento mais cedo do que suas irmãs mais leves. Além disso, a variação do tamanho poderia contribuir para a eficiência do forrageamento, assim como foi demonstrado em abelhas *Bombus* e também sugerido em nosso estudo, com abelhas *Apis mellifera* africanizadas.

Outra característica importante das operárias africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes é que a longevidade média deste grupo foi maior (14 dias) do que das operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos (12 dias) (Figuras 21 e 22). No entanto, somente no *experimento 1* estes resultados apresentaram diferença estatística. No *experimento 2*, a longevidade média das AAP foi de 19 dias e das AAG foi de 18 dias. Estes resultados indicam que no *experimento 2*, ambos os grupos tiveram a mesma longevidade média. No entanto, o envenenamento que ocorreu durante o *experimento 2*, atingiu somente abelhas forrageiras que coletaram em um determinado local. Desta maneira, alguns grupos foram mais afetados do que outros e as diferenças na longevidade podem ser decorrentes de tal fator.

Nota-se, que mesmo após o envenenamento, as operárias do *experimento 2* tiveram maior longevidade média do que as operárias do *experimento 1*. Este fato é decorrente ao início do forrageamento, pois as abelhas do *experimento 2* iniciaram a atividade forrageira mais tarde do que as abelhas observadas no *experimento 1*. Conseqüentemente, devido ao fato que os vôos de saída da colméia aconteceram mais tarde, as abelhas observadas no *experimento 2* ficaram menos expostas a predação e acidentes, ou seja, ocorreu menor índice de mortalidade durante os primeiros dias de vida de tais abelhas (Figura 23).

Analizamos também, o efeito do tamanho do alvéolo no comportamento de forrageamento de abelhas *Apis mellifera carnica*. Ao contrário das abelhas africanizadas AAP e AAG, não houve diferença estatística entre a porcentagem de operárias ACP e a porcentagem de operárias ACG que realizaram o comportamento de forrageamento (pólen). Nota-se que apenas em algumas idades estes grupos apresentaram diferença

estatística. As ACP coletaram mais pólen durante os primeiros dias de idade, entretanto após o 23º dia de idade as ACG coletaram mais pólen do que as ACP (Figura 26).

Porém, embora não diferente estatisticamente a idade média do início do forrageamento das operárias ACP (17 dias) foi menor do que das operárias ACG (18 dias). Conseqüentemente observamos que a longevidade média das operárias ACG foi maior do que das operárias ACP (ACP = 19 dias e ACG = 20 dias). Portanto, a idade do início do forrageamento influenciou o índice de mortalidade das abelhas. No entanto, mais testes são necessários para esclarecer o efeito do tamanho corporal no comportamento de forrageamento das abelhas carnicas.

Outro fator interessante é que no *experimento 2*, devido a grande diminuição na quantidade de abelhas forrageiras da colônia, após o período de envenenamento, foi possível observar que novas operárias marcadas, de ambos os grupos, iniciaram a atividade de forrageamento. Este fato possivelmente ocorreu para compensar o número de abelhas forrageiras da colméia (Figuras 20 e 23). Desta maneira, em nosso estudo comprovamos que a ausência de abelhas forrageiras na colônia estimula as operárias jovens a iniciarem o forrageamento (Huang & Robinson, 1996).

COMPARAÇÃO DAS ABELHAS AFRICANIZADAS E CARNICAS

É esperado que, tanto as abelhas africanizadas como européias, sejam eficientes em seus respectivos ambientes, uma vez que a sobrevivência da colônia e sua força reprodutiva dependem de sua habilidade de extrair recursos do ambiente. No entanto, existem evidências de divergência nas estratégias de forrageamento entre as abelhas africanizadas e européias, presumivelmente por adaptação para condições diferentes de forrageamento (Seeley, 1985). De acordo com alguns estudos, basicamente, as abelhas africanizadas tendem a forragear mais como indivíduos, enquanto as abelhas européias tendem a recrutar mais para coordenar o forrageamento do grupo (revisado por Winston, 1992).

Contudo, algumas diferenças entre as raças podem ser observadas no comportamento forrageiro de pólen. Estudos demonstraram que as abelhas africanizadas coletam mais pólen do que as abelhas européias (Danka et al., 1987; Pesante et al., 1987; Basualdo et al., 2000; Fewell & Bertram, 2002). Estes resultados foram confirmados em

nosso estudo. É importante salientar que um dos objetivos deste estudo foi comparar o comportamento forrageiro de pólen das abelhas africanizadas e européias, e que durante os experimentos não houve necessidade de coleta néctar, visto que, este recurso foi oferecido diariamente às abelhas e estocado na colméia em grandes quantidades. De maneira geral, durante todo o experimento, verificamos que a atividade forrageira de coleta de pólen foi maior no grupo das abelhas africanizadas do que no grupo das abelhas *A. m. carnica*, ou seja, a porcentagem de abelhas forrageiras africanizadas que coletaram pólen foi maior do que a porcentagem de abelhas forrageiras *A. m. carnica* (Figura 27).

Segundo Pesante et al. (1987), este fato está relacionado ao sucesso da taxa de enxameação das abelhas africanizadas. Pois, para uma colônia aumentar a sua taxa reprodutiva e produzir mais enxames, ela necessita de quantidades maiores de pólen (proteína extra) para aumentar a produção de cria e conseqüentemente, o número de abelhas. Colônias de abelhas africanizadas e européias diferem na produção de cria; a proporção de favos contendo crias é geralmente 2-4 vezes maior em colônias africanizadas (Winston et al., 1981). Porém, estudos demonstraram que as operárias africanizadas e européias não diferem na probabilidade de executar tarefas relacionadas diretamente com o cuidado da cria, incluindo alimentação das larvas e limpeza dos alvéolos de cria (Fewell & Bertram, 2002).

Por outro lado, forrageamento eficiente de néctar e estoques de grandes quantidades de mel são elementos chaves na estratégia das abelhas européias, para sobreviver por invernos longos e frios (Winston et al., 1981; Danka et al., 1987). As colônias de abelhas africanizadas são menores e possuem menos estoque de mel (revisado por Winston, 1992).

De acordo com Fewell & Bertram (2002), as operárias africanizadas apresentaram preferências intrínsecas mais altas, para executar tarefas relacionadas à coleta de pólen, enquanto que, as operárias européias apresentaram preferências intrínsecas mais altas para coletar néctar. Em colméias de abelhas européias as variações nas preferências das operárias em coletar néctar ou pólen estão correlacionadas com a variação genotípica da população (Fewell & Page, 1993). As operárias de linhagens geneticamente distintas apresentam diferenças na idade do início do forrageamento e na freqüência na qual elas coletam pólen (revisado por Page & Erber, 2002). De acordo com os resultados

encontrados por Fewell & Bertram (2002) há também, diferenças genéticas entre operárias africanizadas e européias nas preferências para realizar tarefas relacionadas ao forrageamento.

Porém, Gusmán-Novoa & Page (2000) diferentemente dos autores citados anteriormente, não encontraram diferença no padrão de forrageamento entre as operárias africanizadas e européias. No entanto, o procedimento experimental poderia ser uma explicação para a diferença entre os resultados de tais estudos. Danka et al. (1987) realizaram 6 observações diárias/colônia, em 12 colônias entre 7:00 e 17:00h, durante 10 dias. Pesante et al. (1987) coletaram, uma vez por semana, 30 forrageadoras/colônia (pólen) na entrada de 40 colônias, antes das 7:00h e durante 11 meses. No entanto, Gusmán-Novoa & Page (2000) coletaram 78 abelhas/colônia (11 colônias), entre 10:00 e 11:00h durante 2 dias. Desta maneira, dependendo da época do ano, que infelizmente não foi informada pelos autores, este período pode ser pouco representativo para a atividade da coleta de pólen ao longo do dia.

Outra característica importante do forrageamento de pólen é que segundo Pesante et al. (1987), se as abelhas africanizadas coletam mais pólen do que as abelhas européias, conseqüentemente estas abelhas poderiam atuar mais eficientemente na polinização das plantas. Estes resultados foram confirmados por Basualdo et al., (2000), no qual as abelhas africanizadas realmente coletaram mais pólen de girassol do que as abelhas européias.

Algumas diferenças entre colônias de abelhas africanizadas e européias estão relacionadas à longevidade média das operárias e com a idade do início do forrageamento. Sabe-se que, a longevidade média das operárias africanizadas é menor do que das operárias européias (Winston et al., 1981). As operárias africanizadas têm longevidade média entre 12 e 18 dias, durante a estação das flores de regiões tropicais. No entanto as operárias européias têm longevidade média entre 15 e 38 dias, durante o verão de regiões de clima temperado.

Além disso, a longevidade média das operárias está relacionada com a atividade de forrageamento (revisado por Winston, 1992). Em nosso estudo observamos que as operárias africanizadas forragearam mais pólen do que as operárias européias e conseqüentemente morreram mais cedo. As operárias africanizadas (AAP, tamanho

natural do alvéolo) tiveram longevidade média de 19 dias e as operárias carnicas (ACG, tamanho natural do alvéolo) tiveram longevidade média de 20 dias. No entanto, mesmo existindo uma tendência, estes resultados não apresentaram diferença estatística. É importante ressaltar que, durante o *experimento 2* ocorreu envenenamento das operárias portanto, estas diferenças podem derivar de tal fator.

A idade do início do forrageamento pode ser determinada pelas diferenças genéticas entre as operárias de cada raça e também pelas características da colônia (revisado por Winston, 1992). As operárias africanizadas iniciam o forrageamento mais cedo do que as operárias européias somente quando ambas estão introduzidas em colônias da sua própria raça. Contudo, quando as operárias estão em colméias de outras raças, elas iniciam o forrageamento com idades similares às operárias da colônia na qual elas estão inseridas (Winston & Katz, 1982). Estes resultados foram verificados em nosso estudo, pois tanto as operárias africanizadas (AAP, tamanho natural do alvéolo) como as operárias carnicas (ACG, tamanho natural do alvéolo), desenvolvidas na mesma colméia de abelhas africanizadas, iniciaram a atividade forrageira com 18 dias (média).

Como descrito anteriormente, (ver introdução) estes resultados podem ser explicados, devido ao fato que, em colônias de abelhas africanizadas há mais estímulos para o forrageamento do que em colônias européias, visto que, operárias de abelhas africanizadas em colméias africanizadas iniciaram o forrageamento com 20 dias (média), enquanto que em colméias européias, tais abelhas, iniciaram o forrageamento com 22.9 dias (média). Por outro lado, operárias de abelhas européias em colméias européias iniciaram o forrageamento com 25.6 dias (média), enquanto que em colméias africanizadas, tais abelhas, iniciaram o forrageamento com 14.4 (média) (Winston & Katz, 1982).

Fewell & Bertram (2002) verificaram que as taxas de forrageamento e processamento de pólen foram maiores, para ambas as raças, quando desenvolvidas em colônias africanizadas e as taxas de processamento e forrageamento de néctar, para ambas as raças, foram maiores no ambiente das colônias de abelhas européias. Além disso, estes autores também encontraram efeitos do ambiente da colônia na idade média do início do forrageamento.

Nos experimentos realizados por Winston & Katz (1982) as operárias européias, desenvolvidas em colônias de abelhas africanizadas, iniciaram o forrageamento mais cedo do que as operárias africanizadas. Porém nos experimentos realizados por Fewell & Bertram (2002) as operárias africanizadas iniciaram o forrageamento de pólen mais cedo quando desenvolvidas em colméias européias do que quando desenvolvidas em colméias africanizadas.

Segundo Fewell & Bertram (2002), se as operárias européias observadas nos experimentos de Winston & Katz (1982) fossem forrageiras de néctar (aparentemente muito provável), estes resultados podem indicar um mecanismo paralelo. As abelhas africanizadas possuem um limiar para coleta de pólen mais baixo, ou seja, tais abelhas iniciam o forrageamento de pólen mais cedo do que as operárias européias. No entanto, as abelhas européias possuem um limiar para coleta de pólen mais alto, assim as operárias africanizadas em colméias européias iniciam a atividade de coleta de pólen mais cedo do que as operárias européias. Por outro lado, as abelhas européias possuem um limiar para a coleta de néctar mais baixo, desta maneira, as operárias européias em colméias africanizadas iniciam o forrageamento de néctar mais cedo do que as operárias africanizadas. Verificamos resultados semelhantes em nosso estudo, pois durante toda a atividade de forrageamento a coleta de pólen foi superior no grupo das abelhas africanizadas demonstrando que tais abelhas possuem um limiar de coleta de pólen mais baixo do que as operárias européias.



CONCLUSÕES

6. CONCLUSÕES

As principais conclusões obtidas através dessa dissertação foram:

- O peso das operárias desenvolvidas em alvéolos grandes foi maior do que o peso das operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos (*Experimento 1*: AAP = 89.9 ± 5.35 mg; AAG = 101.8 ± 7.65 mg; $p < 0.001$ e *Experimento 2*: AAP = 91.3 ± 6.22 mg; AAG = 99.6 ± 7.10 mg; ACP = 108.5 ± 4.75 mg e ACG = 115.3 ± 9.25 mg; $p < 0.001$);
- Os alvéolos maiores permitiram o desenvolvimento de larvas maiores, ou seja, as larvas desenvolvidas em alvéolos grandes receberam maiores quantidades de alimento, aumentando assim o peso das abelhas recém-nascidas;
- O peso das operárias desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG e ACG) variou mais do que o peso das operárias desenvolvidas em alvéolos pequenos (AAP e ACP);
- As operárias *A. m. carnica* são mais pesadas do que as operárias africanizadas, indicando influência dos fatores genéticos na determinação do peso das operárias de subespécies diferentes;
- As operárias carnicas desenvolvidas em alvéolos pequenos (4.6 mm) tiveram o peso corporal reduzido, ou seja, o tamanho do alvéolo limitou o crescimento das larvas de operárias carnicas;
- Ocorreu variação no peso das operárias desenvolvidas durante a estação seca quando comparado ao peso das operárias desenvolvidas durante a estação chuvosa, demonstrando a influência dos fatores ambientais na determinação do peso corporal;
- Ocorreram diferenças comportamentais na atividade de forrageamento durante as diferentes estações do ano. Durante a estação mais seca, porém com mais recursos disponíveis, as abelhas iniciaram a atividade forrageira mais cedo do que as operárias observadas durante a estação chuvosa;
- Em ambos os experimentos, as abelhas desenvolvidas em alvéolos grandes (AAG) iniciaram a atividade forrageira mais cedo do que as abelhas desenvolvidas em

- alvéolos pequenos (AAP). Embora, a idade média do *experimento 1* não apresentou diferença estatística (*Experimento 1*: AAP = 12 dias; AAG = 11 dias, $p = 0.659$ e *Experimento 2*: AAP = 18 dias; AAG = 17 dias, $p < 0.05$);
- Em geral, a atividade de coleta de pólen foi maior no grupo das AAG, em ambos os experimentos. Portanto nosso estudo indicou que as AAG são mais eficientes na coleta de pólen do que as AAP (*Experimento 1*, $p < 0.001$ e *Experimento 2*, $p = 0.002$);
 - A longevidade média das operárias africanizadas desenvolvidas em alvéolos grandes foi maior do que das operárias africanizadas desenvolvidas em alvéolos pequenos. Porém, somente no *experimento 1* estes resultados apresentaram diferença estatística (*Experimento 1*: AAP = 12 dias; AAG = 14 dias, $p = 0.044$ e *Experimento 2*: AAP = 19 dias; AAG = 18 dias, $p = 0.843$);
 - Embora não diferente estatisticamente a idade média do início do forrageamento das operárias ACP (17 dias) foi menor do que das operárias ACG (18 dias);
 - O comportamento de forrageamento de pólen das abelhas carnicas ACP e ACG, ao contrário das abelhas africanizadas AAP e AAG, em geral, não apresentou diferença estatística ($p = 0.448$). A porcentagem de operárias ACP foi semelhante a porcentagem de operárias ACG que realizaram o comportamento de forrageamento (pólen);
 - A longevidade média ACP foi menor (19 dias) do que a longevidade média das operárias ACG (20 dias). Estes resultados foram estatisticamente diferentes ($p = 0.0016$);
 - Embora não diferente estatisticamente as operárias africanizadas tiveram longevidade média menor (19 dias) do que as operárias carnicas (20 dias);
 - As operárias africanizadas e as operárias carnicas, desenvolvidas em colméia de abelhas africanizadas, iniciaram a atividade forrageira com a mesma idade média (18 dias);
 - De maneira geral, durante todo o experimento, verificamos que a atividade forrageira de coleta de pólen foi maior no grupo das abelhas africanizadas do que no grupo das abelhas *A. m. carnica*. A porcentagem de abelhas forrageiras

africanizadas que coletaram pólen foi maior do que a porcentagem de abelhas forrageiras *A. m. carnica* ($p = 0.001$);

- Devido a grande diminuição na quantidade de abelhas forrageiras da colônia que ocorreu durante o *experimento 2*, foi possível observar que a ausência de abelhas forrageiras estimula novas abelhas a iniciar o forrageamento.



BIBLIOGRAFIA

7. BIBLIOGRAFIA

- Basualdo, M.; Bedascarrasbure, E. & De Jong, D.** (2000) Africanized honey bees (Hymenoptera: Apidae) have a greater fidelity to sunflowers than European bees. *Journal of Economical Entomology*, **93**, 304–307.
- Beshers, S. N. & Fewell, J. H.** (2001). Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology*, **46**, 413-440.
- Berry, J. A. & Delaplane, K. S.** (2001). Effects of comb age on honey bee colony growth and brood survivorship. *Journal of Apicultural Research*, **40**, 3-8.
- Brian, A. D.** (1952). Division of labour and foraging in *Bombus agrorum* Fabricius. *The Journal of Animal Ecology*, **21**, 223-240.
- Brillet, C.; Robinson, G. E.; Bues, R. & Le Conte, Y.** (2002). Racial differences in division of labor in colonies of the honey bee (*Apis mellifera*). *Ethology*, **108**, 115-126.
- Bloch, G. & Robinson, G. E.** (2001). Reversal of honeybee behavioural rhythms. *Nature*, **410**, 1048.
- Bugalho, V. A.** (2009). Influência das precipitações pluviométricas e da atividade forrageira das abelhas africanizadas (*Apis mellifera* L.) no comportamento higiênico. Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 108p.
- Crailsheim, K.** (1986). Dependence of protein metabolism on age and season in the honeybee (*Apis mellifica carnica* Pollm). *Journal of Insect Physiology*, **32**, 629-634.

- Crailsheim, K.; Schneider, L. H. W.; Hrassnigg, N.; Bühlmann, G.; Brosch, U.; Gmeinbauer, R. & Schöffmann B.** (1992). Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function. *Journal of Insect Physiology*, **38**, 409-419
- Cremonez, T.; De Jong, D. & Bitondi, M. M. G.** (1998). Quantification of hemolymph proteins as a fast method for testing protein diets for honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economical Entomology*, **91**, 1284-1289.
- Danka, R. G.; Hellmich II, R. L.; Rinderer, T. E. & Collins. A. M.** (1987). Diet-selection ecology of tropically and temperately adapted honey bees. *Animal Behavior*, **35**, 1858 -1863.
- De Jong, D. & De Jong, P. H.** (1983). Longevity of africanized honeybees (Hymenoptera: Apidae) infested by *Varroa jacobsoni* (Parasitiformes: Varroidae). *Journal of Economical Entomology*, **76**, 766-768.
- Dreller, C. & Tarpy, D. R.** (2000). Perception of the pollen need by foragers in a honeybee colony. *Animal Behavior*, **59**, 91-96.
- Dreller, C.; Page, R. E. & Fondrk, M. K.** (1999). Regulation of pollen foraging in honeybee colonies: effects of young brood, stored pollen, and empty space. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **45**, 227-233.
- Dyer, F. C.** (2002). The biology of the dance language. *Annual Review of Entomology*, **47**, 917-949.
- Fewell, J. H.** (2003). Social insects networks. *Science*, **301**, 1867-1870.

- Fewell, J. H. & Winston, M. L.** (1992). Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **30**, 387-393.
- Fewell, J. H. & Page, R. E.** (1993). Genotypic variation in foraging responses to environmental stimuli by honey-bees, *Apis mellifera*. *Experientia*, **49**, 1106–1112.
- Fewell, J. H. & Bertram, S. M.** (2002). Evidence for genetic variation in worker task performance by African and European honey bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **52**, 318–325.
- Fluri, P.; Lüscher, M.; Willie, H. & Gerig, L.** (1982). Changes in weight of the pharyngeal gland and haemolymph titers of juvenile hormone, protein and vitellogenin in worker honey bees. *Journal of Insect Physiology* **28**, 61-68.
- Free, J. B.** (1967) Factors determining the collection of pollen by honeybee foragers. *Animal Behavior*, **15**, 134-144.
- Francoy, T. M.** (2007). Variabilidade genético-morfológica em populações Neotropicais de *Apis mellifera*. Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP – Departamento de Genética 158p.
- Giray, T. & Robinson, G. E.** (1994). Effects of intracolony variability in behavioral development on plasticity of division of labor in honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 13-20.
- Gonçalves, L. S.** (1970). Análise genética do cruzamento entre *Apis mellifera ligustica* e *Apis mellifera adansonii*. Escolha e análise genética de caracteres morfológicos da cabeça e do tórax. (Doutoramento). Tese de doutoramento apresentada à Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, USP, Ribeirão Preto. 141 p.

- Gonçalves, L. S.** (1974). The introduction of the African Bees (*Apis mellifera adansonii*) into Brazil and some comments on their spread in South America. *American Bee Journal*, **114**, 414-419.
- Gould, J. L.** (1982). Why do honey bees have dialects? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **10**, 53-56.
- Guzmán-Novoa, E. & Page, R. E.** (2000). Pollen collection and foraging force by European and European X Africanized hybrid honey bees (Hymenoptera: Apidae) in mixed genotype colonies are similar. *Annals of the Entomological Society of America*, **93**, 141-144.
- Hilário, S. D.; Imperatriz-Fonseca, V. L. & Kleinert, A. M. P.** (2000). Flight activity and colony strength in the stingless bee *Melipona bicolor bicolor* (Apidae, Meliponinae). *Revista Brasileira de Biologia*, **60**, 299-306.
- Hilário, S. D.; Ribeiro, M. F. & Imperatriz-Fonseca, V. L.** (2007). Impacto da precipitação pluviométrica sobre a atividade de vôo de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). *Biota Neotropica*, **7**, 135-143.
- Huang, Z-Y. & Robinson, G. E.** (1992). Honeybee colony integration: Worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **89**, 11726-11729.
- Huang, Z-Y. & Robinson, G. E.** (1996). Regulation of honey bee division of labor by colony age demography. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **39**, 147-158.
- Jarau, S. & Hrncir, M.** (2009). Social insects and the exploitation of food sources - Concluding thoughts. In *Food exploitation by social insects: ecological, behavioral, and theoretical approaches* (ed. Jarau, S. and Hrncir M.). Boca Raton, London, New York: CRC Press, Taylor & Francis Group.

- Kerr, W. E. & Hebling N. J.** (1964). Influence of the weight of worker bees on division of labor. *Evolution*, **18**, 267-270.
- Maia-Silva, C.; Hrnčir, M. & Farina, W. M.** (2008). Influência do fluxo alimentar nos sinais de recrutamento (dança e vibrações torácicas) em *Apis mellifera*. *Anais do VIII Encontro sobre Abelhas*, Ribeirão Preto- SP, 522.
- McMullan, J. B. & Brown, M. J. F.** (2006). The influence of small-cell brood combs on the morphometry of honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie* **37**, 665-672.
- Message, D. & Gonçalves, L. S.** (1995). Effect of the size of worker brood cells of Africanized honey bees on infestation and reproduction of the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie*, **26**, 381-386.
- Michener, C. D.** (1974). *The Social Behaviour of Bees: A Comparative Study*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press. 404p.
- Milne, C. P. & Friars, G. W.** (1984). An estimate of the heritability of honeybee pupal weight. *The Journal of Heredity*, **75**, 509–510.
- Morais-Vátimo, M. M.** (2008). Aspectos da divisão de trabalho e da captação de luz em linhagens higiênicas e não higiênicas de abelhas africanizadas *Apis mellifera* L. Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 123p.
- Moritz, R. F. A. & Fuchs, S.** (1998) Organization of honey bee colonies: characteristics and consequences of a superorganism concept. *Apidologie*, **29**, 7-21.
- Nogueira, R. H. F. & Gonçalves, L. S.** (1982). Study of gland size and type in *Apis mellifera* workers emerged from drone cells. *Brazilian Journal of Genetics*, **5**, 51-59.

- Nowogrodzki, R.** (1984). Division of labour in the honeybee colony: a review. *Bee World* **65**, 109-116.
- Nunes-Silva, P.** (2007). A organização e a ritmicidade no forrageamento e na enxameação de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 88p.
- Otis, G. W.** (1982). Weight of worker honeybees in swarms. *Journal of Apicultural Research*, **21**, 88-92.
- Page, R. E.** (1986). Sperm utilization in social insects. *Annual Review of Entomology*, **31**, 297-320.
- Pankiw, T. & Page, R. E.** (2001). Brood pheromone modulates honeybee (*Apis mellifera* L.) sucrose response thresholds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 206–213.
- Page, R. E. & Erber, J.** (2002). Levels of behavioral organization and the evolution of division of labor. *Naturwissenschaften*, **89**, 91–106.
- Pankiw, T.; Page, R. E. & Fondrk, M. K.** (1998). Brood pheromone stimulates pollen foraging in honey bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **44**, 193-198.
- Pesante, D. G.; Rinderer, T. E. & Collins, A. M.** (1987). Differential pollen collection by Africanized and European honeybees in the neotropics. *Journal of Apicultural Research*, **26**, 24 - 29.

- Piccirillo, G. A.** (2001). Efeito do tamanho da célula do favo de cria sobre a variabilidade morfológica das abelhas africanizadas (*Apis mellifera*) e sobre a infestação e reprodução do ácaro *Varroa jacobsoni*. Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, 154p.
- Piccirillo, G. A. & De Jong, D.** (2003). The influence of brood comb cell size on the reproductive behavior of the ectoparasitic mite *Varroa destructor* in Africanized honey bee colonies. *Genetic Molecular Research*, **2**, 36-42.
- Pignata, M. I. B.; Stort, A. C. & Malaspina, O.** (1998). Study of the length of the mouthparts of Africanized, Caucasian and Africanized/Caucasian honey bee crosses, and relationships between glossa size and food gathering behavior. *Genetics and Molecular Biology*, **21**, 465-470.
- Quezada-Euán, J. J. G. & Paxton, R. J.** (1999). Rapid intergenerational changes in morphology and behaviour in colonies of Africanized and European honey bees (*Apis mellifera*) from tropical Yucatan, Mexico. *Journal of Apicultural Research*, **38**, 93-104.
- Ratnieks, F. L. W. & Anderson, C.** (1999). Task partitioning in insect societies. *Insectes Sociaux*, **46**, 95-108.
- Robinson, G. E.** (1985). Effects of a juvenile hormone analogue on honey bee foraging behaviour and alarm pheromone. *Journal of Insect Physiology*, **31**, 277-282.
- Robinson, G. E.** (1987). Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **20**, 329-338.
- Robinson, G. E.** (1992). Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Review of Entomology*, **37**, 637-665.

- Robinson, G. E.; Page, R. E.; Strambi, C. & Strambi, A.** (1989). Hormonal and genetic control of behavioral integration in honey bee colonies. *Science*, **246**, 109-112.
- Robinson, G. E.; Strambi, C.; Strambi, A., Huang, Z-Y** (1992). Reproduction in worker honey bees is associated with low juvenile hormone titers and rates of biosynthesis. *General and Comparative Endocrinology*, **87**, 471-480.
- Roubik D. W.** (1992). *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press. 528p.
- Ruttner, F.** (1988). *Biogeography and taxonomy of honeybees*. Berlin: Springer. 284 p.
- Schulz, D. J. & Robinson, G. E.** (2001). Octopamine influences division of labor in honey bee colonies. *Journal of Comparative Physiology A*, **187**, 53-61.
- Seeley, T. D.** (1982). Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **11**, 287-293.
- Seeley, T. D.** (1985). *Honey bee ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 281p.
- Seeley, T. D.** (1989). Social foraging in honey bees: how nectar foragers assess their colony's nutritional status. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **24**, 181-199.
- Seeley, T. D.** (1995). *The wisdom of the hive - the social physiology of honey bee colonies*. Cambridge, London: Harvard University Press. 295p.
- Sullivan, J. P.; Jassim, O.; Fahrbach, S. E. & Robinson, G. E.** (2000). Juvenile hormone paces behavioral development in the adult worker honey bee. *Hormones and Behavior*, **37**, 11-14.

- Thom, C.; Seeley, T. D. & Tautz, J.** (2000). A scientific note on the dynamics of labor devoted to nectar foraging in a honey bee colony: number of foragers versus individual foraging activity. *Apidologie*, **31**, 737-738.
- Toth A. L. & Robinson, G. E.** (2005). Worker nutrition and division of labour in honeybees. *Animal Behaviour*, **69**, 427-435.
- Wilson, E. O.** (1971). *The insect societies*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. 548p.
- Winston, M. L.** (1987). *The biology of the honey bee*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 281p.
- Winston, M. L.** (1992). The biology and management of Africanized honey bees. *Annual Review of Entomology*, **37**, 173–193.
- Winston, M. L. & Katz, S. J.** (1982). Foraging differences between cross-fostered honeybee workers (*Apis mellifera*) of european and africanized races. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **10**, 125-129.
- Winston, M. L.; Dropkin, J. & Taylor, O. R.** (1981). Demography and life history characteristics of two honeybee races (*Apis mellifera*). *Oecologia* (Berl.), **48**, 407-413.