

O grupo *testacea*, que é o assunto do presente trabalho, é composto das seguintes espécies:

- *testacea* (Klug) — complexo (*syn. esp.: rhumbleri* Friese e *sakagami* Moure MS),
- *vicina* sp. n. — complexo,
- *peckolti* (Friese) — sp. politípica, com as subespécies *peckolti* (*s. str.*) e *musarum* (Cockerell) *n. status*,
- *pseudomusarum* sp. n.,
- *mourei* sp. n.,
- *aequatoriana* sp. n.,
- *mulata* Moure, sp. n.,
- *ailyae* sp. n.,

O *status* de *nigritula* (Friese) não foi resolvido (*cf.* descrição de *peckolti*).

Para o segundo grupo, *cupira*, temos: *cupira* (Smith, *s. str.*), *helleri* (Friese), *nigrior* (Cockerell), *pearsoni* (Schwarz) e *orizabaensis* (Strand). A estrutura taxonômica deste grupo, certamente, será bastante alterada após um estudo minucioso.

### 3. BIONOMIA

Pretendo, aqui, fazer um apanhado geral, resumido, sobre o modo de vida de *Partamona* (*s. str.*), com caráter introdutório apenas, uma vez que os dados específicos serão citados com as respectivas espécies, no decorrer do trabalho. Não discutirei teorias; citarei apenas os trabalhos ou revisões, que considero mais importantes, para não fugir ao escopo deste trabalho. Considero como principais trabalhos, nesse campo, para meus propósitos, os seguintes: Kerr & Laidlaw (1956), Moure, Nogueira-Neto & Kerr (1958), Nogueira-Neto (1954 e 1970), Sakagami & Zucchi (1966), Kerr (1969) e Michener (1974).

#### 3.1. ESTRUTURA SOCIAL

A estrutura social de *Partamona* não difere, de modo superficial, da dos outros Meliponinae. A colônia é composta dos seguintes elementos: uma rainha, muitas operárias e machos. A única função da rainha é a de por ovos. As operárias, fêmeas estéreis, e que podem

chegar a alguns milhares numa colônia, são encarregadas de todo o trabalho: construção do ninho, coleta, alimentação das formas jovens, defesa da colônia, etc., além de produzirem cera e geléia. Os machos, ao que se saiba, não têm outra função a não ser a de fecundar a rainha. Logo após o ato de cópula, morrem. A rainha é fecundada uma só vez por um só macho (*apud* Kerr, 1969).

Quanto à divisão de trabalho, pouco se sabe a respeito em *Partamona*. As espécies *cupira* e *testacea* (*s. str.*) foram estudadas com respeito ao processo de provisionamento e postura das células por Sakagami & Zucchi (1966) e Sakagami, Beig & Akahira (1964) respectivamente. Kerr & Santos Neto (1956) estabeleceram que em *Melipona quadrifasciata* Lep., as diferentes funções assumidas pelas operárias estão relacionadas com diferentes faixas etárias. Isso, entretanto, nunca foi observado em *Partamona*, e parece não ser um sistema tão rígido nos demais Meliponinae estudados pelos seguidores de Kerr e pelo grupo de Sakagami e Zucchi.

#### 3.2. COMUNICAÇÃO

É um dos aspectos mais interessantes no estudo da biologia desses insetos. O sistema de comunicação em *Apis* foi esclarecido por von Frisch a partir de 1920 (*apud* von Frisch 1946). Em Meliponinae, contudo, os trabalhos pioneiros de Lindauer e de Lindauer & Kerr, datam de 1956-1960. As principais revisões dos trabalhos nesse campo, foram feitas por Lindauer (1961), Kerr & Esch (1965) e Kerr (1969). Esses trabalhos (*apud* Kerr & Esch) deram conhecimento dos seguintes fatos: que, em *Melipona*, o som tem uma função importante para indicar a direção ou a localização da fonte de alimento, e que, algumas espécies de Trigonini marcam trilhas de cheiro (secreção da glândula mandibular) entre a colônia e a fonte de alimento. Em *Partamona*, a única espécie sumariamente estudada foi *cupira helleri*. De acordo com Kerr & Esch (1965) e Kerr (1969), a campeira dessa espécie, que localiza uma fonte de alimento, retorna à colônia; ao sair novamente, é seguida por algumas companheiras, que desta forma, se orientam (!) para vôos subseqüentes entre a colônia e a fonte de alimento.

O sistema de comunicação tem uma função muito importante na enxameação e, conseqüentemente, na dispersão da espécie, como veremos adiante.

### 3.3. ENXAMEAÇÃO

Os Meliponinae diferem de todos os demais insetos sociais no modo de estabelecer novos ninhos. O processo de fundação de um novo ninho, ou enxameação, foi esclarecido em 1954 por Nogueira-Neto.

De um modo sumário, o processo é o seguinte: as campeiras procuram um local para estabelecer a nova colônia; após este ter sido encontrado, um grupo de operárias passa a construir o novo ninho às expensas do ninho mãe, ou seja, levam do ninho mãe, se não todo, pelo menos, a maior parte do material necessário para as edificações e, até mesmo, o alimento. Quando este novo ninho estiver pronto, inclusive com alimento armazenado, é que se dá a enxameação propriamente dita, que pode ser uma emigração em massa ou gradativa. Nesta fase, uma rainha virgem é conduzida para a nova habitação. Os machos, geralmente, se aglomeram defronte ao novo ninho, o que levou Nogueira-Neto a admitir que a rainha primeiro visita o novo ninho e, depois sai para o vôo nupcial. As relações de dependência com a colônia mãe podem continuar ainda por um bom tempo.

As observações de Nogueira-Neto, foram feitas em espécies dos grupos *Nannotrigona*, *Plebeia*, *Tetragonisca*, *Trigona* (s.str.) e *Melipona*.

Em *Partamona*, tal processo nunca foi observado, mas já tive oportunidade de estudar ninhos recém-estabelecidos. Um deles (coletado em Aragarças, GO), de uma espécie do grupo *cupira*, possuía todas as edificações prontas, inclusive com alimento armazenado, e apenas um pequeno favo com início de postura. Isso, certamente, não permite fazer inferências sobre o modo de enxamear, mas pelo menos mostra que o ninho já estava pronto, quando a rainha iniciou suas atividades.

Esse mecanismo de enxameação que, por um lado, pode ser uma garantia de sobrevivência do novo ninho pode, de outro lado, ser um fator limitante na expansão de uma espécie.

Uma barreira geográfica, como um rio, p. ex., pode impedir uma espécie, principalmente se for do grupo que marca trilha de cheiro, de ampliar sua área. Mesmo para aquelas que não marcam trilha, como supostamente é o caso de *Partamona* (cf. comunicação), um rio relativamente largo pode ser um sério empecilho para a fundação de novas colônias.

Os machos são os principais responsáveis pela dispersão do patrimônio genético. De acordo com Zucchi (inf. pessoal), os machos abandonam as colônias e formam agregados de vida independente, provavelmente se alimentando diretamente nas flores. Essa independência das colônias e a alimentação direta nas flores, dão-lhes a possibilidade de cobrir, gradativamente, grandes distâncias e, ainda que acidentalmente, podem transpor rios largos ou outra barreira qualquer.

Aqui, também, existe um aspecto interessante para quem estuda diferenciação geográfica: uma vez que a rainha copula com um só macho, a prole tende a ser homogênea, desta forma ocorrendo, às vezes, diferenças consideráveis entre populações de ninhos de uma mesma área (veja, p.ex., as amostras de Porto Velho de *testacea*, s.str.). Isto pode levar o pesquisador desse campo a interpretações errôneas.

### 3.4. NIDIFICAÇÃO

Este subgênero está estreitamente ligado, em seus hábitos de nidificação, aos térmitas. A maior parte das espécies que nidifica acima do solo, o faz dentro de termiteiros vivos ou abandonados. Talvez, apenas duas ou três espécies desse grupo, não dependam de tal hospedeiro, entretanto, seus ninhos são construídos basicamente de terra (em ninhos abandonados de aves, em árvores, barrancos, etc.) e têm, externamente, a aparência de um termiteiro, e todos os componentes do ninho são homólogos ao das espécies termitófilas. Nas espécies de hábitos subterrâneos, a utilização de termiteiros, pelo menos em uma espécie, parece ser facultativo (Camargo, n.p.).

O lugar de nidificação e o tipo de hospedeiro, aparentemente, têm valor específico. Assim, temos espécies que só constroem em buracos no solo ou cavidades de termiteiros e

formigueiros subterrâneos, outras, em termiteiros de superfície de solo, outras ainda, em termiteiros arbóreos. Em lugares onde ocorre simpatria entre várias espécies, pode observar-se certa homogeneidade quanto à preferência pelas espécies de termiteiros. Estudar a preferência ou especificidade das relações entre abelhas e térmitas, não está incluído em nossos projetos, por enquanto, mas, está claro que uma abordagem deste tipo, poderá dar bom rendimento para auxiliar na elucidação dos padrões de evolução e especiação.

Descrições ou notas sobre ninhos de *Partamona* (*s.str.*), se encontram em Silvestri (1902), Mariano (1911), Ihering (1903-1930), Ducke (1916), Kerr *et al.* (1967), Camargo (1970) e Wille & Michener (1973). Já fiz, também, observações de um bom número de ninhos, que mencionarei, apenas, como informação geral, uma vez que isto é assunto de um futuro trabalho.

Os componentes do ninho, os materiais utilizados e a forma das edificações são basicamente os mesmos para todas as espécies conhecidas. Ora as edificações são bastante simples, ora bastante complexas, porém sempre homólogas. Na figura 1, vê-se um ninho de *vicina* sp.n., um dos mais complexos que tive oportunidade de estudar.

De um modo geral, os componentes do ninho são: estrutura de entrada, vestibulos, câmara de crias e armazenagem de alimento e galeria de drenagem nos ninhos subterrâneos.

**Estrutura de entrada:** construída, basicamente, de terra compactada com resinas e, possivelmente, cera; tem, quase sempre, a forma de uma concha acústica, com o orifício de entrada na parte inferior, o que permite o pouso muito rápido das campeiras (veja fig. 2).

**Vestíbulo:** denomino como vestibulo, a câmara, ou câmaras (veja fig. 1), que antecedem a câmara principal do ninho (local das crias). Estes vestibulos aparecem em todas as espécies que conheço e naquelas mencionadas na literatura; ora são ligadas à câmara principal por meio de uma estreita galeria como na fig. 1), ora amplamente ligadas a esta. O que caracteriza o vestibulo é a presença de uma estrutura radicular construída de terra e cerúmen

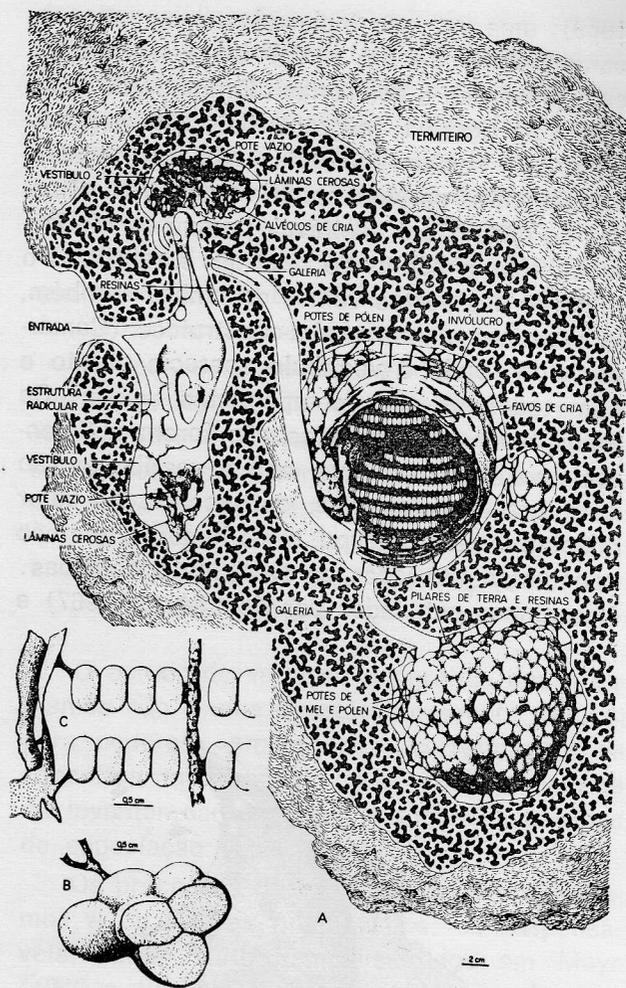


Fig. 1 — *P. (Partamona) vicina*, sp. n. Ninho em termiteiro arbóreo; — Aragarças, GO. A — ninho; B — potes de pólen; C — células de crias.

e, usualmente, um ou mais potes, semelhantes aos potes de alimento, porém, vazios. Em muitos casos, aparece também anexo a essas estruturas, algumas lamelas cerosas, semelhantes às do invólucro de crias (veja figs. 1 e 2). Em uma das espécies que estudei (*vicina*), ocorriam dois vestibulos; no primeiro, apareciam todas essas estruturas acima descritas; o segundo era preenchido por lamelas cerosas e alvéolos de cria e potes, ambos vazios (fig. 1). Quando descrevi um ninho de *testacea* (*s.str.*) de Porto Velho (Camargo, 1970), admiti que essas estruturas (vestibulos) servissem para abrigar a força de defesa da colônia (hipótese aceita por Michener, 1974). Também, pensei na possibilidade de tratar-se de um ninho falso (hipótese aceita por Kerr,

1969), uma vez que inclui alguns ou todos os componentes de um ninho funcional, porém, sem provisões e sem crias. O ninho que apresenta, na figura 1, favorece mais esta segunda hipótese. Pensar que estas câmaras tenham, antigamente, servido como verdadeiras câmaras de cria, não é aceitável, porque os Meliponinae têm o hábito de destruir e reutilizar o material das partes velhas do ninho. Também, já examinei ninhos recém-construídos (Camargo, n.p.), onde o vestibulo aparecia pronto e com todos os seus componentes usuais. Se estes fatos e argumentos não forem suficientes para mostrar, que estes vestibulos são estruturas funcionais e, certamente, de valor adaptativo para o grupo, resta lembrar, que são constantes em todas as espécies conhecidas. Nos ninhos estudados por Kerr *et al.* (1967) e

por Wille & Michener (1973), essas estruturas também, foram notadas.

*Câmara de crias e de armazenagem:* compõe-se dos favos de cria, que são dispostos em camadas horizontais superpostas ou em espiral, invólucro e potes de mel e pólen. O invólucro é constituído de finas camadas cerosas envolvendo os favos de cria; às vezes, também os potes. Em algumas espécies subterrâneas distinguem-se dois tipos de invólucro: um interno ceroso, ao redor dos favos, e um externo (geralmente com algumas camadas), onde a terra é o principal componente. Nos ninhos arbóreos independentes, o invólucro externo é denominado escutelo ou batume. Os potes de mel e pólen são iguais e não têm uma posição determinada em relação às demais estruturas desta câmara, mas, geralmente, formam massas compactas, localizadas nas partes laterais e inferiores aos favos de cria. Em *vicina*, duas câmaras suplementares foram construídas para alojar os potes de alimento (fig. 1).

Um aspecto interessante e, talvez, peculiar ao subgênero *Partamona*, é o modo de sustentação dos favos, invólucro e potes de alimento. A câmara é transpassada por um grande número de pilares e conexões permanentes, construídos de terra e cerúmen. Todas as edificações da câmara se apoiam nestes pilares. Em um ninho recém-estabelecido, que observei (Camargo, n.p.), tive a impressão de que os pilares são os primeiros elementos a serem construídos, dentro da câmara. Nos outros Meliponinae, os favos e demais componentes do ninho são sustentados por meio de conectivos e pilares de cerúmen que não são permanentes.

No caso das espécies termitófilas, o espaço das câmaras e galerias é ampliado ou modificado, mediante a raspagem das lamelas do termiteiro, e a construção das paredes ou batume é feita com o próprio produto da raspagem, compactado com cerúmen (cera e resinas). As evidências, que temos desse comportamento, são indiretas.

As relações entre abelhas e térmitas não são conhecidas. Observei que, quando uma barreira entre o termiteiro e o ninho das abelhas é rompida (artificialmente), ambos defendem seus territórios. As vantagens dessa

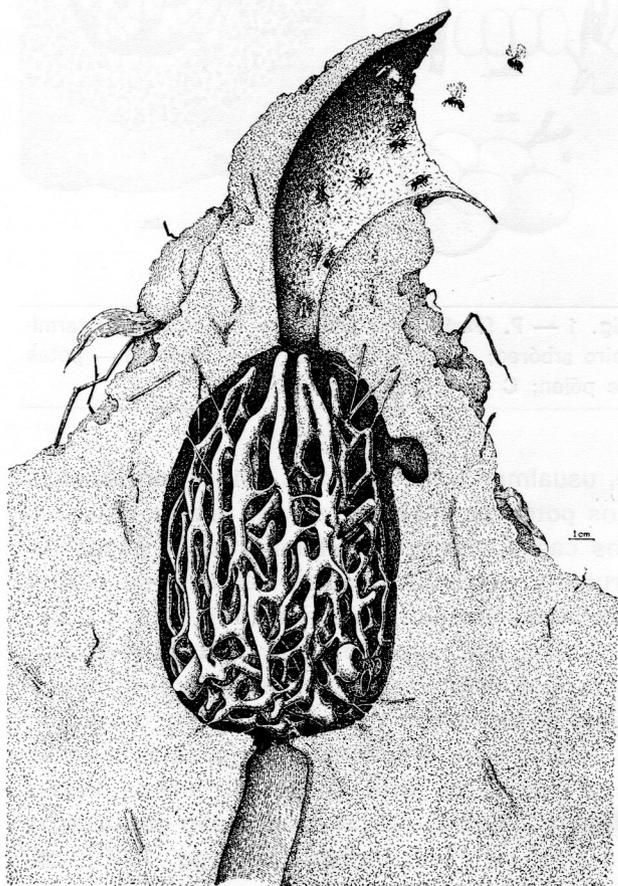


Fig. 2 — *P. (Partamona) testacea* (s. str.). Estrutura de entrada e vestibulo, onde se vê a estrutura radicular construída de terra e resinas e dois potes vazios; Porto Velho, RO (conforme Camargo, 1970).

associação não são conhecidas, mas, parece-me que as abelhas (hóspedes) são as únicas beneficiadas.

*Galeria de drenagem*: é um canal, ou canais, localizado na parte inferior do ninho e que, supostamente, serve para drenar os excessos líquidos. Foi descrito, primeiramente, por Smith (1954) e Portugal-Araújo (1963), para algumas espécies da África. Kerr *et al.* (1967), Camargo (1970) e Wille & Michener (1973), descreveram-no para diversas espécies Neotropicais, inclusive para *testacea* (*s.str.*) da região de Manaus e Porto Velho. Usualmente, ocorre nas espécies de hábitos subterrâneos, mas tive oportunidade (Camargo, n.p.) de observar estruturas homólogas ou análogas mesmo em espécies de Meliponinae que nidificam em árvores.

### 3.5. MISCELÂNEA DE NOTAS BIONÔMICAS

A determinação de castas em *Partamona* (*s.str.*), como em muitos Trigonini, é feita, aparentemente, em base trófica (veja Darchen, 1973 e Camargo, 1972). As células reais são bem maiores que as das operárias e machos e construídas, quase sempre, na periferia dos favos. Tenho notado, também, em alguns ninhos que estudei, células reais no invólucro. Isso indica, que todos os demais indivíduos do favo emergiram, e que este foi totalmente destruído (o que é usual em Meliponinae), restando, apenas, as células reais que, então, são fixadas no invólucro. Esse fato mostra que a rainha, ou tem um período de diapausa ou, simplesmente, tem um período de desenvolvimento mais longo que o das operárias e machos.

O sexo, como em muitos outros Hymenoptera, é determinado através do sistema haplo-diplóide (arrenotoquia), ou seja, os machos são haplóides (originários de ovos não fertilizados) e as fêmeas são diplóides (de ovos fertilizados, *apud* Kerr, 1969).

Kerr & Silveira (1972), estudando cariótipos, colocam *Partamona* (*s.str.*) junto ao grupo *Trigona*, *Tetragona*, *Nannotrigona*, *Geotrigona* e *Scaptotrigona*, todos com  $n = 17$  cromossomos.

O sistema glandular de *cupira*, de acordo com Cruz-Landin (1967), não apresenta gran-

des especializações com relação aos demais Trigonini. A figura 42 (mandíbula e glândula mandibular) apresentada por essa autora, não é de *cupira* e, certamente, de nenhuma outra *Partamona*, pois a mandíbula das espécies deste gênero apresentam somente dois dentes, e não quatro (que é peculiar a *Trigona*, *s.str.*, e *Paratrigona*) como na figura citada. É possível que tenha havido troca de figuras e não erro de identificação da espécie.

Na localidade de Lapa -PR- em 1961, Moure (inf. pessoal) observou operárias de *cupira helleri* retirando terra sempre do mesmo local, e transportando a porção retirada nas corbículas, como se fossem bolas de pólen.

## 4. O ESTUDO DA VARIAÇÃO GEOGRÁFICA

O estudo da variação geográfica dos organismos não é uma questão puramente prática, para poderem empregar-se corretamente os conceitos taxonômicos, mas, sim, a maneira de levantar dados para o estudo dos padrões de especiação (Mayr, 1942).

Os processos de variabilidade dos organismos e os fatores relacionados, ou responsáveis, estão muito bem discutidos em Mayr (1942 e 1963), Dobzhansky (1941) e, de uma maneira sumária, mas elegante, em Vanzolini (1970).

A escolha dos caracteres, as técnicas e os métodos, são os problemas mais sérios em um estudo deste tipo, além da representação geográfica do material disponível. A metodologia mais viável, e que é a utilizada neste trabalho (vide métodos), é aquela desenvolvida por Vanzolini (1951) e Vanzolini & Williams (1970), denominada "método de transectos", que consiste em comparar caráter por caráter em grupos de localidades alinhadas geograficamente. Na integração de todos os transectos para todos os caracteres, se obtém o padrão de variação ou de diferenciação da espécie. Este modelo de trabalho, evidentemente, pressupõe a diferenciação geográfica e é aplicável ao nível de espécie ou de complexos em transição. Foi adotado com base em uma inspeção preliminar em parte do material deste trabalho, no qual notamos existir alguma variação geográfica, e no trabalho de Moure & Kerr (1950), que mos-