



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

GEOVAN FIGUEIRÊDO DE SÁ FILHO

**FORRAGEAMENTO DE ABELHAS SEM FERRÃO *Melipona subnitida* (APIDAE,
MELIPONINI) EM UMA ÁREA DE BREJO DE ALTITUDE NO NORDESTE
BRASILEIRO**

MOSSORÓ

2016

GEOVAN FIGUEIRÊDO DE SÁ FILHO

**FORRAGEAMENTO DE ABELHAS SEM FERRÃO *Melipona subnitida* (APIDAE,
MELIPONINI) EM UMA ÁREA DE BREJO DE ALTITUDE NO NORDESTE
BRASILEIRO**

Dissertação apresentada ao Mestrado em Ecologia e Conservação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Terrestres

Orientador: Michael Hrcir, Prof. Dr.

MOSSORÓ

2016

©Todos os direitos estão reservados à Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996, e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tornar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata, exceto as pesquisas que estejam vinculadas ao processo de patenteamento. Esta investigação será base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) seja devidamente citado e mencionado os seus créditos bibliográficos.

F Figueirêdo de Sá Filho, Geovan.
FORRAGEAMENTO DE ABELHAS SEM FERRÃO Melipona
subnitida (APIDAE, MELIPONINI) EM UMA ÁREA DE BREJO
DE ALTITUDE NO NORDESTE BRASILEIRO / Geovan
Figueirêdo de Sá Filho. - 2016.
44 f. : il.

Orientador: Michael Hrncir.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
Ecologia e Conservação, 2016.

1. Abelha Jandaíra. 2. Caatinga. 3. Coleta de
Recursos. 4. Brejos de Altitude. 5. Aclimatização.
I. Hrncir, Michael, orient. II. Título.

GEOVAN FIGUEIRÊDO DE SÁ FILHO

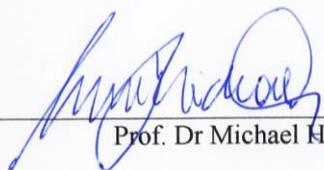
**FORRAGEAMENTO DE ABELHAS SEM FERRÃO *Melipona subnitida* (APIDAE,
MELIPONINI) EM UMA ÁREA DE BREJO DE ALTITUDE NO NORDESTE
BRASILEIRO**

Dissertação apresentada ao Mestrado em Ecologia e Conservação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Terrestres

Defendida em: 27 / 02 / 2016.

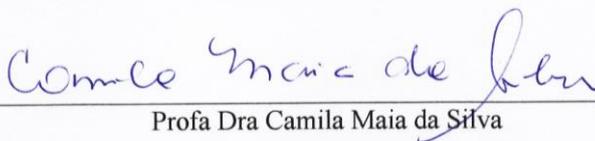
BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr Michael Hrcir



Prof Dr Airton Torres Carvalho



Profa Dra Camila Maia da Silva

A minha mãe, Fátima Figueirêdo, por todo o apoio durante o período e por hoje ser a razão do meu viver.

Aos meus irmãos, Ricardo e Pedro Neto, vocês são minha base.

A minha avó, Nadir Figueirêdo, mulher que continua me dando exemplo de força e superação.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Geovan (*in memoriam*) e Fátima, por terem me proporcionado uma estrutura familiar exemplar priorizando sempre a educação, espero passar a diante o que aprendi com vocês; aonde quer que eu vá levarei vocês em meu coração e pensamentos;

Aos meus irmãos, Ricardo e Pedro Neto, pelo apoio e carinho que sempre tiveram comigo, à vocês meu total respeito e agradecimento; À Jamile, por ser a irmã que não tive; À Giovanna Sofia e Pedro Guilherme, por serem um pedaço de inocência nesse mundo e me proporcionarem em gestos simples, diversas vezes, emoção indescritível.

Agradeço ao meu orientador, Michael Hrcir, pela oportunidade e confiança no desenvolvimento deste trabalho, além de total apoio e liberdade; obrigado por todas as vezes que estava de portas abertas para me receber em sua sala.

Agradeço a Camila Maia-Silva, pelos ensinamentos e direcionamento acadêmico ao longo dessa jornada;

A Airton Torres Carvalho, por ter aceitado ser membro da banca, e a certeza que dará contribuições importantes para o crescimento do trabalho;

Não poderia deixar de agradecer a Sr. Cleomar por ter disponibilizado seu meliponário para que fosse desenvolvido esta pesquisa, você e sua família me acolheu como seu fizesse parte dela. Um grande abraço para Dona Nerice, Henrique, Clécida, Nérito, Ana Beatriz e a anjinha da Duda;

As eternas colegas de curso, mas antes de mais nada irmãs que a vida me presenteou, Mônica Dantas e Naiara França, vocês sempre estiveram presentes em todos os momentos, sejam os acadêmicos ou pessoais, à vocês só tenho a agradecer, a vida nos reserva coisas incríveis, podem acreditar.

A todos os colegas de laboratório (BeeLab), ou a “família científica”: Noeide, Vinício, Amanda Castro, Sara, Paloma, Aline, Amanda Fernandes, Kewen e Jécson, a nossa amizade foi uma das melhores coisas que adquiri pela entrada no laboratório, agradeço pelo bom convívio nesta caminhada e pelos ensinamentos que retiramos dos nossos “arquejos”;

À Gustavo e Jaciara, agradeço em especial por todo o companheirismo e amizade nos momentos que convivemos juntos em nossas coletas (que não foram poucas), o “Trio Parada Dura” não vai acabar com a conclusão desse trabalho, nossa amizade vai perdurar por toda a vida, disso tenho certeza.

Agradeço a minha “Família Sá”, por estarem tão presentes, cada momento que compartilhamos juntos foram inesquecíveis, espero que esta sintonia dure até o fim de nossas vidas;

Aos vários amigos que direta ou indiretamente contribuíram para a conclusão desse estudo. E especial Luiz Ricardo, Arthur Gerard, Pablo (Tsu), Arthur (Titelma), Jonas, Sérgio Cavalcanti, Rafael e Marcílio e a todos os outros que não serão listados aqui por falta de espaço, sem vocês os momentos que quis jogar tudo para o alto seria concretizado, muito obrigado pela parceria que vem de muitos anos.

Aos novos e grandes amigos feitos nessa jornada (Luiz Rocha, Hélio Filho, Milton Luiz e Helder Júnior), obrigado pelos fáceis e sinceros sorrisos.

Aos amigos de longa data e aos conquistados no meio do caminho, muito obrigado por tudo, até os momentos de distração foram importantes para a conclusão dessa etapa de minha vida.

À CAPES: Pro-Integração pela bolsa de estudo e ao CNPq (Projeto Universal: 404156/2013-4) pelo auxílio financeiro;

Enfim, a todas as pessoas que contribuíram de forma direta ou indireta para a construção desta dissertação.

RESUMO

As características climáticas da Caatinga influenciam diretamente as atividades desenvolvidas pelas abelhas da região, em cenários de aumento de temperatura algumas espécies podem procurar locais de refúgio para sobreviverem. No presente estudo, foi investigada a atividade de forrageamento de *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini), uma espécie de abelha sem ferrão altamente adaptada ao clima quente e semiárido da Caatinga, no nordeste brasileiro. Nós investigamos se esta abelha ajusta sua atividade de forrageamento para as condições climáticas dos enclaves de floresta úmida em altitudes elevadas no interior da Caatinga, caracterizadas por temperaturas ambientais reduzidas e precipitação elevada em comparação com as regiões de planície. Para isso, estudamos a atividade de pólen e néctar de quatro colônias de *M. subnitida* em Martins-RN, município localizado a uma altitude de aproximadamente 750 m. Entre março e dezembro de 2015, nós contamos o número de forrageiras que retornaram durante 5 minutos a cada meia hora (entre 05:00-08:00) e a cada hora (entre 09:00-17:30) e foi registrada a temperatura ambiental. A janela térmica de pólen (faixa de temperaturas ambiental dentro do qual 90% das forrageiras retornaram para a colônia) foi entre 20 e 31 °C (amplitude = 11 °C), e de néctar entre 20 e 31 °C (amplitude = 11 °C). A diferença entre as forrageiras de pólen e de néctar relacionadas às temperaturas médias de retorno às colônias foi estatisticamente significativa ($T_{MED}\text{-Pólen} = 23\text{ °C}$; $T_{MED}\text{-Néctar} = 25\text{ °C}$; Mann-Whitney Rank-Sum-Test: $P < 0,001$). Nossos resultados indicam que *M. subnitida* é capaz de ajustar sua atividade de forrageamento para as condições climáticas dos enclaves de floresta úmida, sincronizando o seu limiar de temperatura mais baixa para as temperaturas baixas da manhã nesse habitat, sendo significativamente inferiores aos das regiões de menor altitude da Caatinga. Estes resultados indicam os brejos de altitude como possível habitat de refúgio para *M. subnitida* em vista do aquecimento global previsto para as próximas décadas.

Palavras-chave: Abelha Jandaíra, Caatinga, Coleta de recursos.

ABSTRACT

The climatic characteristics of the Brazilian Tropical Dry-Forest, the Caatinga in northeastern Brazil, directly influence the activities of bees occurring in this region. Due to future climate warming, some species may change their geographic distribution towards "climate refuge habitats" particularly at higher altitudes. In this study, we investigated the foraging activity of *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini), a stingless bee species highly adapted to the hot and semiarid climate of the Caatinga. We investigated, whether this bee adjusts its foraging activity to the climatic conditions of the Moist Forest Enclaves at high altitudes located within the Caatinga biome, characterized by lower ambient temperatures and higher rainfall compared to the surrounding lowland regions. For this, we studied the pollen and nectar foraging activity of four colonies of *M. subnitida* at Martins-RN, which is situated at an altitude of approximately 750 m. Between March and December of 2015, we counted the number of foragers during 5 minutes every half hour (between 05:00-08:00) and hourly (between 09:00-17:30) and registered the ambient temperature. The thermal window of pollen foraging (range of environmental temperatures at which 90% of bees returned to the colony) was between 20 and 31 ° C (range = 11 ° C) and that of nectar foraging between 20 and 31 ° C (range = 11 ° C). The difference between pollen and nectar foraging concerning the thermal window was statistically significant ($T_{MED-Pollen} = 23$ ° C; $T_{MED-Nectar} = 25$ ° C; Mann-Whitney Rank-Sum-Test: $P < 0.001$). Our results indicate that *M. subnitida* is able to adjust its foraging activity to the climatic conditions prevailing at Moist Forest Enclaves, mainly through adjusting its lower temperature threshold to the low ambient temperatures in the morning in this habitat, which are significantly lower than those of lowland Caatinga regions. These results indicate that Moist Forest Enclaves at high altitudes are possible refuge habitats for *M. subnitida* in view of global warming predicted for the coming decades.

Keywords: Bee Jandaíra, Caatinga, Resource Collection.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	–	Localização da área de estudo. Cidade de Martins no estado do Rio Grande do Norte.....	17
Figura 2	–	Abelha jandaíra (<i>Melipona subnitida</i>) estudada durante o período de março à dezembro/2015 em ambiente de brejo de altitude na caatinga.....	18
Figura 3	–	Valores mensais da temperatura média do ar ($T_{MÉD}$) e da umidade relativa média ($UR_{MÉD}$) (a), da temperatura máxima ($T_{MÁX}$), temperatura mínima ($T_{MÍN}$) e precipitação total (PREC) (b) para o período de março á dezembro de 2015 para o Brejo de Altitude, Martins/RN.....	26
Figura 4	–	Número de plantas em floração (a) e horário médio de nascer do sol (b) para os meses de estudo (março à dezembro/2015) no Brejo de Altitude, Martins/RN.....	26
Figura 5	–	Variação mensal da atividade forrageira (a e b) e a média mensal do número máximo de abelhas forrageiras (c) <i>Melipona subnitida</i> de pólen e néctar em ambiente de Brejo de Altitude ao longo do período do estudo (março à dezembro/2015). H_{INI} , Horário de início do forrageamento. H_{FIM} , Horário de fim do forrageamento. H_{PICO} , horário de pico do forrageamento.	27
Figura 6	–	Esquema com a influência dos parâmetros ambientais sobre os parâmetros coloniais da <i>Melipona subnitida</i> em ambiente de brejo de altitude durante o período do estudo, de março a dezembro/2015. (setas vermelhas = influência negativa; setas pretas = influência positiva).....	28
Figura 7	–	Janela térmica de forrageamento de pólen e néctar da <i>Melipona subnitida</i> em ambiente de Brejo de Altitude, Martins/RN. O BoxPlot horizontal indica a temperatura mediana de coleta do recurso (linha vertical na caixa), a faixa de temperatura com 50% de atividade (caixa), 80% (linhas fora da caixa) e 90% de atividade (pontos extremos).	29
Figura 8	–	Regressão sigmoidal da porcentagem de mortalidade das abelhas jandaíra (<i>Melipona subnitida</i>) de brejo de altitude durante o experimento em estufa (B.O.D.).....	30

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Médias mensais dos parâmetros ambientais mensurados durante os meses de estudo para o Brejo de Altitude, em Martins/RN.....26
- Tabela 2** – Variação da atividade colonial do forrageamento de pólen e néctar da *Melipona subnitida* em ambiente de Brejo de Altitude, Martins/RN, entre os meses de março à dezembro de 2015. H_{INI} : Horário de início do forrageamento. H_{FIM} : Horário de término do forrageamento. H_{PICO} : Horário de pico do forrageamento. $F_{MÁX}$: Número máximo de abelhas forrageadoras.....27
- Tabela 3** – Modelos de Regressão Múltipla - Melhores Subconjuntos. As variáveis dependentes foram as variáveis coloniais (VC): H_{INI} , horário de início do forrageamento; H_{PICO} , horário do pico do forrageamento; H_{FIM} , horário do fim do forrageamento; $F_{MÁX}$, número máximo de abelhas forrageadoras; $CON_{AçucarNéctar}$, concentração de açúcar no néctar coletado pelas abelhas forrageiras; $VOL_{Néctar}$, volume do néctar coletado pelas abelhas forrageiras; e uma variável ambiental: P_{FLO} , número de plantas em floração; as variáveis independentes (variáveis ambientais) testadas foram: $T_{MÁX}$, temperatura máxima do mês (°C); $T_{MÍN}$, temperatura mínima do mês (°C); $UR_{MÉD}$, umidade relativa média do mês (%); $PREC$, precipitação total mensal (mm); H_{SOL} , horário do nascimento do sol; P_{FLO} , número de espécies em plantas em floração. CO - constante da regressão linear múltipla. N: número de meses. F: Regressão linear múltipla. s.e. - sem influência registrada.....28
- Tabela 4** – Comparação da amplitude, da janela térmica e da média de temperatura para o forrageamento de pólen e néctar da *Melipona subnitida* em ambiente de Brejo de Altitude, em área não nativa e em área urbana e natural na Caatinga (N = número de abelhas forrageiras).....40

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	13
2.	MATERIAL E MÉTODOS.....	16
2.1	<i>Área de estudo e espécie estudada</i>	<i>16</i>
2.2	<i>Influência das variáveis ambientais sobre o forrageamento de Melipona subnitida.....</i>	<i>17</i>
2.2.1	<i>Avaliação da atividade forrageira de pólen e néctar.....</i>	<i>18</i>
2.2.2	<i>Concentração de açúcar e volume do néctar coletado pelas abelhas forrageiras.....</i>	<i>19</i>
2.2.3	<i>Análise de dados.....</i>	<i>19</i>
2.3	<i>Janela térmica do forrageamento de néctar e pólen.....</i>	<i>21</i>
2.4	<i>Tolerância térmica da Melipona subnitida de ambiente de brejo de altitude</i>	<i>21</i>
3.	RESULTADOS.....	22
3.1	<i>Variáveis ambientais.....</i>	<i>22</i>
3.2	<i>Forrageamento de pólen.....</i>	<i>22</i>
3.3	<i>Forrageamento de néctar.....</i>	<i>23</i>
3.4	<i>Influência das variáveis ambientais no forrageamento de pólen.....</i>	<i>23</i>
3.5	<i>Influência das variáveis ambientais no forrageamento de néctar.....</i>	<i>24</i>
3.6	<i>Janela térmica do forrageamento de pólen e néctar.....</i>	<i>29</i>
3.7	<i>Tolerância térmica da Melipona subnitida de ambiente de brejo de altitude.....</i>	<i>30</i>
4.	DISCUSSÃO	30
4.1.	<i>M. subnitida é capaz de ajustar sua atividade forrageira às condições climáticas dos brejos de altitude.....</i>	<i>31</i>
4.2.	<i>O ajuste da atividade forrageira é possível devido à capacidade de expandir a janela térmica.....</i>	<i>35</i>
4.3	<i>Possíveis mudanças termo-fisiológicas.....</i>	<i>36</i>
4.4	<i>Conservação de M. subnitida em brejos de altitude.....</i>	<i>37</i>
5.	REFERÊNCIAS	40

1. INTRODUÇÃO

Abelhas sem ferrão (Apini, Meliponini) são um grupo de abelhas altamente eussociais (sobreposição de gerações, divisão de tarefas e o cuidado cooperativo com a prole: Wilson, 1971), que possui mais de 500 espécies descritas, com ocorrência principalmente em regiões tropicais e subtropicais do planeta e são nativas das Américas (Michener, 2013). Algumas espécies têm distribuição geográfica limitada e, conseqüentemente, são extremamente especializadas para o ambiente onde vivem, incluindo fatores bióticos, tais como ocorrência de fontes de alimento ou lugares para nidificação (Fierro et al., 2012), e fatores abióticos, tais como temperatura e precipitação. Entre estes, as temperaturas ambientais comprometem diretamente o desenvolvimento e a sobrevivência das abelhas, pois larvas e pupas necessitam estar em uma faixa temperatura ótima para o desenvolvimento bem sucedido, diferentemente das abelhas adultas que possuem limites térmicos mais abrangentes (Huey e Kingsolver, 1993; Heinrich, 1993). No entanto, os adultos também são altamente influenciados pela temperatura ambiental, visto que sua atividade de forrageamento está restrita a "janelas térmicas", sendo a faixa de temperaturas ambientais onde os indivíduos tem seu melhor desempenho (Stone et al., 1999). Em regiões onde predominam baixas temperaturas ambientais as abelhas precisaram desenvolver mecanismos para o aquecimento corporal e colonial (Heinrich, 1979; Heinrich, 1981), entretanto em regiões com temperaturas elevadas elas desenvolveram mecanismos para baixar a temperatura corporal e colonial, mantendo as condições internas numa faixa de temperatura que permita o crescimento e sobrevivência dos imaturos, e conseqüentemente, a sobrevivência da colônia (Heinrich, 1993; Sung et al., 2008).

Melipona subnitida popularmente conhecida como “abelha jandaíra” é nativa do nordeste brasileiro (Zanella, 2000), região que apresenta condições climáticas semiáridas, com temperaturas ambientais elevadas o ano todo (Ferraz et al., 2008). A precipitação baixa e

irregular resulta na floração da maioria das plantas durante períodos curtos e imprevisíveis, o que exige das abelhas, que dependem desses recursos, estratégias de ajustar sua vida colonial rapidamente a mudanças ambientais, principalmente com respeito à disponibilidade dos recursos florais (Maia-Silva et al., 2015). Além disso, *M. subnitida* é extremamente especializada a viver em temperaturas ambientais elevadas, o que prejudica a sobrevivência de colônias dessa espécie de abelhas sem ferrão quando introduzida em regiões com temperaturas ambientais baixas (Maia-Silva et al., 2014). Talvez, por causa dessas adaptações às condições climáticas da Caatinga, a ocorrência natural dessa espécie de abelha sem ferrão esteja restrita a esse bioma (Zanella e Martins, 2003).

Na região semiárida brasileira estão localizados os brejos de altitude. Estas “ilhas” de floresta úmida na Caatinga apresentam características ambientais peculiares, tais como altitudes em geral superiores a 600 m, clima úmido ou subúmido com precipitação anual entre 900 e 1300 mm. A vegetação natural destas localidades é a floresta perenifólia ou subperenifólia, que recobre os topos e as vertentes de serras que, por sua vez, são circundadas por vegetação xerófila de Caatinga (Andrade e Lins 1964; Andrade-Lima 1982). *M. subnitida* não ocorre naturalmente nessas ecorregiões (Carvalho et al., 2016 – no prelo), porém há 20 anos colônias desta espécie de abelha sem ferrão foram introduzidas no brejo de altitude de Martins-RN para fins econômicos de produção de mel. A sobrevivência das colônias neste local desde então demonstra que *M. subnitida* aparentemente consegue lidar com as características ambientais do hábitat, sugerindo capacidade de aclimatização a ambientes do qual ela não é nativa.

A aclimatização é o ajustamento fisiológico resultando da exposição do organismo a condições ambientais diferentes das condições do ambiente do qual é nativo (Hill et al., 2011). A suposta capacidade de aclimatização de *M. subnitida* aos brejos de altitude é um ponto interessante para estudos, particularmente frente às alterações climáticas que estão ocorrendo em todo o planeta, pois as mudanças climáticas globais deverão provocar modificações na

distribuição espacial de espécies dos ecossistemas (Walther et al., 2002; Brown e Paxton, 2009), além de causar a extinção de algumas espécies (Montoya e Raffaelli, 2010). Giannini et al. (2012) analisando a influência das mudanças climáticas na distribuição de espécies de abelhas (abelhas solitárias e abelhas sem ferrão) observaram uma potencial perda de áreas adequadas para sua ocorrência no futuro. É provável que haja uma nova distribuição vertical das abelhas, onde as espécies que habitam baixas altitudes provavelmente irão migrar para altitudes mais elevadas, pois essas áreas terão as condições ambientais e vegetação similar ao que ocorre atualmente nas áreas de planície (Pyke et al. 2016). Neste cenário de aquecimento global previsto, os brejos de altitude podem se tornar áreas de refúgio para a biodiversidade da Caatinga (Velooso et al., 1991).

O objetivo deste estudo foi avaliar a suposta aclimatização de *M. subnitida* às condições ambientais de brejos de altitude. Perguntamos (1) Quais fatores ambientais (bióticos e abióticos) influenciam a atividade de forrageamento das abelhas neste hábitat? (2) As abelhas ajustam sua atividade forrageira às condições térmicas da região? (3) Visto que as abelhas foram introduzidas nesta região mais fria do que o ambiente natural há 20 anos, será que as colônias mostram mudanças na sua fisiologia térmica, particularmente com respeito a seu limite térmico?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo e espécie estudada

O estudo foi realizado de março a dezembro de 2015, em uma área de Brejo de Altitude (Figura 1), localizado no município de Martins/RN (06° 05' 16" S 37° 54' 39" O). A altitude da região é de aproximadamente 750 m e possui um clima tropical, com vegetação de Floresta Atlântica (Tabarelli e Santos, 2004). Segundo a classificação de Köppen o clima é do tipo As (Temperaturas Médias Anuais: máxima: 26,0 °C, mínima: 15,0 °C), com menor pluviosidade

no verão do que no inverno (Alvares et al., 2014) onde a precipitação anual acumulada é 686 mm, diferentemente do restante da Caatinga que a precipitação anual acumulada é de 502 mm (Emparn, 2015) e suas temperaturas médias anuais são entre 34,2 °C e 22,6 °C, máxima e mínima, respectivamente (INMET, 2015)

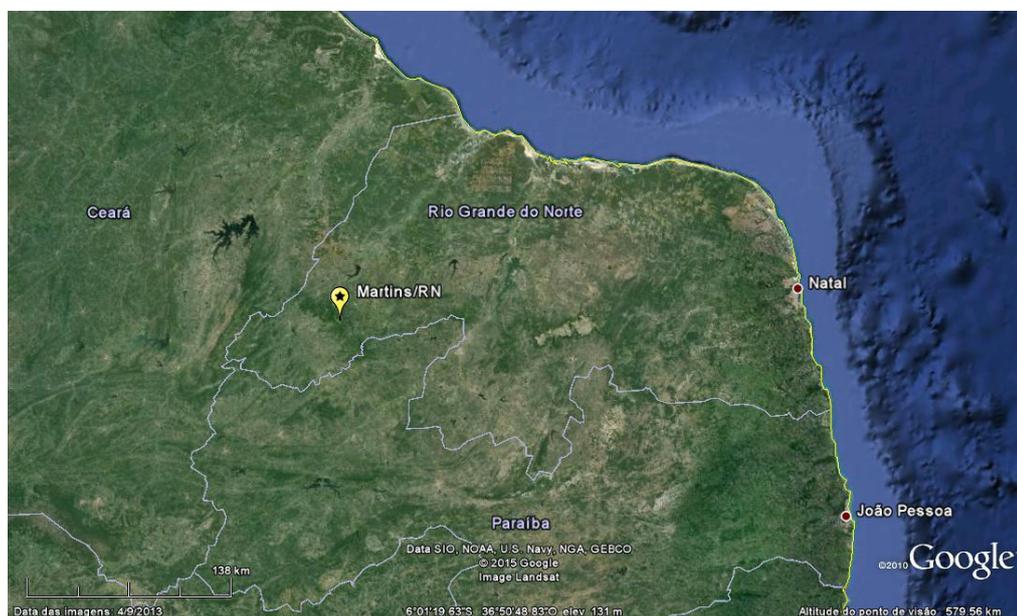


Figura 1. Cidade de Martins no estado do Rio Grande do Norte, área de desenvolvimento do estudo. Fonte: Google Earth

A espécie estudada foi a abelha sem ferrão *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini), conhecida popularmente como jandaíra (Figura 2). Esta espécie ocorre naturalmente na porção norte da Caatinga da região Nordeste do Brasil em altitudes abaixo de 400 metros, com alguns registros acima dos 600 metros, em pontos secos do Piauí e no Planalto da Borborema na Paraíba (Carvalho et al., 2016 – no prelo). Na área do presente estudo a jandaíra foi introduzida com finalidade econômica (produção de mel) e preservação da espécie em meados de 1996.



Figura 2. Abelha jandaíra (*Melipona subnitida*) estudada durante o período de março a dezembro/2015 em ambiente de brejo de altitude na caatinga.

2.2. *Influência das variáveis ambientais sobre o forrageamento de Melipona subnitida*

Ponto central desse estudo foi investigar se e de qual forma os parâmetros ambientais, tanto os bióticos e os abióticos (temperatura, umidade relativa, precipitação, número de espécies de plantas em floração e horário do nascer do sol), estão influenciando a atividade forrageira de *M. subnitida* no ambiente de brejo de altitude. Para isto, a temperatura e umidade relativa foram registrados através de um termo higrômetro (Instrutemp ITPA 8001) das 05:00 às 17:30 nos dias de observação. Dados de precipitação acumulada ao longo de cada mês de estudo foram obtidos da EMPARN - Empresa de Pesquisa Agropecuária do Rio Grande do Norte (www.emparn.rn.gov.br) e os horários do nascer do sol mensal foram obtidos no site www.suncalc.net. O número de espécies de plantas em floração (parâmetro ambiental biótico) no entorno da área de estudo foi registrado mensalmente por meio de observações diretas e coletas de amostras. Amostras do material botânico foram coletadas e depositadas no herbário Dárdano de Andrade Lima da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA).

2.2.1. Avaliação da atividade forrageira de pólen e néctar

Entre março e julho de 2015 (meses de maior atividade da espécie) a atividade de forrageamento de quatro colônias de *M. subnitida* foi registrada mensalmente durante três dias consecutivos, e entre agosto e dezembro de 2015 durante um dia em cada mês. As colônias mantidas em caixas de madeira comumente utilizada na criação da espécie (caixa racional modelo nordestino: Bruening, 2001) estavam localizadas em um meliponário estabelecido em meados de 1996. O número das abelhas forrageiras que retornavam a colônia com néctar ou pólen foi contabilizado durante cinco minutos a cada meia hora nos horários de maior atividade (entre 05h00min e 8h00min) e a cada hora nos horários de menor atividade (entre 09h00min e 17h30min). Foram consideradas forrageiras de pólen aquelas abelhas que retornavam à colônia com recurso visível em sua corbícula, visto que foi possível distinguir entre abelhas que carregavam na corbícula pólen, resina ou barro (Pierrot e Schlindwein, 2003). O número de forrageadoras de néctar foi estimado por meio do número de abelhas que entravam na colônia sem pólen na corbícula, subtraindo desse valor o número de abelhas que saíram da colônia com detritos, devido à dificuldade de distinguir de maneira rápida entre abelhas com néctar e aquelas que voltaram à colônia depois de descartarem os detritos no ambiente (Nunes-Silva et. al., 2010).

2.2.2. Concentração de açúcar e volume do néctar coletado pelas abelhas forrageiras

Para avaliar o volume e a concentração de açúcar do néctar coletado pelas abelhas, foi fechada a entrada das colônias por 10 minutos a cada hora entre às 05h00min e 17h00min logo após as observações da atividade forrageira. As forrageadoras de néctar foram capturadas individualmente e subsequentemente adormecidas em um recipiente com gelo por aproximadamente 3 minutos para facilitar o manuseio e a retirada do néctar. Posteriormente o

abdômen das abelhas foi levemente pressionado para regurgitarem o néctar (Biesmeijer et al., 1999). A carga de néctar regurgitada foi capturada com um micro capilar graduado (volume máximo: 20 μ L) e o volume foi medido. A concentração de açúcar do néctar foi analisada utilizando um refratômetro digital (Krüss - DR201-95). Abelhas sem cargas de líquidos e abelhas que transportavam cargas com menos de 5% de concentração de açúcar foram ignoradas como forrageadoras de néctar e excluídas das análises de dados (Roubik e Buchmann, 1984).

2.2.3. *Análise de dados*

Em cada mês do estudo os parâmetros ambientais avaliados foram: T_{MED} , temperatura média do mês ($^{\circ}$ C); T_{MAX} , temperatura máxima do mês ($^{\circ}$ C); T_{MIN} , temperatura mínima do mês ($^{\circ}$ C); UR_{MED} , umidade relativa média do mês (%); $PREC$, precipitação mensal total (mm); H_{SOL} , horário do nascer do sol; P_{FLOR} , número de espécies de plantas em floração. Os parâmetros descrevendo a atividade forrageira, tanto de néctar como pólen, foram: H_{INI} , horário de início do forrageamento, H_{FIM} , horário do fim de forrageamento, H_{PICO} , horário do pico de forrageamento, e F_{MAX} , número máximo de abelhas forrageiras. Para cada mês e colônia foi calculado o valor médio desses parâmetros de atividade forrageira (entre 03 e 07/2015: média de 3 dias; entre 08 e 12/2015: valor do único dia de observação). O horário de início do forrageamento foi considerado o primeiro horário no qual foram contabilizadas abelhas retornando ao ninho com recurso. O horário do fim do forrageamento foi o horário da última contagem de atividade contínua, seguida por no mínimo duas contagens de zero forrageadoras. O horário de pico de forrageamento foi calculado como vetor médio da atividade forrageira através do software de estatística circular Oriana 4.02 (Kovach Computing Services, Anglesey, Wales). Para as análises estatísticas, os dados de tempo (hora:minuto) foram transformados em número decimais, hora + (minutos/60), de modo que, por exemplo, 5:30h tornou-se 5,5. Para o forrageamento de néctar ainda foi calculado o volume médio ($VOL_{Néctar}$) e a concentração

média de açúcar ($CONC_{\text{AçúcarNéctar}}$) no néctar coletado pelas abelhas mensalmente em cada colônia.

Para as análises estatísticas foram usadas as médias mensais dos parâmetros de atividade forrageira de cada colônia. As possíveis relações entre as variáveis ambientais e os parâmetros de atividade forrageira foram avaliadas por meio de modelos de regressão múltipla – melhores subconjuntos (*Best Subset Regression Models*) usando Cp de Mallow como medida de qualidade dos modelos de ajuste. O Cp de Mallow tende a encontrar o melhor subconjunto que inclui apenas os fatores preditivos importantes da respectiva variável dependente, sendo menos dependente do número de efeitos no modelo, sendo R^2 o estimador da qualidade do ajuste (Gorman e Toman, 1966). O coeficiente de determinação ajustado R^2 Adj (R^2 corrigido para o número de variáveis independentes do modelo) foi utilizado para determinar a proporção da variabilidade nos dados que se explica pelo respectivo modelo (Zar, 2010). Para investigar possíveis diferenças nos parâmetros de atividade forrageira entre os meses de estudo foram aplicados testes Repeated Measures ANOVA (teste de Tukey para comparação entre pares). Todas as análises estatísticas foram feitas utilizando o software SigmaPlot 12.5 (Systat Software Inc., U.S.A.).

2.3. Janela térmica de forrageamento de pólen e néctar

Para investigar a faixa de temperatura em que a *M. subnitida* coleta os recursos (pólen e néctar) durante o estudo, foi avaliada a janela térmica de forrageamento através do número de abelhas que retornavam à colônia em determinada temperatura ambiental (faixa de temperatura em que 90% da atividade forrageira ocorreu) (Maia-Silva et. al., 2014). Foi utilizado o Teste (Mann-Whitney Rank Sum Test) para identificar possíveis diferenças entre as janelas térmicas das forrageadoras de pólen e de néctar.

2.4. Tolerância térmica da *M. subnitida* de ambiente de brejo de altitude

Para avaliar a tolerância térmica das abelhas *M. subnitida* que habitam brejos de altitudes foi realizado um experimento seguindo a metodologia proposta por Kovac et al. (2014). Abelhas forrageiras foram capturadas em frente das colônias do meliponário de estudo com auxílio de uma rede entomológica. Os indivíduos foram alocados em um recipiente de plástico com abertura para respiração (com água e alimento à vontade) e transportados dentro de caixas térmicas para o Laboratório de Ecologia Comportamental localizado no Campus Central da UFERSA em Mossoró-RN. Dentro do laboratório, as abelhas foram transferidas para caixas de madeira (10x10x5cm) com malha nas laterais (entre 10-15 indivíduos em cada caixa). Foi fornecida às abelhas uma solução de água e sacarose a 50%. As caixas foram colocadas dentro de estufas B.O.D. (NOVATÉCNICA, NT.703) onde permaneceram no mínimo 24 horas à 30°C antes de iniciar o experimento para assegurar a uniformidade das condições experimentais e minimizar efeitos provenientes do transporte. Após este tempo de aclimação, a temperatura dentro das estufas foi aumentada até atingir as temperaturas experimentais de 36, 38, 40, 42, 44, 46, 48, 50 ou 52 °C (duas replicas em cada temperatura experimental). A temperatura experimental foi mantida por 20 minutos e depois reduzida novamente para a temperatura inicial de 30 °C. Oito horas depois foi avaliada a mortalidade dos indivíduos, sendo definido como abelhas mortas as que se encontravam completamente imóveis, mesmo após receber um estímulo suave de contato. Através de uma regressão sigmoidal (SigmaPlot 12.5) foi calculada a temperatura letal TL_{50} para as abelhas (temperatura onde 50% dos indivíduos morreram). A temperatura letal TL_{100} foi definida como a temperatura experimental onde todas as abelhas morreram.

3. RESULTADOS

3.1 Variáveis ambientais

No decorrer do nosso estudo o mês mais quente foi novembro/2015 com T_{MAX} 35,2°C e o mais frio foi agosto/2015 com T_{MIN} 18,1°C. A menor UR_{MED} foi registrada em agosto/2015 (39,3%) e a maior em abril/2015 (80,6%) (Tabela 1). A precipitação (PREC) total durante o estudo foi de 492,5 mm, com o maior valor registrado em março/2015 (309,0 mm). Entre agosto a novembro/2015 não choveu na área de estudo (Figura 3b). O horário de nascer do sol (H_{SOL}) apresentou uma variação de 36 minutos durante os meses de estudo (entre 05h06min e 05h42min) (Figura 4a). O número de espécies de plantas em floração no ambiente (P_{FLO}), variando entre 29 espécies (agosto/2015) e 61 espécies (março/2015) (Figura 4b) foi influenciado positivamente pela precipitação, umidade relativa média e pela temperatura máxima (Regressão múltipla, Best Subset Regression Model: $p < 0,001$; R^2 Adj = 0,78).

3.2 Forrageamento de pólen

Durante o estudo o forrageamento de pólen iniciou entre 05h30min e 9h11min e terminou entre 06h40min e 13h36min (valores médios mensais). Não houve variação significativa ao longo do estudo com respeito ao início (H_{INI}), pico (H_{PICO}) e fim (H_{FIM}) do forrageamento (Tabela 2; Figura 5a). O número máximo de abelhas forrageiras de pólen (F_{MAX}) variou entre 0,5 (valor médio em agosto/2015) e 7,5 (valor médio em março/2015). Foi observado uma diferença estatisticamente significativa em F_{MAX} entre os meses de julho, agosto, setembro e outubro de 2015 (Tabela 2).

3.3 Forrageamento de néctar

Durante o estudo o forrageamento de néctar iniciou entre 5h00min e 16h00min e terminou entre 06h30min e 17h00min. Em agosto/2015, o forrageamento de néctar começou significativamente mais tarde (16h00min) do que nos demais meses do estudo (Tabela 2; Figura 5a). O número máximo de abelhas forrageiras de néctar (F_{MAX}) variou entre 2,0 (valor médio

em agosto/2015) e 11,0 (valor médio em outubro/2015). Foi observado uma diferença estatisticamente significativa em F_{MAX} entre os meses de agosto e outubro de 2015 (Tabela 2). Não foi encontrada uma variação estatisticamente significante entre os horários de pico (H_{PICO}), fim (H_{FIM}). O volume médio mensal do néctar coletado variou entre 1,8 e 9,9 $\mu\text{L}/\text{abelha}$ e a concentração média mensal de açúcar no néctar variou entre 30,8 e 57,7 % (peso/peso), mas tanto o volume como a concentração de açúcar no néctar não apresentaram diferença estatística entre os meses de estudo. No mês de setembro/2015 não foi possível avaliar o volume e a concentração devido falta de amostras de néctar coletado pelas abelhas.

3.4. Influência das variáveis ambientais no forrageamento de pólen

Os horários de início (H_{INI}) e pico (H_{PICO}) de forrageamento de pólen foram influenciados negativamente pela precipitação, e positivamente pela temperatura máxima, o número de plantas em floração e o horário de nascer do sol (Tabela 3; Figura 6). Assim, em meses com menor precipitação, temperaturas ambientais mais elevadas, nascer do sol mais tarde, e com um número elevado de espécies de plantas em floração, as colônias iniciavam sua coleta de pólen mais tarde, resultando em um atraso temporal no forrageamento máximo. Ao contrário de H_{INI} e H_{PICO} , o horário do fim da coleta de pólen (H_{FIM}) não foi influenciado significativamente por nenhum dos parâmetros ambientais avaliados (Tabela 3). O número máximo de abelhas coletando pólen (F_{MAX}) foi influenciado positivamente pela temperatura mínima e pela precipitação (Tabela 3; Figura 6). Assim, nos meses com temperaturas elevadas pela manhã e com quantidade de chuva elevada, as colônias mostravam uma atividade forrageira maior comparada aos meses mais frios e com pouca ou nenhuma precipitação.

3.5. Influência das variáveis ambientais no forrageamento de néctar

No caso da coleta de néctar, observamos influência dos parâmetros ambientais avaliados apenas sobre o horário de início do forrageamento (H_{INI}) e a concentração de açúcar no néctar

coletado (Tabela 3; Figura 6). Nos meses mais quentes (T_{MAX} elevada) e mais úmidos (UR_{MED} elevada), as colônias iniciavam seu forrageamento de néctar mais cedo do que nos meses mais frios e secos. As abelhas coletavam néctar com concentração de açúcar mais elevado nos meses com temperaturas mínimas mais elevadas e com pouca ou nenhuma precipitação. Os parâmetros horário de pico (H_{PICO}) e fim (H_{FIM}) do forrageamento de néctar, número máximo de abelhas forrageadoras (F_{MAX}) e volume do néctar coletado pelas abelhas ($VOL_{Néctar}$) não foram influenciados por nenhuma variável ambiental analisado no presente estudo (Tabela 3).

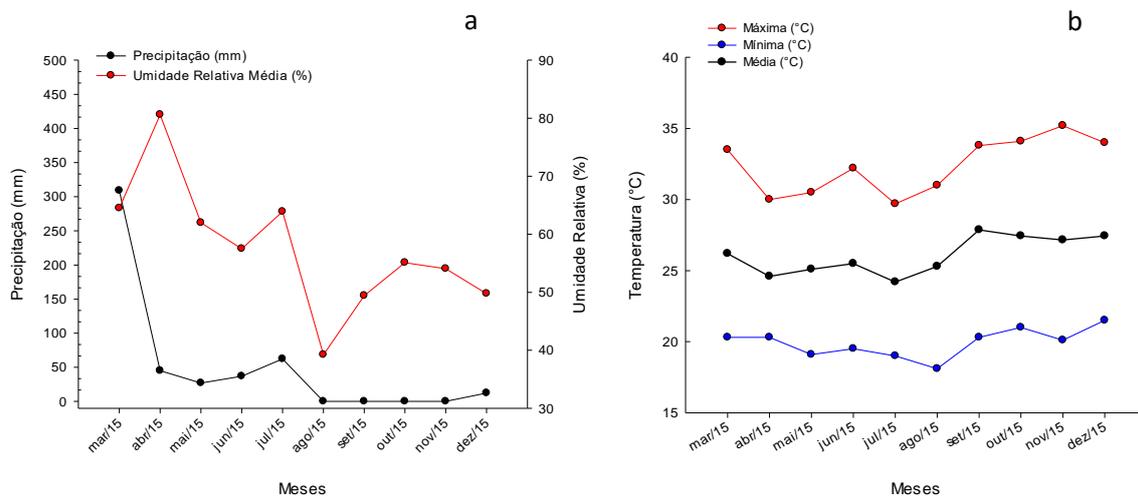


Figura 3. Valores mensais da precipitação total (PREC) e da umidade relativa média (UR_{MED}) (a), da temperatura máxima (T_{MAX}), temperatura média do ar (T_{MED}) e temperatura mínima (T_{MIN}) (b) para o período de março á dezembro de 2015 para o Brejo de Altiude, Martins/RN.

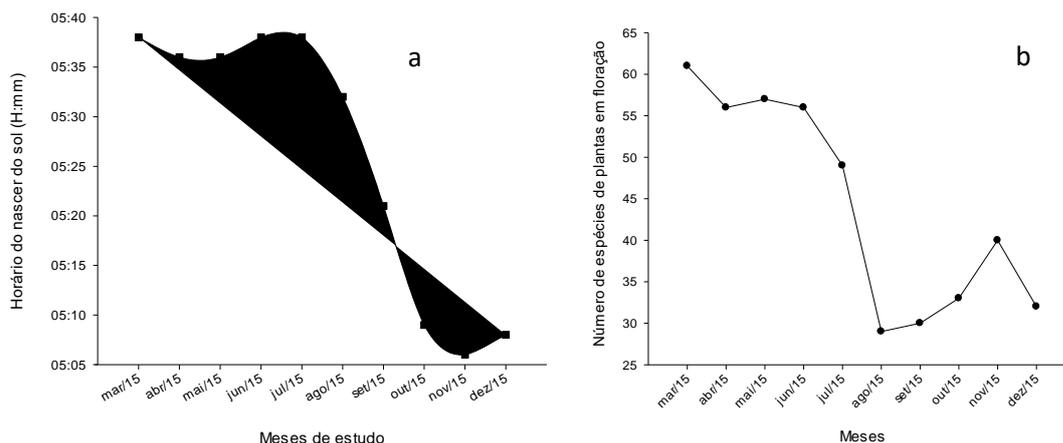


Figura 4. Horário médio de nascer do sol - H_{SOL} (a) e número de espécies de plantas em floração - P_{FLO} (b) nos meses de estudo (março a dezembro/2015) no Brejo de Altitude, Martins/RN.

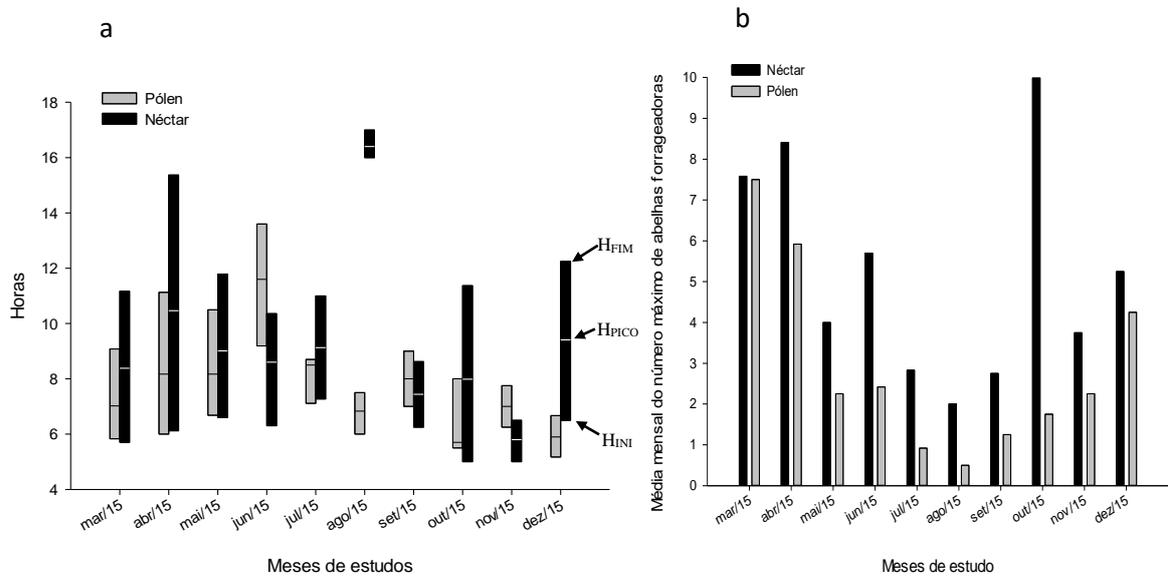


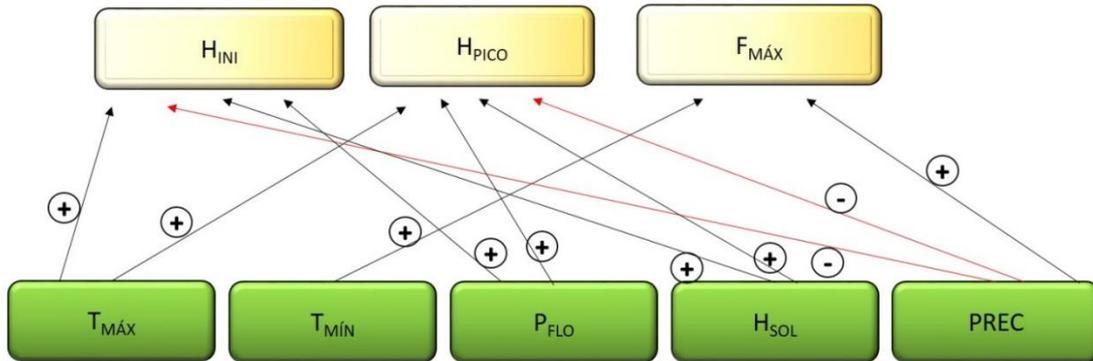
Figura 5. Variação mensal da atividade forrageira (a) e a média mensal do número máximo de abelhas forrageiras (b) *Melipona subnitida* de pólen e néctar em ambiente de Brejo de Altitude ao longo do período do estudo (março a dezembro/2015). H_{INI} , Horário de início do forrageamento. H_{FIM} , Horário de fim do forrageamento. H_{PICO} , horário de pico do forrageamento.

Tabela 1. Médias mensais dos parâmetros ambientais mensurados durante os meses de estudo para o Brejo de Altitude, em Martins/RN. T_{MED} , temperatura média do mês (°C); T_{MAX} , temperatura média máxima do mês (°C); T_{MIN} , temperatura média mínima do mês (°C); UR_{MED} , umidade relativa média do mês (%); $PREC$, precipitação acumulada mensal (mm); P_{FLO} , número de espécies em plantas em floração; H_{SOL} , horário do nascimento do sol.

	mar/15	abr/15	mai/15	jun/15	jul/15	ago/15	set/15	out/15	nov/15	dez/15
T_{MED}	26,2	24,6	25,1	25,5	24,2	25,3	27,8	27,4	27,16	27,44
T_{MAX}	33,5	30	30,5	32,2	29,7	31	33,8	34,1	35,2	34
T_{MIN}	20,3	20,3	19,1	19,5	19	18,1	20,3	21	20,1	21,5
UR_{MED}	64,5	80,6	62	57,5	63,9	39,3	49,4	55,1	54,07	49,78
$PREC$	309	45	27	37	62,2	0	0	0	0	12,3
P_{FLO}	61	56	57	56	49	29	30	33	40	32
H_{SOL}	5:42	5:36	5:36	5:42	5:42	5:30	5:18	5:12	5:06	5:06

Dias de Observação	3	3	3	3	3	1	1	1	1	1
--------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

ATIVIDADE DE FORRAGEAMENTO DE PÓLEN



ATIVIDADE DE FORRAGEAMENTO DE NÉCTAR

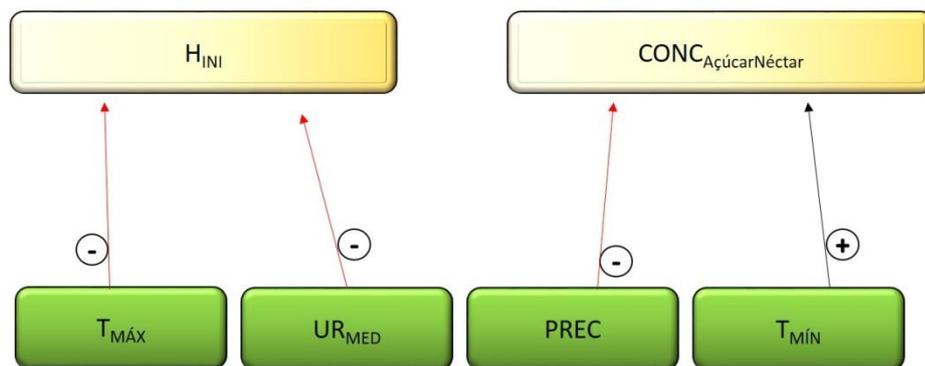


Figura 6. Esquema com a influência dos parâmetros ambientais sobre os parâmetros coloniais da *Melipona subnitida* em ambiente de brejo de altitude durante o período do estudo, de março a dezembro/2015. (setas vermelhas = influência negativa; setas pretas = influência positiva).

Tabela 2. Variação da atividade colonial do forrageamento de pólen e néctar da *Melipona subnitida* em ambiente de Brejo de Altitude, Martins/RN, entre os meses de março a dezembro de 2015. H_{INI}: Horário de início do forrageamento. H_{FIM}: Horário de término do forrageamento. H_{PICO}: Horário de pico do forrageamento. F_{MÁX}: Número máximo de abelhas forrageadoras; CON_{açúcar}Néctar, concentração de açúcar no néctar coletado pelas abelhas forrageiras; VOL_{Néctar}, volume do néctar coletado pelas abelhas forrageiras. Os dados são valores médios das colônias em cada mês; Dias de observação: 03/15 a 07/15 = 3 dias; 08/15 a 12/15 = 1 dia.

	Mar/15	Abr/15	Mai/15	Jun/15	Jul/15	Ago/15	Set/15	Out/15	Nov/15	Dez/15	One Way RM ANOVA
H_{INI} Pólen	5h50 ± 0h08 a	6h00 ± 0h15 a	6h41 ± 1h23 a	9h11 ± 1h53 a	7h07 ± 1h10 a	6h00 ± 0h00 a	7h00 ± 0h00 a	5h30 ± 0h00 a	6h15 ± 2h30 a	5h10 ± 0h17 a	F=1,7; p=0,16
H_{FIM} Pólen	9h05 ± 2h04 a	11h07 ± 4h05 a	10h30 ± 2h04 a	13h36 ± 4h39 a	8h30 ± 1h53 a	7h30 ± 0h00 a	9h00 ± 1h25 a	8h00 ± 0h00 a	7h45 ± 2h13 a	6h40 ± 0h17 a	F=1,987; p=0,13
H_{PICO} Pólen	7h01 ± 0h36 a	8h10 ± 1h11 a	8h11 ± 0h54 a	11h36 ± 3h59 a	8h42 ± 1h29 a	6h38 ± 0h00 a	8h00 ± 0h43 a	5h42 ± 0h04 a	7h00 ± 2h21 a	5h54 ± 0h11 a	F=2,4; p=0,06
F_{MÁX} Pólen	7,5 ± 5,28 b	5,9 ± 1,03 a, b	2,3 ± 1,12 a, b	2,5 ± 1,60 a, b	1,08 ± 0,83 a	0,5 ± 0,57 a	1,25 ± 0,5 a	1,75 ± 0,5 a	2,25 ± 0,96 a, b	4,25 ± 2,75 a, b	F=4,5; p=0,001
H_{INI} Néctar	5h42 ± 0h08 b	6h06 ± 0h20 b	6h36 ± 0h31 b	6h19 ± 0h25 b	7h18 ± 0h23 b	16h00 ± 0h00 a	6h15 ± 0h17 b	5h00 ± 0h00 b	5h00 ± 0h00 b	6h30 ± 2h20 b	F=15,4; p<0,001
H_{FIM} Néctar	11h10 ± 4h46 a	15h22 ± 3h00 a	11h48 ± 0h57 a	10h29 ± 2h57 a	11h00 ± 1h25 a	17h00 ± 0h00 a	8h36 ± 1h36 a	11h18 ± 4h11 a	6h30 ± 0h52 a	12h15 ± 6h04 a	F=1,6; p=0,17
H_{PICO} Néctar	8h16 ± 2h04 a	9h55 ± 1h05 a	8h36 ± 0h40 a	9h11 ± 2h56 a	9h07 ± 0h40 a	16h07 ± 0h00 a	7h27 ± 1h02 a	7h35 ± 2h38 a	5h54 ± 0h34 a	9h28 ± 4h04 a	F=2,1; p=0,078
F_{MÁX} Néctar	7,5 ± 3,54 a, b	8,4 ± 6,17 a, b	4,0 ± 1,33 a, b	5,66 ± 3,47 a, b	2,83 ± 2,08 a, b	2,0 ± 3,37 a	2,75 ± 0,96 a, b	11,0 ± 4,08 b	3,75 ± 2,99 a, b	5,25 ± 2,06 a, b	F=2,8; p=0,017
CON_{açúcar}Néctar	50,3 ± 6,8 a	61,1 ± 11,8 a	52,8 ± 34,6 a	57,62 ± 18,92 a	46,15 ± 3,9 a	30,8 ± 0,0 a	-	49,4 ± 7,4 a	50,65 ± 19,6 a	57,77 ± 9,62 a	F=0,4; p=0,89
VOL_{Néctar}	9,9 ± 1,3 a	8,4 ± 3,5 a	6,6 ± 2,5 a	7,7 ± 4,46 a	8,9 ± 1,0 a	1,8 ± 0,0 a	-	3,58 ± 0,48 a	5,7 ± 3,0 a	5,7 ± 1,9 a	F=1,7; p=0,17

Tabela 3. Modelos de Regressão Múltipla - Melhores Subconjuntos. As variáveis dependentes foram as variáveis coloniais (VC): H_{INI} , horário de início do forrageamento; H_{PICO} , horário do pico do forrageamento; H_{FIM} , horário do fim do forrageamento; F_{MAX} , número máximo de abelhas forrageadoras; $CON_{AÇUCARNéctar}$, concentração de açúcar no néctar coletado pelas abelhas forrageiras; $VOL_{Néctar}$, volume do néctar coletado pelas abelhas forrageiras; as variáveis independentes (variáveis ambientais) testadas foram: T_{MAX} , temperatura máxima do mês (°C); T_{MIN} , temperatura mínima do mês (°C); UR_{MED} , umidade relativa média do mês (%); $PREC$, precipitação total mensal (mm); SOL , horário do nascimento do sol; P_{FLO} , número de espécies em plantas em floração. CO - constante da regressão linear múltipla. N: número de amostras. F: Regressão linear múltipla. s.e. - sem influência registrada. *: $p < 0,05$ **: $p < 0,01$ ***: $p < 0,001$ n.s.: $p > 0,05$

	CO	T_{MAX}	T_{MIN}	UR_{MED}	PREC	H_{SOL}	P_{FLO}	N	F	R^2_{ADJ}
H_{INI} Pólen	-62,12	0,73***	s.e.	s.e.	-0,01***	7,80***	0,07*	32	3,47**	0,49
H_{PICO} Pólen	-134,3	1,16**	0,98 ^{n.s.}	s.e.	-0,02***	14,9**	0,11*	30	3,65**	0,53
H_{FIM} Pólen	2,15	s.e.	s.e.	s.e.	-0,01 ^{n.s.}	s.e.	0,17**	32	2,09 ^{n.s.}	0,28
F_{MAX} Pólen	-21,24	s.e.	1,15**	s.e.	0,01***	s.e.	s.e.	40	4,73***	0,48
H_{INI} Néctar	37,11	-0,7***	s.e.	-0,15***	s.e.	s.e.	s.e.	36	3,17**	0,39
H_{PICO} Néctar	43,7	-0,84**	s.e.	-0,14*	s.e.	s.e.	s.e.	35	1,93 ^{n.s.}	0,24
H_{FIM} Néctar	11,6	-0,8**	1,24 ^{n.s.}	s.e.	s.e.	s.e.	s.e.	36	1,70 ^{n.s.}	0,23
F_{MAX} Néctar	-32,14	s.e.	1,86**	s.e.	s.e.	s.e.	s.e.	40	1,54 ^{n.s.}	0,20
$CON_{AÇUCARNéctar}$	-236,85	s.e.	13,95***	s.e.	-0,07*	s.e.	s.e.	36	3,44**	0,33
$VOL_{Néctar}$	-17,31	s.e.	s.e.	s.e.	s.e.	s.e.	s.e.	36	1,38 ^{n.s.}	0,09

3.6. Janela térmica de forrageamento de pólen e néctar

A janela térmica (95% da atividade forrageira) tanto para o forrageamento de pólen como para o forrageamento de néctar ocorreram entre 20-31°C, apresentando amplitude de 11°C para a coleta de ambos os recursos (Figura 7). Apesar do fato que a faixa térmica, na qual as colônias coletavam pólen e néctar, foi idêntica, a temperatura média da atividade forrageira de pólen (temperatura média = 23 °C, N = 992 abelhas) foi significativamente menor do que a do forrageamento de néctar (temperatura média = 25 °C, N = 1918 abelhas) (Mann-Whitney Rank Sum Test, $p = 0,001$).

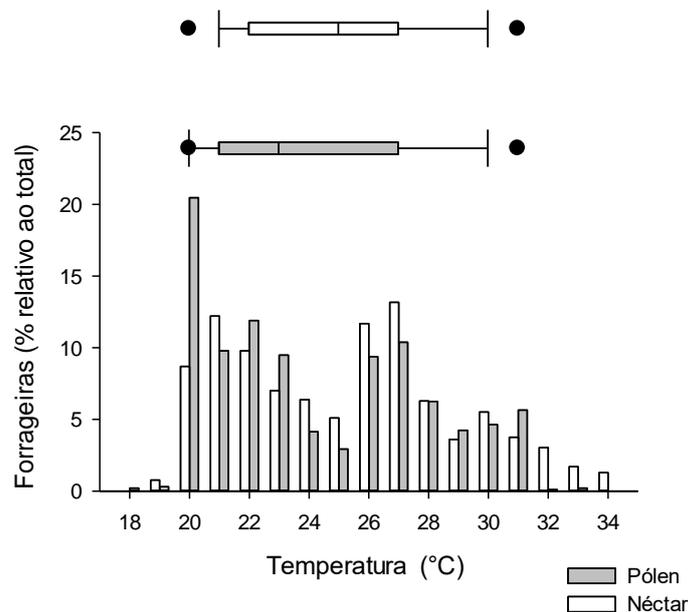


Figura 7. Janela térmica de forrageamento de pólen e néctar da *Melipona subnitida* em ambiente de Brejo de Altitude, Martins/RN. O BoxPlot horizontal indica a temperatura mediana de coleta do recurso (linha vertical na caixa), a faixa de temperatura com 50% de atividade (caixa), 80% (linhas fora da caixa) e 90% de atividade (pontos extremos). N = 2910 abelhas (1918 = abelhas forrageiras de néctar e 992 = abelhas forrageiras de pólen).

3.7 Tolerância térmica da *Melipona subnitida* de ambiente de brejo de altitude

No experimento para investigar a tolerância térmica de *M. subnitida* quando exposta a temperaturas elevadas por 20 minutos, a temperatura letal TL₅₀ (temperatura onde 50% da amostra morreu) foi de 51,4 °C (Regressão sigmoidal; R² = 0,90; p = 0,0004) e a temperatura letal TL₁₀₀ (temperatura onde 100% da amostra morreu) foi registrada aos 52,0 °C (Figura 8).

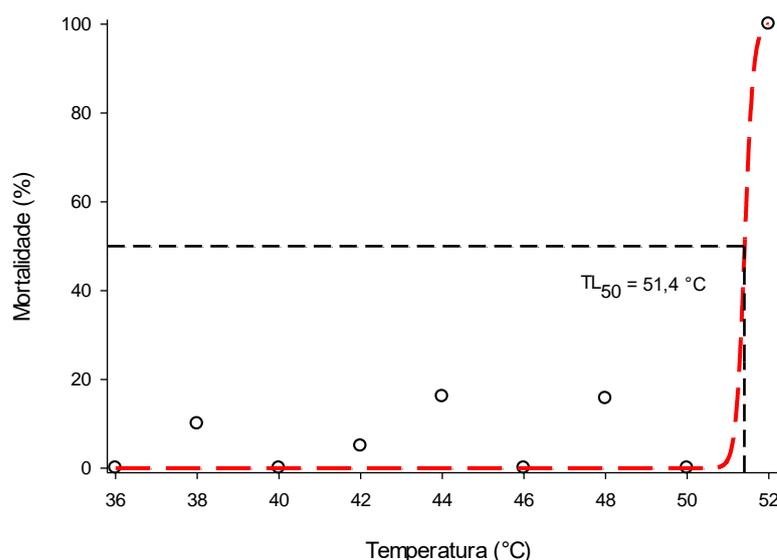


Figura 8. Regressão sigmoidal da porcentagem de mortalidade das abelhas jandaíra (*Melipona subnitida*) de brejo de altitude durante o experimento em estufa (B.O.D.).

4. DISCUSSÃO

Há aproximadamente 20 anos, colônias de *Melipona subnitida*, uma espécie de abelha sem ferrão nativa das planícies de Caatinga na região nordeste brasileira, foram introduzidas no brejo de altitude de Martins-RN para fins de produção de mel. Apesar de não ocorrer naturalmente neste ambiente, os resultados deste estudo demonstram que as abelhas conseguem ajustar sua atividade forrageira em resposta às condições climáticas prevaletentes nos brejos de

altitude (temperatura ambiental mais baixa, precipitação mais elevada do que na Caatinga). Este ajuste é possivelmente resultado da capacidade da espécie de forragear em temperaturas mais baixas do que aquelas no seu hábitat natural, porém não devido a uma mudança fisiológica. O estudo presente aponta à possibilidade de manter e conservar *M. subnitida* em brejos de altitude nas condições climáticas atuais, fato importante para a preservação desta espécie de abelha sem ferrão principalmente frente ao aquecimento global previsto para as próximas décadas.

4.1. M. subnitida é capaz de ajustar sua atividade forrageira às condições climáticas dos brejos de altitude

A situação climática nos brejos de altitude difere significativamente das planícies de Caatinga, por possuírem clima úmido ou subúmido e com precipitação anual entre 900 e 1300 mm (Andrade e Lins 1964; Andrade-Lima 1982). Visto que *M. subnitida* é altamente adaptada a um clima mais quente, o que resulta em uma restrição geográfica às planícies de Caatinga (Zanella e Martins, 2003; 2011), temperaturas baixas principalmente pela manhã podem proporcionar um impacto negativo sobre o forrageamento, causando um atraso considerável no início da coleta de pólen (Maia-Silva et al. 2014). No seu hábitat natural, a temperatura tem uma influência grande na atividade forrageira de *M. subnitida* (Maia-Silva et al. 2015). Neste caso, as temperaturas elevadas (máximas entre 28 e 39 °C) restringem o tempo disponível para a coleta de recursos, e as colônias iniciam e terminam seu forrageamento mais cedo nos meses mais quentes (Maia-Silva et al. 2015). Devido ao fato, que as temperaturas máximas registradas no presente estudo foram mais amenas do que as do hábitat natural de *M. subnitida*, o fim da atividade forrageira das colônias não foi influenciada pela temperatura (Tabela 3). Assim, em ambientes mais frios, *M. subnitida* consegue coletar recursos por mais tempo durante o dia do que nas planícies de Caatinga (H_{FIM} máximo da coleta de pólen: este estudo: 13h36min; hábitat natural: 11h25min; Maia-Silva et al. 2015), o que seria um benefício com respeito à

sobrevivência das colônias já que, teoricamente, resulta no aumento do alimento coletado e estocado. Porque então, esta abelha não ocorre naturalmente nestas regiões?

Fator crítico para o forrageamento de *M. subnitida* em ambientes mais frios são as temperaturas baixas nos horários pela manhã. Devido a sua adaptação ao clima quente das planícies de Caatinga esta espécie de abelha sem ferrão aparentemente perdeu ao longo da evolução a capacidade de aquecer o corpo suficientemente para voar em temperaturas baixas. Abelhas e outros insetos voadores precisam de temperaturas torácicas elevadas para voar. Para conseguirem a temperatura necessária para o voo em temperaturas ambientais baixas, as abelhas vibram os músculos torácicos, o que resulta em um aumento da temperatura corporal (Heinrich, 1993). No caso de *M. subnitida*, a temperatura ambiental mínima necessária para iniciar voo é de 17 °C (Maia-Silva et al. 2014). Em temperaturas abaixo disso as abelhas não conseguem forragear, o que leva a um déficit principalmente na coleta de pólen, visto que a maioria das plantas fornece pólen principalmente pela manhã nos horários mais frios do dia. Assim, outras abelhas, que aquecem seu corpo de forma mais eficiente, esgotam estes recursos florais bem antes que as forrageadoras de *M. subnitida* iniciam sua atividade (Maia-Silva et al. 2014).

Interessantemente, as temperaturas pela manhã nos brejos de altitude não influenciaram o início da atividade forrageira de pólen das abelhas no presente estudo. Isto pode ser explicado pelo fato que durante o estudo as temperaturas não caíram abaixo do valor mínimo necessário para voo de *M. subnitida*. A temperatura mínima registrada era de 18,1 °C, valor parecido às temperaturas mínimas registradas nas planícies de Caatinga (Limão, 2015: 17,8 °C; Maia-Silva et al., 2015: $T_{\text{MIN}} = 17,9$ °C; Silva, 2015: $T_{\text{MIN}} = 22$ °C). Porém, as temperaturas mínimas registradas neste estudo não são a regra na região de Martins. Neste brejo de altitude, as temperaturas pela manhã podem facilmente atingir valores perto de 16 °C (<http://pt.climate->

data.org/location/312245), o que resultaria em um atraso do início de forrageamento das colônias de *M. subnitida* e, conseqüentemente, em um déficit de coleta de recursos.

Além da temperatura, outro parâmetro ecológico determinante para a atividade forrageira de *M. subnitida* no seu hábitat natural é a disponibilidade de recursos no ambiente (Limão, 2015; Maia-Silva et al. 2015). Como mostrado também para os brejos de altitude no presente estudo, a abundância de potenciais recursos florais depende criticamente da precipitação. Com isto, colônias intensificam seu forrageamento em resposta a um aumento da precipitação (e umidade relativa) e, conseqüentemente, do número de plantas em floração. Esta intensificação da coleta de recursos é resultado de um tempo de forrageamento prolongado (presente estudo: colônias iniciam forrageamento de pólen e néctar mais cedo nos meses com maior precipitação; Maia-Silva et al. 2015: colônias terminam forrageamento mais tarde nos meses com maior número de plantas em floração) e um aumento do número de forrageiras coletando determinado recurso (presente estudo: maior número de forrageadoras de pólen nos meses com maior precipitação; Maia-Silva et al. 2015: maior número de forrageadoras de pólen nos meses com maior número de plantas em floração; Limão, 2015: maior número de forrageadoras de néctar nos meses com maior número de plantas em floração). Apesar de certa tendência que as colônias intensificaram o forrageamento de néctar nos meses com maior diversidade de recursos no estudo presente, foi observado o maior número de forrageadoras de néctar em outubro/2015, um mês com reduzido número de plantas em floração. Essa elevada atividade forrageira de néctar pode ter sido decorrente de algum recurso em floração massiva (Collevatti et. al., 2000; para resultados semelhantes no forrageamento de pólen veja: Maia-Silva et al., 2015) fornecendo néctar de alta quantidade e qualidade para as abelhas.

No caso do forrageamento de néctar, os fatores ambientais não influenciam apenas a disponibilidade do recurso, mas também podem influenciar a qualidade (concentração de

açúcar) do néctar coletado (Biesmeijer et al., 1999). O aumento da temperatura ambiental e a diminuição da umidade relativa do ar, por exemplo, acarreta na evaporação do néctar na flor tornando-o mais concentrado com maior teor de açúcar (Biesmeijer et al., 1999). De acordo com isto, em uma área de planície de Caatinga a concentração de açúcar do néctar coletado pelas abelhas foi maior nos meses quentes e secos (Limão, 2015), fato confirmado no presente estudo, onde a concentração do néctar coletado pelas colônias de *M. subnitida* aumentou nos meses mais quentes (parâmetro T_{MIN}) e secos (parâmetro: PREC) (Figura 6).

Além dos parâmetros abióticos, o número de plantas em floração também pode influenciar a concentração do néctar coletado. Limão (2015) observou que colônias de *M. subnitida* em ambiente natural de Caatinga reduziram sua atividade de coleta de néctar e coletaram néctar com diminuída concentração de açúcar com o aumento da temperatura e diminuição da umidade relativa, precipitação e o número de espécies de plantas em floração no ambiente. No presente estudo, no mês de agosto/2015 foi registrada a menor concentração de açúcar no néctar coletada por *M. subnitida* apesar de temperaturas elevadas e ausência de precipitação. Neste caso, o número reduzido de plantas disponíveis no ambiente pode ter sido o fator crítico para a baixa qualidade do néctar coletado. Normalmente, colônias de abelhas sociais tentam maximizar o rendimento energético do forrageamento de néctar, concentrando sua atividade forrageira nos recursos com néctar mais concentrado (Roubik e Buchmann, 1984). Porém, quando tem uma variedade reduzida de fontes de néctar na área de forrageamento, a coleta das abelhas está restrita a poucas espécies de plantas que, às vezes, não produzem néctar com altas concentrações de açúcar. Assim, devido à reduzida opção de escolha, as colônias contentam-se em coletar néctar com reduzida qualidade.

4.2. O ajuste da atividade forrageira é possível devido à capacidade de expandir a janela térmica

Os resultados do presente estudo mostram, que *M. subnitida* consegue ajustar sua atividade de voo a temperaturas ligeiramente mais baixas do que aquelas no seu hábitat natural. Este ajuste comportamental é possível devido certa flexibilidade com respeito à janela térmica (faixa de temperaturas ambientais onde ocorrem 95 % da atividade forrageira). No presente estudo a coleta de pólen e néctar de *M. subnitida* ocorreu em uma faixa térmica entre 20 e 31 °C. Já em estudos desta espécie no seu hábitat natural, a atividade forrageira de néctar e pólen ocorreu a partir de 22 a 23 °C (Limão, 2015; Maia-Silva et al., 2015; Silva, 2015). Esta observada expansão da janela térmica para temperaturas mais baixas é provavelmente resultado das temperaturas ambientais mais baixas nos brejos de altitude do que nas planícies de Caatinga (Tabela 4).

Devido ao fato que a temperatura do ambiente influencia a temperatura corporal dos organismos ectotérmicos e heterotérmicos, como abelhas, estes animais evitam temperaturas ambientais prejudiciais. Temperaturas elevadas podem causar a morte devido ao aumento da temperatura corporal que gera uma falência funcional no organismo do indivíduo. Por outro lado, temperaturas baixas levam a uma redução do metabolismo e, conseqüentemente, a um desempenho comportamental reduzido (Hill et al., 2011). Assim, animais ativos em temperaturas abaixo do ótimo correm um elevado risco de predação e têm um sucesso de forrageamento reduzido devido à reduzida mobilidade. A temperatura ótima para os animais ectotérmicos e heterotérmicos e os limites térmicos de atividade (janela térmica) dependem da sua adaptação à determinada zona climática (Hill et al., 2011). Porém, através de processos de aclimatização (mudanças fisiológicas) podem ocorrer ajustes nesta preferência térmica (Hill et al., 2011).

Em um estudo com *M. subnitida* introduzida em um ambiente significativamente mais frio do que seu hábitat natural, foi registrada uma janela térmica entre 17 a 24 °C (Maia-Silva et al.,

2014). Na maioria dos meses, a temperatura mínima registrada neste ambiente (Ribeirão Preto-SP, região sudeste do Brasil) foi perto de 10 °C. Estes resultados demonstram dois fatos importantes. Primeiro: *M. subnitida* não foi capaz de se aclimatizar ao ambiente, o que resultou em um atraso no início do forrageamento pela manhã e, conseqüentemente, em um déficit de pólen coletado pelas colônias. Segundo: o aparente limite inferior térmico para a atividade forrageira desta espécie é de 17 °C. O fato que as abelhas não aclimatizaram ao ambiente mais frio indica uma forte especialização fisiológica para o hábitat natural. Já o limite inferior térmico de 17 °C demonstra que *M. subnitida* consegue ampliar sua janela térmica até este valor e, portanto, pode habitar regiões onde as temperaturas pela manhã, quando inicia sua atividade forrageira, estão acima de 17 °C.

4.3. Possíveis mudanças termo-fisiológicas

Espécies de animais com ampla distribuição geográfica ou aquelas que vivem em regiões temperadas, onde há uma grande variação climática ao longo do ano, são capazes de modificar sua fisiologia em resposta às condições climáticas do ambiente. Já espécies adaptadas a ambientes relativamente constantes perderam ao longo da evolução esta capacidade de aclimatização (Hill et al., 2011). A distribuição geográfica natural de *M. subnitida* é restrita à nove estados do Nordeste, especialmente na porção norte das áreas de Caatinga, onde há uma influência do clima semiárido (Carvalho et al., 2016 – no prelo). Esta espécie de abelha sem ferrão é altamente adaptada às condições ambientais das planícies de Caatinga. A convivência com este ambiente por milhares de anos, onde há pouca variação nas temperaturas ao longo do ano (temperaturas médias anuais são 34,2 °C e 22,6 °C, máxima e mínima, respectivamente; INMET, 2015), pode ter resultado na perda da capacidade de aclimatização.

Os resultados do presente estudo indicam pequenas diferenças na fisiologia térmica de *M. subnitida* dos brejos de altitude comparado às abelhas das planícies de Caatinga. Experimentos

sobre a tolerância térmica de *M. subnitida* da Caatinga demonstraram uma temperatura letal TL₅₀ de 51,6 °C (presente estudo: TL₅₀ = 51,4 °C) e uma temperatura letal TL₁₀₀ de 54 °C (presente estudo: TL₅₀ = 52 °C) (Teixeira-Souza, 2016, comunicação pessoal). A intolerância a temperaturas acima de 52 °C registrado no presente estudo pode estar relacionado com o fato que as abelhas nos brejos de altitude não estão expostas a temperaturas ambientais tão elevadas durante o forrageamento. Neste caso, a exposição crônica às condições climáticas dos brejos de altitude por 20 anos pode ter causado uma mudança termo-fisiológica das abelhas. Porém, a observada redução na TL₁₀₀ das abelhas provenientes de Martins pode também ter sido um artefato, visto que estas abelhas foram expostas a um estresse adicional durante o transporte até o laboratório, o que pode ter diminuído sua sobrevivência nas condições experimentais. Investigações futuras deverão explorar esta dúvida com mais detalhes.

4.4. Conservação de *M. subnitida* em brejos de altitude

Os resultados do presente estudo demonstram que é possível e viável manter colônias de *M. subnitida* em brejos de altitude. Apesar do fato que esta espécie de abelha sem ferrão não ocorre nativamente nestas regiões (Ferraz et al., 2008; Carvalho et al., 2016 – no prelo), ela tem capacidade de ajustar a atividade forrageira às condições climáticas prevalecentes, condição crucial para a sobrevivência das colônias e, conseqüentemente, sua permanência no hábitat. No ano do estudo as temperaturas ambientais não caíram abaixo do valor mínimo necessário para a atividade forrageira das abelhas. Possivelmente, temperaturas baixas pela manhã nos brejos de altitude dificultaram anteriormente a ocupação destes ecossistemas por *M. subnitida*, que é altamente adaptada às condições climáticas encontradas nas planícies de Caatinga. Porém, devido às mudanças climáticas atuais, há tendência global de um aumento das temperaturas sendo previsto para as próximas décadas o aquecimento global que levará a um aumento da temperatura média de 4 °C até o fim deste século, inclusive na região nordeste do Brasil

(Marengo, 2007). Essas mudanças climáticas causarão uma perda de áreas adequadas para a sobrevivência de abelhas, resultando em novas distribuições geográficas das espécies (Giannini et al., 2012; Pyke et al., 2016). Devido a esse provável deslocamento das espécies para novos habitats em um futuro próximo, estudos que determinam a capacidade dos organismos de sobreviver sob essas novas condições são urgentes para estabelecer planos eficientes de conservação.

Nossos resultados indicam que *M. subnitida* introduzida em ambiente de brejo de altitude é capaz de ajustar a sua atividade de forrageamento para coletar os recursos disponíveis no ambiente apesar do fato que seus limites fisiológicos não diferem amplamente dos limites fisiológicos das abelhas de planície de Caatinga. Isso indica que em um cenário de aumento de temperatura ambiental previsto essas regiões de brejos de altitude podem ser potenciais áreas de refúgio climático para essa espécie de abelha sem ferrão. Mas será que esse habitat é adequado, principalmente em termos de recursos necessários, para manter *M. subnitida*?

Para a conservação da *M. subnitida* em ambientes de brejo de altitude são necessárias espécies de plantas onde a espécie possa nidificar e forragear. Em áreas naturais de Caatinga, ninhos de *M. subnitida* estão localizados em troncos de *Commiphora leptophloeos* (Burseraceae), *Poincianella bracteosa* (Fabaceae, Caesalpinioideae) e *Myracrodruon urudeuva* (Anacardiaceae) (Cámara et al., 2004; Martins et al., 2004), sendo que as abelhas preferem nidificar nos troncos mais grossos (Carvalho et al., 2015). Para a coleta de pólen, as principais espécies de plantas visitadas por *M. subnitida* são *Mimosa arenosa*, *M. caesalpinifolia*, *M. tenuiflora*, *Pityrocarpa moniliformis*, *Chamaecrista calycioides*, *C. duckeana*, *Senna obtusifolia*, *S. uniflora*, e *S. trapchpus* (Maia-Silva et al., 2015), enquanto que as plantas utilizadas para a coleta de néctar em área natural de Caatinga pertencem principalmente ao gênero *Mimosa* (Limão, 2015). Assim, visando à conservação da *M. subnitida* é importante que

estas plantas cruciais para a sobrevivência das colônias estejam disponíveis e abundantes em áreas indicadas para a manutenção dessas abelhas sem ferrão. Neste caso, o plantio direcionado de plantas fontes de alimento (pólen e néctar) nos brejos de altitude é fundamental. Além disso, desmatamento das árvores que proporcionam lugares de nidificação deveria ser evitado para que atinjam maiores diâmetros, aumentando as opções de locais para a nidificação.

Tabela 4. Comparação da amplitude, da janela térmica e da média de temperatura para o forrageamento de pólen e néctar da *Melipona subnitida* em ambiente de Brejo de Altitude, em área não nativa e em área urbana e natural na Caatinga (N = número de abelhas forrageiras).

Recurso/Área	N	Amplitude da Janela Térmica (°C)	Janela Térmica (°C)	Temperatura média forrageamento (°C)	Temperatura média ambiente (°C)	Referências
Pólen/Brejo de altitude	992	11	20-31	23	26	Este estudo
Pólen (Área natural)	2.311	6	22-28	25	27,2	Maia-Silva et al 2015
Pólen (Área urbana)	758	8	23-31	26	27,7	Silva, 2015
Pólen (Área não nativa)	2.772	7	17-24	19	21,5	Maia-Silva et al 2014
Néctar (Brejo de altitude)	1.918	11	20-31	25	26	Este estudo
Néctar (Área natural)	2.588	11	22-33	27	29,3	Limão, 2015
Néctar (Área urbana)	4.146	11	23-34	28	27,7	Silva, 2015

5. REFERÊNCIAS

ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES, G.; LEONARDO, J.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

ANDRADE, G. O.; R. C. LINS. Introdução ao estudo dos “brejos” pernambucanos. Arquivos do ICT - Instituto de Ciências da Terra, Universidade do Recife. V. 2, 1964.

ANDRADE-LIMA, D. Present-Day forest refuges in Northeastern Brazil. In: G.T. PRANCE (ed.). **Biological diversification in the tropics**. Plenum Press. New York. 1982.

BIESMEIJER, J. C.; SMEETS, M. J. A. P; RICHTER, J. A. P; SOMMEIJER, M. J. Nectar foraging by stingless bees in Costa Rica: botanical and climatological influences on sugar concentration of nectar collected by *Melipona*. **Apidologie** v.30, p. 43-55, 1999.

BROWN, M. J. F.; PAXTON, R. J. The conservation of bees: a global perspective. **Apidologie**, v. 40, n. 3, p. 410 - 416, 2009.

BRUENING, H. **Abelha jandaíra**. 2º ed. Fundação Vingt-Um Rosado Mossoró (Coleção Mossoroense), 2001. 149p.

CÂMARA, J. Q.; SOUSA, A. H.; VASCONCELOS, W. E.; FREITAS, R. S.; MAIA, P. H. S.; ALMEIDA, J. C.; MARACAJÁ, P. B. Estudos de meliponíneos, com ênfase na *Melipona subnitida* D. no município de Jandaíra, RN. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**. v. 4, p. 1–6. 2004.

CARVALHO, A. T.; JAFFÉ, R.; SOUZA, B. A.; ZANELLA, F.; MARTINS, C. F.; CARVALHO, C. A. L.; ALVES, R. M. O.; KOEDAM, D.; ACOSTA, A. L.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; GIANNINI, T. C. **Distribuição geográfica da abelha jandaíra e aplicações da modelagem de distribuição**. No prelo. 2016.

CARVALHO, A. T.; MAIA, U. M.; KOEDAM, D.; MARTINS, C. F.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Thin tree branches: a reduction of nesting sites for a neotropical stingless bee. In: XI Encontro sobre abelhas, 335, 2015. Ribeirão Preto/SP, **Anais do XI Encontro sobre abelhas**.

COLLEVATTI, R. G.; SCHOEREDER, J. H.; CAMPOS, L. A. O. Foraging behavior of bee pollinators on the tropical weed *triumfetta semitriloba*: flight distance and directionality. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 60 n. 1, p. 29-37, 2000.

EMPARN - **Empresa de pesquisa agropecuária do Rio Grande do Norte**. Dados de precipitação 2015. Disponível em: <<http://189.124.135.176/>>. Acesso em: 03 fev. 2016.

FERRAZ, R. E.; LIMA, P. M.; PEREIRA, D. S.; FREITAS, C. C. O.; FEIJÓ, F. M. C. Microbiota Fúngica de *Melipona subnitida* Ducke (Hymenoptera: Apidae). **Neotropical Entomology**, Londrina, n.3, v.37, p. 345-346, 2008.

FIERRO, M. M.; CRUZ-LÓPEZ, L.; SÁNCHEZ, D.; VILLANUEVA-GUTIÉRREZ, R.; VANDAME, R. Effect of Biotic Factors on the Spatial Distribution of Stingless Bees

(Hymenoptera: Apidae, Meliponini) in Fragmented Neotropical Habitats. **Neotropical Entomology**. v. 41, p. 95–104. 2012.

GIANNINI, T. C.; ACOSTA, A.L.; GARÓFALO, C. A.; SARAIVA, A.M.; ALVES-DOS-SANTOS, I.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Pollination services at risk: Bee habitats will decrease owing to climate change in Brazil. **Ecological Modelling**, v. 244, p. 127– 131. 2012.

GORMAN, J. W.; TOMAN, R. J. Selection of variables for fitting equations to data. **Technometrics**, v. 8, n: 1, p. 27-51. 1966.

HEINRICH, B. **Insect thermoregulation**. Wiley Interscience John Wiley & Sons Inc. 1981.

HEINRICH, B. **The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation**. Springer-Verlag, Berlin. 1993.

HEINRICH, B. Thermoregulation of african and european honeybees during foraging, attack, and hive exits and returns. **Journal of Experimental Biology**. v. 80, p 217-229. 1979.

HILL, R.W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. **Fisiologia Animal**. 2ª Edição. Porto Alegre, Ed. Artmed, 2011. 894 p.

HUEY, R. B.; KINGSOLVER, J.G. Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. **The American Naturalist**, v. 142, p. S21–S46, 1993.

INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. **Dados meteorológicos da cidade de Mossoró/RN para os anos de 2014 e 2015**. – Mensagem recebida de <bdmep.cga@inmet.gov.br> em janeiro de 2016.

KOVAC, H.; KÄFER, H.; STABENTHEINER, A.; COSTA, C. Metabolism and upper thermal limits of *Apis mellifera carnica* and *A. m. ligustica*. **Apidologie**, 1-14, 2014.

LIMÃO, A. A. C. **A influência dos fatores bióticos e abióticos no néctar coletado por *Melipona subnitida* (APIDAE, MELIPONINI) na caatinga**. 2015. 32p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Federal Rural do Semi-Árido. Mossoró-RN, 2015.

MAIA-SILVA, C.; HRNCIR, M.; SILVA, C. I.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Survival strategies of stingless bees (*Melipona subnitida*) in an unpredictable environment, the Brazilian tropical dry forest. **Apidologie**, v. 46, n. 5, p. 631-643. 2015.

- MAIA-SILVA, C.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; SILVA, C. I.; HRNCIR, M. Environmental Windows for foraging activity in stingless bees, *Melipona subnitida* Ducke and *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Sociobiology**, v. 61, n. 4, p. 378-385. 2014.
- MARENGO, J. A. **Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI**. Brasília: MMA, (Série Biodiversidade, 26). 212 p. 2007.
- MARTINS, C. F.; CORTOPASSI-LAURINO, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Espécies arbóreas utilizadas para nidificação por abelhas sem ferrão na caatinga (Seridó, PB; João Câmara, RN). **Biota Neotropica**. v. 4, p. 1–8. 2004.
- MICHENER, C. D. The Meliponini. In: **Pot-Honey**. Springer New York. 2013, 14 p.
- MONTOYA, J.M.; RAFFAELLI, D. Climate change, biotic interactions and ecosystem services. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 365, n. 1549, p. 2013–2018. 2010.
- NUNES-SILVA, P.; HILÁRIO, S. D; SANTOS FILHO, P. S.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. Foraging Activity in *Plebeia remota*, a Stingless Bees Species, Is Influenced by the Reproductive State of a Colony. **Psyche**, v. 2010, p. 1-16. 2010.
- PYKE, G. H.; THOMSON, J. D.; INOUE, D. W.; MILLER, T. J. Effects of climate change on phenologies and distributions of bumble bees and the plants they visit. **Ecosphere**, v. 7, ed.3. p. 1-19. 2016.
- ROUBIK, D. W.; BUCHMANN, S. L. Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest, **Oecologia**, v. 61, p. 1–10. 1984.
- SILVA, A. G. M. **Forrageamento de abelhas sem ferrão *Melipona subnitida* (APIDAE, MELIPONINI) em área urbana no semiárido do nordeste brasileiro**. 2015. 30p. Monografia (Graduação em Ecologia) - Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró/RN, 2015.
- STONE, G. N.; GILBERT, F.; WILLMER, P.; POTTS, S.; SEMIDA, F.; ZALAT, S. Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. **Ecological Entomology**, v.24, ed.2. p. 208-221. 1999.

SUNG, I.; YAMANE, S.; HOZUMI, S. Thermal Characteristics of Nests of the Taiwanese Stingless Bee (Hymenoptera: Apidae). **Zoological Studies**, v. 47, n.4, p. 417-428. 2008.

TABARELLI, M.; SANTOS, A. M. M. Uma breve descrição sobre a história natural dos brejos nordestinos. In: Pôrto, K. C.; Cabral, J.J.P.; Tabarelli, M. (orgs.). **Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, ecologia e conservação**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 2004. p. 99-110.

TEIXEIRA-SOUZA, V. H. S. Dados de tolerância térmica da *M. subnitida* de área de caatinga. **Comunicação pessoal**.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Editora da Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), Rio de Janeiro. 1991. 124 p.

WALTHER, G. R.; POST, E.; CONVEY, P; MENZEL, A; PARMESAN, C.; BEEBEE, T. J. C.; FROMENTIN, J. M.; GULDBERG, O. H.; BAIRLEIN, F. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 416, p. 389-395. 2002.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge, MA: Belknap Press, 1971.

ZANELLA, F. C. V.; MARTINS, C. F. Abelhas da caatinga: biogeografia, ecologia e conservação. In: Leal, I. R.; Tabarelli, M.; Silva, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. 1ª ed. Recife/PE: Editora Universitária da UFPE, 2003. p. 75-134.

ZANELLA, F. C. V.; MARTINS, C. F. Biodiversidade de Abelhas Na Caatinga. In: **Biodiversidade de Abelhas nos Diferentes Biomas**, 2011. p. 11 – 21.

ZANELLA, F.C.V. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformis): a species list and comparative notes regarding their distribution. **Apidologie**, v. 31. p. 579–592. 2000.

ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. 5. Ed. Upper Saddle River: Prentice Hall, 2010. 960 p.