



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

ANTONIO GUSTAVO MEDEIROS DA SILVA

**EFEITO DO AUMENTO DA TEMPERATURA SOBRE A ATIVIDADE COLONIAL
DE ABELHAS SEM FERRÃO NA CAATINGA (*Melipona subnitida*)**

MOSSORÓ

2017

ANTONIO GUSTAVO MEDEIROS DA SILVA

**EFEITO DO AUMENTO DA TEMPERATURA SOBRE A ATIVIDADE COLONIAL
DE ABELHAS SEM FERRÃO NA CAATINGA (*Melipona subnitida*)**

Dissertação apresentada ao 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: Prof. Dr. Michael Hrcir

Co-orientadora: Dra. Camila Maia Silva

MOSSORÓ

2017

© Todos os direitos estão reservados a 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 tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

M488e Medeiros-Silva, Antonio Gustavo.
Efeito do aumento da temperatura sobre a
atividade colonial de abelhas sem ferrão na
caatinga (*Melipona subnitida*) / Antonio Gustavo
Medeiros-Silva. - 2017.
43 f. : il.

Orientador: Michael Hrcir .
Coorientadora: Camila Maia Silva.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
Ecologia e Conservação, 2017.

1. Aquecimento global. 2. Abelhas sem ferrão.
3. Pólen. 4. Néctar. 5. Caatinga. I. Hrcir ,
Michael , orient. II. Maia Silva, Camila, co-
orient. III. Título.

ANTONIO GUSTAVO MEDEIROS DA SILVA

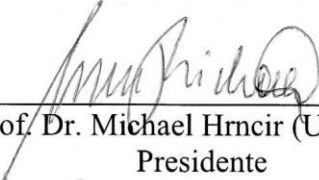
**EFEITO DO AUMENTO DA TEMPERATURA SOBRE A ATIVIDADE COLONIAL
DE ABELHAS SEM FERRÃO NA CAATINGA (*Melipona subnitida*)**

Dissertação apresentada ao 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.

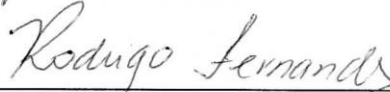
Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Terrestres

Defendida em: 05/04/2017.


BANCA EXAMINADORA



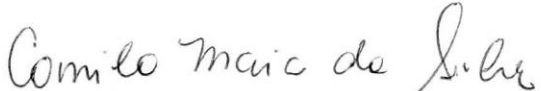
Prof. Dr. Michael Hrcir (UFERSA)
Presidente



Prof. Dr. Rodrigo Fernandes (UFERSA)
Membro Examinador



Profa. Dra. Luciana Vieira de Paiva (UFERSA)
Membro Examinador



Dra. Camila Maia Silva (UFERSA)
Membro Examinador

Dedico à Deus, meu salvador;

Aos meus pais, pelo amor incondicional;

*Aos meus irmãos, pela cumplicidade e
companheirismo;*

À Jessica, pelo amor, apoio e carinho;

*Aos meus amigos, por sempre acreditarem que
eu seria capaz.*

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela sua infinita bondade e misericórdia. Não tenho palavras para agradecer a Ele por todas as conquistas, bênçãos, vitórias e objetivos alcançados ao longo dos anos. Sem sua ajuda, não teria dado nenhum passo nessa longa caminhada. Mesmo na minha infidelidade, Deus permanece fiel. Obrigado Senhor;

Aos meus pais, Rosinete e Gilvan, pelo apoio e incentivo contínuo. Por sempre me ensinarem buscar evoluir e conquistar novos horizontes. Obrigado por serem minha base e sustentação em todos os momentos da minha vida. Amo vocês imensamente;

Aos meus orientadores Michael Hrcir e Camila Maia, pela paciência, orientação, confiança e conhecimento transmitido. Pelo exemplo de profissionalismo, competência e humildade demonstrado ao longo de todos esses anos que trabalhamos juntos. Obrigado por tudo;

Aos meus queridos irmãos (Guilherme, Gabriela e Graziely), obrigado pelo companheirismo diário e pelo amor dedicado continuamente. Amo vocês;

À Jessica Talita, meu amor, por sempre estar presente, me ouvindo, apoiando, dividindo o fardo das lutas diárias. Obrigado pela paciência e amor que me dedicas a cada dia. Eu te amo;

Aos membros da banca por aceitarem avaliar e contribuir com o meu trabalho;

Aos meus amigos, por acreditarem que eu seria capaz de conquistar meus objetivos. Que mesmo distantes fisicamente, estão guardados no meu coração;

À minha grande amiga Jaciara, que independente das circunstâncias esteve ao meu lado em todos os momentos, compartilhando alegrias, tristezas, conquistas e derrotas. Obrigado por me fazer sentir em casa através da sua amizade. Te amo, maguinha;

A todos que fazem parte do Laboratório de Ecologia Comportamental (bee-LAB) pelo convívio agradável e ajuda despendida sempre que precisei. Em especial à minha “família científica” Jaciara, Vinício, Noeide, Paloma, Sara, Amanda, Geovan, Aline, Amandinha, Jecson e Kewen pelas lutas

(“arquejos”) e conquistas compartilhadas, pela amizade e companheirismo estabelecido ao longo desses anos;

À Universidade Federal Rural do Semi-árido/UFERSA pelo apoio e infraestrutura concedidos;

À CAPES pela bolsa de estudo;

A todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para que esse trabalho fosse concluído. Obrigado.

RESUMO

A floresta tropical seca brasileira, a Caatinga, representa um ambiente com condições climáticas extremas e desafiadoras para as abelhas eussociais. A modelagem de cenários climáticos futuros indica um aumento da temperatura ambiental de até quase 5°C até o ano de 2080 para este bioma. Com isso, estudos são urgentes para determinar o possível impacto dessas mudanças climáticas sobre a fauna nativa de abelhas. O presente estudo buscou esclarecer como colônias de *Melipona subnitida*, utilizada como modelo para as abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini) da Caatinga, reagem a um aumento da temperatura. Foram criadas as seguintes hipóteses: (1) As colônias modificam o forrageamento, reduzindo a importante coleta de pólen e, em contrapartida, aumentam a coleta de néctar com o aumento da temperatura; (2) a diminuição da coleta de pólen causa a redução do número de células de cria construídas e o aumento do número de células de cria destruídas; (3) as colônias coletam mais água com o aumento da temperatura interna do ninho; (4) as colônias mostram uma preferência em coletar néctar mais concentrado e menos concentrado (maior variação da concentração de açúcar do néctar coletado) em temperaturas mais elevadas. Os resultados indicaram que com o aumento da temperatura, as colônias (1) direcionam a atividade forrageira para a coleta de néctar, diminuindo o esforço de coleta de pólen; (2) reduzem a produção de células de cria; (3) coletam mais água; e (4) aumentam a amplitude da concentração de açúcar do néctar coletado. O aumento do esforço da coleta de néctar e água em detrimento da coleta de pólen pode estar relacionado com a necessidade das colônias reduzirem a temperatura dentro dos ninhos para evitar o superaquecimento e morte dos indivíduos, principalmente da cria. O possível papel do néctar coletado na termorregulação do ninho é (i) proporcionar energia adicional para as abelhas ventiladoras (alta concentração de açúcar favorável) e (ii) sua utilização como líquido a ser evaporado (baixa concentração de açúcar favorável devido ao elevado teor de água na solução). Entretanto, reduzir a coleta de pólen pode resultar em um déficit de proteína para a colônia, o que é crítico para a produção de novos indivíduos. Os resultados do presente estudo revelam um possível problema para essas abelhas frente às mudanças climáticas previstas para as próximas décadas. Muito antes de atingir temperaturas críticas ou letais para as abelhas, o aquecimento global pode causar uma diminuição da coleta de pólen pelas colônias, resultando em uma diminuição de abelhas novas produzidas e, conseqüentemente, a longo prazo no colapso colonial.

Palavras-chave: Aquecimento global. Abelhas sem ferrão. Pólen. Néctar; Caatinga.

SUMMARY

The Brazilian Tropical Dry Forest, the Caatinga, represents a challenging environment for bees owing to its extreme climatic conditions. Models of future climate scenarios point to an increase in ambient temperature by about 5°C until 2080 for this biome. Hence, studies are urgent that determine the possible impact of these climate changes on the native bee fauna. The present study aimed at identifying how colonies of *Melipona subnitida*, a study model for stingless bees (Apidae, Meliponini) of the Caatinga region, react to an increase in temperature. We posed the following hypotheses: (1) Colonies modify their foraging behaviour, reducing pollen collection and, as trade-off, increasing nectar collection with increasing temperatures. (2) The reduced pollen collection with increasing temperature results in a decrease in the number of constructed brood cells and in an increase in the number of destroyed brood cells. (3) Colonies collect more water with increasing temperatures. (4) Colonies prefer collecting more concentrated as well as less concentrated nectar (higher amplitude in sugar concentration of the harvested nectar) with increasing temperatures. The results of our study demonstrate that with increasing temperature the colonies (1) direct their foraging effort towards the collection of nectar, thus decreasing their pollen foraging effort; (2) reduce their brood cell construction; (3) collect more water; and (4) show an increasing amplitude concerning the sugar concentration of the collected nectar. The increasing foraging effort for nectar and water may be associated with the colonies' need for reducing the nest temperature in order to avoid overheating and the consequent death of individuals, particularly of the brood. The possible roles of the collected nectar in nest thermoregulation are (i) the supply of additional energy for ventilating bees (high sugar concentration preferred), and (ii) its use as liquid for evaporative cooling (low sugar concentration preferred owing to the elevated water content of the solution). However, reducing the pollen collection may result in a protein deficit for the colonies, which critically diminishes the production of new individuals. With this, the results of the present study reveal a potential problem for these bees in the face of the imminent climate changes predicted for the coming decades. Long before ambient temperatures reach critical or even lethal values for bees, the global warming may cause a reduction of the pollen foraging effort by the colonies. Consequently, the production of new bees will decrease, which, at long term, will lead to the collapse of the colonies.

Key-words: Global warming. Stingless bees. Pollen. Nectar. Caatinga.

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1 – Estrutura e localização das estantes (meliponários)..... | 18 |
| Figura 2 – Amostragem da carga de néctar de forrageadoras..... | 20 |
| Figura 3 – Construção de células de cria..... | 20 |
| Figura 4 – Temperatura dentro dos ninhos..... | 21 |
| Figura 5 – Variáveis coloniais de <i>Melipona subnitida</i> em ninhos mantidos no sol (MA _{SOL}) e na sombra (MB _{SOMBRA})..... | 25 |
| Figura 6 – Associação entre temperatura ambiental (TMAX _{AMB}) e a temperatura dentro do ninho (TMAX _{CRIA} e TMAX _{POTES})..... | 26 |
| Figura 7 – Associação entre temperatura dentro do ninho e variáveis coloniais estudadas..... | 28 |
| Figura 8 – Amplitude média da concentração de açúcar e do ganho energético nas colônias atribuídas a 4 classes de temperatura..... | 29 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|----|
| Tabela 1 – Diferenças das variáveis coloniais estudadas entre ninhos mantidas no sol (MA_{SOL}) ou na sombra (MB_{SOMBRA})..... | 24 |
| Tabela 2 – Análise de Correlação de Pearson entre as variáveis coloniais estudadas..... | 27 |

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

| | |
|----------------|--|
| A_{CON} | Amplitude da concentração de açúcar do néctar coletado (= concentração máxima – concentração mínima) |
| A_{GE} | Amplitude do ganho energético (= ganho energético máximo – ganho energético mínimo) |
| $C_{NÉCTAR}$ | Média da concentração de açúcar do néctar coletado |
| FN_{REL} | Porcentagem das forrageadoras de néctar relativo ao número total de abelhas contadas |
| FP_{REL} | Porcentagem das forrageadoras de pólen relativo ao número total de abelhas contadas |
| GE | Ganho energético médio |
| MA_{SOL} | Meliponário exposto ao sol |
| MB_{SOMBRA} | Meliponário localizado na sombra |
| NC_{CONS} | Número de células de cria construídas |
| NC_{DEST} | Número de células de cria destruídas |
| $TMAX_{AMB}$ | Temperatura ambiental máxima do mês em que foi feito a respectiva repetição |
| $TMAX_{CRIA}$ | Média da temperatura máxima na área de cria |
| $TMAX_{POTES}$ | Média da temperatura máxima na área dos potes de alimento |
| $TMIN_{AMB}$ | Temperatura ambiental mínima do mês em que foi feito a respectiva repetição |
| $V_{ÁGUA}$ | Média do volume de água coletado |
| $V_{NÉCTAR}$ | Média do volume de néctar coletado |

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1 INTRODUÇÃO | 13 |
| 2 MATERIAL E MÉTODOS | 16 |
| 2.1 PERÍODO E ÁREA DE ESTUDO..... | 16 |
| 2.2 ESPÉCIE ESTUDADA..... | 16 |
| 2.3 EXPERIMENTOS..... | 17 |
| 2.3.1 Atividade forrageira | 18 |
| 2.3.2 Amostragem da carga de néctar | 19 |
| 2.3.3 Produção de células de cria | 19 |
| 2.3.4 Temperatura interna dos ninhos e temperatura ambiental | 20 |
| 2.4 ANÁLISE DE DADOS..... | 21 |
| 2.4.1 Variáveis avaliadas | 21 |
| 2.4.2 Testes estatísticos | 22 |
| 3 RESULTADOS | 23 |
| 3.1 CONDIÇÕES TÉRMICAS..... | 23 |
| 3.2 COMPARAÇÃO ENTRE OS MELIPONÁRIOS NO SOL E NA SOMBRA..... | 23 |
| 3.3 INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA SOBRE AS VARIÁVEIS ESTUDADAS..... | 26 |
| 3.4 AMPLITUDE DA CONCENTRAÇÃO DE AÇÚCAR DO NÉCTAR COLETADO E DO GANHO ENERGÉTICO..... | 29 |
| 4 DISCUSSÃO | 30 |
| 4.1 AUMENTO DA TEMPERATURA CAUSA UMA DIMINUIÇÃO DO ESFORÇO DA COLETA DE PÓLEN..... | 30 |
| 4.2 AUMENTO DA TEMPERATURA CAUSA UM AUMENTO DO ESFORÇO DA COLETA DE NÉCTAR E ÁGUA..... | 32 |
| 4.3 AQUECIMENTO GLOBAL PODE CAUSAR COLAPSO COLONIAL ANTES DE ATINGIR TEMPERATURAS CRÍTICAS PARA ABELHAS..... | 34 |
| REFERÊNCIAS | 35 |

1 INTRODUÇÃO

Em regiões tropicais, as abelhas são expostas a temperaturas elevadas praticamente durante o ano todo. Para sobreviverem nestes ambientes, as espécies nativas desenvolveram mecanismos passivos e ativos de termorregulação. O controle passivo da temperatura é o principal mecanismo que algumas espécies de abelhas desenvolveram para manter a temperatura dentro do ninho em faixas ideais (JONES; OLDROYD, 2007). Essa termorregulação passiva inclui a construção de um invólucro em lamelas em volta dos favos de cria e a escolha do local de nidificação em cavidades que atuam como isolantes térmicos, reduzindo os efeitos da temperatura ambiental sobre a temperatura interna colonial (ROUBIK; PERALTA, 1983; JONES; OLDROYD, 2007; LOLI, 2008; VOLLET-NETO, 2011; FERREIRA, 2014; FERREIRA et al., 2017).

Além dos mecanismos passivos de termorregulação, os mecanismos ativos que diminuem a temperatura dentro dos ninhos das abelhas são fundamentais para evitar o superaquecimento e consequente morte principalmente da cria (JONES; OLDROYD 2007; SUNG et al., 2008; MACÍAS-MACÍAS et al., 2011; VOLLET-NETO et al., 2015). Estes mecanismos incluem (i) a ventilação do ninho, onde operárias batem suas asas perto da entrada do ninho, o que acelera a saída de ar quente (KRONENBERG; HELLER, 1982; SOUTHWICK; MORITZ, 1987; LIGHTON; LOVEGROVE, 1990), e (ii) o resfriamento evaporativo, onde abelhas regurgitam ou depositam gotas de líquido dentro do ninho que, quando evaporam, reduzem a temperatura local (LINDAUER, 1954; HILÁRIO et al., 2000; NICOLSON, 2009; VOLLET-NETO et al., 2015).

Algumas espécies de abelhas coletam água. A água é um recurso importante, principalmente com respeito à termorregulação das abelhas, tanto no nível individual como no nível colonial (SCHMARANZER, 2000; WILLMER; STONE, 2004; JONES; OLDROYD, 2007). Para as forrageadoras de néctar, por exemplo, a água pode desempenhar um papel importante no controle da temperatura corporal. Durante a atividade de voo em altas temperaturas, as forrageadoras podem regurgitar água ou néctar, para proporcionar o resfriamento evaporativo do corpo (HEINRICH, 1979; NICOLSON, 2009). Adicionalmente, algumas espécies, como por exemplo *Apis mellifera* (abelhas melíferas), utilizam água para manter o ninho dentro de uma faixa de temperatura ideal para o desenvolvimento da cria, entre 33 a 36°C (LINDAUER, 1954; FAHRENHOLZ et al., 1989; SEELEY, 2006; JONES; OLDROYD, 2007; NICOLSON, 2009). O papel do néctar nesses mecanismos de

termorregulação é (i) proporcionar energia adicional para as abelhas ventiladoras (alta concentração de açúcar favorável) e (ii) sua utilização como líquido a ser evaporado (baixa concentração de açúcar favorável devido ao elevado teor de água na solução).

O néctar é a principal fonte de carboidratos, sendo responsável por fornecer a energia necessária para os indivíduos adultos desempenharem todas as atividades coloniais (ROUBIK, 1989; MICHENER, 2007). A concentração do néctar coletado pelas abelhas varia de acordo com fatores bióticos e abióticos, tais como a origem botânica, a temperatura ambiental e a umidade relativa (ROUBIK; BUCHMANN, 1984; BIESMEIJER et al., 1999b; KAJOBE, 2007). Devido à necessidade de maximizarem seu ganho energético, colônias de abelhas sociais (Apidae, Apini: abelhas melíferas; Apidae, Bombini: mamangavas; Apidae, Meliponini: abelhas sem ferrão) buscam recursos com elevadas taxas calóricas (ROUBIK; BUCHMANN, 1984), ou seja, preferem plantas que forneçam a melhor recompensa em termos de qualidade (concentração de açúcar) (ROUBIK; BUCHMANN, 1984; ROUBIK, 1989) e quantidade (volume) (ROUBIK, 1989).

Devido ao aumento da necessidade de coletar néctar e água em condições climáticas com temperaturas elevadas para o resfriamento colonial, é possível que a coleta de pólen seja reduzida. O pólen é a principal fonte de proteína para a maioria das abelhas, sendo utilizado como alimento por indivíduos adultos e indispensável para a produção de novos indivíduos (MICHENER, 1974; ROUBIK, 1989; SCHMIDT; BUCHMANN, 1985; CRAILSHEIM et al., 1992; ZERBO et al., 2001; MICHENER, 2007; BRODSCHNEIDER; CRAILSHEIM, 2010). O fato do pólen estar estreitamente relacionado com a produção de cria indica que o déficit deste recurso é crítico para a produção de novos indivíduos e, conseqüentemente, para a sobrevivência da colônia (MICHENER, 1974; ROUBIK, 1982; KOLMES; SOMMEIJER, 1992; CAMAZINE, 1993; ECKERT et al., 1994; BIESMEIJER et al., 1999a; THOMSON, 2004; SEELEY, 2006; MAIA-SILVA et al., 2016).

Um ambiente com condições climáticas extremas e desafiadoras para as abelhas eussociais é a floresta tropical seca brasileira, a Caatinga. Esta ecorregião apresenta clima quente e semiárido, com características sazonais definidas por temperaturas anuais elevadas, um alto índice de radiação solar e chuvas irregulares com uma média anual entre 500 e 800 mm, que resulta em um déficit de água (ZANELLA, 2000; PRADO, 2003; ALVARES et al., 2013; SOUZA et al., 2015). Devido a estas condições climáticas, a Caatinga apresenta um mosaico de tipos de vegetação, predominantemente caducifólia, xerófila e, por vezes, espinhosa (VELLOSO et al., 2002). A grande maioria das plantas fontes de alimento para abelhas estão disponíveis durante uma estação chuvosa curta e imprevisível (MAIA-SILVA et al., 2015).

O conjunto de características climáticas extremas somadas à escassez de recursos florais por longos e irregulares períodos do ano, provavelmente contribuem para que menos espécies de abelhas sociais ocorram naturalmente na floresta tropical seca brasileira comparado aos biomas adjacentes (ZANELLA, 2000; ZANELLA; MARTINS, 2003). A maioria das abelhas sociais encontradas na Caatinga pertencem ao grupo das abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini), grupo de abelhas altamente eussociais distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais do globo (MICHENER, 1974; SAKAGAMI, 1982; WILLE, 1983) onde são consideradas polinizadores-chave de uma ampla variedade de espécies vegetais (ROUBIK 1989; MICHENER, 2007). Atualmente são descritas mais do que 500 espécies de abelhas sem ferrão no mundo todo (MICHENER, 2013). Esse número grande de espécies está associado com uma enorme diversidade de formas, hábitos, habitats e comportamentos (MICHENER, 1974; SAKAGAMI, 1982; WILLE, 1983; ROUBIK, 1989). O maior número de abelhas sem ferrão é distribuída na região neotropical (MICHENER, 2013), e somente no Brasil são listadas aproximadamente 250 espécies de meliponíneos reconhecidas (CAMARGO; PEDRO, 2013; PEDRO, 2014).

Apesar do grande número de espécies de abelhas sem ferrão distribuídas no território brasileiro, apenas aproximadamente 20 espécies de meliponíneos ocorrem naturalmente na Caatinga, entre elas *Melipona subnitida* Ducke 1910 (ZANELLA, 2000). Esta espécie é adaptada às temperaturas elevadas e chuvas irregulares desta ecorregião semiárida (MAIA-SILVA et al, 2014; MAIA-SILVA et al., 2015; MEDEIROS-SILVA, 2015; FERREIRA et al., 2017). Para sobreviverem durante as secas prolongadas, essas abelhas coletam o máximo de alimento possível durante o curto período chuvoso, predominantemente em plantas que oferecem muitos recursos, tais como plantas com floração em massa e flores com anteras poricidas (MAIA-SILVA et al., 2015). Quando há pouco alimento disponível (principalmente pólen), a produção de nova cria é reduzida ou interrompida, assim diminuindo o tamanho da colônia e os gastos desnecessários de energia (MAIA-SILVA et al., 2015; MAIA-SILVA et al., 2016). Além dessas adaptações relacionadas à baixa disponibilidade de recursos, estudos sugerem que *M. subnitida* também apresenta adaptações importantes para lidarem com as elevadas temperaturas da Caatinga. Entre essas, a coleta de água (LIMÃO, 2015; MOURA, 2015) e a coleta de néctar concentrado e diluído (maior amplitude de concentração de açúcar do néctar coletado) em altas temperaturas ambientais (MEDEIROS-SILVA et al., 2015) foi observada em campo e indicam à necessidade de termorregulação por essas abelhas.

Uma possível ameaça para as abelhas na floresta tropical seca brasileira é o aquecimento global previsto para as próximas décadas (GIANNINI et al., 2017). A modelagem de cenários

climáticos indica um aumento da temperatura ambiental de até quase 5°C até o ano de 2080 para o bioma Caatinga (ACOSTA et al., 2017). Com isso, estudos são urgentes para determinar o possível impacto dessas mudanças climáticas sobre as abelhas. O presente estudo buscou esclarecer como colônias de *M. subnitida*, utilizado como modelo para as abelhas sem ferrão da Caatinga, reagem a um aumento da temperatura. Foram criadas as seguintes hipóteses: (1) As colônias modificam o forrageamento, reduzindo a importante coleta de pólen e, em contrapartida, aumentam a coleta de néctar com o aumento da temperatura; (2) a diminuição da coleta de pólen causa a redução do número de células de cria construídas e o aumento do número de células de cria destruídas; (3) as colônias coletam mais água com o aumento da temperatura interna do ninho; (4) as colônias mostram uma preferência em coletar néctar mais concentrado e menos concentrado (maior variação da concentração de açúcar do néctar coletado) em temperaturas mais elevadas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 PERÍODO E ÁREA DE ESTUDO

A pesquisa foi realizada entre junho a dezembro de 2016, no campus oeste da Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), município de Mossoró/Rio Grande do Norte, Brasil (5°11'S e 37°20'W). A área de estudo apresenta vegetação que inclui várias espécies vegetais utilizadas como fonte de recurso alimentar pelas abelhas. Dentre elas, espécies nativas da Caatinga como, por exemplo, *Ipomoea asarifolia*, *Neptunia plena*, *Senna trachypus*, *Anadenanthera colubrina*, *Mimosa quadrivalvis*, *Mimosa tenuiflora* e *Pityrocarpa moniliformis* (PEREIRA, 2015). Além das espécies nativas, algumas espécies exóticas como *Leucaena leucocephala*, *Albizia lebeck*, *Melia azedarach* e *Psidium guajava* são usadas para ornamentação e/ou cultivo em pomares da própria Universidade e de residências próximas, sendo também fontes de alimento para as abelhas (PEREIRA, 2015).

2.2 ESPÉCIE ESTUDADA

A abelha estudada, *Melipona subnitida* Ducke 1910, é uma espécie de abelha sem ferrão (Apidae, Meliponini), conhecida popularmente como jandaíra. Sua distribuição geográfica natural é restrita aos estados do nordeste do Brasil (ZANELLA, 2000; CAMARGO; PEDRO, 2013). É uma abelha adaptada às temperaturas elevadas e as chuvas irregulares desta ecorregião

semiárida (MAIA-SILVA et al., 2014; MAIA-SILVA et al., 2015; MEDEIROS-SILVA, 2015; FERREIRA et al., 2017). O número de operárias nas colônias pode variar entre 100 (estação seca) e até mais de 1500 indivíduos (estação chuvosa) (MAIA-SILVA; HRNCIR, observação pessoal). Para sobreviverem aos períodos de escassez de recursos, coletam pólen e néctar principalmente em árvores com floração em massa (pólen e néctar) e arbustos e herbáceas com flores poricidas (pólen) (LIMÃO, 2015; MAIA-SILVA et al., 2015). *M. subnitida* foi considerada um modelo adequado para investigar nossas perguntas em virtude desta abelha ser uma espécie nativa da floresta tropical seca, a Caatinga, e estar adaptada as suas condições ambientais (ZANELLA, 2000).

2.3 EXPERIMENTOS

Foram estudadas um total de vinte e quatro colônias de *M. subnitida* provenientes do meliponário localizado na Fazenda Experimental Rafael Fernandes a uma distância de aproximadamente 20 km do campus oeste da UFERSA em Mossoró. As colônias foram instaladas em caixas de madeira (54 cm de comprimento, 18,5 cm de largura, 19 cm de altura e 3 cm de espessura da madeira) há pelo menos um ano. Durante o estudo, todas as colônias utilizadas continham rainhas, discos de cria (entre dois e três discos) e em torno de 200 (colônias mais fracas) a 500 (colônias mais fortes) indivíduos, embora tenha sido observado variações ao longo dos meses de estudo. Durante aproximadamente três semanas antes dos experimentos, as colônias ficaram em ambientes (Fazenda Experimental ou quintais residenciais) e não tiveram contato prévio com a área de estudo. Um dia antes de iniciarem os experimentos, as colônias eram transportadas para o local do estudo no campus oeste da UFERSA e colocadas em duas estantes de madeira (meliponários) estruturalmente idênticas, cobertas com telhas do tipo Brasilit (Figura 1A). Um meliponário ficou localizado em uma área exposta totalmente ao sol para que as colônias fossem submetidas ao estresse térmico (MA_{SOL}) e o outro em uma área sombreada (MB_{SOMBRA}) (Figura 1B). Os meliponários foram instalados a uma distância de aproximadamente 15 metros entre eles para fornecer condições ambientais idênticas às colônias com respeito aos recursos disponíveis.

Foram feitas seis repetições com quatro dias cada, sendo dois dias para observações da atividade forrageira e dois dias para a amostragem da carga de néctar (ver tópicos 2.3.1 e 2.3.2). Em cada repetição eram instaladas duas colônias no MA_{SOL} e mais duas no MB_{SOMBRA} e após um dia de aclimatização eram iniciados os experimentos.



Figura 1 – Estrutura e localização das estantes (meliponários). (A) Estrutura das estantes (meliponários); (B) estantes localizadas ao lado do prédio de Ecologia e Biotecnologia, campus Oeste da Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró – RN. O círculo amarelo indica o meliponário no sol (MA_{SOL}) e o círculo vermelho o meliponário na sombra (MB_{SOMBRA})

2.3.1 Atividade forrageira

Em dois dias de observação a cada repetição, foi avaliada a atividade forrageira de néctar e pólen. Entre 05:00 h da manhã e 17:30 h da tarde foram feitos registros das abelhas operárias que retornaram às colônias (i) sem nenhum recurso aparente, (ii) com carga de pólen nas corbículas e também (iii) das abelhas que saíram da colônia com detritos. O número de forrageadoras de néctar foi calculado através da quantidade de abelhas que entraram na colônia sem recurso aparente (i), subtraindo deste o número de abelhas que saíram da colônia com detritos (iii). Isto é necessário, pois não é possível distinguir de maneira rápida entre abelhas com néctar e aquelas que voltaram à colônia depois de se livrarem dos detritos no ambiente (NUNES-SILVA, 2007). No período de maior atividade forrageira (das 05:00 h às 08:00 h da manhã e das 16:00 h às 17:30 h da tarde) foram feitas observações durante cinco minutos por colônia a cada trinta minutos. Quando a atividade forrageira diminuiu, as observações foram feitas durante cinco minutos por colônia a cada hora (MAIA-SILVA et al., 2015; MEDEIROS-SILVA, 2015).

2.3.2 Amostragem da carga de néctar

Em dois dias a cada repetição, foi avaliada a carga de néctar coletada pelas forrageadoras. As entradas das colônias foram fechadas durante cinco minutos a cada hora, das 05:30 h às 17:30 h e foram coletadas todas as forrageiras sem recurso aparente que retornaram neste intervalo (Figura 2A). Para a retirada da carga de néctar, as abelhas coletadas foram colocadas em um freezer por cinco minutos para que a baixa temperatura causasse uma diminuição dos seus movimentos, facilitando sua manipulação. Pressionando levemente o abdômen das abelhas com os dedos, os indivíduos regurgitaram o néctar que foi coletado em tubos microcapilares milimetrados para mensurar o volume (Figura 2B). Em seguida, a concentração de açúcar do néctar coletado (sólidos totais dissolvidos) foi medida utilizando um refratômetro digital portátil (DR201-95, KrüssOptronic, Alemanha) (Figura 2C). Os valores foram apresentados em BRIX %, que é o peso dos sólidos totais dissolvidos por peso total da solução. As cargas de néctar que apresentaram valores iguais ou inferiores a 5% de concentração de açúcar foram consideradas como cargas de água (ROUBIK; BUCHMANN, 1984). Abelhas que não apresentavam carga de néctar ou água foram eliminadas das análises devido ao fato que, provavelmente, eram abelhas lixeiras retornando às colônias.

2.3.3 Produção de células de cria

Para avaliar a construção e destruição de células de cria, a área dos discos de cria foi fotografada no dia de instalação das colônias nos meliponários (Figura 3A) e no último dia dos experimentos (Figura 3B), resultando em um intervalo de cinco dias entre as fotos 1 e 2. Em seguida, foi feito o mapeamento da área de discos através da comparação entre as fotos 1 e 2 com auxílio do software Microsoft Fotos (versão 17.2), o qual permite marcar e numerar as células de crias. Dessa maneira foi registrado o número de células construídas e destruídas ao longo do experimento em cada colônia.

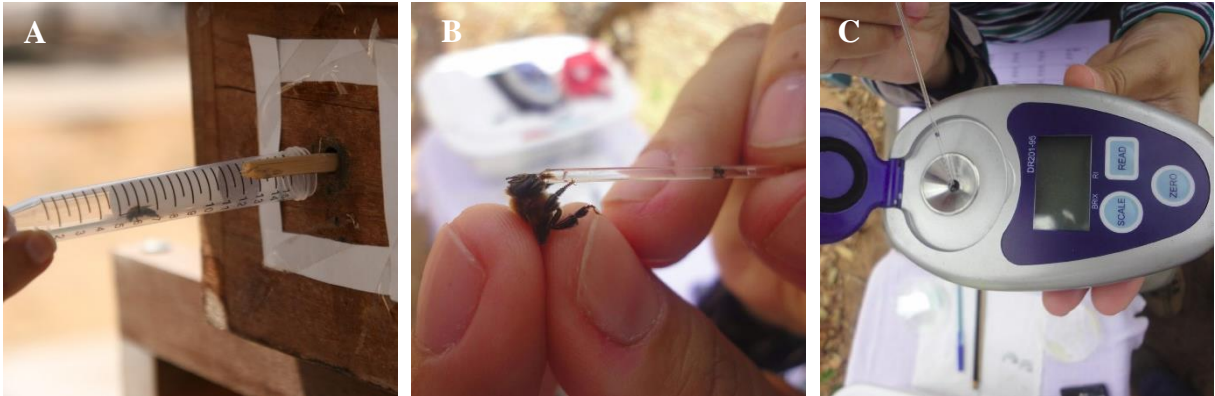


Figura 2 – Amostragem da carga de néctar de forrageadoras. (A) Coleta da forrageiras de néctar que retornam à colônia com o auxílio de tubos plásticos; (B) extração do conteúdo da vesícula nectarífera para análise do volume; (C) refratômetro usado para medir a concentração de açúcar do néctar coletado

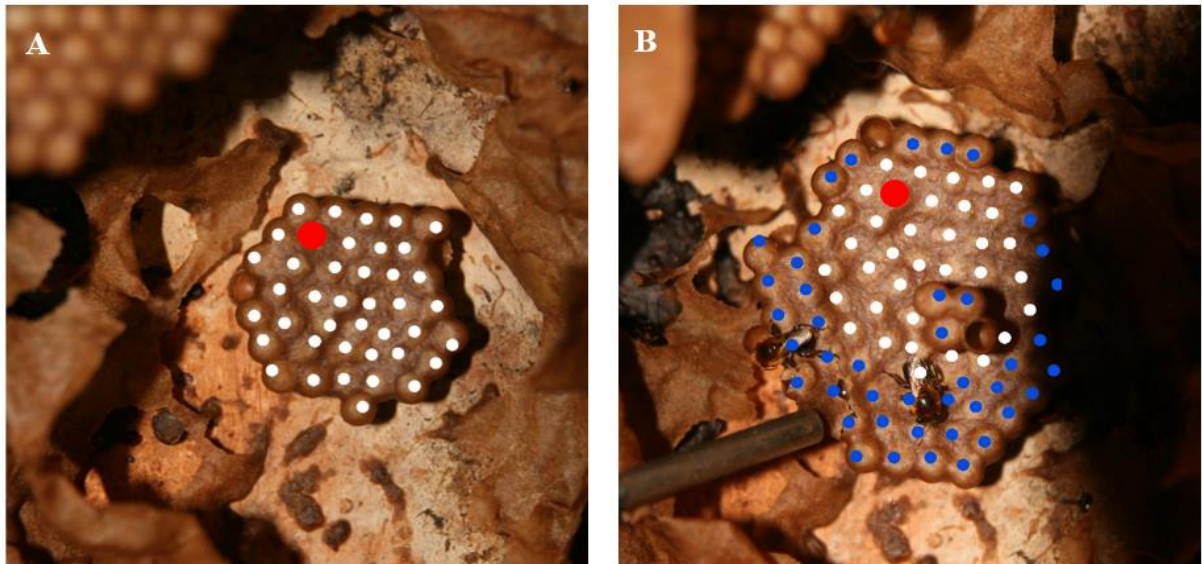


Figura 3 – Construção de células de cria. Mapeamento para a comparação da construção de células de cria de *Melipona subnitida*. (A) foto feita no dia antes do experimento; (B) foto feita após o fim do experimento. As marcas coloridas nas imagens indicam células já construídas (brancas), novas células construídas (azul) e células destruídas (vermelho)

2.3.4 Temperatura interna dos ninhos e temperatura ambiental

Durante todo o experimento foram registradas a temperatura ambiental (T_a) e a temperatura interna dos ninhos, mais especificamente a temperatura da área dos discos de cria (T_{cria}) e da área de potes de alimento (T_{potes}) por meio de sensores de temperatura (T1MC50; Onset Computer Corporation) acoplados a *dataloggers* (HOBO U12-008; Onset Computer Corporation). O sensor que registrou a temperatura ambiental foi instalado em um dos

meliponários. Antes do início do experimento, após os registros fotográficos dos discos de cria, foram colocados dois sensores em cada colônia através de furos feitos previamente na caixa de madeira em que estavam instaladas as colônias. Os sensores foram devidamente alocados na área dos discos de cria (Figura 4A) e na periferia, região próxima aos potes de alimento (Figura 4B). Todos os *dataloggers* foram configurados para fazer os registros da temperatura a cada cinco minutos.

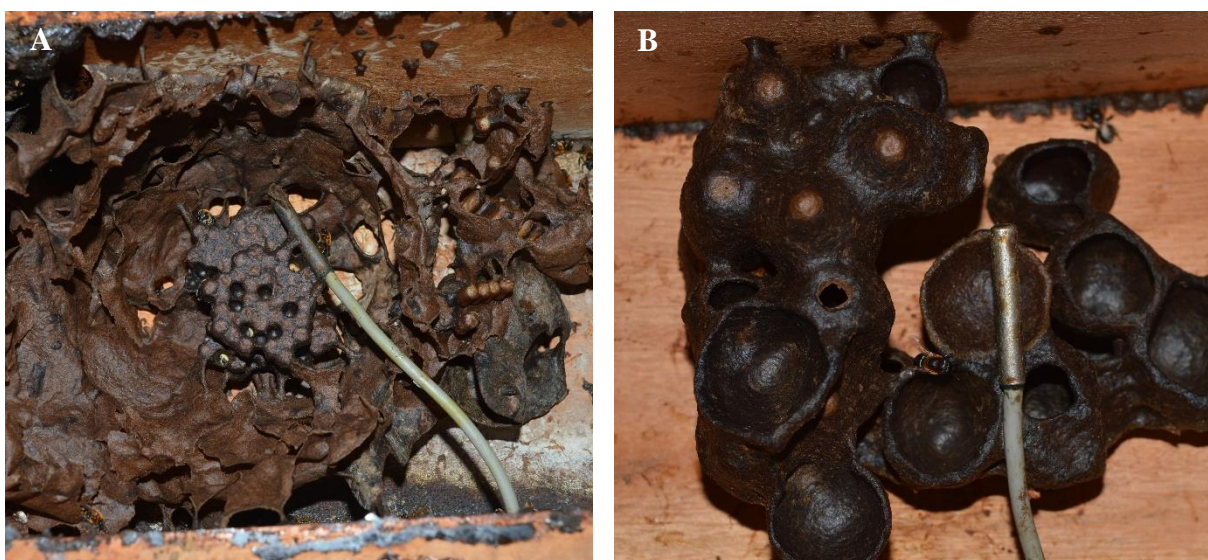


Figura 4 – Temperatura dentro dos ninhos. Localização dos sensores de temperatura nos ninhos de *Melipona subnitida*. (A) Sensor na área dos discos de cria; (B) sensor na área dos potes de alimento

2.4 ANÁLISE DE DADOS

2.4.1 Variáveis avaliadas

Para cada repetição e cada colônia foram avaliadas as seguintes variáveis coloniais: (1) média da temperatura máxima na área de cria ($T_{MAX_{CRIA}}$), (2) média da temperatura máxima na área dos potes de alimento ($T_{MAX_{POTES}}$), (3) número de células de cria construídas (NC_{CONS}), (4) número de células de cria destruídas (NC_{DEST}), (5) porcentagem das forrageadoras de néctar relativo ao número total de abelhas contadas (FN_{REL}), (6) porcentagem das forrageadoras de pólen (FP_{REL}), (7) média do volume de água coletado ($V_{ÁGUA}$), (8) média do volume de néctar coletado ($V_{NÉCTAR}$), (9) média da concentração de açúcar do néctar coletado ($C_{NÉCTAR}$), (10) ganho energético médio (GE), (11) amplitude da concentração de açúcar do néctar coletado (A_{CON} = concentração máxima – concentração mínima), (12)

amplitude do ganho energético (A_{GE} = Ganho energético máximo – ganho energético mínimo). As variáveis ambientais avaliadas foram: (13) temperatura ambiental máxima do mês em que foi feito a respectiva repetição ($T_{MAX_{AMB}}$), (14) temperatura mínima do mês ($T_{MIN_{AMB}}$).

Para o cálculo do número de células de cria construídas e do número de células de cria destruídas foram consideradas apenas as colônias com pelo menos uma célula de cria construída e uma destruída, respectivamente. Para os cálculos da média do volume de água coletado, da média do volume de néctar coletado, da média da concentração de açúcar do néctar coletado e do ganho energético foram consideradas apenas as colônias com pelo menos duas abelhas retornando com o respectivo recurso. Para avaliar o ganho energético, primeiro calculamos a quantidade de açúcar em miligramas por microlitro do néctar coletado através da fórmula $X = (0,00226 + (0,00937 * (Y)) + (0,0000585 * (Y^2)))$, onde X é o valor de miligramas de açúcar por microlitro de néctar, Y é a concentração do néctar coletado. Em seguida, multiplicamos o volume do néctar coletado pelo valor de X (miligramas de açúcar por microlitro de néctar) para obter o valor Y'. Por último, calculamos a quantidade de calorias por meio da fórmula $X' = Y' * 4$, onde X' é o valor de calorias de determinada carga de néctar (DAFNI et al., 2005).

2.4.2 Testes estatísticos

Possíveis diferenças das variáveis coloniais estudadas entre as colônias mantidas no sol (MA_{SOL}) e as mantidas na sombra (MB_{SOMBRA}) foram avaliadas através de Testes-*t* de Student. Para aproximar uma distribuição normal dos dados, os dados foram transformados por meio do cálculo: $X' = \log(X+1)$, onde X' é o valor transformado e X é o valor original de determinada variável. Além da comparação entre as duas situações experimentais foi avaliada a possível influência da temperatura ambiental ($T_{MAX_{AMB}}$) sobre a temperatura interna dos ninhos ($T_{MAX_{CRIA}}$ e $T_{MAX_{POTES}}$) e a influência da temperatura interna sobre as demais variáveis coloniais estudadas, usando testes de Correlação de Pearson. As análises das temperaturas revelaram que nem sempre as temperaturas dentro dos ninhos MA_{SOL} foram maiores do que as dentro dos ninhos MB_{SOMBRA} . Por isto, para avaliar a influência da temperatura dentro dos ninhos sobre a escolha de néctar pelas abelhas, alocamos as colônias experimentais em 4 classes de temperaturas (22-25°C, 26-29°C, 30-33°C, $\geq 34^\circ\text{C}$) baseado nas temperaturas médias registradas na área de cria e na área de potes. Em seguida foi calculada a amplitude da concentração de açúcar do néctar e a amplitude do ganho energético em cada classe de temperatura (amplitude = maior valor – menor valor de concentração ou ganho energético em cada classe). Foi aplicado um teste de Correlação de Pearson para verificar uma possível relação

entre a amplitude da concentração de açúcar do néctar e a amplitude do ganho energético com as classes de temperatura da área de cria e também com as classes de temperatura da área de potes.

Para todos os testes estatísticos foi considerado um nível de significância de $P \leq 0,05$. Os gráficos e análises estatísticas foram feitos no *software* Sigma Plot 12.5 (Systat Softwares Inc., EUA).

3 RESULTADOS

3.1 CONDIÇÕES TÉRMICAS

A temperatura do ambiente externo variou ao longo do estudo. A temperatura mínima ($T_{MIN_{AMB}}$) registrada variou entre 21,4 e 26,5°C e a temperatura máxima ($T_{MAX_{AMB}}$) variou entre 33,7 e 39,7°C. Dos meses estudados, a maior temperatura foi observada em setembro de 2016 ($T_{MAX_{AMB}} > 39^\circ\text{C}$) e a menor foi em julho de 2016 ($T_{MIN_{AMB}} < 22^\circ\text{C}$).

Em relação a temperatura interna dos ninhos ($T_{MAX_{CRIA}}$ e $T_{MAX_{POTES}}$), no meliponário do sol (MA_{SOL}), a média (\pm desvio padrão) da $T_{MAX_{CRIA}}$ e da $T_{MAX_{POTES}}$ foi de 37,1°C ($\pm 1,2$) e 37,4°C ($\pm 1,3$) respectivamente (Tabela 1; Figuras 5A e 5B). No meliponário da sombra (MB_{SOMBRA}), a média (\pm desvio-padrão) da $T_{MAX_{CRIA}}$ e da $T_{MAX_{POTES}}$ foi de e de 36,2°C ($\pm 1,8$) e de 35,1°C ($\pm 2,0$) respectivamente (Tabela 1; Figuras 5A e 5B). A temperatura da área de cria no meliponário do sol não diferiu significativamente quando comparado com o meliponário da sombra (Teste-*t* de Student: $t = 1,53$; $P = 0,140$). Com respeito à temperatura na área dos potes de alimento, houve uma diferença significativa entre os dois tratamentos experimentais (Teste-*t* de Student: $t = 3,19$; $P = 0,004$).

3.2 COMPARAÇÃO ENTRE OS MELIPONÁRIOS NO SOL E NA SOMBRA

Além das temperaturas, foram investigadas o número de células de cria construídas (NC_{CONS}), o número de células de cria destruídas (NC_{DEST}), a eficiência do forrageamento de néctar (FN_{REL} : porcentagem de forrageadoras de néctar relativo ao número total de forrageiras), a eficiência do forrageamento de pólen (FP_{REL} : porcentagem de forrageadoras de pólen relativo ao número total de forrageiras), a média do volume de água coletado ($V_{ÁGUA}$), a média do volume de néctar coletado ($V_{NÉCTAR}$), a média da concentração de açúcar do néctar coletado ($C_{NÉCTAR}$) e o ganho energético (GE) nas colônias experimentais. Não encontramos diferenças

significativas (Teste-*t* de Student: $P > 0,05$) entre as colônias MA_{SOL} e MB_{SOMBRA} com respeito a essas variáveis (Tabela 1, Figura 5).

Tabela 1 – Diferenças das variáveis coloniais estudadas entre ninhos mantidas no sol (MA_{SOL}) ou na sombra (MB_{SOMBRA}). Teste-*t* de Student aplicado entre o MA_{SOL} e o MB_{SOMBRA} para avaliar a diferença entre as variáveis estudadas (indicados os valores *t* e *P*): Média da temperatura máxima na área de cria ($TMAX_{CRIA}$), média da temperatura máxima na área de potes ($TMAX_{POTES}$), número de células de cria construídas (NC_{CONS}), número de células de cria destruídas (NC_{DEST}), eficiência do forrageamento de néctar (FN_{REL} : porcentagem de forrageadoras de pólen relativo ao número total de forrageiras), eficiência do forrageamento de pólen (FP_{REL} : porcentagem de forrageadoras de pólen relativo ao número total de forrageiras), média do volume de água coletado ($V_{ÁGUA}$), média do volume de néctar coletado ($V_{NÉCTAR}$), média da concentração de açúcar do néctar coletado ($C_{NÉCTAR}$) e o ganho energético (GE)

| Variáveis coloniais | <i>t</i> | <i>P</i> |
|---------------------|----------|----------|
| $TMAX_{CRIA}$ (°C) | 1,531 | 0,140 |
| $TMAX_{POTES}$ (°C) | 3,185 | 0,004* |
| NC_{CONS} | -0,376 | 0,711 |
| NC_{DEST} | 1,647 | 0,122 |
| FN_{REL} (%) | 1,229 | 0,232 |
| FP_{REL} (%) | -0,907 | 0,374 |
| $V_{ÁGUA}$ (μl) | 0,345 | 0,740 |
| $V_{NÉCTAR}$ (μl) | -0,567 | 0,585 |
| $C_{NÉCTAR}$ (%) | -0,469 | 0,650 |
| GE (Cal) | -0,546 | 0,598 |

* $P < 0,05$

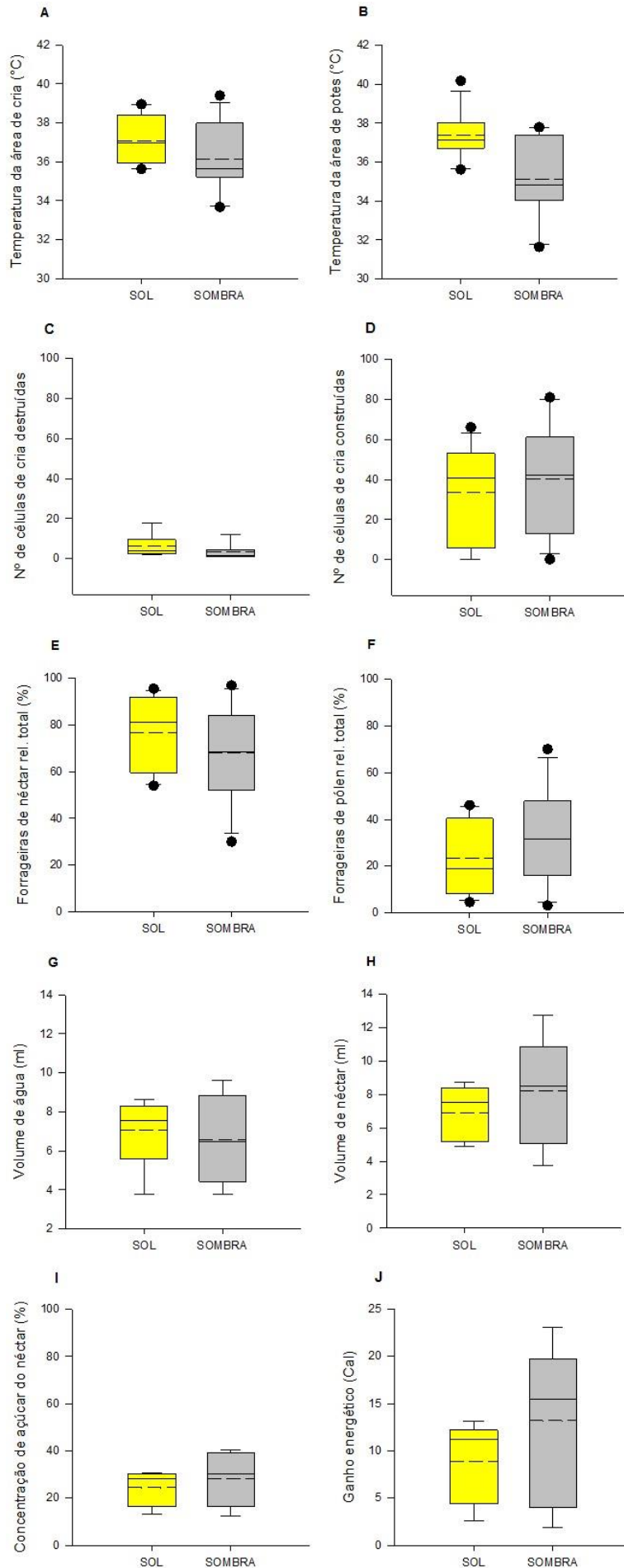


Figura 5 – Variáveis coloniais de *Melipona subnitida* em ninhos mantidos no sol (MA_{SOL}) e na sombra (MB_{SOMBRA}). (A) Média da temperatura máxima na área de cria ($T_{MAX_{CRIA}}$); (B) média da temperatura máxima na área de potes ($T_{MAX_{POTES}}$); (C) número de células de cria destruídas (NC_{DEST}); (D) número de células de cria construídas (NC_{CONS}); (E) eficiência do forrageamento de néctar (FN_{REL} : porcentagem de forrageadoras de pólen relativo ao número total de forrageiras); (F) eficiência do forrageamento de pólen (FP_{REL} : porcentagem de forrageadoras de néctar relativo ao número total de forrageiras); (G) média do volume de água coletado ($V_{ÁGUA}$); (H) média do volume de néctar coletado ($V_{NÉCTAR}$); (I) média da concentração de açúcar do néctar coletado ($C_{NÉCTAR}$); (J) ganho energético (GE). Box-plot: As caixas amarelas e cinzas representam os dados de determinada variável no sol e na sombra respectivamente. A linha horizontal dentro das caixas indica a mediana e a linha tracejada a média. As hastes delimitam a distribuição de 95% dos dados

3.3 INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA SOBRE AS VARIÁVEIS ESTUDADAS

A temperatura ambiental ($TMAX_{AMB}$) correlacionou positivamente com a temperatura interna dos ninhos ($TMAX_{CRIA}$: Correlação de Pearson: $r = 0,55$; $P < 0,001$; $TMAX_{POTES}$: Correlação de Pearson: $r = 0,37$; $P < 0,001$) (Figura 6). Em temperaturas ambientais abaixo de $37^{\circ}C$, aproximadamente, a temperatura da área cria e da área de potes no MA_{SOL} foram superiores à temperatura do ar. Quando a temperatura ambiental foi superior a $37^{\circ}C$, a temperatura da área cria e da área de potes no MA_{SOL} tendeu a ficar abaixo da temperatura do ar (Figura 6A e 6C). No MB_{SOMBRA} tanto a temperatura da área cria quanto de potes mantiveram-se abaixo da temperatura ambiental (Figura 6B e 6D).

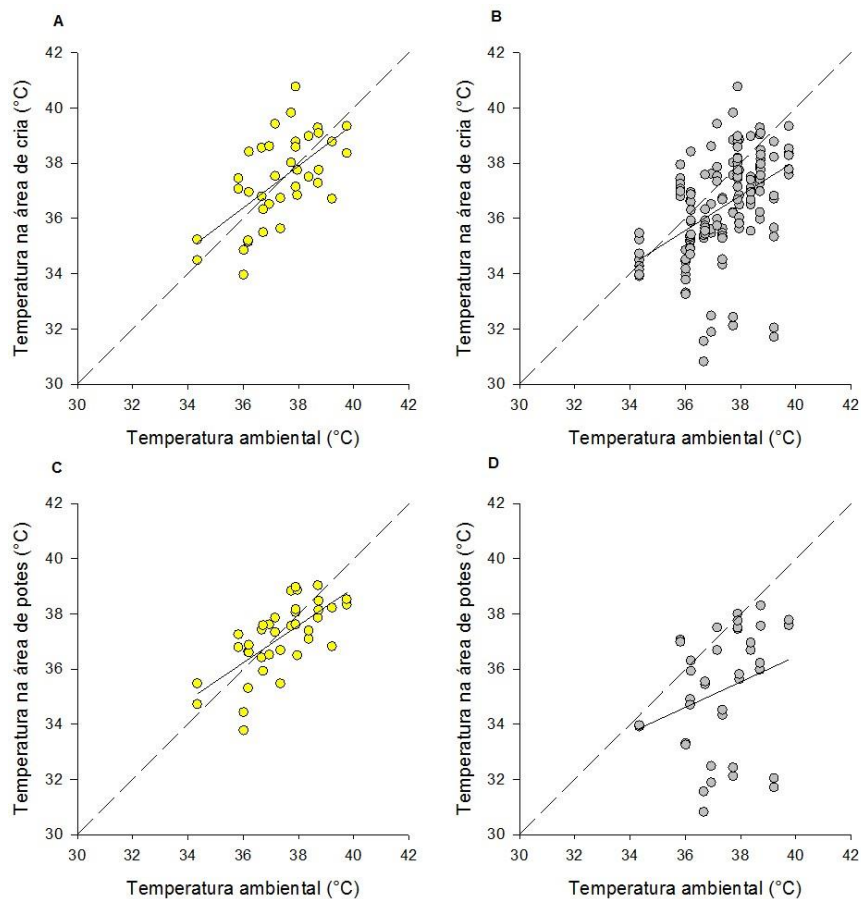


Figura 6 – Associação entre temperatura ambiental ($TMAX_{AMB}$) e a temperatura dentro do ninho ($TMAX_{CRIA}$ e $TMAX_{POTES}$). (A) relação entre a temperatura ambiental e a temperatura da área de cria no sol; (B) relação entre a temperatura ambiental e a temperatura da área de cria na sombra; (C) relação entre a temperatura ambiental e a temperatura da área de potes no sol; (D) relação entre a temperatura ambiental e a temperatura da área de potes na sombra. A linha isotérmica (linha tracejada) representa a relação perfeita entre a temperatura ambiental e a temperatura dentro do ninho ($TMAX_{AMB} = TMAX_{CRIA}$ e $TMAX_{POTES}$). A linha contínua indica a regressão linear. As esferas amarelas e cinzas representam a temperatura interna do ninho no sol e na sombra respectivamente

Para investigar, se a temperatura dentro dos ninhos influenciava a atividade das colônias em nosso experimento, as variáveis coloniais investigadas foram correlacionadas com a temperatura interna dos ninhos ($TMAX_{CRIA}$ e $TMAX_{POTES}$). Cinco das oito variáveis estudadas demonstraram uma correlação com a temperatura do ninho (Tabela 2). O número de células de cria destruídas (NC_{DEST}) e a média do volume de água coletado ($V_{ÁGUA}$) correlacionavam positivamente com a $TMAX_{CRIA}$ (Figuras 7C, 7I). Também, encontramos uma correlação positiva entre o número de células de cria destruídas (NC_{DEST}) (Figura 7D) e a eficiência do forrageamento de néctar (FN_{REL} : porcentagem de forrageadoras de néctar relativo ao número total de forrageiras) (Figura 7H) com a $TMAX_{POTES}$. Além disso, a $TMAX_{POTES}$ mostrou uma relação antagônica com o número de células de cria construídas (NC_{CONS}) (Figura 7B) e com a eficiência do forrageamento de pólen (FP_{REL} : porcentagem de forrageadoras de pólen relativo ao número total de forrageiras) (Figura 7F). Não foi encontrada uma relação significativa entre a temperatura interna dos ninhos e a média do volume de néctar coletado ($V_{NÉCTAR}$), a média da concentração de açúcar do néctar coletado ($C_{NÉCTAR}$) e o ganho energético (GE) (Tabela 2).

Tabela 2 – Análise de Correlação de Pearson entre as variáveis coloniais estudadas. Média da temperatura máxima na área de cria ($TMAX_{CRIA}$), média da temperatura máxima na área de potes ($TMAX_{POTES}$), número de células de cria construídas (NC_{CONS}), número de células de cria destruídas (NC_{DEST}), eficiência do forrageamento de néctar (FN_{REL} : porcentagem de forrageadoras de néctar relativo ao número total de forrageiras), eficiência do forrageamento de pólen (FP_{REL} : porcentagem de forrageadoras de pólen relativo ao número total de forrageiras), média do volume de água coletado ($V_{ÁGUA}$), média do volume de néctar coletado ($V_{NÉCTAR}$), média da concentração de açúcar do néctar coletado ($C_{NÉCTAR}$) e o ganho energético (GE).

| | $TMAX_{CRIA}$ (°C) | | | $TMAX_{POTES}$ (°C) | | |
|-------------------|--------------------|----------|----------|---------------------|----------|----------|
| | <i>r</i> | <i>P</i> | <i>N</i> | <i>r</i> | <i>P</i> | <i>N</i> |
| NC_{CONS} | -0,387 | 0,062 | 24 | -0,632 | 0,001* | 24 |
| NC_{DEST} | 0,511 | 0,043* | 16 | 0,609 | 0,012* | 16 |
| FN_{REL} (%) | 0,496 | 0,014 | 24 | 0,658 | 0,001* | 24 |
| FP_{REL} (%) | -0,496 | 0,014 | 24 | -0,658 | 0,001* | 24 |
| $V_{ÁGUA}$ (µl) | 0,673 | 0,047* | 9 | 0,473 | 0,198 | 9 |
| $V_{NÉCTAR}$ (µl) | -0,280 | 0,404 | 11 | -0,239 | 0,479 | 11 |
| $C_{NÉCTAR}$ (%) | -0,101 | 0,767 | 11 | -0,182 | 0,592 | 11 |
| GE (Cal) | -0,123 | 0,718 | 11 | -0,209 | 0,537 | 11 |

* $P < 0,05$

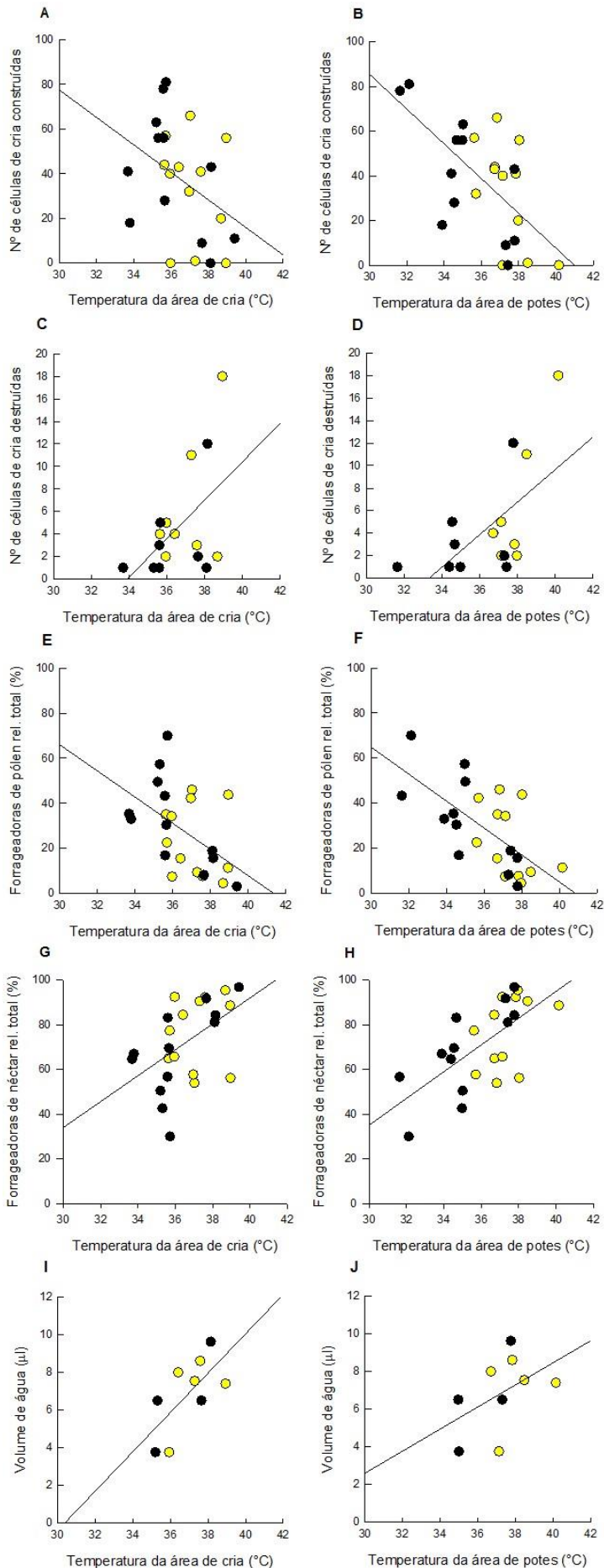


Figura 7 – Associação entre temperatura dentro do ninho e variáveis coloniais estudadas.

(A) Relação entre a temperatura da área de cria e o número de células construídas (NC_{CONS}); (B) relação entre a temperatura da área de potes e o número de células construídas (NC_{CONS}); (C) relação entre a temperatura da área de cria e o número de células destruídas (NC_{DEST}); (D) relação entre a temperatura da área de potes e o número de células destruídas (NC_{DEST}); (E) relação entre a temperatura da área de cria e a eficiência do forrageamento de pólen (FP_{REL}); (F) relação entre a temperatura da área de potes e a eficiência do forrageamento de pólen (FP_{REL}); (G) relação entre a temperatura da área de cria e a eficiência do forrageamento de néctar (FN_{REL}); (H) relação entre a temperatura da área de potes e a eficiência do forrageamento de néctar (FN_{REL}); (I) relação entre a temperatura da área de cria e o média do volume de água coletado ($V_{\text{ÁGUA}}$); (J) relação entre a temperatura da área de potes e o média do volume de água coletado ($V_{\text{ÁGUA}}$). Os pontos amarelos representam os dados coletados nas colônias do MA_{SOL} e os pontos pretos os dados coletados nas colônias do MA_{SOMBRA} . A linha reta nos gráficos indica a regressão linear

3.4 AMPLITUDE DA CONCENTRAÇÃO DE AÇÚCAR DO NÉCTAR COLETADO E DO GANHO ENERGÉTICO

Para avaliar a influência da temperatura dentro dos ninhos sobre a escolha de néctar pelas abelhas, as colônias experimentais foram alocadas em 4 classes de temperaturas (22-25°C, 26-29°C, 30-33°C, $\geq 34^\circ\text{C}$) baseado nas temperaturas médias registradas no interior do ninho. Foi observado que a amplitude da concentração de açúcar do néctar coletado (A_{CON}) aumentou conforme aumentou a temperatura do ninho tanto na área de cria (T_{CRIA} : Correlação de Pearson: $r = 0,99$; $P = 0,014$), como na área de potes (T_{POTES} : Correlação de Pearson: $r = 0,95$; $P = 0,048$) (Figura 8A e 8B). Para a amplitude do ganho energético, não foi encontrada uma relação significativa com a temperatura interna aos ninhos (T_{CRIA} : Correlação de Pearson: $r = -0,28$; $P = 0,72$; T_{POTES} : Correlação de Pearson: $r = -0,33$; $P = 0,67$), embora seja possível observar uma tendência da amplitude do ganho energético diminuir em temperaturas mais elevadas (Figura 8C e 8D).

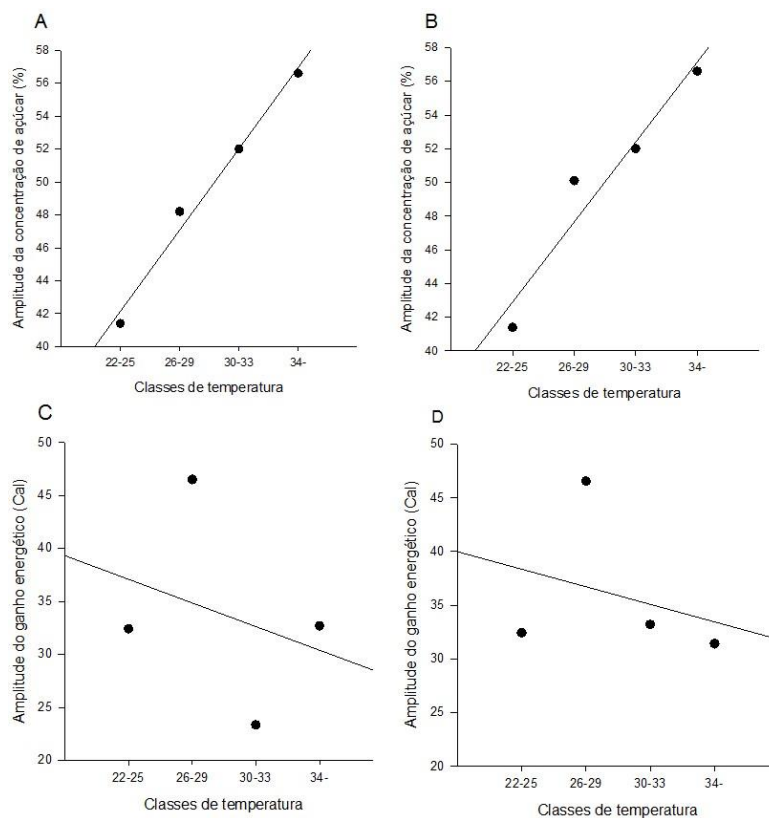


Figura 8 – Amplitude média da concentração de açúcar e do ganho energético nas colônias atribuídas a 4 classes de temperatura. (A) Relação entre as classes de temperatura da área de cria e a amplitude da concentração de açúcar do néctar (A_{CON}); (B) Relação entre as classes de temperatura da área de potes e a amplitude da concentração de açúcar do néctar (A_{CON}); (C) Relação entre as classes de temperatura da área de cria e a amplitude do ganho energético (A_{GE}); (D) Relação entre as classes de temperatura da área de potes e a amplitude do ganho energético (A_{GE}). Os pontos pretos representam os dados de amplitude em cada classe de temperatura. A linha reta nos gráficos indica a regressão linear

4 DISCUSSÃO

No presente estudo foi investigada a reação das colônias de *Melipona subnitida* expostas a temperaturas ambientais elevadas. Com o aumento da temperatura dentro do ninho, as colônias reduziram seu esforço de coleta de pólen e, possivelmente em consequência, houve uma diminuição da construção de novas células de cria. Em contrapartida, as colônias aumentaram seu esforço de forrageamento de néctar, a amplitude da concentração de néctar coletado aumentou, e as colônias coletaram mais água conforme aumentou a temperatura dentro dos ninhos. Essas observações apontam para um aumento do esforço de regular a temperatura interna dos ninhos com um aumento da temperatura. Os resultados do presente estudo revelam um possível problema para essas abelhas frente às mudanças climáticas previstas para as próximas décadas (MARENGO et al., 2009; ACOSTA et al. 2017; GIANNINI et al., 2017): muito antes de atingir temperaturas críticas ou letais para as abelhas, o aquecimento global pode causar uma diminuição da coleta de pólen pelas colônias, resultando em uma diminuição de novas abelhas produzidas e, conseqüentemente, no colapso colonial a longo prazo.

4.1 AUMENTO DA TEMPERATURA CAUSA UMA DIMINUIÇÃO DO ESFORÇO DA COLETA DE PÓLEN

Os resultados demonstram que as colônias de *M. subnitida* reduziram a atividade forrageira de pólen com o aumento da temperatura. Este comportamento pode estar relacionado com a necessidade das colônias controlarem a temperatura dentro dos ninhos, priorizando assim, a coleta de néctar e água para evitar o superaquecimento e morte dos indivíduos (ver tópico 4.2). Porém, esta estratégia pode resultar em um déficit de pólen armazenado dentro dos ninhos, o que é crítico para a produção de novos indivíduos (MICHENER, 1974; ROUBIK, 1982; KOLMES; SOMMEIJER, 1992; CAMAZINE, 1993; ECKERT et al., 1994; BIESMEIJER et al., 1999a; THOMSON, 2004; SEELEY, 2006; MAIA-SILVA et al., 2016). Thomson (2004) demonstrou em seu estudo com *Bombus occidentalis* (Apidae, Bombini) que o aumento do estresse ambiental, neste caso a competição com *Apis mellifera* (Apidae, Apini), reduziu significativamente a abundância de forrageadoras de pólen retornando às colônias e também o sucesso reprodutivo desta espécie (estimado pelo número de novas rainhas produzidas) em virtude da diminuição de pólen coletado. Semelhante ao que foi encontrado por Thomson (2004) para *B. occidentalis*, o presente estudo para *M. subnitida* sugere que o aumento

do estresse ambiental, no caso o aumento da temperatura, leva a uma redução da coleta de pólen pelas operárias e, conseqüentemente, da produção de cria.

Além da redução da coleta de pólen, os resultados indicam que a construção de células de cria foi reduzida com o aumento da temperatura. Maia-Silva e colaboradores (2016) demonstraram para *M. subnitida* que uma diminuição de pólen estocado no ninho resulta em uma redução da produção de nova cria e, conseqüentemente, o tamanho das colônias decai a longo prazo. Visto que o aumento da temperatura dentro do ninho pode resultar na morte dos indivíduos, principalmente das larvas e pupas (JONES; OLDROYD 2007; SUNG et al., 2008; MACÍAS-MACÍAS et al., 2011; VOLLET-NETO et al., 2015), as abelhas priorizam a termorregulação do ninho, aumentando a coleta de água e néctar e diminuindo a coleta de pólen, que resulta na redução da produção de novas células de cria.

O aumento da temperatura do ninho também correlacionou com o número de células destruídas. A destruição de células de cria pode ter duas razões possíveis: (1) cria morta devido ao superaquecimento e (2) canibalismo para o reaproveitamento de proteínas pelas colônias. Mesmo com a provável termorregulação do ninho, é possível que algumas larvas e pupas tenham morrido em virtude do calor excessivo na região da cria, onde a temperatura alcançou valores perto dos 40°C. Estudos já demonstraram que o desenvolvimento da cria em colônias de abelhas sociais pode ser comprometido em condições que a temperatura do ninho não seja adequada (JONES; OLDROYD 2007; SUNG et al., 2008; MACÍAS-MACÍAS et al., 2011; VOLLET-NETO et al., 2015). Em *A. mellifera*, por exemplo, temperaturas acima da temperatura ideal para o desenvolvimento das larvas e pupas (33-36°C), além de diminuir a sobrevivência da cria, afetam de forma negativa a morfologia e a fisiologia dos indivíduos (MARDAN; KEVAN, 2002). Esses defeitos podem refletir na vida adulta, dificultando a comunicação e aprendizagem dos indivíduos (TAUTZ et al., 2003). Para abelhas sem ferrão, a influência da temperatura durante o desenvolvimento da cria ainda é pouco conhecida. Porém, Vollet-Neto e colaboradores (2015) demonstraram em *Scaptotrigona depilis* uma elevada mortalidade da cria em 38°C.

Outra possibilidade é que a destruição de algumas células de cria seja estimulada pelo déficit de pólen (proteínas) nas colônias. O reaproveitamento de proteínas por abelhas sem ferrão através do canibalismo foi descrito no passado por Roubik (1982). Ele sugeriu que o consumo da cria pode estar relacionado com o pouco alimento disponível nas colônias (ROUBIK, 1982). Para *A. mellifera* estudos demonstraram que o canibalismo da cria pode ser uma reação à diminuição da quantidade de pólen abaixo do nível mínimo necessário para a colônia (HAYDAK, 1970; NEWTON; MICHL, 1974; SCHMICKL; CRAILSHEIM, 2001;).

4.2 AUMENTO DA TEMPERATURA CAUSA UM AUMENTO DO ESFORÇO DA COLETA DE NÉCTAR E ÁGUA

No presente estudo, foi demonstrado que colônias de abelhas sem ferrão *M. subnitida* modificam seu forrageamento em temperaturas elevadas, reduzindo a coleta de pólen e, em contrapartida, aumentam a coleta de néctar e água. Além disso, foi possível observar que com o aumento da temperatura, as abelhas coletaram néctar com alta e baixa concentração de açúcar (maior amplitude da concentração de açúcar do néctar coletado). *M. subnitida* ocorre naturalmente na floresta tropical seca brasileira, a Caatinga, (ZANELLA, 2000), onde as elevadas temperaturas anuais podem ultrapassar o valor crítico ou até o limite letal para esta espécie (FERREIRA et al., 2017). Sob estas condições, as abelhas necessitam resfriar a colônia para evitar o superaquecimento e consequente morte dos indivíduos dentro do ninho, principalmente da cria (JONES; OLDROYD 2007; SUNG et al., 2008; MACÍAS-MACÍAS et al., 2011; VOLLET-NETO et al., 2015). Neste contexto, o néctar pode desempenhar um papel importante no processo de termorregulação colonial: (1) o néctar mais concentrado proporciona mais energia às abelhas (alta concentração de açúcar favorável). Assim, os indivíduos têm mais energia disponível para suas atividades, em particular a ventilação do ninho, onde abelhas perto da entrada dos ninhos batem suas asas, expulsando dessa maneira o calor em excesso para fora do ninho (KRONENBERG; HELLER, 1982; SOUTHWICK; MORITZ, 1987; LIGHTON; LOVEGROVE, 1990); (2) o néctar mais diluído é mais eficiente no resfriamento evaporativo dos ninhos proporcionado pela desidratação do líquido (baixa concentração de açúcar favorável devido ao elevado teor de água na solução). Portanto, é possível que o redirecionamento da força forrageira de pólen para a coleta de néctar concentrado e diluído seja vantajoso para a colônia, pois contribuem para evitar o superaquecimento.

Os resultados também demonstram que com o aumento da temperatura interna do ninho as abelhas coletaram mais água. A coleta de água para resfriamento evaporativo do ninho em condições de temperatura elevada é bem conhecido em *A. mellifera* (LINDAUER, 1954; LINDAUER, 1955; FAHRENHOLZ et al., 1989; SEELEY, 2006; JONES; OLDROYD, 2007; NICOLSON, 2009). Para abelhas sem ferrão, por outro lado, achava-se por muito tempo que a coleta de água estava relacionada às necessidades nutricionais das abelhas (hidratação e minerais) (NICOLSON, 2009; VOLLET-NETO et al., 2015). Entretanto, estudos atuais indicam que algumas espécies de meliponíneos utilizam a água de maneira parecida às abelhas melíferas, como mecanismo ativo de termorregulação para reduzir a temperatura dos ninhos

(LIMÃO, 2015; VOLLET-NETO et al., 2015). Para isso, as operarias regurgitam ou depositam gotas de líquido dentro do ninho que, quando evaporam, reduzem a temperatura local (LINDAUER, 1954; LINDAUER, 1955; HILÁRIO et al., 2000; NICOLSON, 2009; VOLLET-NETO et al., 2015).

Embora não tenha sido quantificado, foi observado que nos horários em que as temperaturas foram mais elevadas, as abelhas batiam as asas na entrada da colônia, indicando a ventilação do ninho. Este processo acelera a evaporação da água (LINDAUER, 1955) e a saída de ar quente (KRONENBERG; HELLER, 1982; SOUTHWICK; MORITZ, 1987; LIGHTON; LOVEGROVE, 1990), podendo contribuir também com a diminuição da umidade dentro do ninho, resultante da evaporação da água e desidratação do néctar (ELLIS et al., 2008). Esta integração entre ventilação e resfriamento evaporativo seria particularmente importante, pois ampliaria a eficiência de ambos os mecanismos termorregulatórios (VOLLET-NETO et al., 2015).

Os resultados sobre a temperatura interna dos ninhos de *M. subnitida* estudados nos dois tratamentos experimentais (MA_{SOMBRA} e MB_{SOL}) reforçam a existência de mecanismos de termorregulação para essa espécie de abelha. Em temperaturas ambientais abaixo de 37°C, aproximadamente, foi observado que a temperatura da área cria e da área dos potes de alimento das colônias mantidas ao sol foram superiores à temperatura do ar. Quando a temperatura ambiental superou 37°C, as temperaturas da área cria e da área de potes destas colônias tenderam a ficar abaixo da temperatura externa. Já para as colônias mantidas na sombra, a temperatura interna dos ninhos (área de cria, área dos potes de alimento) manteve-se abaixo da temperatura ambiental durante grande parte do estudo. Essa diferença observada entre as colônias do sol e da sombra sugere que as colônias na sombra conseguiram termorregular o ninho de forma mais eficiente que as colônias ao sol. Silva e colaboradores (2017) demonstraram em seu estudo para *M. subnitida* que, apesar das elevadas temperaturas ambientais no ambiente natural, as temperaturas dentro do ninho registradas permaneceram bem abaixo dos valores críticos para esta espécie. No entanto, quando os ninhos foram colocados em uma casa de vegetação, sendo expostos a um estresse térmico extremo com temperaturas externas em torno de 50°C, foram observadas mudanças dramáticas no comportamento das colônias e uma redução acentuada do número de indivíduos. Desta forma, é possível que a temperatura do ninho pode não ser controlada em temperaturas extremamente elevadas, independente dos mecanismos termorregulatórios utilizados pelas abelhas.

4.3 AQUECIMENTO GLOBAL PODE CAUSAR COLAPSO COLONIAL ANTES DE ATINGIR TEMPERATURAS CRÍTICAS PARA ABELHAS

Mudanças climáticas são associadas ao aquecimento global em decorrência do aumento da concentração de gases de efeito estufa na atmosfera e das mudanças do uso da terra como desmatamento, agricultura e urbanização (MARENGO, 2007). Várias evidências e consequências resultantes do aquecimento global já foram observadas, tais como derretimento de geleiras, aumento do nível do mar, secas severas, furacões, tempestades e queimadas ocorrem com maior intensidade e frequência se comparado com os registros históricos (MARENGO, 2007; ACOSTA et al., 2017). Para a biodiversidade, os impactos causados pelas mudanças climáticas afetam as interações (BURKLE et al., 2013) e a distribuição das espécies (BELLARD, 2012; GIANNINI et al., 2013; GIANNINI et al., 2017), as redes tróficas e o funcionamento dos ecossistemas, e podem, por fim, causar extinções de espécies (BELLARD, 2012).

O aquecimento global previsto para as próximas décadas, mostra-se também uma possível ameaça para as abelhas na floresta tropical seca brasileira. A modelagem de cenários climáticos indica um aumento da temperatura ambiental de até quase 5°C até o ano de 2080 para o bioma Caatinga (ACOSTA et al., 2017; GIANNINI et al., 2017), podendo atingir valores críticos para as abelhas, causando a morte principalmente da cria, que necessita de temperaturas entre 28 a 36 °C (ENGELS, 1995; MARDAN; KEVAN, 2002; JONES; OLDROYD, 2007; MACÍAS-MACÍAS et al., 2011; VOLLET-NETO et al., 2015). Entretanto, o presente estudo sugere que bem antes que as temperaturas atinjam valores críticos para os indivíduos, haverá um impacto sobre o forrageamento das abelhas. Devido à necessidade de termorregulação, para evitar o superaquecimento do ninho, as colônias de abelhas sociais direcionam sua força forrageira para a coleta de água e néctar em detrimento da coleta de pólen. Com o déficit de pólen, a produção de cria é reduzida (MAIA-SILVA et al., 2016) e, a longo prazo, a colônia entrará em colapso devido à falta de operárias necessárias para desempenhar as atividades essenciais para a sobrevivência da colônia. Portanto, é possível que o aquecimento global afete as colônias de abelhas de forma direta, através das temperaturas críticas, e de forma indireta, em virtude do impacto no forrageamento.

REFERÊNCIAS

- ACOSTA, A. L. et al. Mudanças climáticas na Caatinga com ênfase no Rio Grande do Norte: uma breve análise e síntese. In: IMPERATRIZ-FONSECA V. L.; KOEDAM D.; HRNCIR, M. (Ed.) **A abelha jandaíra no passado, presente e futuro**. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 193-207. (no prelo).
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- BIESMEIJER, J. C.; BORN, M.; LUKÁCS, S.; SOMMEIJER, M. J. The response of the stingless bee *Melipona beecheii* to experimental pollen stress, worker loss and different levels of information input. **Journal of Apicultural Research**, v. 38, n. 1-2, p. 33-41, 1999a.
- 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, 1999b.
- BELLARD, C. et al. Impacts of climate change on the future of biodiversity. **Ecology Letters**, v. 15, n. 4, p. 365-377, 2012.
- BRODSCHNEIDER, R.; CRAILSHEIM, K. Nutrition and health in honey bees. **Apidologie**, v. 41, n. 3, p. 278-294, 2010.
- BUCKLEY, L. B. et al. Ectotherm thermal stress and specialization across altitude and latitude. **Integrative and Comparative Biology**, v. 53, n. 4, p. 571-581, 2013.
- CAMARGO, J. M. F.; PEDRO, S. R. M. Meliponini Lepeletier, 1836. In: MOURE, J. S.; URBAN, D.; MELO, G. A. R. (Org.). **Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region**. versão online, 2013. Disponível em: <<http://www.moure.cria.org.br/catalogue>>. Acesso em: 27 mar. 2017.
- CAMAZINE, S. The regulation of pollen foraging by honey bees: how foragers assess the colony's need for pollen. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 32, n. 4, p. 265-272, 1993.

CRAILSHEIM, K. et al. Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function. **Journal of Insect Physiology**, v. 38, n. 6, p. 40-19, 1992.

DAFNI, A.; KEVAN, P. G.; HUSBAND, B. C. **Practical pollination biology**. Cambridge: Enviroquest Ltd., 2005. 583 p.

ECKERT, C. D.; WINSTON, M. L.; YDENBERG, R. C. The relationship between population size, amount of brood, and individual foraging behaviour in the honey bee, *Apis mellifera* L. **Oecologia**, v. 97, n. 2, p. 248-255, 1994.

FAHRENHOLZ, L.; LAMPRECHT, I.; SCHRICKER, B. Thermal investigations of a honey bee colony: thermoregulation of the hive during summer and winter and heat production of members of different bee castes. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 159, n. 5, p. 551-560, 1989.

FERREIRA, N. S. **Temperatura colonial e tolerância térmica de *Melipona subnitida*, uma espécie de abelha sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponini), da Caatinga**. 2014. 56 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró/RN, 2014.

FERREIRA, N. S. et al. Como a abelha jandaíra consegue sobreviver no calor da Caatinga? In: IMPERATRIZ-FONSECA V. L.; KOEDAM D.; HRNCIR, M. (Ed.) **A abelha jandaíra no passado, presente e futuro**. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 217-225. (no prelo).

GIANNINI, T. C. et al. Identifying the areas to preserve passion fruit pollination service in Brazilian Tropical Savannas under climate change. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 171, p. 39-46, 2013.

GIANNINI, T. C. et al. Protecting a managed bee pollinator against climate change: strategies for an area with extreme climatic conditions and socioeconomic vulnerability. **Apidologie**, 2017. (no prelo).

HAYDAK, M. H. Honey bee nutrition. **Annual Review of Entomology**, v. 15, p. 143-156, 1970.

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.

HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT, A. M. P. Flight activity and colony strength in the stingless bee *Melipona bicolor bicolor* (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 60, n. 2, p. 299-306, 2000.

JONES, J. C.; OLDROYD, B. P. Nest Thermoregulation in social insects. **Advances in Insect Physiology**, v. 33, n. 6, p. 153-191, 2007.

KAJOBE, R. Botanical sources and sugar concentration of the nectar collected by two stingless bee species in a tropical African rain forest. **Apidologie**, v. 38, p. 110-121, 2007.

KOLMES, S. A.; SOMMEIJER, M. J. Ergonomics in stingless bees: changes in intranidal behavior after partial removal of storage pots and honey in *Melipona favosa* (Hym. Apidae, Meliponinae). **Insectes Sociaux**, v. 39, n. 2, p. 215-232, 1992.

KRONENBERG, F.; HELLER, H. C. Colonial Thermoregulation in Honey Bees (*Apis mellifera*). **Journal of Comparative Physiology B**, v. 148, p. 65-76, 1982.

LIGHTON, J. R. B.; LOVEGROVE, B. G. A temperature-induced switch from diffusive to convective ventilation in the honeybee. **Journal of Experimental Biology**, v. 154, p. 509-516, 1990.

LIMÃO, A. A. C. **A influência dos fatores bióticos e abióticos no néctar coletado por *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini) na Caatinga**. 2015. 60 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2015.

LINDAUER, M. Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. **Zeitschrift für vergleichende Physiologie**, v. 432, n. 36, p. 391-432, 1954.

LINDAUER, M. The water economy and temperature regulation of the honeybee colony. **Bee World**, v. 36, n. 5, p. 81-92, 1955.

LOLI, D. **Termorregulação colonial e energética individual em abelhas sem ferrão *Melipona quadrifasciata* Lepelletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. 2008. 229 p. Tese (Doutorado em Ciências - Fisiologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.

MACÍAS-MACÍAS, J. O. et al. Comparative temperature tolerance in stingless bee species from tropical highlands and lowlands of Mexico and implications for their conservation (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Apidologie**, v. 42, n. 6, p. 679-689, 2011.

MAIA-SILVA, C. et al. Environmental windows for foraging activity in stingless bees, *Melipona subnitida* Ducke and *Melipona quadrifasciata* Lepelletier (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Sociobiology**, v. 61, n.4, p. 378-385, 2014.

MAIA-SILVA, C. et al. 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. et al. Stingless bees (*Melipona subnitida*) adjust brood production rather than foraging activity in response to changes in pollen stores. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 202, n. 9-10, p. 723-732, 2016.

MARDAN, M.; KEVAN, P.G. Critical temperatures for survival of brood and adult workers of the giant honeybee *Apis dorsata* (Hymenoptera: Apidae). **Apidologie**, v. 33, n. 3, p. 295-301, 2002.

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: Ministério do Meio Ambiente, 2007. 212 p.

MARENGO, J. A. et al. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. **International Journal of Climatology**, v. 29, n. 15, p. 2241-2255, 2009.

MEDEIROS-SILVA, A. G. **FORAGEAMENTO DE ABELHAS SEM FERRÃO *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini) em área urbana no semiárido do nordeste brasileiro**. 2015. 26 p. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ecologia) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2015.

MEDEIROS-SILVA, A. G. et al. Trade-off in nectar collection between concentrated and diluted nectar by stingless bees in the Brazilian tropical dry-forest. In: ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 11., 2015, Ribeirão Preto. **Anais...** Ribeirão Preto: Moringa, 2015. p. 280.

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

MICHENER, C. D. **The bees of the world**. 2. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. 953 p.

MICHENER, C. D. The Meliponini. In: VIT, P.; PEDRO, S. R. M.; ROUBIK, D. (Ed.) **Pot-honey: a legacy of stingless bees**. New York: Springer, 2013. p. 3-17.

MOURA, V. S. **Análise da quantidade e qualidade de néctar coletado por colônias da abelha jandaíra (*Melipona subnitida*) em uma área urbana**. 2015. 29 p. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ecologia) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2015.

NEWTON, D. C.; MICHL, D. J. Cannibalism as an indication of pollen insufficiency in honeybees: ingestion or recapping of manually exposed pupae. **Journal of Apicultural Research**, v. 13, n. 4, p. 235-241, 1974.

NICOLSON, S. W. Water homeostasis in bees, with the emphasis on sociality. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, p. 429-434, 2009.

NOGUEIRA-NETO, P. **Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão**. São Paulo: Nogueirapis, 1997. 447 p.

NUNES-SILVA, P. **A organização e a ritmicidade no forrageamento e na enxameação no forrageamento de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. 2007, 101 p. Dissertação (Mestrado em Ciências – Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2007.

PEDRO, S. R. M. The stingless bee fauna in Brazil (Hymenoptera: Apidae). **Sociobiology**, v. 61, n. 4, p. 348-354, 2014.

PEREIRA, J. P. Plantas importantes para a manutenção da abelha jandaíra (*Melipona subnitida*) em paisagem urbana do semiárido brasileiro. 2015. 36 p. Monografia (Graduação em Ecologia) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2015.

PRADO, D. As caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Ed.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. 1. ed. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003. p. 75-134.

ROUBIK, D. W. Seasonality in colony food storage brood production and adult survivorship: studies of *Melipona* in tropical forest (Hymenoptera: Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 55, n. 4, p. 789–800, 1982.

ROUBIK, D. W. **Ecology and natural history of tropical bees**. New York: Cambridge University Press, 1989. 514 p.

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.

ROUBIK, D. W.; PERALTA, F. J. A. Thermodynamics in nests of two *Melipona* species in Brasil. **Acta Amazonica**, v. 13, n. 2, p. 453-466, 1983.

SAKAGAMI, S. F. Stingless bees. In: HERMANN, H. R. (Ed.). **Social Insects: Volume III**. London: Academic Press, 1982. p. 361-423.

SCHMARANZER, S. Thermoregulation of water collecting honey bees (*Apis mellifera*). **Journal of Insect Physiology**, v. 46, n. 8, p. 1187-1194, 2000.

SCHMICKL, T.; CRAILSHEIM, K. Cannibalism and early capping: strategy of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 187, n. 7, p. 541-547, 2001.

SCHMIDT, J. O.; BUCHMANN, S. L. Pollen digestion and nitrogen utilization by *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae). **Comparative Biochemistry and Physiology A**, v. 82, n. 3, p. 499-503, 1985.

SEELEY, T.D. **Ecologia da abelha: um estudo de adaptação na vida social**. Porto Alegre: Paixão, 2006. 256 p.

SILVA, M. A. et al. On the thermal limits for the use of stingless bees as pollinators in commercial greenhouses. **Journal of Apicultural Research**, v. 56, p. 81-90, 2017.

SOUTHWICK, E. E.; MORITZ, R. F.A. Social control of air ventilation in colonies of honey bees, *Apis mellifera*. **Journal of Insect Physiology**, v. 33, n. 9, p. 623-626, 1987.

SOUZA, L. S. B. et al. Balanço de radiação em ecossistema de Caatinga preservada durante um ano de seca no semiárido Pernambucano. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 8, p. 41-55, 2015.

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

TAUTZ, J. et al. Behavioral performance in adult honeybee is influenced by the temperature experienced during their pupal development. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.100, n. 12, p. 7343-7347, 2003.

THOMSON, D. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. **Ecological Society of America**, v. 85, n. 2, p. 458-470, 2004.

VELLOSO, A. L. et al. **Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste, 2002. 76 p.

VOLLET-NETO, A. **Biologia térmica de *Scaptotrigona depilis* (Apidae, Meliponini): adaptações para lidar com altas temperaturas**. 2011. 97 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2011.

VOLLET-NETO, A.; MENEZES, C.; IMPERATRIZ-FONSECA, V L. Behavioural and developmental responses of a stingless bee (*Scaptotrigona depilis*) to nest overheating. **Apidologie**, v. 46, n. 4, p. 455 – 464, 2015.

WILLE, A. Biology of the stingless bees. **Annual Review of Entomology**, v. 28, p. 41-64, 1983.

WILLMER, P. G.; STONE, G. N. Behavioral, ecological, and physiological determinants of the activity patterns of bees. **Advances in the Study of Behavior**, v. 34, p. 347-466, 2004.

ZANELLA, F. C. V. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a species list and comparative notes regarding their distribution. **Apidologie**, v.31, n. 5, p. 579–592, 2000.

ZANELLA, F. C. V.; MARTINS, C. F. Abelhas da Caatinga: biogeografia, ecologia e conservação. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Ed.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003. p. 75-134.

ZERBO, A. C.; MORAES, R. L. M. S.; BROCHETTO-BRAGA, M. R. Protein requirements in larvae and adults of *Scaptotrigona postica* (Hymenoptera: Apidia, Meliponinae): midgut proteolytic activity and pollen digestion. **Comparative Biochemistry and Physiology B**, v. 129, p. 139-147, 2001.

ANEXO 1: **Registro das variáveis estudadas por colônia no meliponário da sol (MA_{SOL}):** Média da temperatura máxima na área de cria (TMAX_{CRÍA}), média da temperatura máxima na área de potes (TMAX_{POTES}), número de células de cria construídas (NC_{CONS}), número de células de cria destruídas (NC_{DEST}), eficiência do forrageamento de néctar (FN_{REL}: porcentagem de forrageadoras de pólen relativo ao número total de forrageiras), eficiência do forrageamento de pólen (FP_{REL}: porcentagem de forrageadoras de pólen relativo ao número total de forrageiras), média do volume de água coletado (V_{ÁGUA}), média do volume de néctar coletado (V_{NÉCTAR}), média da concentração de açúcar do néctar coletado (C_{NÉCTAR}), amplitude da concentração de açúcar do néctar coletado (A_{CON}) e o ganho energético (GE).

| Colônias | TMAX _{CRÍA} (°C) | TMAX _{POTES} (°C) | NC _{CONS} | NC _{DEST} | FN _{REL} (%) | FP _{REL} (%) | V _{ÁGUA} (µl) | V _{NÉCTAR} (µl) | C _{NÉCTAR} (%) | GE (Cal) |
|----------|------------------------------|-------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------------|--------------------------|---------------------------|-----------------------------|----------------------------|----------|
| 1 | 38,95 | 38,03 | 56 | - | 56,20 | 43,80 | - | - | - | - |
| 3 | 37,02 | 36,83 | 66 | - | 53,95 | 46,05 | - | - | - | - |
| 5 | 36,97 | 35,71 | 32 | - | 57,73 | 42,27 | - | - | - | - |
| 6 | 35,63 | 36,72 | 44 | 4 | 64,97 | 35,03 | - | - | - | - |
| 9 | 35,93 | 37,14 | 40 | 2 | 65,72 | 34,28 | 3,75 | 8,06 | 28,35 | 11,26 |
| 10 | 35,70 | 35,62 | 57 | - | 77,44 | 22,56 | - | 8,72 | 29,89 | 13,11 |
| 13 | 37,59 | 37,84 | 41 | 3 | 92,37 | 7,63 | 8,61 | - | - | - |
| 14 | 38,67 | 37,97 | 20 | 2 | 95,50 | 4,50 | - | 5,42 | 30,79 | 11,15 |
| 19 | 36,41 | 36,70 | 43 | 4 | 84,49 | 15,51 | 8,00 | 4,92 | 13,05 | 2,61 |
| 20 | 35,97 | 37,13 | 0 | 5 | 92,53 | 7,47 | - | - | - | - |
| 21 | 38,93 | 40,16 | 0 | 18 | 88,62 | 11,38 | 7,40 | 7,50 | 19,67 | 6,20 |
| 22 | 37,30 | 38,48 | 1 | 11 | 90,58 | 9,42 | 7,54 | - | - | - |

ANEXO 2: Registro das variáveis estudadas por colônia no meliponário da sombra (MB_{SOMBRA}): Média da temperatura máxima na área de cria ($T_{MAX_{CRIA}}$), média da temperatura máxima na área de potes ($T_{MAX_{POTES}}$), número de células de cria construídas (NC_{CONS}), número de células de cria destruídas (NC_{DEST}), forrageamento de néctar relativo ao total (FN_{REL}), forrageamento de pólen relativo ao total (FP_{REL}), média do volume de água coletado ($V_{ÁGUA}$), média do volume de néctar coletado ($V_{NÉCTAR}$), média da concentração de açúcar do néctar coletado ($C_{NÉCTAR}$), amplitude da concentração de açúcar do néctar coletado (A_{CON}) e o ganho energético (GE).

| Colônias | $T_{MAX_{CRIA}}$ (°C) | $T_{MAX_{POTES}}$ (°C) | NC_{CONS} | NC_{DEST} | FN_{REL} (%) | FP_{REL} (%) | $V_{ÁGUA}$ (µl) | $V_{NÉCTAR}$ (µl) | $C_{NÉCTAR}$ (%) | GE (Cal) |
|-----------------|---|--|-------------------------------|-------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|---|--|---------------------|
| 2 | 35,58 | 31,64 | 78,00 | 1,00 | 56,73 | 43,27 | - | - | - | - |
| 4 | 35,72 | 32,13 | 81,00 | - | 29,98 | 70,02 | - | - | - | - |
| 7 | 35,66 | 34,54 | 28,00 | 5,00 | 69,59 | 30,41 | - | - | - | - |
| 8 | 35,60 | 34,67 | 56,00 | 3,00 | 83,14 | 16,86 | - | - | - | - |
| 11 | 35,31 | 34,98 | 56,00 | 1,00 | 42,63 | 57,37 | 6,50 | 8,63 | 30,40 | 12,81 |
| 12 | 35,20 | 35,01 | 63,00 | - | 50,51 | 49,49 | 3,75 | 12,75 | 38,65 | 23,07 |
| 15 | 38,10 | 37,42 | 0,00 | 1,00 | 81,14 | 18,86 | - | 8,33 | 40,28 | 18,59 |
| 16 | 38,15 | 37,77 | 43,00 | 12,00 | 84,33 | 15,67 | 9,63 | 10,25 | 29,95 | 18,06 |
| 17 | 37,65 | 37,30 | 9,00 | 2,00 | 91,82 | 8,18 | 6,50 | - | - | - |
| 18 | 39,40 | 37,78 | 11,00 | - | 96,88 | 3,12 | - | 3,75 | 12,60 | 1,92 |
| 23 | 33,68 | 34,39 | 41,00 | 1,00 | 64,68 | 35,32 | - | 5,50 | 17,65 | 4,66 |
| 24 | 33,78 | 33,90 | 18,00 | - | 67,05 | 32,95 | - | - | - | - |