



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL - PPCA
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO - UFERSA

**TERMOGÊNESE E DISTRIBUIÇÃO DE CALOR PELA CRIA DE
ABELHAS SEM FERRÃO E SUA RELAÇÃO COM O ESTÁGIO DE
DESENVOLVIMENTO EM AMBIENTE SEMIÁRIDO**

MAIKO ROBERTO TAVARES DANTAS

Dissertação de Mestrado

MOSSORÓ-RN
20 de Junho de 2014

MAIKO ROBERTO TAVARES DANTAS

**TERMOGÊNESE E DISTRIBUIÇÃO DE CALOR PELA CRIA DE
ABELHAS SEM FERRÃO E SUA RELAÇÃO COM O ESTÁGIO DE
DESENVOLVIMENTO EM AMBIENTE SEMIÁRIDO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural
do Semi-Árido – UFERSA, Campus de Mossoró, como
parte das exigências para a obtenção do título de Mestre
em Ciência Animal. Orientador: Prof. Dr. Michael
Hrncir - UFERSA

MOSSORÓ-RN
20 de Junho de 2014

O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade de seus autores

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Biblioteca Central Orlando Teixeira (BCOT)
Setor de Informação e Referência

D192t Dantas, Maiko Roberto Tavares Dantas

Termogênese e distribuição de calor pela cria de abelhas sem ferrão e sua relação com o estágio de desenvolvimento em ambiente semiárido/ Maiko Roberto Tavares Dantas -- Mossoró, 2014.
65f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Michael Hrnecir

Dissertação (Mestrado em Ciência Animal) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido. Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação.

1. Abelhas sem ferrão. 2. Termogênese. 3. Termorregulação. 5. Semiárido – desenvolvimento de cria de abelhas. I. Título.

RN/UFERSA/BCOT/864-14

CDD: 595.799

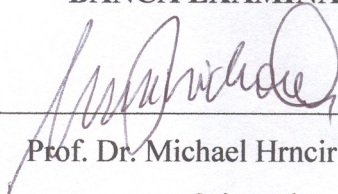
Bibliotecária: Vanessa Christiane Alves de Souza Borba
CRB-15/452

**TERMOGÊNESE E DISTRIBUIÇÃO DE CALOR PELA CRIA DE ABELHAS
SEM FERRÃO E SUA RELAÇÃO COM O ESTÁGIO DE
DESENVOLVIMENTO EM AMBIENTE SEMIÁRIDO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural do Semi-Árido – UFERSA, Campus de Mossoró, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciência Animal. Orientador: Prof. Dr. Michael Hrnir - UFERSA

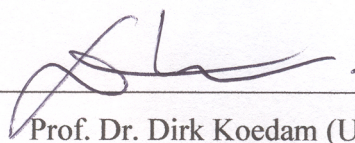
APROVADO EM 20 / 06 / 2014

BANCA EXAMINADORA:



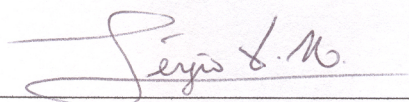
Prof. Dr. Michael Hrnir (UFERSA)

Orientador



Prof. Dr. Dirk Koedam (UFERSA)

Primeiro Conselheiro



Prof. Dr. Sergio Dias Hilário (USP)

Segundo Conselheiro

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

MAIKO ROBERTO TAVARES DANTAS nasceu em 21 de novembro de 1986, na cidade de Mossoró no estado do Rio Grande do Norte. É graduado em Zootecnia (Bacharelado) por meio da Universidade Federal Rural do Semi-Árido - UFERSA - em 2011. Na graduação, obteve interesse principalmente nas áreas de comportamento e bem-estar animal sob a visão da biofísica animal. Em sua monografia, estudou as respostas fisiológicas e a termorregulação de bezerros mestiços em ambiente semiárido em função das condições ambientais. Até concluir sua graduação, foi professor bolsista do estado e professor particular, lecionando as disciplinas de biologia física e química no ensino médio. Atualmente é aluno de mestrado pelo Programa de Pós-graduação em Ciência Animal - PPCA – através da Universidade Federal Rural do Semiárido – UFERSA. Sua atual área de atuação é em comportamento e bem-estar animal, primando a termorregulação colonial e termogênese de abelhas sem ferrão. A *Melipona subnitida* é a espécie de estudo de sua dissertação.

*Primeiramente, agradeço à **Deus** por
tudo o quanto tem feito e ainda o fará
por mim e por ter me concedido
inúmeras oportunidades para ser o que
hoje sou. Sou limitado e falho, mas sua
fidelidade e palavra são eternas e
infalíveis. Toda honra e glória à sua
majestade.*

*À minha esposa, **Priscila**, por todo seu
amor, cumplicidade e idoneidade. Você
é minha eterna auxiliadora.*

*Aos meus **pais** e **avós**, que desde a mais
tenra idade, dedicam-se a me aconselhar
e me ensinar a seguir os caminhos
honrados e dignos de um homem.
Agradeço por todo o amor
incondicional, carinho e cuidados, às
quais jamais poderei retribuir à altura.
A estes, a minha eterna gratidão.*

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço...

Ao meu orientador Prof. Dr. **Michael Hrnčir**, que confiou em minha pessoa e me orientou no caminho profissional. Obrigado pelo seu tempo voltado a minha formação como Mestre e por todos os conselhos e críticas construtivas que só contribuíram para o meu crescimento. Meus sinceros agradecimentos pelos momentos de aprendizado e descontração;

Aos colegas do laboratório de ecologia comportamental – LABBEE -, **Fabiano Oliveira**, **Noeide Ferreira** e **Marília Araújo**, por tudo o quanto me ajudaram quanto à dissertação e conselhos ao longo de dois anos. Obrigado por todas as dicas que contribuíram para a conclusão desta etapa em minha vida;

Aos colegas de laboratório da Fazenda Experimental Rafael Fernandes, **Amanda Castro**, **Ulysses Madureira** e **Caio César**. Obrigado pela ajuda e momentos de descontrações que tornaram os dias de coletas bem agradáveis;

Aos Professores Dr. **Dirk Koedam** e Dra. **Vera Imperatriz-Fonseca**, que muito contribuíram com suas participações em minha qualificação do projeto de mestrado. Obrigado pelas arguições e conselhos que hoje fazem parte do conteúdo de minha dissertação;

Aos Professores Dr. **Dirk Koedam** e Dr. **Sérgio Dias Hilário**, que muito me honram ao disporem de seu tempo e dedicação para participar da minha banca de defesa. Agradeço por tornarem este trabalho melhor.

Ao **PPCA** e à **UFERSA**, pela oportunidade que me concedeu em poder ingressar num curso de pós-graduação;

Ao **Cnpq**, pelo auxílio financeiro ao longo dos dois anos do meu mestrado.

TERMOGÊNESE E DISTRIBUIÇÃO DE CALOR PELA CRIA DE ABELHAS SEM FERRÃO E SUA RELAÇÃO COM O ESTÁGIO DE DESENVOLVIMENTO EM AMBIENTE SEMIÁRIDO

DANTAS, Maiko Roberto Tavares. **Termogênese e distribuição de calor pela cria de abelhas sem ferrão e sua relação com o estágio de desenvolvimento em ambiente semiárido**. 2014. 67f. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal: Ecologia e Conservação do Semiárido) - Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), Mossoró-RN, 2014.

RESUMO: O estudo da termorregulação em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) é essencial para melhor compreender a adaptação destes insetos ao ambiente às quais estão inseridos. Seu comportamento fisiológico quanto às diferentes temperaturas ajudam a entender a evolução da sua sociedade. Os mecanismos de trocas térmicas são estratégias importantes para garantirem a sobrevivência de uma espécie, principalmente para os indivíduos mais imaturos, ou seja, a cria. O presente trabalho foi realizado na Fazenda Experimental Rafael Fernandes, pertencente à UFERSA em Mossoró-RN, bioma Caatinga. Foram analisados 10 favos de cria de *Melipona subnitida* através da termografia, e aferido as temperaturas das superfícies das células separadas em 10 categorias, divididas em sete diferentes estágios de desenvolvimento de cria, células com indivíduos mortos, células vazias e células contendo larvas e pupas do parasita *Plega hagenella*. Os favos foram analisados em uma estufa BOD com uma termocâmara digital FLIR (Serie SC620). Verificou-se qual a contribuição de calor metabólico por categoria e quais diferenças ocorreram na termogênese dentro das categorias em diferentes faixas de temperatura (20 °C, 25 °C, 30 °C e 35 °C). Foi Utilizado como temperatura ambiente, as temperaturas médias da área circunvizinha ao favo situada a 4cm deste e comparada com as temperatura de superfície média (T_{sc}) de cada categoria. Os estágios de desenvolvimento mais velhos apresentaram maior termogênese do que os mais jovens, sendo que a faixa de temperatura que obteve maiores ganhos médios de calor foi a 35 °C, com 0,38 °C (TO_v) e 0,61 °C (TP_3) como mínimo e máximo, respectivamente. A partir da faixa de 25 °C, todas as categorias apresentaram T_{sc} médias maiores que suas respectivas temperaturas do ambiente. A temperatura média do favo de cria tendia a se elevar quanto maior for a quantidade de células contendo estágios mais velhos e diminuir com a presença de indivíduos mais jovens. Larvas e pupas contribuem para sua própria termorregulação através de sua termogênese, sendo este o único mecanismo para produção de calor por parte da cria.

Palavras-chave: Termorregulação, termogênese, cria, abelhas sem ferrão.

THERMOGENESIS AND DISTRIBUTION OF HEAT BY BROOD OF STINGLESS BEES AND ITS RELATION TO THE STAGE OF DEVELOPMENT IN SEMI-ARID ENVIRONMENT

DANTAS, Maiko Roberto Tavares. **Thermogenesis and distribution of heat by brood of stingless bees and its relation to the stage of development in semi-arid environment**. 2014. f. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal: Ecologia e Conservação do Semiárido) - Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), Mossoró-RN, 2014.

ABSTRACT: The study of thermoregulation in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) is essential to better understand the adaptation of these insects to the environment to which they are inserted. Its physiological behavior regarding different temperatures helps to understand the evolution of their society. The mechanisms of thermal exchanges are important strategies to ensure the survival of a species, especially for the more immature individuals, ie the brood. This work was conducted at the Experimental Field Station "Rafael Fernandes", belonging to UFERSA in Mossoró-RN, Caatinga biome. 10 brood combs of *Melipona subnitida* were analyzed by thermography and measured the temperatures of the surfaces of cells separated into 10 categories, divided into seven different brood's stages of development, cells with dead individuals, empty cells and cells containing larvae and pupae of the parasite *Plega hagenella*. The combs were analyzed in a BOD incubator with a digital thermographic camera FLIR (Series SC620). It was found that the contribution of metabolic heat by category and what differences occurred in thermogenesis within categories in different ranges of temperature (20 °C, 25 °C, 30 °C and 35 °C). Was Used as ambient temperature, the mean temperatures of the surrounding area to comb situated at 4cm from this and compared with the mean surface temperature (T_{sc}) of each category. The older stages of development showed greater thermogenesis than the younger, and the temperature range that had the highest mean gains of heat was at 35 °C with 0,38 °C (TOv) and 0,61 °C (TP3) as minimum and maximum, respectively. From range of 25 °C, all categories showed means T_{sc} higher than their respective mean ambient temperatures. The mean temperature of the brood comb tends to increase the higher the number of cells containing older stages and decrease when there is the presence of younger individuals. Larvae and pupae contribute to their own thermoregulation through its thermogenesis, which is the only mechanism for heat production by the brood.

Key words : Thermoregulation, thermogenesis, brood, stingless bees .

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

T_{sc} = Temperatura de superfície da célula de cria (°C);

Ov = Ovo;

L1 = Larva em estágio inicial de desenvolvimento;

L2 = Larva em estágio intermediário de desenvolvimento;

L3 = Larva em estágio final de desenvolvimento;

P1 = Pupa em estágio inicial de desenvolvimento;

P2 = Pupa em estágio intermediário de desenvolvimento;

P3 = Pupa em estágio final de desenvolvimento

Cv = Célula vazia;

* = Presença de cria morta ou em putrefação;

Par = Parasita;

T_{Ac1} = Temperatura da área 1 circunvizinha ao favo (°C);

T_{Ac2} = Temperatura da área 2 circunvizinha ao favo (°C);

T_{Ac3} = Temperatura da área 3 circunvizinha ao favo (°C);

T_{fv} = Temperatura de superfície do favo (°C);

T_{Ov} = Temperatura de superfície da célula contendo ovo (°C);

T_{L1} = Temperatura de superfície da célula contendo L1 (°C);

T_{L2} = Temperatura de superfície da célula contendo L2 (°C);

T_{L3} = Temperatura de superfície da célula contendo L3 (°C);

T_{P1} = Temperatura de superfície da célula contendo P1 (°C);

TP2 = Temperatura de superfície da célula contendo P2 (°C);

TP3 = Temperatura de superfície da célula contendo P3 (°C);

TCv = Temperatura de superfície da célula vazia (°C);

T* = Temperatura de superfície da célula contendo cria morta ou em putrefação (°C);

TPar = Temperatura de superfície da célula contendo parasita (°C);

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Foto digital para marcação numérica em cada célula do favo de cria	28
Figura 2 – Características morfológicas observadas para a identificação de parasitas (Par)	29
Figura 3 – Características morfológicas observadas para a identificação de células vazias (Cv)	29
Figura 4 – Características morfológicas observadas para a identificação de células mortas (*)	30
Figura 5 – Características morfológicas observadas para a identificação de ovos (Ov)	30
Figura 6 – Características morfológicas observadas para a identificação de larvas em estágio 1 (L1)	30
Figura 7 – Características morfológicas observadas para a identificação de larvas em estágio 2 (L2)	30
Figura 8 – Características morfológicas observadas para a identificação de larvas em estágio 3 (L3)	31
Figura 9 – Características morfológicas observadas para a identificação de pupas em estágio 1 (P1)	31
Figura 10 – Características morfológicas observadas para a identificação de pupas em estágio 2 (P2)	31
Figura 11 – Características morfológicas observadas para a identificação de pupas em estágio 3 (P3)	31
Figura 12 – Tabela de identificação de categorias e estágios de desenvolvimento de cria nos favos desoperculados	34
Figura 13 – Aferição das áreas circunvizinhas ao favo <i>TAc1</i> , <i>TAc2</i> , <i>TAc3</i>	33
Figura 14 – Foto termográfica para aferir a temperatura de superfície de cada célula (<i>Tsc</i>) individualmente	33
Figura 15 - Valores médios de temperatura das áreas circunvizinhas (<i>Tac1</i> , <i>Tac2</i> , <i>TAc3</i> , °C) à área do favo, comparadas com a temperatura da área do favo (<i>TFv</i> , °C) à faixa de temperatura 20°C	35

Figura 16 - Valores médios de temperatura das áreas circunvizinhas (T_{ac1} , T_{ac2} , T_{ac3} , °C) à área do favo, comparadas com a temperatura da área do favo (TF_v , °C) à faixa de temperatura 25°C	35
Figura 17 - Valores médios de temperatura das áreas circunvizinhas (T_{ac1} , T_{ac2} , T_{ac3} , °C) à área do favo, comparadas com a temperatura da área do favo (TF_v , °C) à faixa de temperatura 30°C	36
Figura 18 - Valores médios de temperatura das áreas circunvizinhas (T_{ac1} , T_{ac2} , T_{ac3} , °C) à área do favo, comparadas com a temperatura da área do favo (TF_v , °C) à faixa de temperatura 35°C	36
Figura 19 – Comparação entre as T_{sc} e T_{Ac3} médias das categorias na faixa de temperatura 20°C	37
Figura 20 – Valores médios de ganho e perda de calor ($T_{sc} - T_{Ac3}$) por categoria na faixa de 20 °C	38
Figura 21 – Comparação entre as T_{sc} e T_{Ac3} médias das categorias na faixa de temperatura 25°C	39
Figura 22 – Valores médios de ganho e perda de calor ($T_{sc} - T_{Ac3}$) por categoria na faixa de 25 °C	40
Figura 23 – Comparação entre as T_{sc} e T_{Ac3} médias das categorias na faixa de temperatura 30°C	41
Figura 24 – Valores médios de ganho e perda de calor ($T_{sc} - T_{Ac3}$) por categoria na faixa de 30 °C	41
Figura 25 – Comparação entre as T_{sc} e T_{Ac3} médias das categorias à faixa de temperatura 35°C	43
Figura 27 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com parasitas comparados com as T_{Ac3} médias por faixa de temperatura em favos individuais	44
Figura 28 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de todas as células com parasitas comparados com as T_{Ac3} médias por faixa de temperatura	44
Figura 29 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas mortas comparados com as T_{Ac3} médias por faixa de temperatura em favos individuais	45
Figura 30 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas mortas comparados com as T_{Ac3} médias por faixa de temperatura	45
Figura 31 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células vazias comparados com as T_{Ac3} médias por faixa de temperatura em favos individuais	45

Figura 32 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células vazias comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura	45
Figura 33 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com ovos comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura em favos individuais	46
Figura 34 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com ovos comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura	46
Figura 35 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 1 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura em favos individuais	46
Figura 36 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 1 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura	46
Figura 37 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 2 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura em favos individuais	47
Figura 38 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 2 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura	47
Figura 39 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 3 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura em favos individuais	47
Figura 40 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 3 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura	47
Figura 41 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 1 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura em favos individuais	48
Figura 42 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 1 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura	48
Figura 43 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 2 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura em favos individuais	48
Figura 44 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 2 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura	48
Figura 45 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 3 comparados com as <i>TAc3</i> médias por faixa de temperatura em favos individuais	49

Figura 46 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 3 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura 49

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	15
1.1. INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA EM ANIMAIS.....	15
1.2. INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA EM ABELHAS.....	16
1.3. TERMORREGULAÇÃO EM ABELHAS.....	16
1.3.1. Heterotermia e endotermia colonial em abelhas sociais.....	17
1.3.2. Termorregulação colonial em abelhas melíferas	18
1.3.3. Termorregulação colonial em abelhas sem ferrão.....	20
1.3.3.1. Termorregulação passiva em abelhas sem ferrão: Nidificação.....	21
1.3.3.2. Termorregulação passiva em abelhas sem ferrão: Invólucro.....	21
1.3.4. Termorregulação na área de cria em abelhas sociais.....	22
1.3.4.1. Contribuição da cria de abelhas sociais na termorregulação colonial	23
2. OBJETIVOS.....	26
2.1. OBJETIVO GERAL.....	26
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	26
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	27
4. RESULTADOS.....	35
5. DISCUSSÃO.....	50
5.1. ANÁLISES DE TEMPERATURA ENTRE ÁREAS.....	15
5.2. ANÁLISES DE GANHO DE CALOR ENTRE GATEGORIAS E ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO DE CRIA	16
5.3. ANÁLISES DE GANHO DE CALOR ENTRE FAIXAS DE TEMPERATURAS	16
REFERENCIAS.....	55

1. INTRODUÇÃO

1.1. INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA EM ANIMAIS

Os animais portam-se como um sistema termodinâmico complexo, que permanece o tempo todo trocando energia com o ambiente (SILVA, 2000). Devido a este processo, o ambiente tende a induzir variações fisiológicas nestes organismos a curto e longo prazo, influenciando na quantidade de energia trocada entre ambos, havendo, no entanto, a necessidade de ajustes fisiológicos para a ocorrência do balanço de calor e consequente adaptação e sobrevivência de um animal (BAÊTA; SOUZA, 1997).

Segundo Huey e Kingsolver (1993), a temperatura influencia toda e qualquer atividade de um organismo por conta do seu papel nas reações químicas do metabolismo, de forma que o desempenho de um organismo em uma determinada atividade (*performance*) varia de acordo com a temperatura deste organismo, acelerando seu metabolismo com o aumento desta. Portanto, temperatura é um dos fatores abióticos de enorme importância que afeta a morfofisiologia dos seres vivos no planeta inteiro. Suas variações provocam alterações no metabolismo dos organismos, provocando mudanças no desenvolvimento corporal, na produtividade e na reprodução em seus vários segmentos (HEINRICH, 1981; HEINRICH, 1993; HEINRICH, 1994; MARDAN; KEVAN, 2002; ROLDÃO, 2011).

A temperatura corporal de um animal refere-se à quantidade de energia térmica estocada por unidade de massa corporal. Essa energia pode ser aumentada ou diminuída pelos processos de termogênese e termólise, respectivamente (SILVA, 2000). Nesses processos estão envolvidos mecanismos comportamentais, autônomos e adaptativos (SILVA, 2000; SOUZA JR., 2012).

Os animais homeotérmicos (mamíferos e aves, principalmente) apresentam mecanismos fisiológicos que mantem sua temperatura corporal relativamente constante devido a uma alta taxa metabólica gerada pela intensa produção metabólica de energia em suas células. Devido a essa produção de calor nos tecidos, estes animais são também denominados endotérmicos. Já aqueles que pertencem à categoria dos animais pecilotérmicos, não possuem a temperatura corporal constante, variando de acordo com a temperatura do ambiente. Estes organismos designados como animais de “sangue frio”

são ectotérmicos, ou seja, não possuem um mecanismo interno que regule a temperatura do seu corpo, sendo fortemente influenciados pelo ambiente (SILVA, 2000).

1.2. INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA EM ABELHAS

As abelhas pertencem à classe insecta, cuja maioria dos representantes são pecilotérmicos. A temperatura corporal das abelhas acompanha consideravelmente as variações na temperatura do ambiente, sendo que o desempenho da grande maioria de suas atividades é amplamente afetado pela temperatura do ar (NÃÃS, 1989; SILVA, 2000; VOLLET NETO 2011). Desta forma, ou o seu corpo permanece com temperatura variável com a que existe no meio ambiente onde está inserido, ou tem hábitos comportamentais que lhes permitem manter a temperatura em níveis aceitáveis para o seu organismo (NÃÃS, 1989).

Geralmente, a performance de uma atividade qualquer em animais ectotérmicos aumenta com a elevação da temperatura até estabilizar-se em uma temperatura ótima de desempenho, passando então a diminuir até a temperatura letal, definindo a sensibilidade térmica do organismo em questão (HUEY; KINGSOLVER, 1989; ANGILLETTA, 2002; ANGILLETTA JR., et al., 2006; VOLLET NETO, 2011). Quando os indivíduos são expostos a temperaturas acima ou abaixo da faixa ótima por espécie durante seu estágio pupal, estes, quando sobrevivem, apresentam deficiências morfológicas, fisiológicas ou comportamentais quando adultos (HEINRICH, 1993; MARDAN & KEVAN, 2002; TAUTZ et al., 2003; JONES et al., 2005).

Em virtude de a temperatura afetar diretamente o metabolismo dos insetos, esta influencia o desenvolvimento das crias e adultos em abelhas (SCHMOLZ; SCHULZ, 1995; TAUTZ et al., 2003; HALCROFT et al, 2013a). Portanto, qualquer mudança quanto ao clima interfere significativamente nas ações a curto e longo prazo de abelhas (migração, enxameação, ingestão de alimento e água, alterações morfofisiológicas e comportamentais, uso de mecanismos de troca de calor) (SILVA, 2000).

1.3. TERMORREGULAÇÃO EM ABELHAS

A termorregulação é a capacidade que um organismo tem de controlar e manter suas condições internas através da temperatura, de resposta comportamental ou fisiológica ativa ao seu ambiente natural (MAY, 1979). Heinrich (1993) diz que os insetos podem apresentar diversos mecanismos de termorregulação, que incluem mecanismos comportamentais (como ajustes posturais no voo e posicionamento no solo), anatômicos (abundância e distribuição de pelos) e fisiológicos (como controle de perda de calor e produção metabólica de calor).

O fato de alguns insetos termorregularem tem despertado a curiosidade de cientistas desde o início do século passado. Alguns autores verificaram que as abelhas possuem estratégias para produzir calor metabólico (o que possibilita o voo em baixas temperaturas ambientais), resfriar o corpo durante o voo para evitar o superaquecimento devido às altas taxas metabólicas desta atividade (HEINRICH, 1981), bem como controlar o fluxo de calor dentro de colônias (HEINRICH, 1980a; HEINRICH, 1993; HEINRICH; ESCH, 1994; ROBERTS; HARRISON, 1998)

Dentre os fatores que podem influenciar a duração do desenvolvimento na cria de uma espécie de abelha, estão as condições ambientais, especialmente a quantidade de alimento e a temperatura (HEINRICH, 1981). Desse modo, a taxa de crescimento ou o tamanho atingido pelos insetos em nas fases de larvas e pupas não são fixas (CRUZ-LANDIM, 2004).

Para obter sucesso no desenvolvimento da cria e também para a sobrevivência de abelhas jovens e larvas (que são provavelmente ectotérmicas), é necessário haver uma boa manutenção e controle da temperatura dentro da colônia, dependendo diretamente da temperatura e a quantidade de oxigênio do ambiente (HEINRICH, 1993; PETZ et al., 2004; MOYES; SCHULTE, 2010). As abelhas utilizam atividades fisiológicas como mecanismo de regulação de temperatura interna do ninho, mantendo assim um controle satisfatório para o desenvolvimento da cria e/ou para as próprias abelhas adultas. Para Seeley (2006), os mecanismos responsáveis por esta impressionante habilidade termorregulação incluem um conjunto de comportamentos perfeitamente integrados, e dispositivos fisiológicos por meio dos quais as colônias termorregulam-se.

1.3.1. Heterotermia e endotermia colonial em abelhas sociais

As abelhas sociais demonstram certa capacidade de termorregulação no ninho à qual habitam, conhecida como endotermia colonial (ROUBIK; PERALTA, 1983; LOLI, 2008; ROLDÃO, 2011). Estes animais possuem uma característica interessante, são endotérmicos quando realizam atividades motoras e ectotérmicos durante inatividade (HEINRICH, 1979ab; HEINRICH, 1980ab; HEINRICH, 1993; ROBERTS; HARRISON, 1998; CRAILSHEIM et al., 1999; GRODZIKI; CAPUTA, 2005; LOLI, 2008; CARVALHO, 2009). Esta estratégia de endotermia temporária é conhecida como heterotermia (HEINRICH, 1974; HEINRICH, 1981; HEINRICH, 1993; MOYES; SCHULTE, 2010).

É de suma importância que as abelhas sociais mantenham características heterotérmicas. Pois suas crias, diferente dos adultos, apresentam uma estreita relação de desenvolvimento em relação à temperatura do ninho. A capacidade de termorregulação colonial é decorrente, em parte, às características estruturais do ninho em seu isolamento térmico e do fato das características endotérmicas dos indivíduos (HEINRICH, 1993; CARVALHO, 2009; ROLDÃO, 2011).

Segundo vários autores, as abelhas sociais trabalham em conjunto para a manutenção da colônia mantendo a temperatura quase constante durante todo o ano (HEINRICH, 1980ab; KRONENBERG; HELLER, 1982; SOUTHWICH, 1982; SOUTHWICH 1983; GRODZIKI; CAPUTA, 2005; FERREIRA 2014). A endotermia colonial possui um alto custo energético às abelhas, onde a adoção dessa estratégia termorregulatória proporciona aquecimento ao ninho nos períodos de estresse pelo frio e permite que este resfrie quando se encontra superaquecido, visando manter a homeostasia térmica (JOSEPHSON, 1981).

1.3.2. Termorregulação colonial em abelhas melíferas

Um dos grupos de insetos melhor estudados da atualidade é o dos insetos sociais, devido principalmente ao seu papel ecológico. Dentre os insetos sociais se destacam as abelhas por possuírem uma das mais complexas organizações sociais, sendo a abelha *Apis mellifera* (Apidae, Apini) a mais conhecida e estudada nos últimos séculos (KRONENBERG; HELLER, 1982; CARVALHO, 2009).

As abelhas *A. mellifera* são conhecidas por controlar rigorosamente a temperatura interna de seus ninhos dentro de uma faixa térmica estreita entre 33 a 36°C (TAUTZ et

al, 2003; JONES; OLDROYD, 2007). Esse controle se dá especialmente devido ao esforço em conjunto das próprias abelhas, chamado de termorregulação ativa (JONES; OLDROYD, 2007). *A. mellifera*, por possuir um eficaz sistema termorregulatório, se adapta bem às grandes variações climáticas durante o ano, sendo capaz de dissipar o calor excedido através de mecanismos de evaporação, radiação e convecção (CHURCH, 1959a).

Em situações de estresse causado pelo frio, as operárias de *Apis mellifera* aquecem o ninho por meio da produção de calor metabólico, contraindo rápido e continuamente os músculos responsáveis pelo movimento das asas de voo (HEINRICH, 1980a; HEINRICH, 1993; HEINRICH E ESCH, 1994; ROBERTS; HARRISON, 1998; JONES E OLDROYD, 2007; ROLDÃO, 2011). Já em temperaturas acima de 36°C (estresse pelo calor), elas se posicionam estrategicamente na entrada do ninho e vibram suas asas, resfriando-o através da ventilação provocada pelos batimentos das asas (HEINRICH, 1974; HEINRICH, 1996).

Free e Simpson (1963) estudaram o metabolismo respiratório em colônias de *Apis mellifera*, verificaram que quando expostas a baixas temperaturas, as operárias se empenhavam em aquecer o ninho através da produção de calor corporal devido ao agrupamento de abelhas na área de cria. Stabentheiner et al. (2003) também observaram que a aglomeração de operárias aquecem a área de cria. A forte dependência da temperatura obriga as abelhas a manterem a homeostase térmica na área de cria para evitar atrasos no desenvolvimento das larvas e pupas durante os períodos de temperatura baixa (PETZ et al., 2004).

O calor em excesso dentro do ninho faz com que as operárias colem bastante água, aumentando assim a umidade dentro da colônia consideravelmente, a fim de diminuir a temperatura da colônia (ALMEIDA, 2008). Quando a temperatura ambiente é alta as operárias espalham a água transportada no papo sobre toda a superfície das células de cria da colônia e com a consequente evaporação há uma diminuição da temperatura interna da colônia (LINDAUER, 1955, CHURCH, 1959a; ESCH, 1960; HEINRICH, 1974). A ventilação atuante nesse processo causa evaporação e resulta em um resfriamento ativo (LINDAUER, 1955).

1.3.3. Termorregulação colonial em abelhas sem ferrão

Diferentes das abelhas melíferas, as abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini) apresentam uma menor capacidade de regular ativamente o microclima das suas colônias (JONES; OLDROYD, 2007; ROLDÃO, 2011). Sendo assim, isto coloca as abelhas sem ferrão como importantes modelos que podem permitir a melhor compreensão da evolução da diversidade de estratégias de sucesso nos insetos sociais para lidar com a heterogeneidade térmica (VOLLET NETO 2011). Quando estudado a capacidade termorregulatória em abelhas sem ferrão, constatou-se que esta varia de acordo com a espécie estudada (MICHENER, 1974).

Camargo (1972) e Kerr et al. (1984) observaram um grande incremento nas atividades dessas abelhas quando a temperatura ambiente encontra-se na faixa térmica entre 34 e 40 °C. Faixa esta muito comum às regiões localizadas nos trópicos, onde os meliponíneos quase que exclusivamente habitam. Aparentemente não necessitam de um rigoroso controle da temperatura do ninho, já nestas regiões a temperatura sofre pequenas flutuações em sua variação anual (JONES; OLDROYD, 2007).

A termorregulação colonial de meliponíneos varia de acordo com a espécie e em relação à temperatura do ambiente. Em colônias de *Melipona rufiventris* e *Melipona seminigra*, a área de cria foi mantida na faixa de 31-32 °C em um ambiente com média de 30 °C (ROUBIK; PERALTA, 1983). Já *Melipona beecheii* e *M. fuliginosa* mantinham a temperaturas no ninho na faixa de 23-30°C, em regiões onde a temperatura ambiente varia entre 18,2-36 °C (MOO-VALLE et al. 2000). Nos estudos de Ferreira (2014), a área de cria de *Melipona subnitida* permanecia na faixa de 27-33 °C, enquanto a temperatura ambiente variava de 22,9-34, 6°C. Sakagami (1982) relata que em temperatura ambiente de aproximadamente 15 °C, *Trigona spinipes* pode manter a área de cria em 35 °C.

Poucas espécies de abelhas sem ferrão habitam regiões não tropicais e, portanto, se expõem a climas com sazonalidade bem diferenciada. Há por exemplo, a *Melipona colimana*, que exhibe ambos os mecanismos ativos de resfriamento e geração de calor como resposta às mudanças bruscas de temperatura (MACÍAS-MACÍAS et al., 2011), a *Plebeia remota*, que cessa a postura antes da estação mais fria (VAN BENTHEM et al., 1995) e a *Austroplebeia australis*, que consegue sobreviver e desenvolver bem sua cria mesmo em uma região com estações com temperaturas extremas (de -0,4 °C a 37,6 °C) (HALCROFT et al., 2013b).

Estipula-se que as abelhas sem ferrão consigam conservar uma temperatura mais ou menos estável na área de cria, para que se torne possível a emergência da prole que precisa estar dentro da faixa de temperatura ideal para o desenvolvimento completo

(KERR et al., 1984; ROLDÃO, 2011). Os mecanismos de regulação térmica nestas abelhas são denominados de termorregulação passiva (JONES; OLDROYD, 2007; VOLLET NETO 2011; MACÍAS-MACÍAS et al., 2011). É atribuída essa função às estratégias presentes em muitas espécies de abelhas sem ferrão como a construção do invólucro e a nidificação.

1.3.3.1. Termorregulação passiva em abelhas sem ferrão: Nidificação

Os Meliponini nidificam nos mais diversos tipos de substratos, como cavidades subterrâneas associadas ou não com ninhos de outros insetos sociais, em termiteiros ativos, ocos de árvores e cipós, fendas em paredes e rochas, em ninhos de formigas arborícolas, em ninhos abandonados de aves, etc., até ninhos livres, fixados em galhos e troncos de árvores (SCHWARZ, 1948; KERR et al, 1967; CAMARGO, 1970; WILLE; MICHENER, 1974; MICHENER 1974; ROUBIK, 1989; POSEY; CAMARGO, 1985; CAMARGO; WITTMANN, 1989; KERR et al, 1996).

Com exceção da *M. colimana* (MACÍAS-MACÍAS, et. al 2013), geralmente as abelhas sem ferrão não possuem nenhum mecanismo ativo de controle de temperatura. Elas dependem principalmente do isolamento térmico do seu local de nidificação para a manutenção de estabilidade de temperatura para o desenvolvimento adequado da cria ao longo do ano (COUTO; CAMILLO, 2007). É importante ressaltar que este mecanismo passivo envolve uma importante seleção do local de nidificação da colônia, sendo citado por Engels et al. (1995) e Jones e Oldroyd (2007) como mecanismo primário para o controle da temperatura.

1.3.3.2. Termorregulação passiva em abelhas sem ferrão: Invólucro

A capacidade das espécies de *Meliponini* em manterem as temperaturas homogêneas no ninho se dá principalmente à presença do invólucro, que intercepta e estoca grandes quantidades da energia térmica produzida pelo metabolismo (termogênese) da cria (ROUBIK; PERALTA, 1983; ROLDÃO, 2011). O invólucro é uma mistura de cera e resina (cerume) que envolve a área de cria e pode ser visto como uma

adaptação estrutural da colônia que ajuda a reter calor para os ovos e pupas presentes nos favos (ZUCCHI; SAKAGAMI, 1972; JONES; OLDROYD, 2007).

De maneira geral, os meliponíneos constroem maiores quantidades de invólucro em climas mais frios do que nas regiões de florestas equatoriais (ENGELS et al, 1995; ROUBIK, 2006). Por exemplo, em ninho de *Trigona denoiti* na África do Sul, as camadas de invólucro atuam como conservadores de energia térmica, pois as mesmas envolvem a área de cria e inibem a circulação do ar dentro do ninho, reduzindo a perda de calor por convecção (FLETCHER; CREWE, 1981). Engels et al. (1995) estudaram *Scaptotrigona postica* no estado de São Paulo - Brasil, e semelhantemente, essa estratégia termorregulatória forneceu um isolamento eficiente à cria com média de 32 °C nesta área. Sendo que durante noites frias, a diferença de temperatura entre as camadas externas e internas do invólucro (com distância de 1cm) pode atingir até 51°C.

Nos ninhos de *Melipona rufiventris* e *M. seminigra* avaliados por Roubik e Peralta (1983) no estado do Amazonas - Brasil, a temperatura no interior do invólucro próximo das células de cria variava bem menos (1,3 °C) do que àquela do ambiente (7 °C). Já em espécies de meliponíneos que não produzem invólucro, como exemplo *Frieseomelitta varia* e *Leurotrigona muelleri* (Engels et al., 1995), estes não são eficientes em aumentar a temperatura da área de cria, podendo eleva-la apenas 2 a 8 °C acima da temperatura ambiente (Sakagami, 1982).

1.3.4. Termorregulação na área de cria em abelhas sociais

Segundo Seeley (2006), o controle preciso da temperatura na área de cria pode ser visto como uma das maiores inovações da biologia das abelhas que se tornou possível pela evolução de um nível individual para uma sociedade bem estruturada. Manter a temperatura constante é crucial para o crescimento e desenvolvimento normal dos estágios larvais e pupais (Himmer 1927; Degrandi-Hoffman *et al.*, 1993).

Nos estudos desenvolvidos por Hess (1926), Himmer (1927) e Dunham (1929) com abelhas melíferas, entre o final do inverno e o início do outono, que é o período anual de desenvolvimento da cria, a temperatura na região central do ninho (região com os discos de cria) era mantida entre 33 e 36 °C, com média aproximada de 34,5 °C e oscilando normalmente em menos de 1 °C por dia, mostrando a excelente capacidade termorregulatória em *Apis mellifera*. Também estudando a mesma espécie, Tautz et al.

(2003) submeteram a cria a diferentes temperaturas constantes (32°C, 34.5°C, e 36°C) para verificar o seu desenvolvimento. Concluíram que a cria submetida a 36 °C durante a fase de pupa obteve um desempenho em crescimento significativamente melhor do que àquelas submetidas a 32 °C e 34,5 °C. Contudo, Jones et al. (2005) verificaram que a cria de *A. mellifera* submetida a temperaturas acima ou abaixo de 35 °C, resultava em operárias com redução em suas capacidades de memorização e de execução de tarefas, o que diminui a taxa de sobrevivência da colônia. Concluindo assim, que 35 °C era a temperatura ideal para o melhor desenvolvimento dessa espécie.

Algumas espécies de abelhas sem ferrão foram estudadas e constatado suas habilidades de termorregular suas áreas de cria acima da temperatura ambiente (SAKAGAMI, 1982; ROUBIK; PERALTA, 1983; ENGELS et al., 1995; MOO-VALLE et al., 2000; SUNG et al., 2008; ROLDÃO, 2011). A temperatura é bastante estável na área de cria (ROUBIK; PERALTA, 1983), sendo que a faixa ideal para o melhor desenvolvimento da cria na maioria dos meliponíneos está entre 28 a 36 °C (NIEH; SÁNCHEZ, 2005). Nestas abelhas presença do invólucro no ninho é muito importante para a conservação de calor em muitas espécies de abelhas sem ferrão (FLETCHER; CREWE, 1981; ROUBIK; PERALTA, 1983; ENGELS *et al*, 1995; JONES; OLDROYD, 2007). Outra estratégia que parece ter uma eficiente capacidade de conservar calor gerado pelas operárias dentro do ninho é a de construir os favos de cria em formato espiral (FLETCHER E CREWE, 1981; ENGELS et al., 1995). Sugerindo assim, que a geometria espacial dos favos pode influenciar na troca de calor.

1.3.4.1. Contribuição da cria de abelhas sociais na termorregulação colonial

Ao estudar os meliponíneos, alguns autores relataram que a presença da massa larval (com alimento, ovos, larvas e pupas) parece que além de elevar a temperatura interna da colônia por meio da geração de calor metabólico (termogênese) na área de cria, pode também estocar este calor. Em partes, isto é devido às pupas e larvas em desenvolvimento conterem muita água, o que possui uma alta capacidade de reter calor (ROUBIK; PERALTA, 1983; SUNG et al., 2008; ROLDÃO 2011; FERREIRA, 2014). Desta forma, sugere-se que se as abelhas adultas agem como geradores de calor, a massa larval atua em manter a temperatura do ninho constante (SUNG et al., 2008). Sendo

assim, larvas e pupas contribuem para o sua própria homeostasia térmica através de seu calor metabólico, mesmo com a sua pequena massa (PETZ et al., 2004).

De forma similar às abelhas, a cria de outras espécies de insetos, como as larvas de lepidópteros *Eriogaster lanestris*, pode estocar energia térmica durante um período considerável durante seu desenvolvimento (RUF; FIEDLER, 2000). Kukal et al. (1988), estudando larvas de *Gynaephora groenlandica* tolerantes ao frio em ambiente ártico, observaram que em 60% do seu tempo elas buscavam se aquecer ao sol e em 20% se alimentavam. Ambas as atividades são conjuntamente utilizadas para a produção de calor metabólico (a temperatura corporal pode exceder em até 20 °C em relação ao ambiente). No estudo realizado por Charabidze et al. (2011), foi analisado a emissão de calor causada por aglomerados de larvas *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) durante a alimentação. Concluíram que o grande calor metabólico gerado era proporcional ao tamanho e número de larvas se alimentando. Eles puderam observar valores de até 50 °C desta massa larval e diferenças que alcançaram 20 °C entre a massa e a temperatura do ambiente.

Petz et al. (2004), estudando *A. mellifera carnica*, verificou-se que o consumo de O₂ e a produção de CO₂ se elevavam à medida que as larvas eram submetidas a temperaturas maiores. Como larvas e pupas possuem menor e maior massa respectivamente, é de se esperar que indivíduos mais velhos contribuam com maior produção de energia térmica do que os mais imaturos, mesmo em espécies diferentes de insetos holometabólicos (SCHMOLZ; LAMPRECHT, 2000; PETZ et al., 2004). Sung et al. (2008) encontraram diferenças significativas nos padrões de temperatura observadas em diferentes pontos medidos na área de cria. Conclui-se que isso foi devido aos diferentes estágios de desenvolvimento nos favos de cria de *Trigona ventralis hoozana*. Acreditou-se que as temperaturas foram mais elevadas quando as células continham larvas ou pupas mais maduras, e menores quando as células continham apenas ovos ou pequenas larvas. Este ponto de vista também foi defendido por Roubik e Peralta (1983) e Ferreira (2014).

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GERAL

O presente estudo visou analisar através da técnica não invasiva da termografia, a termogênese e a distribuição de calor de favos de cria em abelhas sem ferrão jandaíra (*Melipona subnitida*, Apidae, Meliponini) em função da variação de temperatura ambiental. Através desta análise, desejou-se verificar quais os principais mecanismos de termorregulação realizados pela cria que são utilizados para produzir e manter o calor nos favos.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Verificar se há uma contribuição de calor metabólico (termogênese) por parte dos favos de cria;
- Verificar se há diferença na produção de calor dentro dos estágios de desenvolvimento entre os diferentes tratamentos de faixas de temperatura;
- Verificar se há diferença na produção de calor dentro das faixas de temperatura para cada categoria.

3. MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo visou analisar através da técnica não invasiva da termografia, discos de crias da abelha jandaíra (*Melipona subnitida*, Apidae, Meliponini) (BRUENING, 1990; BRUENING, 2001). As observações foram realizadas em 10 favos de crias em diferentes estágios de desenvolvimento e analisadas no Laboratório de Análise de Mel na Fazenda Experimental Rafael Fernandes, localizada em Alagoinha, município de Mossoró - RN, pertencente à Universidade Federal Rural do Semiárido, com latitude 5°03'37"S, longitude 37°23'50"W, altitude aproximada de 72 m. Os favos foram coletados em colônias mantidas em caixas de madeira com 20x20x20cm e 12x12x60cm. Foram coletados discos de cria de colônias distintas e somente daquelas que apresentavam pelo menos três discos.

Os favos foram colocados em uma estufa incubadora (B.O.D MICROPROCESSADA 250 litros – CL), sendo um por vez colocado em uma placa de petri sob um copo plástico de 7 cm de diâmetro e de fundo cortado para minimizar o contato com o fundo da estufa. Foi colocado também no fundo da estufa um forro de papelão como material isolante de baixa condutividade térmica [0,089 W/(m·K)] e refletância (0,20 – 0,25). Foram obtidas fotografias digitais e termográficas através de uma câmera termográfica digital (FLIR Serie SC620) em um tripé, colocada no centro da estufa e com 45 cm de distância da lente para o favo. Foi colocado um recipiente de plástico dentro da estufa contendo uma solução saturada de água mais cloreto de sódio a qual conferia uma umidade relativa de 70% ao ambiente.

O tratamento utilizado para aferir a temperatura da superfície das células (T_{sc} , °C) em cada favo foi submeter os favos a quatro temperaturas ambientais diferentes através da estufa, sendo 20°C, 25°C, 30°C e 35°C, nesta ordem. Foi obtida uma foto termográfica a cada cinco minutos ao longo de duas horas para cada favo e em cada faixa de temperatura. Antes das fotos termográficas, era obtida uma foto comum digital de cada favo para marcar com numeração cada célula de cria (Figura 1). Ao longo de duas horas para cada experimento, houve uma grande oscilação nas T_{sc} médias entre os quatro tratamentos. Somente entre os vinte a quinze minutos finais de cada experimento se obteve uma uniformidade na temperatura média das superfícies das células de cria. Sendo assim, somente as três últimas fotografias térmicas de cada favo por faixa de temperatura foram utilizadas como objeto da análise térmica.

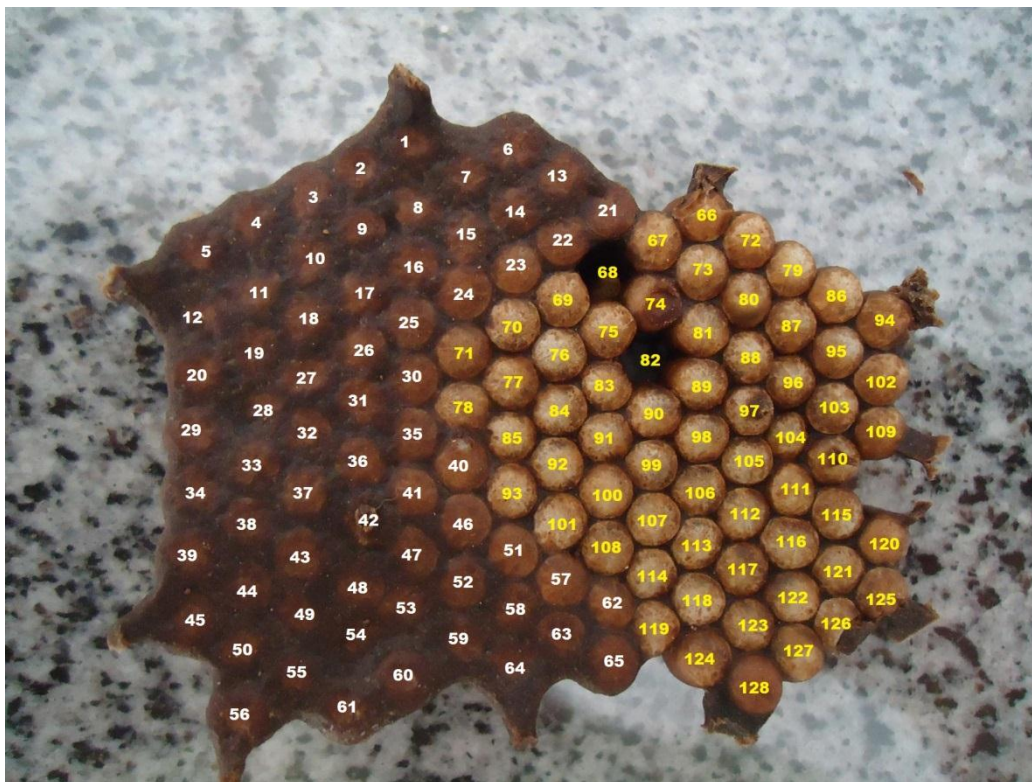


Figura 1 – Foto digital para marcação numérica em cada célula do favo de cria.

Após o fim de cada experimento, cada favo foi desoperculado célula-a-célula com pinça e registrado em planilha o nível desenvolvimento de cada indivíduo. As categorias observadas foram subdivididas em três: 1 - Estágios de desenvolvimento da cria: ovo (OV), larva em estágio inicial de desenvolvimento (L1), larva em estágio intermediário de desenvolvimento (L2), larva em estágio final de desenvolvimento (L3), pupa em estágio inicial de desenvolvimento (P1), Pupa em estágio intermediário de desenvolvimento (P2), pupa em estágio final de desenvolvimento (P3);

2 – Elementos inanimados: célula vazia (buraco ou sem cria) (CV) e presença de cria morta ou em putrefação (*);

3 – Parasitas (Par). Em três favos analisados, foram encontradas células contendo cria do parasita *Plega hagenella* (Neuroptera: Mantispidae) (MAIA-SILVA et al., 2013). A temperatura da superfície das células destes animais também foi estudada e comparada com a da cria da *Melipona subnitida*.

Para determinar cada categoria foram utilizados critérios de tamanho, coloração dos olhos, nível de quitinização e presença de líquido alimentar na célula de cria, observados a olho nu após a desoperculação da mesma. As células com parasitas (Par) continham cria envolta de um resistente casulo de seda. Células vazias (Cv) eram espaços

vagos entre células de cria que já haviam emergido. Larvas mortas (*) eram células cuja cria estava em putrefação antes da desoperculação. Os Ov continham um ovo na célula. Estágios de desenvolvimentos larvais imaturos L1 e L2 continham muito e pouco líquido alimentar em suas células e tamanho pequeno e médio, respectivamente. L3 preenchia toda célula e já havia ingerido todo alimento. Os metâmeros podiam ser facilmente identificados em P1, P2 e P3. As P1 continham pouca ou nenhuma pigmentação nos olhos compostos. Em P2, os olhos compostos já estavam totalmente pigmentados e havia pouca ou nenhuma quitinização do exoesqueleto. Por fim, as P3 tinham grande quantidade de quitina, podendo estar prestes a emergirem.

As características visuais utilizadas para a determinação de cada categoria estudada pode ser verificadas da Figura 2 a Figura 11.



Figura 2 – Características morfológicas observadas para a identificação de parasitas (Par).

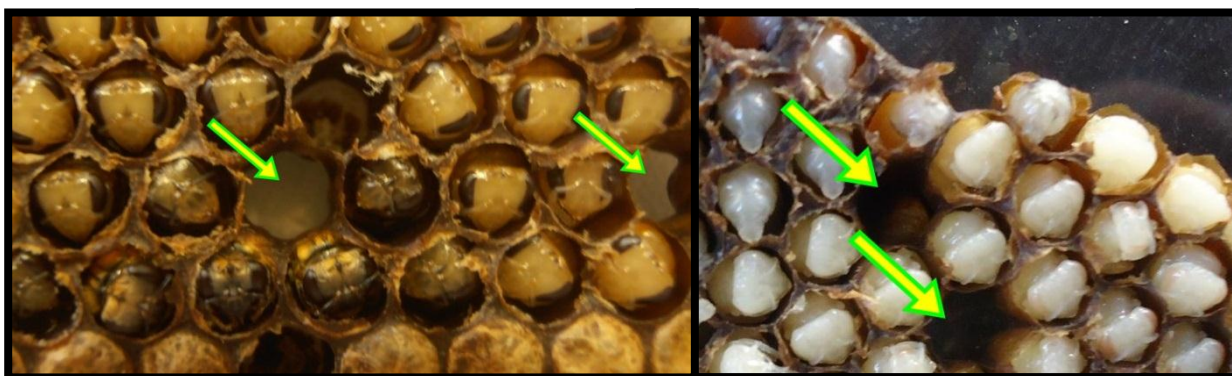


Figura 3 – Características morfológicas observadas para a identificação de células vazias (Cv).



Figura 4 – Características morfológicas observadas para a identificação de células mortas (*).

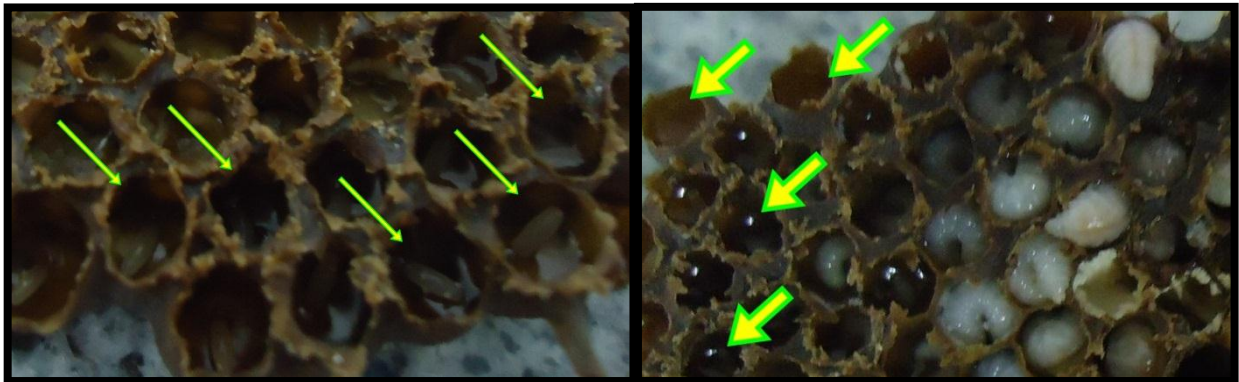


Figura 5 – Características morfológicas observadas para a identificação de ovos (Ov).

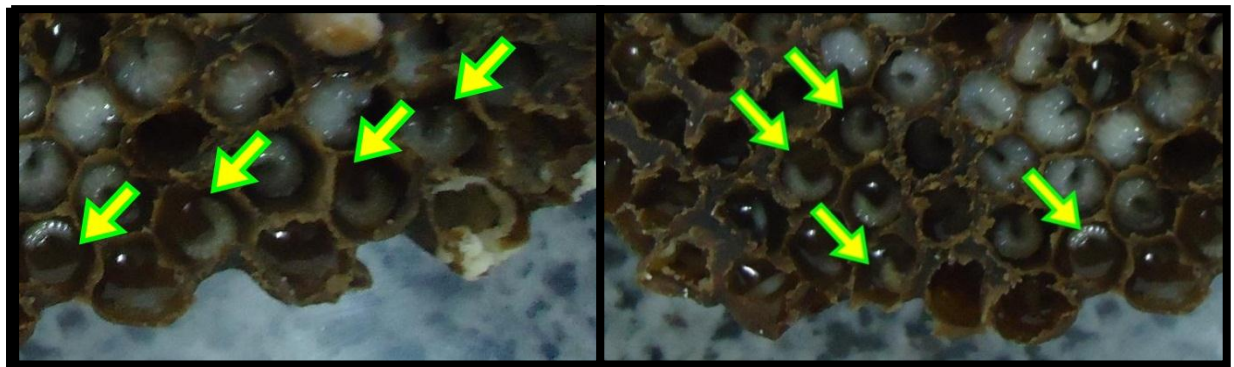


Figura 6 – Características morfológicas observadas para a identificação de larvas em estágio 1 (L1).

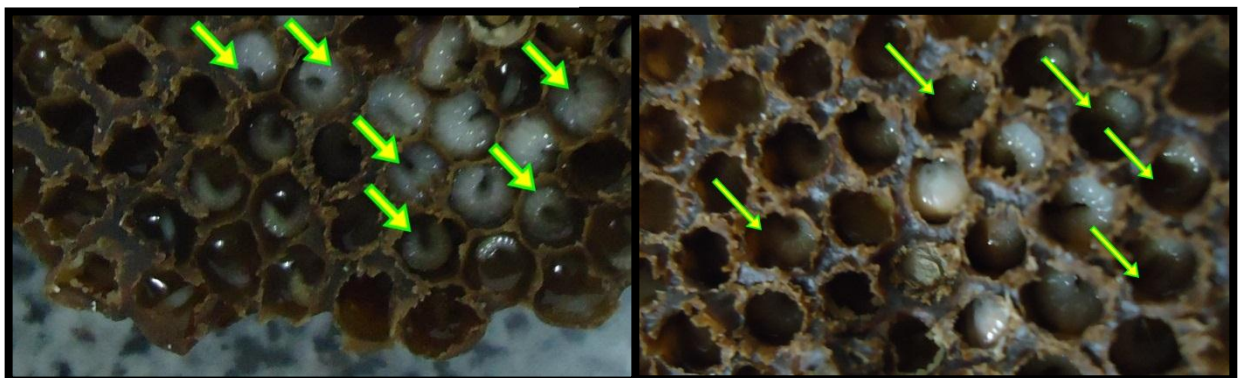


Figura 7 – Características morfológicas observadas para a identificação de larvas em estágio 2 (L2).



Figura 8 – Características morfológicas observadas para a identificação de larvas em estágio 3 (L3).



Figura 9 – Características morfológicas observadas para a identificação de pupas em estágio 1 (P1).

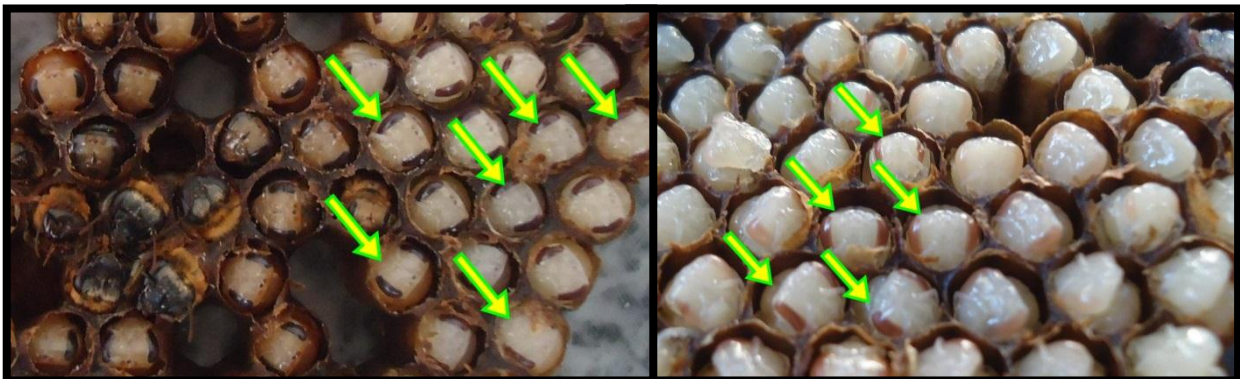


Figura 10 – Características morfológicas observadas para a identificação de pupas em estágio 2 (P2).



Figura 11 – Características morfológicas observadas para a identificação de pupas em estágio 3 (P3).

Após identificar cada célula, estas foram organizadas em uma mesma planilha para cada favo de cria (Figura 12).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
1	FAVO 02 - 16/07/12 ATÉ 19/07/12									
2										
3	1 OV	2 OV	3 OV*	4 OV	5 OV	6 OV	7 OV	8 OV	9 OV	10 OV
4	11 L1	12 L1	13 L1*	14 L1*	15 OV	16 OV	17 L1	18 L1	19 L1	20 L1
5	21 L1	22 L1	23 L1*	24 OV	25 L1*	26 L1*	27 L1	28 L1	29 L2	30 L2
6	31 L2	32 L2	33 L2*	34 L2*	35 OV	36 L2*	37 L2	38 L2	39 L2*	40 L2*
7	41 L1	42 L1	43 L1	44 OV	OV	46 CV	47 L1	48 L2	49 L3	50 L3*
8	51 L2*	52 L2	53 L1	54 L1*	55 OV	56 OV	57 L1	58 L1	59 L2	60 L3
9	61 L3	62 L2	63 L2	64 L2*	65 L1*	66 OV	67 OV*	68 L1	69 L2	70 L2
10	71 L2	72 L2	73 L2	74 L2	75 L1*	76 OV*	77 L1	78 L1	79 L1	80 L1
11	81 L1	82 L1	83 L1	84 L1	85 L1	86 OV	87 OV	88 OV	89 OV	90 L1
12	91 L1	92 L2	93 L2	94 L2	95 L2	96 L1*	97 OV	98 OV	99 OV	100 OV
13	101 L1*	102 L1	103 L1*	104 L1	105 L1	106 L1	107 OV	108 OV	109 OV	110 OV
14	111 OV	112 OV	113 OV	114 OV	115 OV	116 OV	117 OV	118 OV	119 OV	120 OV
15	121 OV	122 OV	123 OV							
16										
17	LEGENDA									
18	OV = Ovo									
19	L1 = Larva em estágio inicial de desenvolvimento									
20	L2 = Larva em estágio intermediário de desenvolvimento									
21	L3 = Larva em estágio final de desenvolvimento									
22	P1 = Pupa em estágio inicial de desenvolvimento									
23	P2 = Pupa em estágio intermediário de desenvolvimento									
24	P3 = Pupa em estágio final de desenvolvimento									
25	CV = Célula sem cria (buraco ou vazia)									
26	* = Presença de cria morta ou em putrefação									

Figura 12 – Tabela de identificação de categorias e estágios de desenvolvimento de cria nos favos desoperculados.

Foi utilizado o software FLIR Tools (FLIR R&D Software) para aferidas três áreas diferentes circunvizinhas ao favo (Figura 13). Eram estas: área 1 circunvizinha ao favo (T_{Ac1} , °C), área 2 circunvizinha ao favo (T_{Ac2} , °C) e área 3 circunvizinha ao favo (T_{Ac3} , °C). As áreas possuem, em relação à área do favo, distâncias médias de 1mm, 1cm, e 4cm respectivamente. A T_{Ac3} média, por ser mais afastada do favo, foi considerada como sendo a temperatura do ambiente e foi escolhida para ser comparada com as T_{sc} médias de cada categoria. Tal medida foi utilizada como parâmetro para se determinar se houve ganho ou perda de calor nas superfícies das células de cria em todas as faixas de temperatura e favos analisados.

Utilizou-se o software FLIR Tools para marcar as células de crias das fotos termográficas (Figura 14) na respectiva ordem numérica apresentada nas fotos digitais de

cada favo para aferir a temperatura superficial de cada célula e registrá-las. Foi utilizado o teste estatístico One Way Anova on Ranks com Tukey Test e Dunn's Method como métodos de comparação, obtidos pelo software SigmaPlot 10.0. Foram comparadas as T_{Ac1} , T_{Ac2} , e T_{Ac3} com a temperatura da superfície do favo (TF_v , °C) por faixa de temperatura, as temperaturas da superfície dentro das categorias (T_{sc} , °C) para cada faixa de temperatura e também o ganho de calor individual destas por faixa de temperatura. Foram comparadas as T_{sc} médias com as T_{Ac3} médias e analisado o ganho de calor ($T_{sc} - T_{Ac3}$), ambas por categorias e faixa de temperatura. Verificou-se também as temperaturas das áreas circunvizinhas ao favo T_{Ac1} , T_{Ac2} , T_{Ac3} em relação à temperatura da área do favo (°C).

Para verificar o efeito que as diferentes faixas de temperatura ambiental na estufa exercem sobre a variação de temperatura na superfície dos favos estudados (T_{sc} , °C), foi utilizado o software SigmaPlot 10.0 para analisar todas as temperaturas pontuais aferidas dos favos para cada categoria em questão conjuntamente (T_{Par} , T^* , T_{Cv} , T_{Ov} , $TL1$, $TL2$, $TL3$, $TP1$, $TP2$, $TP3$). Toda a população amostral de cria nos 10 favos foi analisada por categoria como sendo um favo só, visto que alguns deles apresentam dados amostrais insipientes para certa categoria (como exemplo o favo 02, que possui somente 3 células L3), mas são compensados por favos com uma grande quantidade de indivíduos da mesma (como o favo 03, com 134 indivíduos L3). Através da análise conjunta das T_{sc} das categorias com todos os favos, obteve-se um resultado mais homogêneo e que se aproxima mais da realidade para a espécie *Melipona subnitida*. Tal medida visou obter uma melhora na análise com o aumento de indivíduos na amostra por categoria, minimizando assim, possíveis desvios e tendências ao erro estatístico causado por poucos dados para a análise.

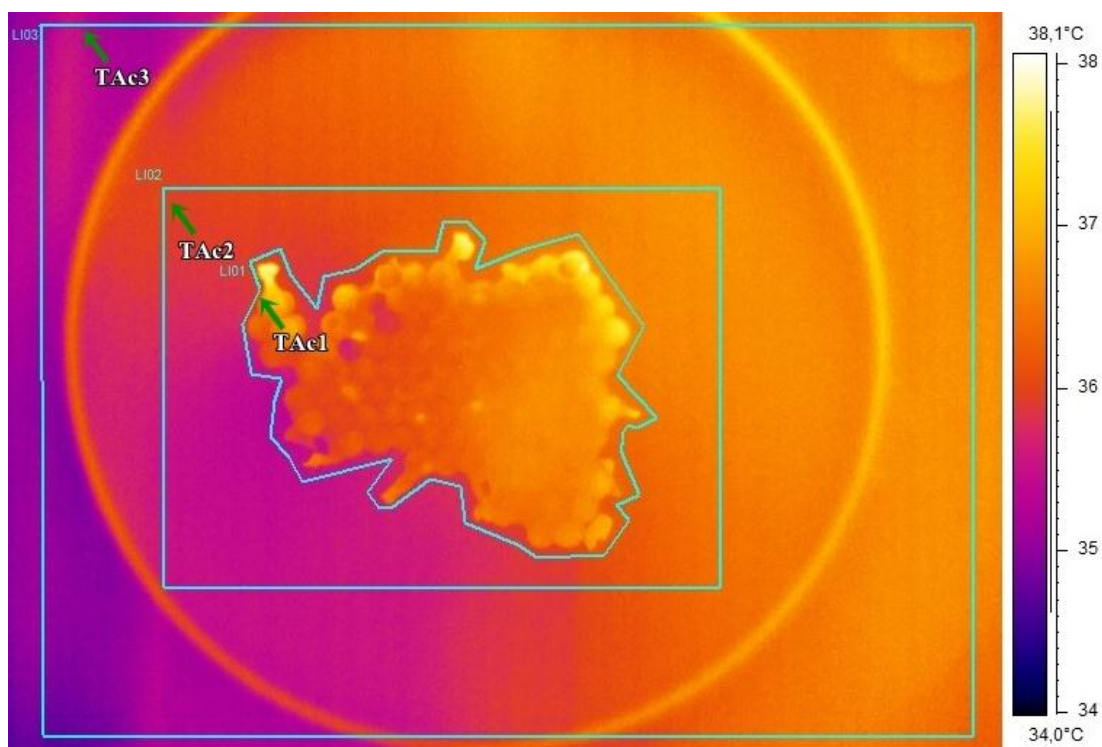


Figura 13 – Aferição das áreas circunvizinhas ao favo TAc1, TAc2, TAc3.

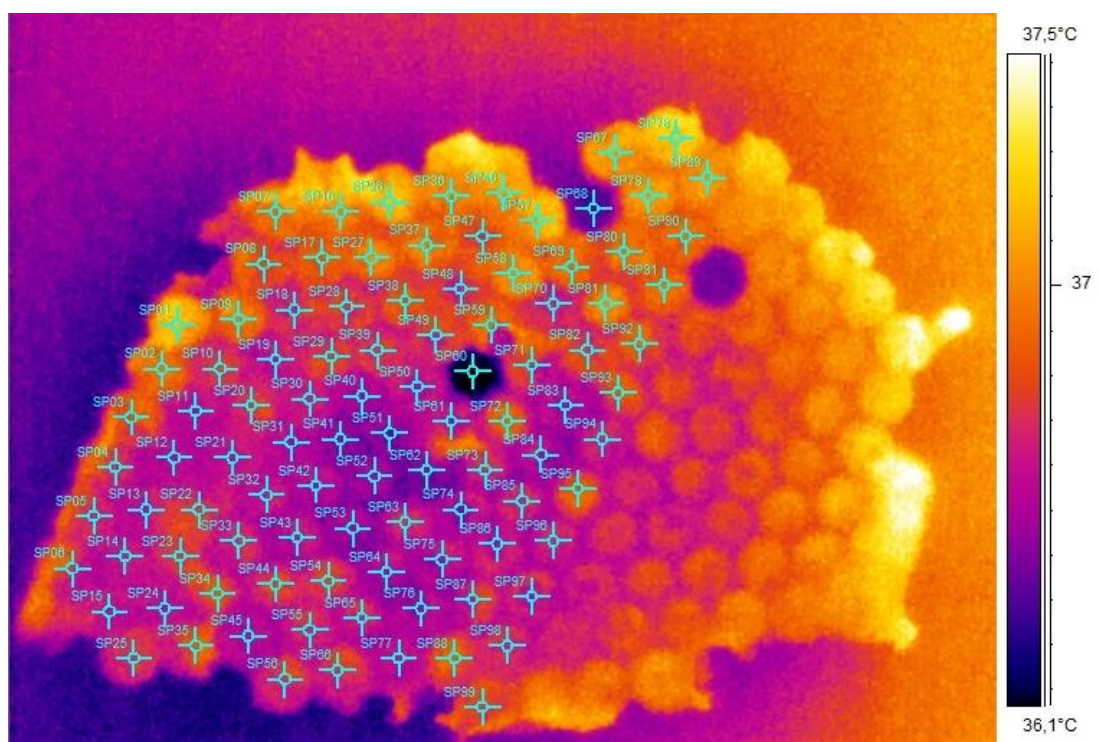


Figura 14 – Foto termográfica para aferir a temperatura de superfície de cada célula (T_{sc}) individualmente.

5. RESULTADOS

5.1. ANÁLISES DE TEMPERATURA ENTRE ÁREAS

Foram observados os valores médios da temperatura (°C) em todos os favos por área circunvizinha à área do favo (*Tac1*, *Tac2* e *Tac3*), comparadas com a temperatura da área total do favo de cria (*TFv*, °C) e suas diferenças entre si nas faixas de temperatura 20°C°, 25°C°, 30°C° e 35C (Figuras 15 a 18). As diferenças nos valores médios entre as áreas circunvizinhas ao favo não foram grandes o suficiente para se excluir a possibilidade de que a diferença é devido à variabilidade de amostragem aleatória. Portanto, não houve diferença estatisticamente significativa entre áreas para as faixas 20°C, 25°C e 30°C [Figuras 15 ($P = 0,789$), 16 ($P = 0,477$) e 17 ($P = 0,105$) (One Way Analysis of Variance)]. Contudo, na faixa de temperatura 35 °C (Figura 18), a *TFv* diferiu estatisticamente das áreas circunvizinhas, Os dados não apresentam distribuição normal ($P < 0,050$), (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,05$; Tukey Test como procedimento de comparação múltipla).

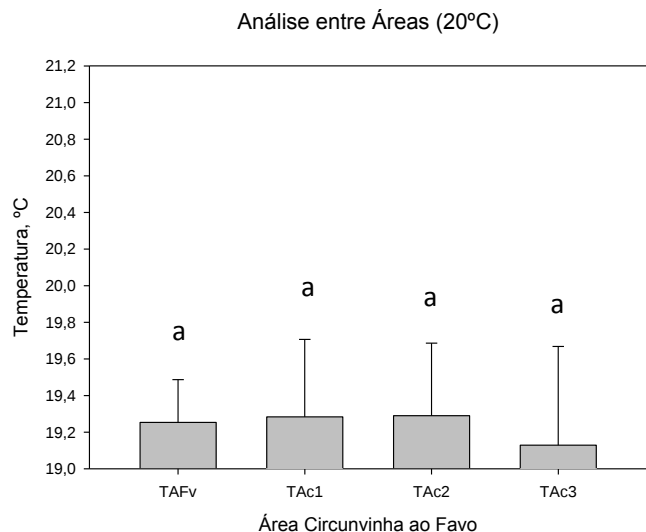


Figura 15 - Valores médios de temperatura das áreas circunvizinhas (*TAc1*, *TAc2*, *TAc3*, °C) à área do favo, comparadas com a temperatura da área do favo (*TFv*, °C) à faixa de temperatura 20°C (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P = 0,789$).

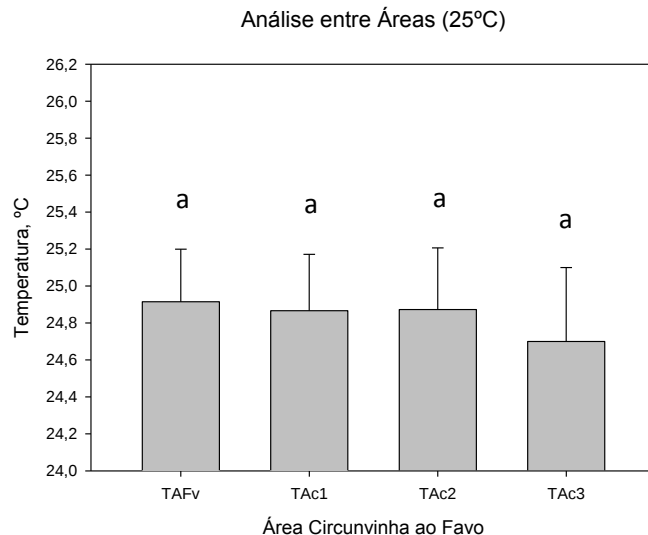


Figura 16 - Valores médios de temperatura das áreas circunvizinhas (*TAc1*, *TAc2*, *TAc3*, °C) à área do favo, comparadas com a temperatura da área do favo (*TFv*, °C) à faixa de temperatura 25°C (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P = 0,477$).

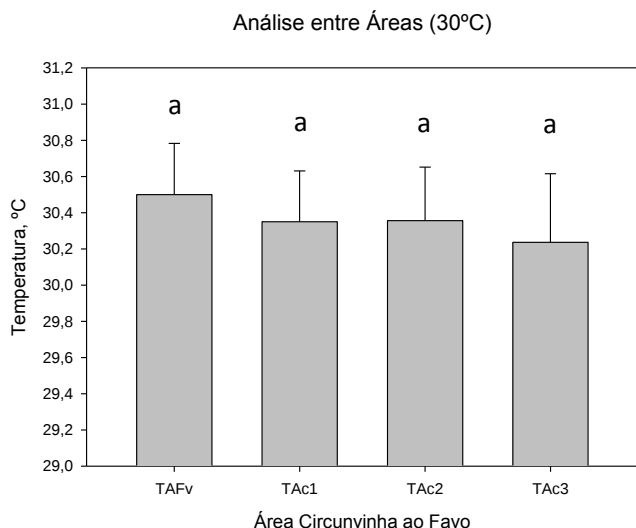


Figura 17 - Valores médios de temperatura das áreas circunvizinhas (*TAc1*, *TAc2*, *TAc3*, °C) à área do favo, comparadas com a temperatura da área do favo (*TFv*, °C) à faixa de temperatura 30°C (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P = 0,105$).

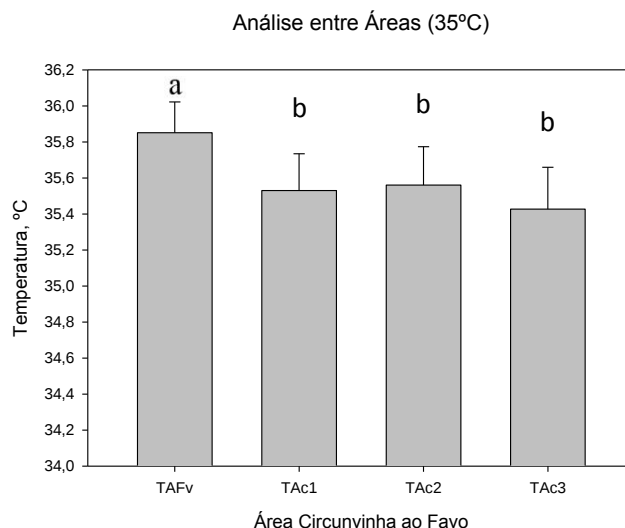


Figura 18 - Valores médios de temperatura das áreas circunvizinhas (*TAc1*, *TAc2*, *TAc3*, °C) à área do favo, comparadas com a temperatura da área do favo (*TFv*, °C) à faixa de temperatura 35°C (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P = 0,001$). Utilizou-se o Tukey Test como método de comparação ($P = 0,050$).

5.2. ANÁLISES DE GANHO DE CALOR ENTRE GATEGORIAS E ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO DE CRIA

Observou-se que na faixa de temperatura 20°C, a *TAc3* apresentou média que variaram de 18,73 a 19,43 °C e as *Tsc* médias variaram de 18,93 a 19,39 °C (Figura 19). As médias das categorias *T**, *TCv*, *TOv*, *TL1* e *TL2* apresentaram valores abaixo das suas respectivas *TAc3* médias. Isto indica que na faixa de 20 °C a superfície das células contendo estas categorias perderam calor para o ambiente, com valores mínimos e máximos de 19,17 °C (*TOv*) e 19,31 °C (*TP3*), respectivamente (Figuras 20 e 27 a 46). As demais categorias, *TPar*, *TL3*, *TP1*, *TP2* e *TP3*, obtiveram *Tsc* médias superiores as suas respectivas *TAc3* médias. Mesmo com a menor *Tsc* média, a *TPar* obteve 0,2 °C a mais que sua respectiva *TAc3* média (18,73°C).

Quanto aos estágios de desenvolvimento da cria, a *Tsc* média tendia a se elevar a partir do primeiro estágio (Figura 19), de *TOv* até o *TL2*, obtendo uma pequena diminuição até *TP1*, não havendo diferença estatística entre estas, e tornando a elevar-se até o último estágio, *TP3*. A variação entre *TOv* até *TP1* foi bem pequena (0,04 °C). Os dados não são distribuídos normalmente ($P < 0,050$), (One Way Analysis of Variance on

Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$; Dunn's Method como procedimento de comparação múltipla).

Dentre os estágios de desenvolvimento larval, a partir da TL3, o ganho de calor era positivo e mais elevado para os mais velhos (Figura 20). As TPar e TCv também apresentaram ganho de calor. Todos os valores positivos de ganho de calor diferiram dos demais negativos.

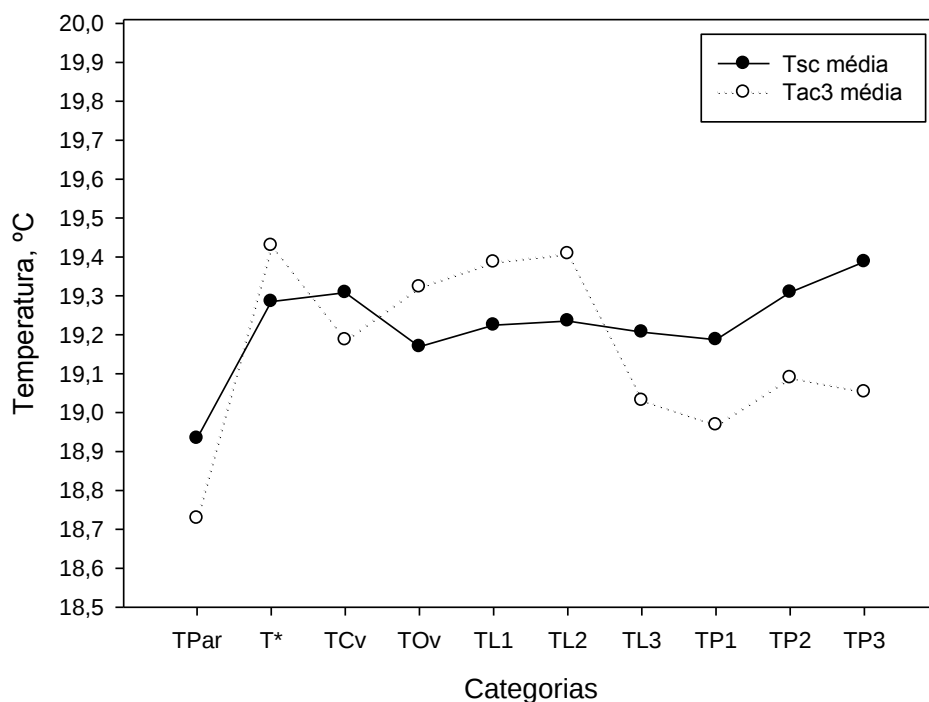


Figura 19 – Comparação entre as *Tsc* e *TAc3* médias das categorias na faixa de temperatura 20°C.

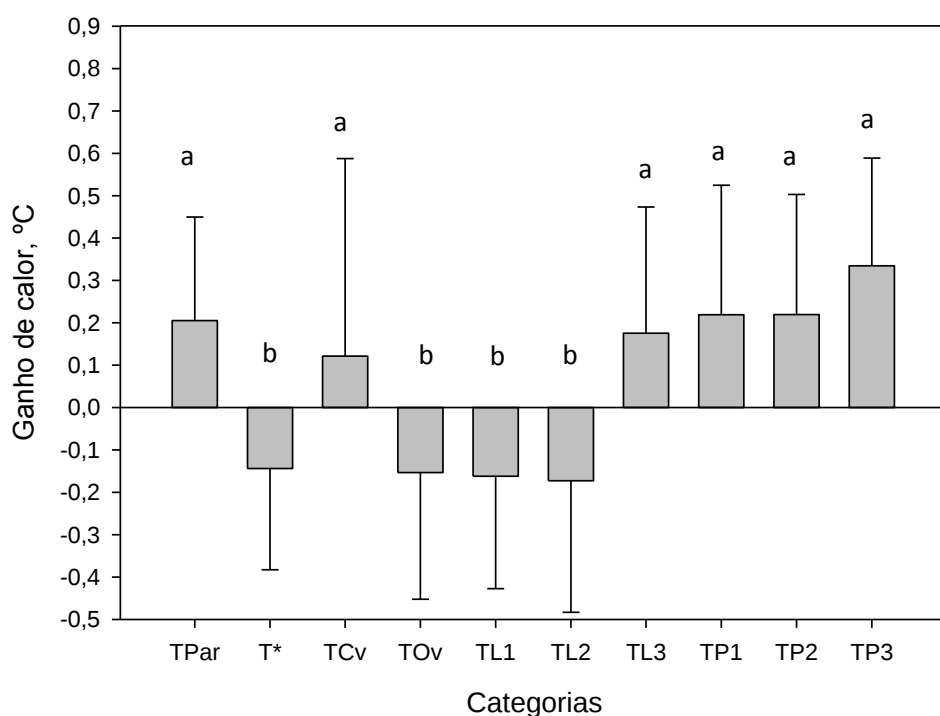


Figura 20 – Valores médios de ganho e perda de calor ($T_{sc} - T_{Ac3}$) por categoria na faixa de 20 °C. Cada coluna representa uma categoria, sendo estas subdivididas em três grupos: Estágios larvais (TOv, TL1, TL2, TL3, TP1, TP2 e TP3), elementos inanimados (T* e TCv) e Parasitas (TPar). Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

Com a faixa de temperatura em 25°C, a TPar apresentou uma brusca mudança em sua energia térmica antes demonstrada (Figura 19). O que dantes possuía a menor média dentre as T_{sc} a 20°C, a TPar, sob a temperatura ambiente na estufa a 25°C, obteve a maior média (25,35 °C) dentre todas (Figura 21). Esta inclusive obteve maior T_{sc} que todos os estágios larvais a esta faixa, diferindo estatisticamente de todas as categorias. De maneira progressiva, a T_{sc} média dos estágios de desenvolvimento larvais obteve uma elevação em seu valor na medida em que é aferido um estágio com maior desenvolvimento. Esta apresentou uma elevação progressiva, variando 0,43 °C a partir do seu menor (TOv, com 24,69 °C) e maior nível (TP3, com 25,12 °C). A TP3, com a maior T_{sc} média dentre os estágios larvais, obteve diferença estatística dos demais estágios de cria, com exceção da anterior TP2, que por sua vez diferiu dos demais estágios, menos TP1. Entre os primeiros estágios TOv, TL1 e TL2, a diferença estatística não foi representativa, com pouca variação de temperatura entre si (0,04 °C). Contudo, estes três diferiram da posterior TL3 (24,93 °C), que apresentou uma súbita elevação de 0,20 °C na T_{sc} média, em relação a anterior TL2 (24,73 °C). Os elementos inanimados, TCv (25,02 °C) e T* (24,72 °C)

diferiram estatisticamente entre si. Os dados não apresentam distribuição normal ($P < 0,050$), (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$; Dunn's Method como procedimento de comparação múltipla).

Todas as *Tsc* apresentaram ganho de calor, comparados com suas respectivas médias de *TAc3* (Figura 18). Ressalta-se que nos estágios de desenvolvimento da cria, o ganho de calor em função da *TAc3* média é progressivo °C, variando de 0,16 °C a partir do primeiro (TOv) até 0,26 °C, no último estágio (TP3). TPar apresentou a menor variação de ganho de calor, com 0,04 °C (conferir Figuras 22 e 27 a 46).

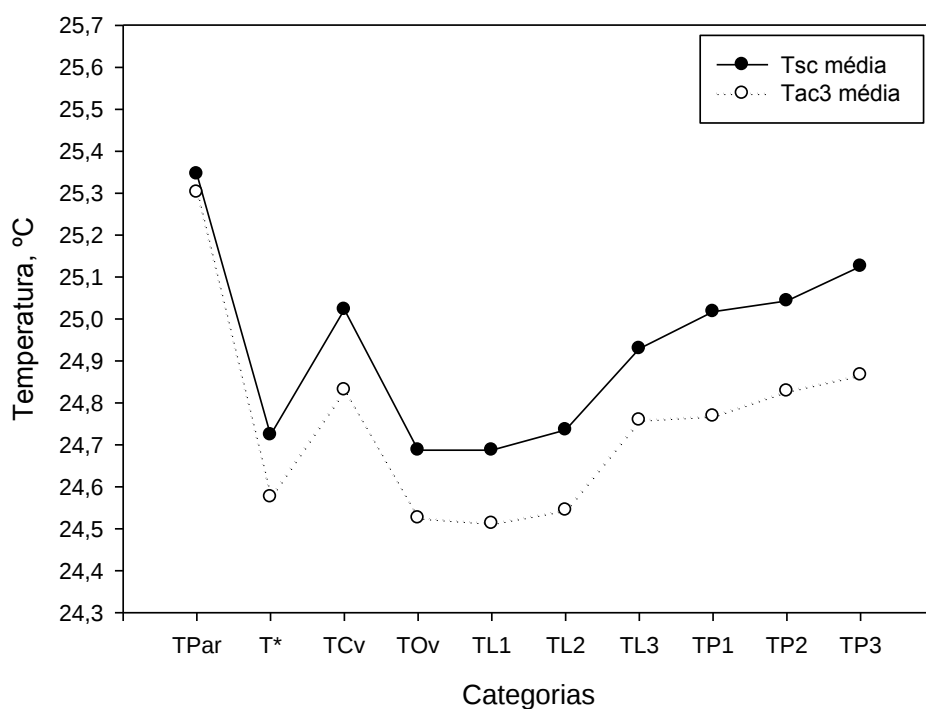


Figura 21 – Comparação entre as *Tsc* e *TAc3* médias das categorias na faixa de temperatura 25°C.

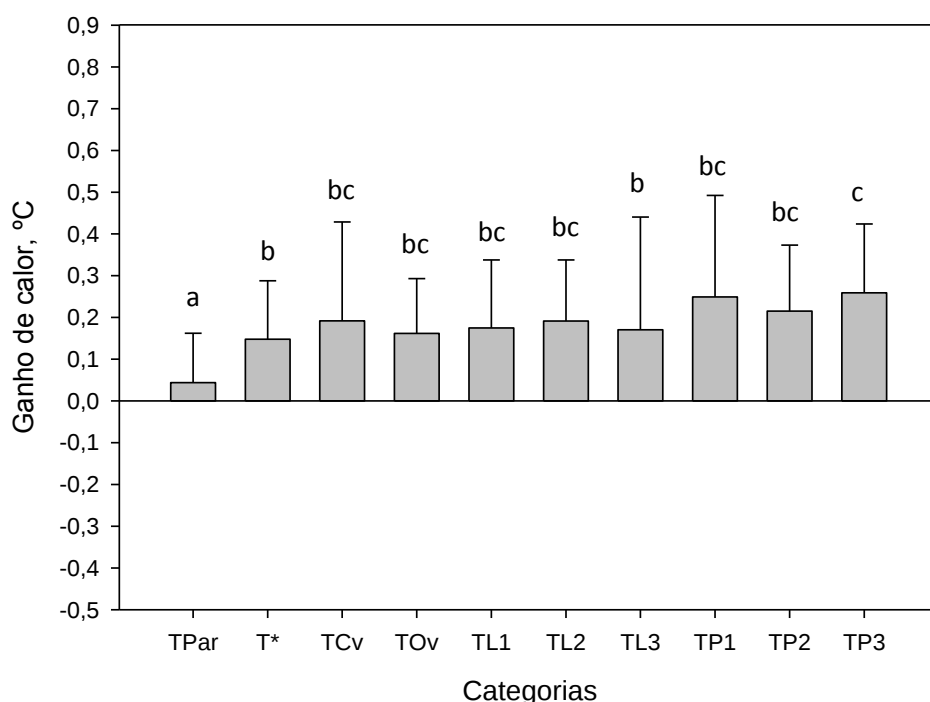


Figura 22 – Valores médios de ganho e perda de calor ($T_{sc} - T_{Ac3}$) por categoria na faixa de 25 °C. Cada coluna representa uma categoria, sendo estas subdivididas em três grupos: Estágios larvais (TOv, TL1, TL2, TL3, TP1, TP2 e TP3), elementos inanimados (T* e TCv) e Parasitas (TPar). Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

Observou-se que os favos, quando submetidos à faixa de temperatura 30 °C, comportam-se semelhantemente com os resultados já vistos na faixa de 25 °C (Figura 21 e 22). Ressalta-se que a TPar (30,57 °C) não é mais a maior média das T_{sc} médias, mas sim a TP3, com 30,67 °C (Figura 23). Similar a anterior, na faixa de 30 °C os estágios de desenvolvimento da cria apresentam um aumento progressivo na T_{sc} média a partir do menor nível (TOv, com 30,23 °C), variando 0,44 °C até o último e mais elevado estágio, TP3. A TP3 apresentou diferença estatística com todos os estágios larvais com exceção da TP2, a segunda maior T_{cs} (30,58 °C). Dentre todas as T_{cs} médias, a TCv (30,55 °C) somente diferiu da TOv. Esta última por sua vez, diferiu estatisticamente da maioria das T_{sc} , menos da T* e dos estágios TL1 e TL2. Os dados não apresentam distribuição normal ($P < 0,050$), (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$; Dunn's Method como procedimento de comparação múltipla).

À faixa de temperatura 30 °C, todos os estágios de desenvolvimento da cria e as demais T_{sc} apresentaram valores maiores que suas respectivas T_{Ac3} (Figura 23). O ganho de calor das categorias foi superior a todos os outros à faixa de 25 °C (Figuras 24 e 27 a

46). Seus valores variaram de 0,29 °C (TOv) a 0,36 °C (TL2) dentro dos estágios larvais e 0,44 °C para TPar, o maior ganho.

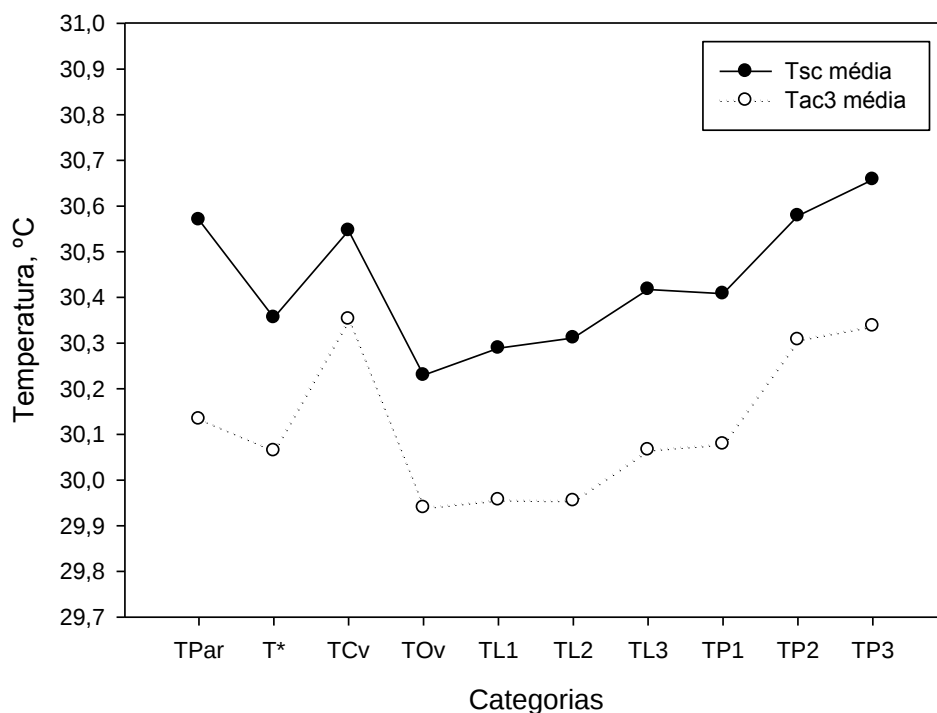


Figura 23 – Comparação entre as *Tsc* e *TAc3* médias das categorias na faixa de temperatura 30°C.

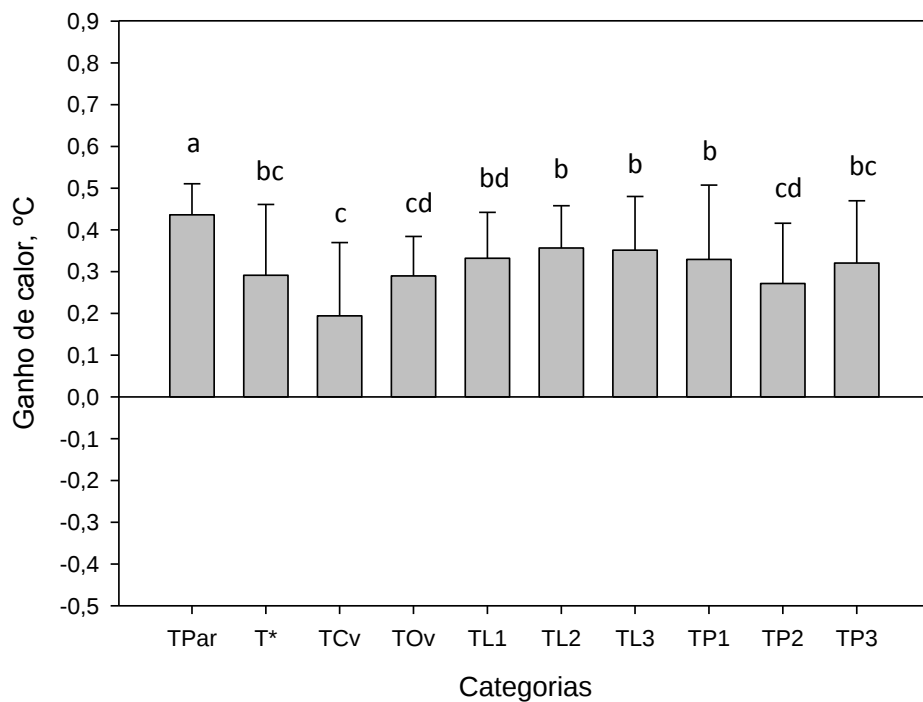


Figura 24 – Valores médios de ganho e perda de calor (*Tsc* - *TAc3*) por categoria na faixa de 30 °C. Cada coluna representa uma categoria, sendo estas subdivididas em três grupos: Estágios larvais (TOv, TL1,

TL2, TL3, TP1, TP2 e TP3), elementos inanimados (T* e TCv) e Parasitas (TPar). Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

No último tratamento térmico, à faixa de temperatura 35°C, as *Tsc* médias dos estágios de desenvolvimento da cria (Figura 25) se elevam a partir da menor média, TOv (35,72 °C), até TL2 (35,84 °C). Ocorre um pequeno declínio em TL3 (35,79 °C), e novamente aumenta de forma progressivamente até TP3 (35,98 °C), a maior média de todas as categorias. Pela primeira vez, a TP3 diferiu estatisticamente de todas as demais *Tsc*. TP2, segunda maior *Tsc*, diferiu dos demais com exceção de TPar. Esta por sua vez, apresentou diferença significativa com os primeiro estágios larvais, de TOv a TL3, com exceção de TL2. Nos estágios larvais imaturos, TOv, TL1 e TL3 não apresentaram diferença estatística entre si. Sendo que este aumento apresentou o maior ganho de calor dentre todas as faixas, com o mínimo de 0,16 °C (TOv) e máximo de 0,26 °C (TP3). Os dados não apresentam distribuição normal ($P < 0,05$), (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$; Dunn's Method como procedimento de comparação múltipla).

Nota-se que, assim como nas faixas de 25 °C e 30°C, todas as *Tsc* excederam as respectivas *TAc3* médias na faixa de 35 °C (Figura 25). Com um ressaltado de que o maior ganho de calor médio foi apresentado sob este tratamento, variando de 0,38 °C (TOv) a 0,61 °C (TP3) dentro dos estágios larvais e 0,51 °C para TPar (Figuras 26 e 27 a 46).

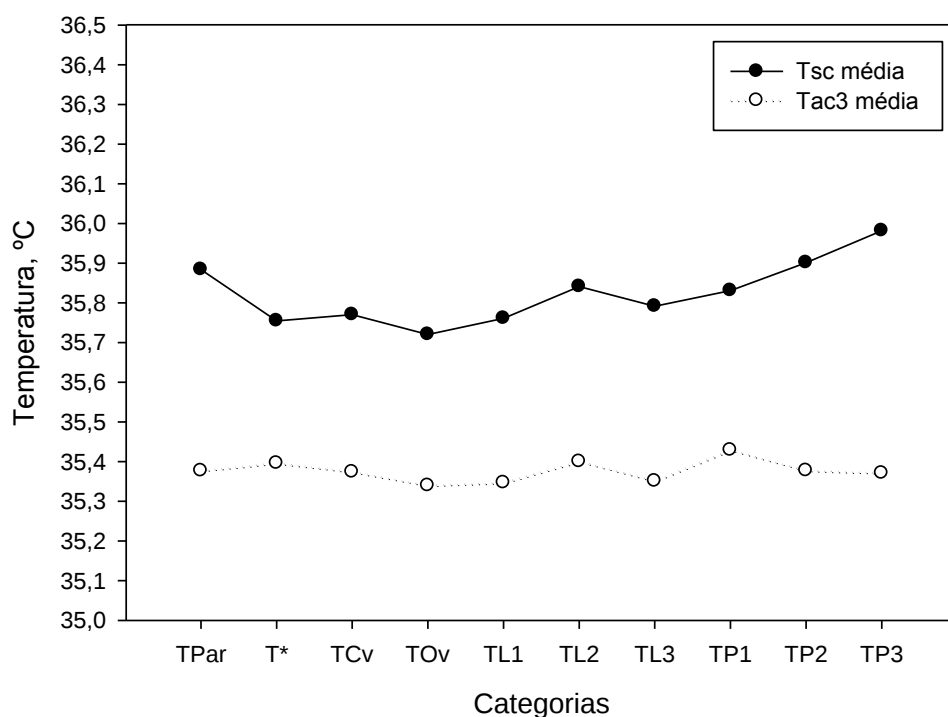


Figura 25 – Comparação entre as *Tsc* e *TAc3* médias das categorias à faixa de temperatura 35°C.

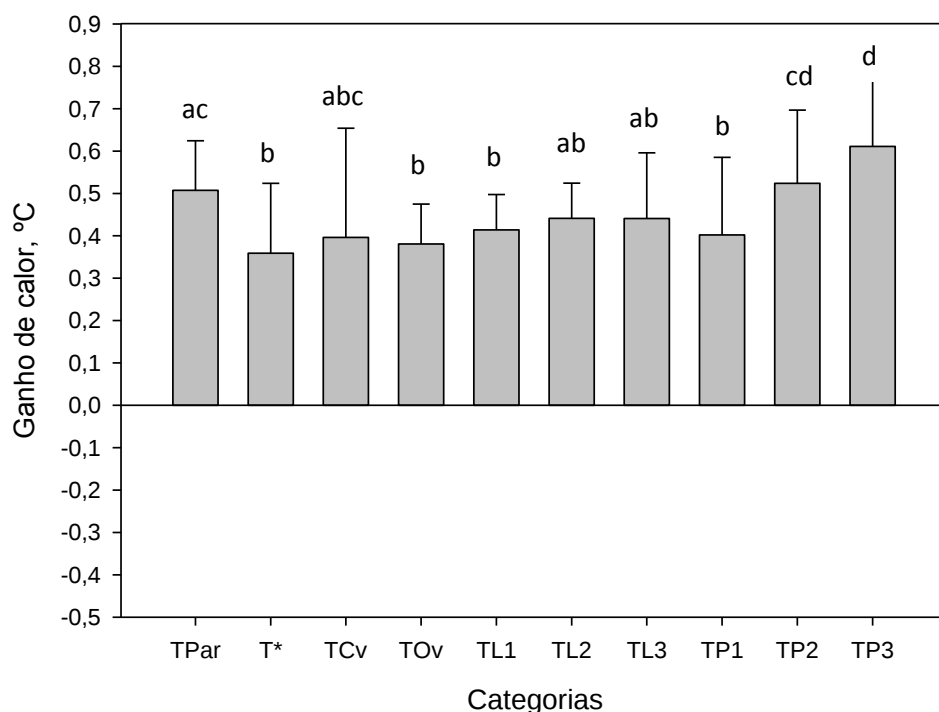


Figura 26 – Valores médios de ganho e perda de calor (*Tsc* - *TAc3*) por categoria na faixa de 35 °C. Cada coluna representa uma categoria, sendo estas subdivididas em três grupos: Estágios larvais (TOv, TL1, TL2, TL3, TP1, TP2 e TP3), elementos inanimados (T* e TCv) e Parasitas (TPar). Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

5.3. ANÁLISES DE GANHO DE CALOR ENTRE FAIXAS DE TEMPERATURAS

Os resultados a seguir, representados entre as Figuras 27 a 46, demonstram as médias de ganho ($>0\text{ }^{\circ}\text{C}$) e perda ($<0\text{ }^{\circ}\text{C}$) de calor entre as quatro faixas de temperatura às quais os favos foram submetidos ($20\text{ }^{\circ}\text{C}$, $25\text{ }^{\circ}\text{C}$, $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ e $35\text{ }^{\circ}\text{C}$), comparando as T_{sc} médias com as T_{Ac3} médias. O marco $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ implica dizer que a T_{sc} em questão possui o mesmo valor médio que a T_{Ac3} daquela categoria sob aquela faixa de temperatura.

Os resultados apresentados nas Figuras 27, 29, 31, 33, 35, 37, 39, 41, 43 e 45 apresentam gráficos contendo os valores médios de ganho e perda de calor das T_{sc} médias por categoria, aferidas dentre os dez favos estudados e expostas em favos individuais para cada faixa de temperaturas. Já as Figuras 28, 30, 32, 34, 36, 38, 40, 42, 44 e 46 contêm gráficos que representam os valores médios de ganho e perda de calor de todas as T_{sc} por faixa de temperatura, aferidas nos dez favos estudados para formar um quadro geral por categoria.

As dez categorias analisadas, TOv, TL1, TL2, TL3, TP1, TP2 e TP3, estão representadas respectivamente nesta ordem.

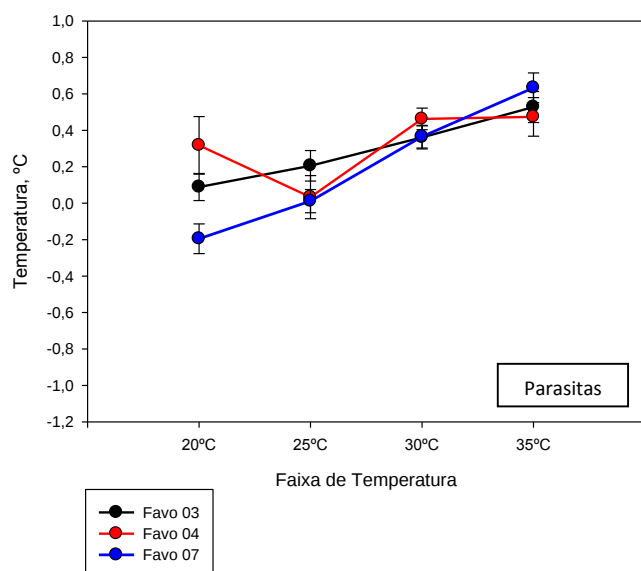


Figura 27 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com parasitas comparados com as T_{Ac3} médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Tukey test como procedimento de comparação, com $P<0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P<0,001$).

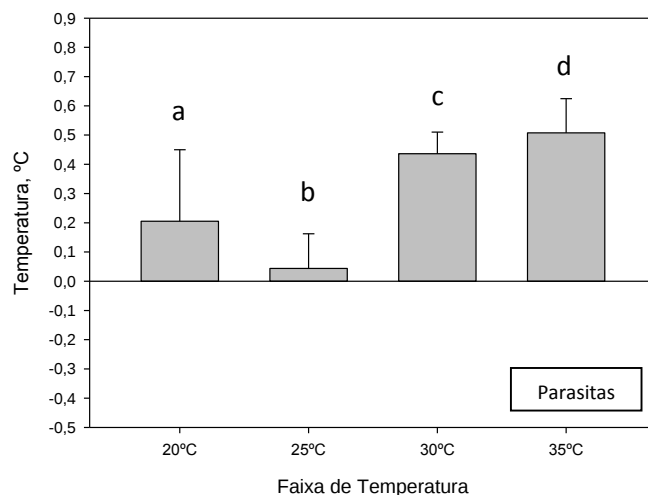


Figura 28 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de todas as células com parasitas comparados com as T_{Ac3} médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Tukey test como procedimento de comparação, com $P<0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P<0,001$).

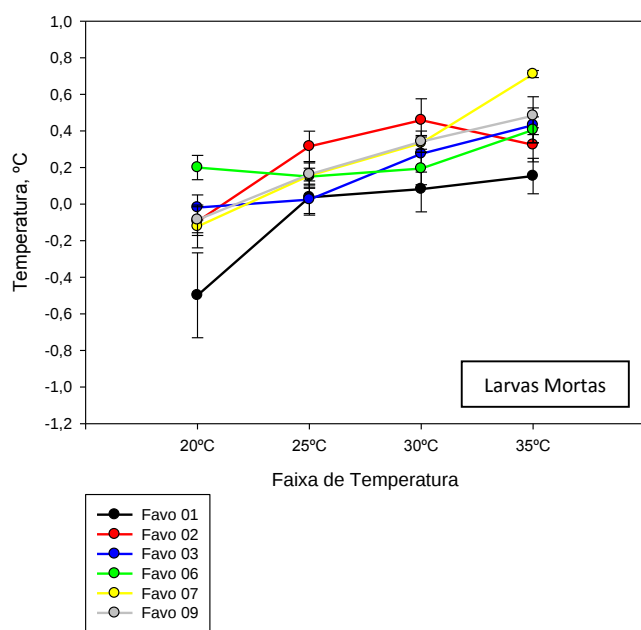


Figura 29 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas mortas comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

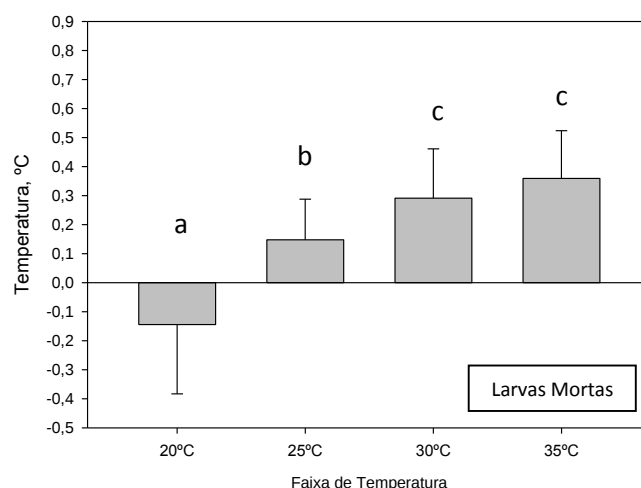


Figura 30 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas mortas comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

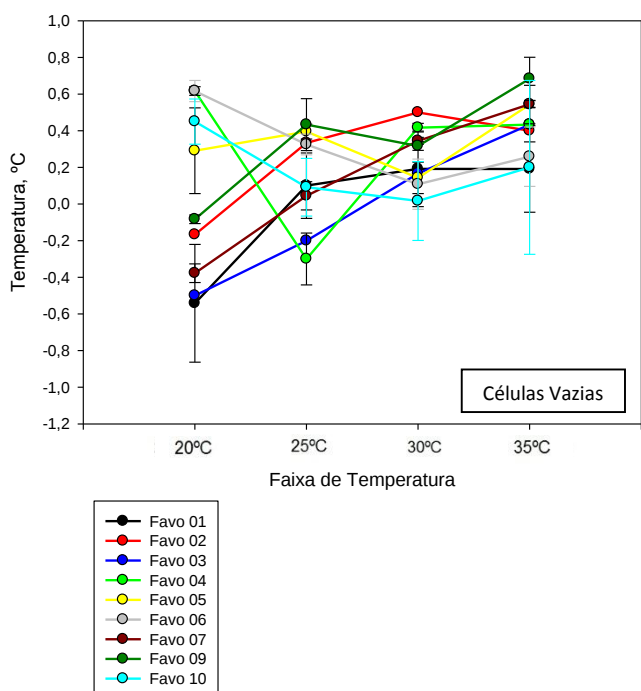


Figura 31 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células vazias comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Tukey test como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

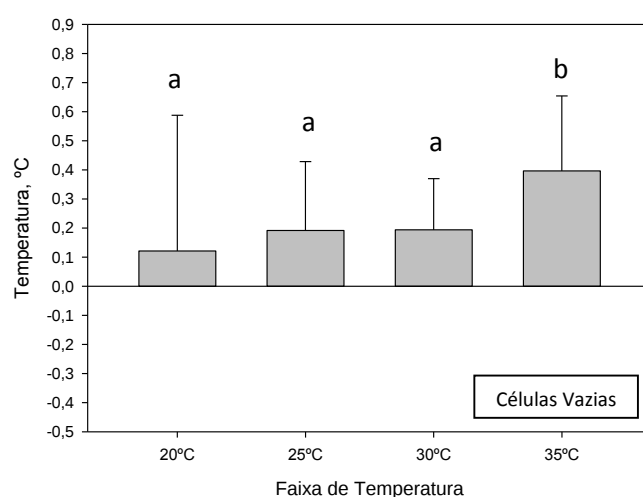


Figura 32 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células vazias comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Tukey test como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

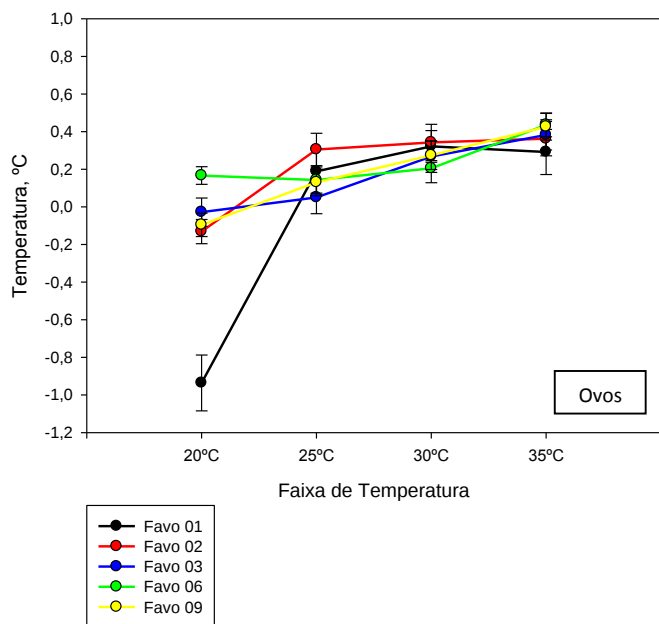


Figura 33 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com ovos comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Tukey test como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

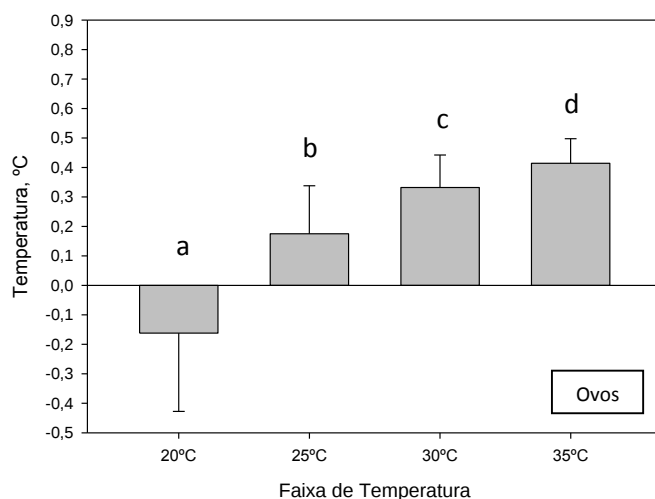


Figura 34 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com ovos comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Tukey test como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

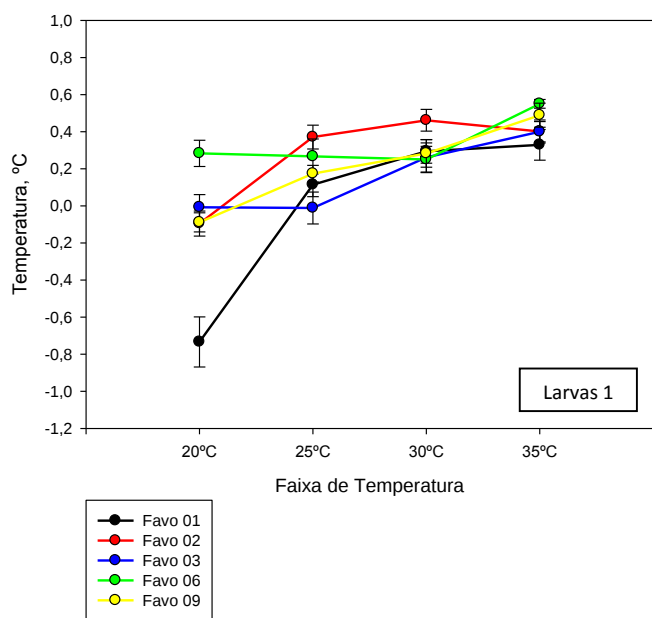


Figura 35 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 1 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Tukey test como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

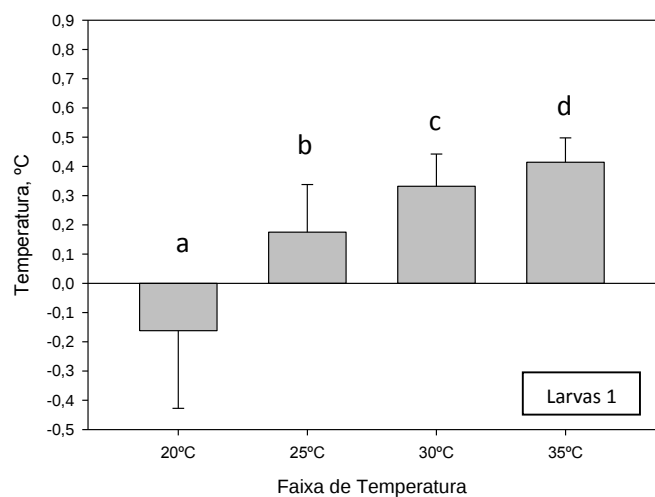


Figura 36 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 1 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Tukey test como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

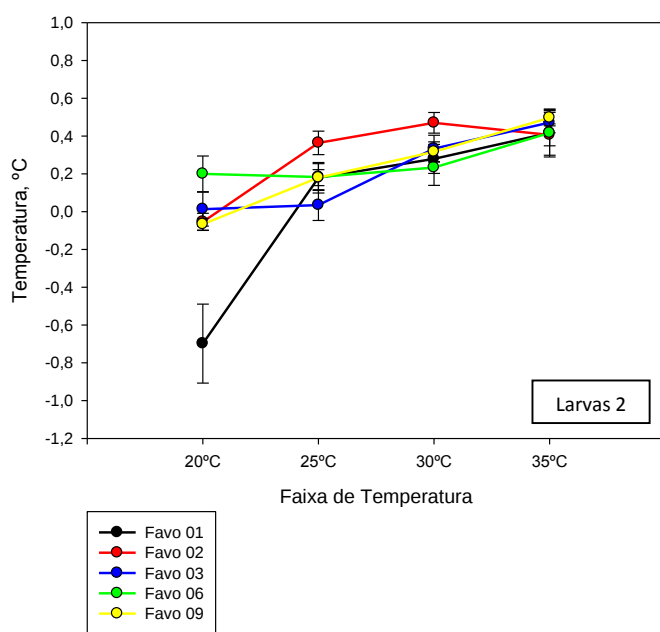


Figura 37 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 2 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

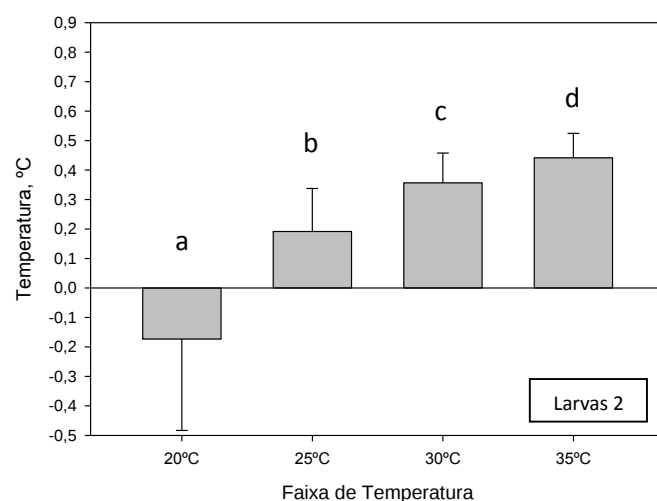


Figura 38 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 2 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

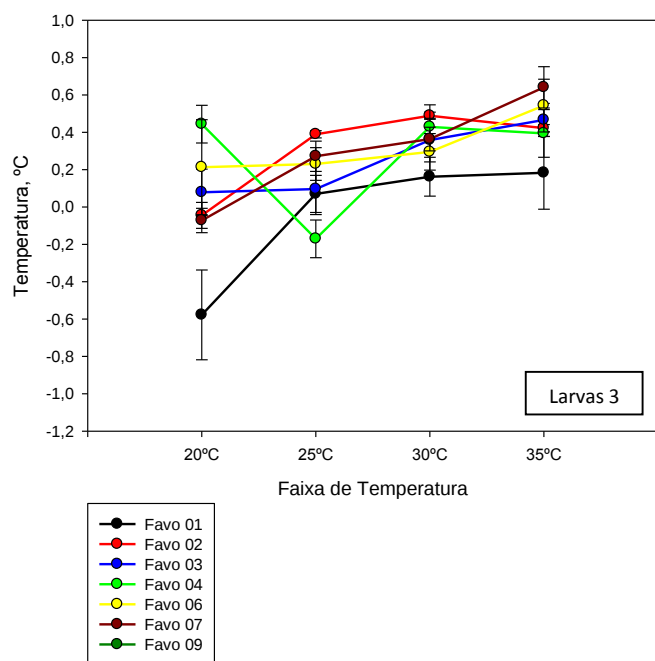


Figura 39 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 3 comparados com as *Tac3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

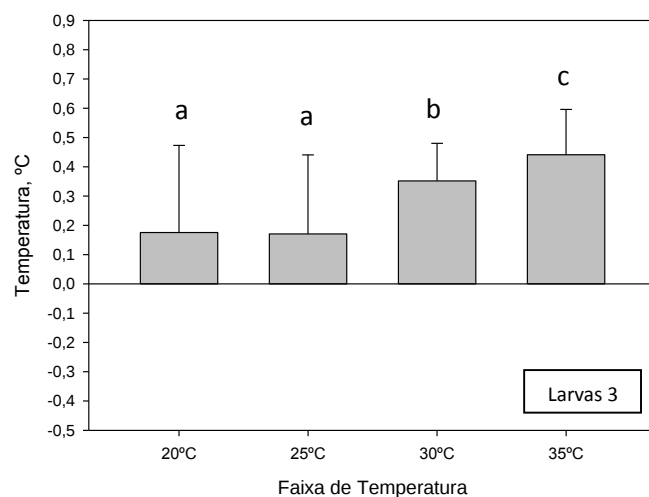


Figura 40 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 3 comparados com as *Tac3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

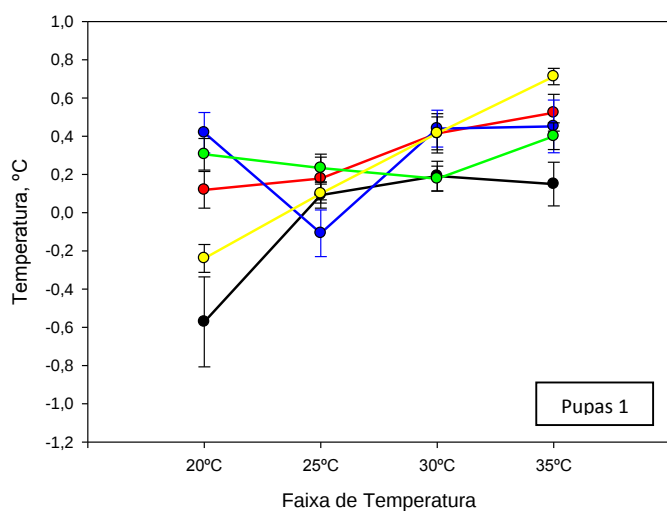


Figura 41 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 1 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

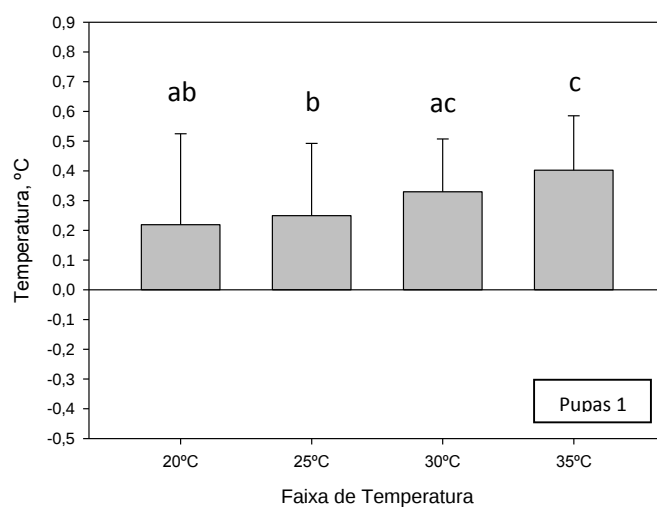


Figura 42 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 1 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

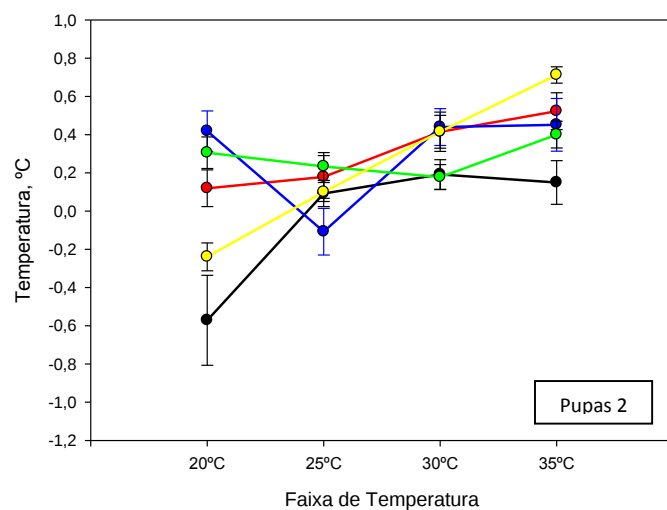


Figura 43 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 2 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

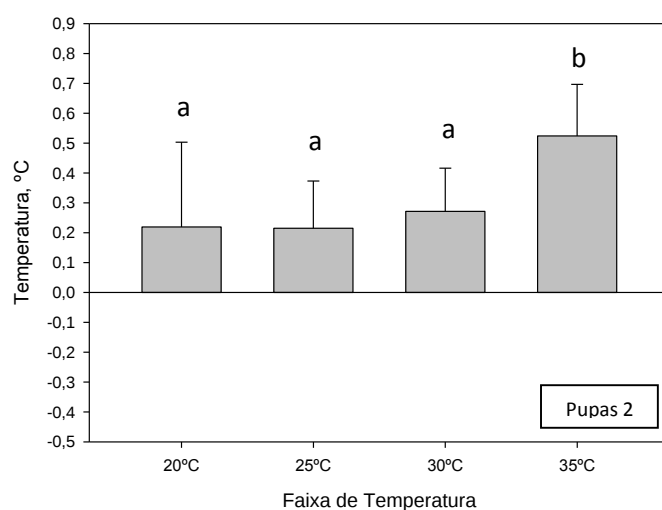


Figura 44 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 2 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

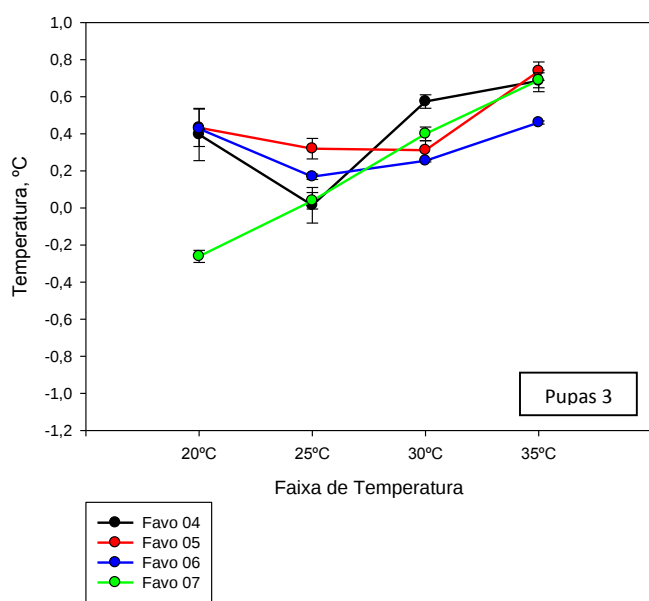


Figura 45 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com larvas em estágio 3 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura em favos individuais. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

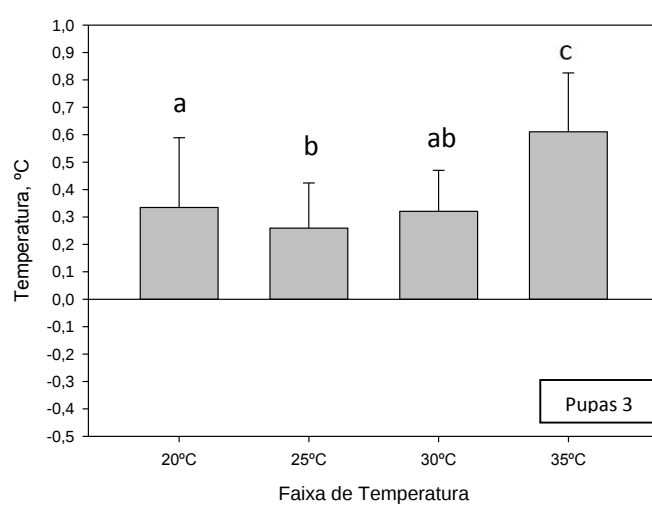


Figura 46 - Valores médios de ganho e perda de calor na superfície de células com pupas em estágio 3 comparados com as *TAc3* médias por faixa de temperatura. Colunas com letras iguais não diferem estatisticamente entre si. Utilizou-se o Dunn's Method como procedimento de comparação, com $P < 0,050$ (One Way Analysis of Variance on Ranks: Kruskal-Wallis, $P < 0,001$).

6. DISCUSSÃO

Para que a temperatura na área de cria mantenha-se ideal, depende de diversos fatores. Dentre os principais encontramos a termorregulação ativa realizada pelas abelhas adultas individuais (HEINRICH, 1993; MOYES; SCHULTE, 2010) e a termorregulação colonial, recorrente às características estruturais do ninho em seu isolamento térmico (HEINRICH, 1993; JONES; OLDROYD, 2007; FERREIRA, 2014). No caso do presente trabalho, não houve a presença de operárias para contribuir com a termorregulação nos favos e nem componentes de isolamento térmico como invólucro, caixa de criação ou ninhos naturais. A termorregulação era efetuada somente pelas larvas e pupas dos favos envoltos de capa de cera utilizada na construção das células. Sendo assim os valores de ganho e perda de calor em função da T_{Ac3} (Figuras 23 a 42) encontrados nesse estudo, inferem diretamente à capacidade termorregulatória realizada pelos favos de cria de *Melipona subnitida*.

Dentre os 10 favos analisados, houve uma alternância entre a espessura e quantidade de cera na superfície destes. Células com larvas em estágio de desenvolvimento mais avançado apresentam uma camada de superfície com menor quantidade de cera e conseqüentemente mais fina. Já células mais jovens, apresentam maiores quantidades de cera com superfícies mais espessas (NOGUEIRA-NETO, 1970). Essa variação estrutural no material de revestimento das células de cria influencia na troca de calor entre o ambiente e as larvas (STABENTHEINER et al., 2010), podendo causar maior ou menor resistência ao fluxo de energia térmica de acordo com o calor específico do material do favo (SILVA, 2000). Embora a temperatura da superfície da célula operculada diferencie, mesmo que pouco, da célula desoperculada (SCHMOLZ et al., 2005; STABENTHEINER et al., 2010), o interesse nesse estudo foi em realizar a análise térmica com os favos lacrados, já que esta é a situação natural para cria de meliponíneos. Além do mais, há uma forte correlação positiva entre essas temperaturas, visto que o indivíduo presente na célula troca calor com a superfície e esta com o ambiente (STABENTHEINER et al., 2010).

Vários autores que estudaram os meliponíneos relataram em seus estudos que a presença da massa larval (contendo alimento, ovos, larvas e pupas) parece além de estabilizar, poder também elevar a temperatura interna da colônia por meio da geração de calor metabólico (termogênese) na área de cria (ROUBIK; PERALTA, 1983; SUNG et al., 2008; ROLDÃO 2011; FERREIRA, 2014). No presente trabalho, os favos de cria de

Melipona subnitida apresentaram gradiente térmico positivo em todas as categorias nas faixas 25 °C, 30 °C e 35 °C (Figuras 21, 23 e 25). Sendo assim, enquanto as abelhas adultas agem como geradores de calor, a massa larval atua estocando energia térmica e contribuindo em manter a temperatura do favo acima da temperatura média do ambiente (SUNG et al., 2008; ROLDÃO 2011; HALCROFT et al. 2013b; FERREIRA, 2014). Por exemplo, Halcroft et al. (2013b) aferiram as temperaturas na área de cria do tipo cacho em *Austroplebeia australis* e das cavidades internas das árvores as quais estes se alojavam e observaram que as médias das temperaturas na área de cria eram significativamente maiores que as cavidades internas das árvores ao longo do ano. Sua maior diferença ocorreu no inverno, onde o aglomerado de cria apresentou valores superiores às temperaturas das cavidades e do ambiente na maioria do tempo, podendo atingir valores médios até 12,4 °C mais elevados que ambas. Segundo os mesmos autores, a mais provável explicação dessa diferença é a ocorrência de um aquecimento passivo na área de cria devido à termogênese dos cachos e o aglomerado das operárias nesta região. Assim como a cria de abelhas, as larvas de lepidópteros *Eriogaster lanestris*, podem estocar energia térmica durante um período considerável durante seu desenvolvimento (RUF; FIEDLER, 2000). Portanto, larvas e pupas contribuem para sua própria termorregulação através de sua termogênese (PETZ et al., 2004).

Na primeira metade do século passado, Melampy e Willis (1939) já observavam o metabolismo de *Apis mellifera* durante o desenvolvimento larval e pupal. Eles analisaram as diferenças entre as trocas gasosas na respiração de diferentes estágios de desenvolvimento em rainhas e operárias. Concluíram que as trocas gasosas de oxigênio e dióxido de carbono ao longo do desenvolvimento da cria mostraram grandes elevações durante o período larval (período este de maior velocidade de crescimento), diminuía pouco durante a fase pupal e tornavam a aumentar até a emergência das pupas. Da mesma forma, Allen (1959) estudou taxas respiratórias em larvas e pupas de machos e fêmeas de *Apis mellifera*, obtendo resultados similares. Já no presente século, Petz et al. (2004) compararam os dois trabalhos citados com os seus resultados em *Apis mellifera carnica* e verificaram a mesma relação, reforçando a ideia de que indivíduos mais velhos possuem maior metabolismo e consequentemente geram mais calor.

Petz et al. (2004) observaram a influência de diferentes temperaturas no metabolismo e no desenvolvimento da cria de *Apis mellifera carnica* e concluíram que o consumo de oxigênio e a produção de dióxido de carbono em larvas e pupas de *A. mellifera* aumentava à medida que a temperatura se elevava. Constataram que a faixa de

34 a 36 °C apresentava a maior troca gasosa, ultrapassando as taxas dos ovos e até mesmo das abelhas adultas. Eles verificaram que as maiores ganhos calóricos se encontravam nas maiores temperaturas, mostrando a maior produção de metabólicos e consequentemente maiores emissões de calor através da cria. No presente estudo, as larvas e pupas geraram maiores quantidades de calor na faixa de temperatura de 35 °C (Figura 25) do que nas outras três. Os estágios mais desenvolvidos contem maiores médias de ganho de calor, sendo que a contribuição calórica via metabolismo em todas as categorias e estágios de desenvolvimento larval e pupal foram positivas a partir da faixa de 25 °C (Figuras 21, 23 e 25). Sob a faixa de 35 °C, a TP3 apresentou em média 0,61 °C a mais que sua TAc3, enquanto que TOv mostrou média de 0,38 °C (Figura 25). Resultados similares foram encontrados por Schmolz et al. (1995) ao estudarem larvas de mariposa *Galleria mellonella*. Eles constatado que em estágios de desenvolvimento mais velhos era produzido maior quantidade de calor do que os mais jovens.

Em algumas espécies de meliponíneos, como a *Trigona spinipes* e a *Scaptotrigona postica*, foi relatada a habilidade destes termorregularem com uma eficácia semelhante à *Apis mellifera* (SAKAGAMI, 1982; ENGELS et al., 1995), mantendo a temperatura da área de cria a 35 °C, aproximadamente. Esta foi a faixa observada com a maior termogênese nos favos deste estudo. A essa temperatura, a produção metabólica dos ovos, larvas e pupas permanece no nível dito como ideal para o desenvolvimento da maioria dos meliponíneos, que é entre 28 a 36 °C (NIEH; SÁNCHEZ, 2005). Mardan e Kevan (2002) submeteram larvas e operárias de *Apis dorsata* à temperaturas que variaram entre 26 °C e 45 °C para estudar mortalidade e capacidade de sobrevivência. Quando abaixo de 30 °C, as pupas geralmente emergiam com problemas morfológicos, operárias sobreviveram de 26 a 36°C, à 38°C morreram depois de cinco dias e à 45°C morreram em 48 horas. A temperatura ótima para emergirem adultos saudáveis foi de 34°C. Jones et al. (2005) verificou, em *Apis mellifera*, que temperaturas acima ou abaixo de 35 °C, as abelhas diminuíam sua capacidade de memorização e de execução de tarefas, o que diminui a taxa de sobrevivência da colônia. Pode-se afirmar então, que dentre as faixas de temperatura utilizadas neste estudo, 35 °C é a que mais obteve ganho de calor entre as categorias e que mais contribui para a manutenção de energia térmica e bom desenvolvimento nos favos de cria e na termorregulação da colônia (Figuras 25 e 26).

Aparentemente, além da temperatura ambiente, o calor metabólico gerado é proporcional à massa dos indivíduos e ao número de larvas se alimentando (PETZ et al., 2004; SCHMOLZ et al., 2005). Por exemplo, no estudo realizado por Charabidze et al.

(2011) observou-se que a emissão de calor causada por aglomerados de larvas necrófagas de *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae) durante a alimentação podia alcançar temperaturas de até 50 °C. Diferença de 20 °C entre a massa larval e a temperatura do ambiente. Ao estudarem ninhos naturais de *Austroplebeia australis*, Halcroft et al. (2013b) encontraram na área de cria, durante o inverno, valores que alcançavam até 12,4 °C acima da temperatura da cavidade interna da árvore. Assim como no presente trabalho, também é de se esperar que indivíduos mais velhos contribuam com maior produção de energia térmica do que os mais jovens (Figuras 19 a 26), mesmo em espécies diferentes de insetos holometabólicos (SCHUMOLZ; LAMPRECHT, 2000; PETZ et al., 2004). Sung et al. (2008) encontraram diferenças significativas nos padrões de temperatura observadas em diferentes pontos medidos na área de cria. Conclui-se que isso foi devido aos diferentes estágios de desenvolvimento nos favos de cria.

Quanto às células contendo cria do parasita *Plega hagenella* (Neuroptera: Mantispidae) (MAIA-SILVA et al., 2013), observou-se ganhos médios de calor nas *Tsc* das quatro faixas de temperaturas às quais os favos foram submetidos. Justifica-se esse fato devido o presente trabalho não separar a categoria parasita em estágios de desenvolvimento larval como foi para a *Melipona subnitida*. Assim, as larvas e pupas de *Plega hagenella* contidas nos favos foram representadas em uma só *Tsc* média (TPar). Portanto, a TPar representa a *Tsc* média da espécie em questão, sendo que alguns trabalhos constatarem haver menores valores de temperatura para indivíduos mais jovens e maiores para os mais velhos (SCHUMOLZ; LAMPRECHT, 2000; PETZ et al., 2004; STABENTHEINER et al., 2010). Quanto à termogênese da cria de *P. hagenella*, pode-se verificar que o ganho de calor desta espécie a 30 °C foi superior até mesmo a de TP3 sob a mesma temperatura (Figura 24). Contudo, quando submetidas a 35 °C, o ganho de calor de TP3 é maior que TPar (Figura 26). Isso leva a sugestão de que a espécie de parasita em questão se desenvolve melhor a partir de 30°C, enquanto a *M. subnitida*, assim como a maioria dos meliponíneos, apresenta melhor desenvolvimento a 35°C (NIEH; SÁNCHEZ, 2005). O ganho médio de calor de TPar foi bem pequeno sob 25 °C. Seu valor foi menor até mesmo que TOv e todos as demais categorias (Figura 24), denotando que essa faixa de temperatura é mais desfavorável para os parasitas do que para as abelhas. Por último, e mais curioso, quando submetidas a 20 °C a TPar demonstrou ganho de calor elevado, próximo aos valores dos últimos estágios de desenvolvimento larval (Figura 20). Aparentemente, a fisiologia termogênica de *P. hagenella* é mais adaptada às

faixas de temperaturas abaixo de 35 °C do que a da *M. subnitida*, o que confere a este parasita uma vantagem evolutiva em detrimento das abelhas.

Mesmo que larvas mortas não apresentem metabolismo, as T^* apresentaram ganho de calor nas faixas 25, 30 e 35 °C (Figuras 21, 23 e 25). Isto se dá possivelmente devido à oxidação e processos fermentativos do alimento larval (mel e pólen) e decomposição da cria, caracterizados por serem exotérmicos, o que gera calor no produto final, sendo este diretamente proporcional à atividade metabólica dos microrganismos envolvidos (ROITMAN et al., 1988; SANT'ANA JR, 2001). Os principais microrganismos responsáveis pela fermentação do mel são as leveduras e bolores, que alteram as características organolépticas e químicas deste produto (NOGUEIRA-NETO, 1970; MORAES et al., 1989).

A condutividade térmica do ar [0.026 W/(m·K)] é dez vezes menor que a da cera das células [em média 0.25 W/(m·K)] (MORGAN et al., 2002). Sendo assim, a energia térmica presente no ar de uma célula vazia é fortemente influenciada pelas T_{sc} médias das células vizinhas, via condução radiação e convecção natural (SILVA, 2000). Devido a isso, a temperatura média das células vazias (TC_v) foi a que sofreu maior variação dentro das faixas de temperatura por favo estudado (Figura 31), flutuando seus valores em função das categorias presentes nas células vizinhas às células vazias.

Assim como Roubik e Peralta (1983), Sung et al. (2008) e Roldão (2011), o presente estudo confirma que as temperaturas médias foram mais elevadas na superfície de células que continham larvas ou pupas em estágio de desenvolvimento mais avançado (TL3, TP1, TP2 e TP3), e menores quando as células continham apenas ovos ou pequenas larvas (TOv, TL2 e TL2). A T_{sc} de uma célula qualquer é influenciada pelas T_{sc} das células vizinhas, visto que estas formam um gradiente térmico entre si via mecanismos sensíveis de troca de calor, tendendo ao equilíbrio (SILVA, 2000). Devido sua maior produção de calor, os indivíduos com estágios de desenvolvimento mais avançados perdem calor para as células vizinhas com estágios mais imaturos (ou com menor T_{sc} média), elevando assim as T_{sc} médias destes últimos. Ou seja, a temperatura média do favo (TF_v , °C) tende a se elevar quanto maior for a quantidade de células contendo estágios mais velhos e diminuir com a presença de indivíduos mais jovens. Por isso que, quando comparados entre si individualmente, os favos estudados apresentaram variações em suas T_{sc} médias dentro das categorias, mesmo submetidos a faixas de temperatura iguais (Figuras 27, 29, 21, 33, 35, 37, 39, 41, 43 e 45).

Como a cria de abelhas são seres estenotérmicos, ou seja, indivíduos que sobrevivem somente em limites estreitos de faixas de temperatura, torna-se vital que estes animais desenvolvam mecanismos que visem reter energia térmica na colônia, sendo a área de cria seu foco. Como a cria em desenvolvimento não possui nenhum mecanismo ativo de termorregulação, os mecanismos passivos são as únicas estratégias termorregulatória por parte dos ovos (MACKASMIEL; FELL, 2000; PETZ et al., 2004), larvas (SCHUMOLZ; LAMPRECHT, 2000; PETZ et al., 2004; SCHUMOLZ et al., 2005; STABENTHEINER et al., 2010) e pupas (MELAMPY; WILLIS, 1939; SCHMOLZ; LAMPRECHT, 2000; STABENTHEINER et al., 2010) para a geração de calor via metabolismo na área de cria e que se torna um eficiente meio de contribuição à termorregulação da colônia como um todo.

REFERÊNCIAS

ALLEN, M. D. Respiration rates of larvae of drone and worker honey bees, *Apis mellifera*. **J. Econ. Entomol.** v.52, p.399–402, 1959.

ALMEIDA, G. F. **Fatores que interferem no comportamento enxameatório de abelhas africanizadas**. 2008. 120 f. Tese (Doutorado em Ciências) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto-USP. 2008.

ANGILLETTA, M. J. The evolution of thermal physiology in ectotherms. **Journal of Thermal Biology**. v.27, n.4, p.249-268, 2002.

ANGILLETTA JR., A. F.; BENNETT, H.; GUDERLEY, C. A.; NAVAS, C. A.; SEEBACHER, F.; WILSON, R.S. Coadaptation: a unifying principle in evolutionary thermal biology. **Physiological and Biochemical Zoology**, v.79, n.2, p.282-294, 2006.

BAÊTA, F. C.; SOUZA, C. F. **Ambiência em edificações rurais: conforto animal**. Viçosa: UFV, 1997. 246p.

BRUENING, MONS. H. **Abelha jandaíra**. Coleção Mossoroense (RN), série C, v.557, 1990. 181p.

BRUENING, MONS. H. **Abelha Jandaíra**. 2a Edição. Fundação Guimarães Duque. Fundação Vingt-Un Rosado. Coleção mossoroense (RN), série C, v.1189, 2001.

CAMARGO, J. M. F. Ninhos e biologia de algumas espécies de Meliponídeos (Hymenoptera: Apidae) da região de Porto Velho, território de Rondônia, Brasil. **Revista Biologia Tropical**. v.16, p.207-239, 1970.

CAMARGO, C. A. Determinação de castas em *Scaptotrigona postica* Latreille. **Revista Brasileira de Biologia**. v.321, p.133-138, 1972.

CAMARGO, J. M. F.; WITTMANN, D. Nest architecture and distribution of the primitive stingless bee, *Mourella caerulea* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae):

evidence for the origin of *Pleibeia* (s. lat.) on the Gondwana continent. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**. v.24, p.213-229, 1989.

CARVALHO, M. D. F. **Temperatura da superfície corpórea e perda de calor por convecção em abelhas (*Apis mellifera*) em uma região semi-árida**. 2009. 47f Dissertação de Mestrado (Ciência Animal). Universidade Federal Rural do Sêmi-àrido. Mossoró-RN. 2009.

CHARABIDZE, D.; BOUREL, B.; GOSSET, D. Larval-mass effect: Characterisation of heat emission by necrophageous blowflies (Diptera: Calliphoridae) larval aggregates. **Forensic. Sci. Int.** v.211(1-3), p.61-6, 2011.

CHURCH, N. S. Heat loss and the body temperatures of flying insects. I. Heat loss by evaporation of water from the body. **Journal of Experimental Biology**. v.37, p.171–185, 1959a.

CHURCH, N. S. Heat loss and the body temperatures of flying insects. II. Heat conduction within the body and its loss by radiation and convection. **Journal of Experimental Biology**, 37, 186–212, 1959b.

CRAILSHEIM, K.; STABENTHEINER, A.; HRASSNIGG, N.; LEONHSD, B.; Oxygen consumption at different activity levels and ambient temperaturas in isolated honeybees (Hymenoptera: Apidae). **Entol. Generalis**. v.24, p.001-012, 1999.

CRUZ-LANDIM, C. **Biologia do desenvolvimento de abelhas**. Departamento de Biologia, Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista. v.5, p.01-20, 2004.

COUTO, R.; CAMILLO, E. Influência da temperatura na mortalidade de imaturos de *Centris (Heterocentris) analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Iheringia. Série Zoologia**, v.97, p.51-55, 2007.

DEGRANI-HOFFMAN, G.; SPIVAK, M.; MARTIN, I. H. Role of termoregulation by nestmates on the development time of honeybee (Hymenoptera: Apidae) queens. **Annals of the Entomological Society of America**. v.86, p.165-172, 1993.

DUNHAM, W. E. The influence of external temperature on the hive temperatures during the Summer. **Journal of Economic Entomology**. v.22, p.798-801, 1929.

ENGELS, W.; ROSENKRANZ, P.; ENGELS, E. Thermoregulation in the nest of the neotropical stingless bee *Scaptotrigona postica* and a hypothesis on the evolution of the temperature homeostasis in highly eusocial bees. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**. v.30, p.193–205, 1995.

ESCH, H. Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von *Apis mellifera*. **Z. Vergl. Physiol**. v.43, p.305 –335, 1960.

FERREIRA, N. S. **Temperatura colonial e tolerância térmica de *Melipona subnitida*, uma espécie de abelha sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) da caatinga**. 2014. 57 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal: Ecologia e Conservação no Semiárido) - Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), Mossoró-RN, 2014.

FLETCHER, D. J. C.; CREWE, R. M. Nest structure and thermoregulation in the stingless bee, *Trigona* (Plebeina) *denoiti* Vachal (Hymenoptera: Apidae). **Journal of the Entomological Society of South Africa**. v.44, p.183-196, 1981.

FREE J.; SIMPSON J. The respiratory metabolism of honeybee colonies at low temperatures. **Entomologia Experimentalis et Applicata.**, v.8, p.234-238, 1963.

GRODZIKI, P.; CAPUTA, M. Social versus individual behavior: a comparative approach to thermal behavior of honeybee (*Apis mellifera* L.) and the American cockroach (*Periplaneta Americana* L.). **J. Insect Physiol**. v.51, p.315-322, 2005.

HALCROFT, M.; SPOONER-HART, R.; DOLLIN, L. A. Australian stingless bees. p.35–72. In: Vit P, Pedro SRM, Roubik DW, eds. **Pot Honey: A Legacy of Stingless Bees**. Springer Verlag; Berlin, Germany. xxviii+654 pp, 2013a.

HALCROFT, M. T.; HAIGH, A. M.; HOLMES, S. P.; SPOONER-HART, R. N. The thermal environment of nests of the Australian stingless bee, *Austroplebeia australis*. **Insectes Sociaux**. v.60, p.497-506, 2013b.

HENRICH, B. Thermoregulation in endothermic insects. **Science**. v.185, p.747-756, 1974.

HEINRICH, B. Keeping a cool head: Honeybee thermoregulation. **Science**. v.205, p.1269-1271. 1979a.

HEINRICH, B. Thermoregulation of African and European Honeybees during foraging, attack and hive exits and returns. **J. Exp. Biol.** v.80, p.217-229, 1979b.

HEINRICH, B. Mechanisms of body-temperature regulation in honeybees, *Apis mellifera*. I. Regulation of head temperature. **J. Exp. Biol.** v.85, p.61-72, 1980a.

HEINRICH, B. Mechanisms of body-temperature regulation in honeybees, *Apis mellifera*. II. Regulation of thoracic temperature at high air temperatures. **J. Exp. Biol.** v.85, p.73-87, 1980b.

HEINRICH, B. **Insect thermoregulation**. New York: John Wiley & Sons. 1981. 328p.

HEINRICH, B. **Hot-blooded insects: Strategies and mechanisms of thermoregulation**, Harvard University Press: Cambridge, MA, USA. 1993.

HEINRICH, B. **The thermal warriors: strategies of insect survival**. Harvard University Press. Cambridge, 1996. 211p.

HEINRICH, B.; ESCH, H. Thermoregulation in bees. **American Scientist**. v.82, p.164-170, 1994.

HESS, W. R. Die Temperaturregulierung im Bienenvolk, **Z. Vgl. Physiol.** v.4, p.465–487. 1926.

HIMMER, A. Der soziale Warmehaushalt der Honigbiene, II, Die Wärme der Bienenbrut. **Erianger JB. Bienenk.** v.5,p.1-32, 1927.

HUEY, R. B.; KINGSOLVER, J. G. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. **Trends in Ecology & Evolution**, v.4, n.5, p.131-135, 1989.

HUEY, R. B.; KINGSOLVER, J. G. Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. **American Naturalist**, p.21-46, 1993.

JONES, J. C.; HELLIWELL, P.; BEEKMAN, M.; MALESZKA, R.; OLDROYD, B. P. The effects of rearing temperature on developmental stability and learning and memory in the honey bee, *Apis mellifera*. **J. Comp. Physiol. A**, v.191, p.1121-1129, 2005.

JONES, J. C.; OLDROYD, B. P. Nest therorregulation in social insects. **Advances in insect Physiology**. v.33, p.153-191, 2007.

JOSEPHSON, R. K. Temperature and the mechanical performance of insect muscle. **In: Insect Thermorregulation**. B. Heinrich, ed., Wiley, New York. 1981. p.20-44.

KERR, W. E.; SAKAGAMI, S. F.; ZUCCHI, R.; de PORTUGAL ARAUJO, V.; CAMARGO, J. M. F. Observações sobre a arquitetura dos ninhos e comportamento de algumas espécies de abelhas sem ferrão das vizinhanças de Manaus, Amazonas (Hymenoptera, Apoidea). **Atas Simpósio Biota Amazônica**. v.5: p.255-309, 1967.

KERR, W. E.; GONCALVES, L. S.; BLOTA, L. F.; MACIEL, H. B. **Comparative biology of Italian bees (*Apis mellifera ligustica*), Africanized bees (*Apis mellifera adansonii*), and their hybrids**. Mimeograf paper produced at the Cornell University Entomology Department, 32p, 1984.

KERR, W. E.; CARVALHO, G. A.; NASCIMENTO, V. A. **Abelha Uruçu : Biologia, Manejo e Conservação** – Belo Horizonte-MG : Acangaú: il., (Coleção Manejo da vida silvestre; 2), 1996. 144 p.

KRONENBERG, F.; HELLER, C. Colonial thermoregulation in honey bee (Apis mellifera). **Jornal of Comparative Physiology**. v.148, p.65-76, 1982.

KUKAL, O.; HEINRICH, B.; DUMAN, J. G. Behavioural thermoregulation in the freeze-tolerant arctic caterpillar, *Gynaephora groenlandica*. **Journal of experimental Biology**. v.138, p.181-193, 1988.

LINDAUER M. The water economy and temperature regulation of the honeybee colony. **Bee World**. v.364(5), p.62-72, 1955.

LOLI, D. **Termorregulação colônial e energética individual em abelhas sem ferrão *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. 2008. 228f. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo – USP. São Paulo–SP. 2008.

MACKASMIEL, L. A. M.; FELL, R. D. Respiration rates in eggs of the honey bee, Apis mellifera. **J Apic Res**. v.39, p.125–135, 2000.

MACÍAS-MACÍAS, J.; QUEZADA-EUÁN, J.; CONTRERAS-ESCAREÑO, F.; TAPIA-GONZALEZ, J.; MOO-VALLE, H.; AYALA, R. 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, p.679-689, 2011.

MAIA-SILVA, C.; HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; MACHADO, R. J. P.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Out with the garbage: the parasitic strategy of the mantisfly Plegahagenella mass-infesting colonies of the eusocial bee Melipona subnitida in northeastern Brazil. **Naturwissenschaften**, v.100, p.101-105, 2013.

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

MAY, M. L. Insect termoregulation. **Annu. Review. Entomology**. v.24, p.313-349, 1979.

MELAMPY, R. M.; WILLIS, E. R. Respiratory metabolism during larval and pupal development of the female honeybee (*Apis mellifica* L.). **Physiol Zool**. v.12, p.302–311. 1939.

MICHENER, C. D. **The social behaviour of bees. A comparative study**. Cambridge, Harvard University, XI+404p, 1974.

MOO-VALLE, H.; QUEZADA-EUÁN, J. J. G.; NAVARRO, J.; RODRIGUEZ-CARVAJAL, L. A. Patterns of intranidal temperature fluctuation for *Melipona beecheii* colonies in natural nesting cavities. **J. Apic. Res**. v.39, p.3-7, 2000.

MORAES R.M. de; BENEVIDES, L.H.T.S.; MENEZES, A. de. A desumidificação do mel no Brasil. **Apicultura & Polinização**. v.13, p.27-29, 1989.

MORGAN, J.; TOWNLEY, G.; KEMBLE, G; SMITH, R. Measurement of physical and mechanical properties of beeswax. **Mater. Sci. Technol**. v.18, p.463-467, 2002.

MOYES, C. D.; SCHULTE, P. M. **Princípios da fisiologia animal**. Porto Alegre-RS: Artmed, 2ª edição. 2010. 757p.

NÃÃS, I. A. **Princípios de conforto térmico na produção animal**. São Paulo: Ícone Editora, 1989.

NIEH, J. C.; SÁNCHEZ, D. Effect of food quality, distance and height on thoracic temperature in the stingless bee *Melipona panamica*. **J. Exp. Biol**. v.208, p.3933-3943, 2005.

NOGUEIRA-NETO, P. **A criação de abelhas indígenas sem ferrão; (Meliponinae)**. 2a edição. São Paulo: Editora Tecnapis. 1970. 365p.

PETZ, M.; STABENTHEINER, A.; CRAILSHEIM, K. Respiration of individual honeybee larvae in relation to age and ambient temperature. **J. Compar. Physiol. B**. v.174, p.511–518, 2004.

POSEY, D. A.; CAMARGO, J. M. F. Additional notes on the classification and knowledge of stingless bees (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera) by the Kayapó Indians of Gorotire, Pará, Brazil, **Annals of Carnegie Museum**. v.54, p.247–274, 1985.

ROBERTS, S.; HARRISON, J. F. Mechanisms of thermoregulation on flying bees. **American Zoologist**. v.38, p.459-502, 1998.

ROITMAN, I.; TRAVASSOS, L. R.; AZEVEDO, J. L. **Tratado de microbiologia**. São Paulo: Manole. 1988. p.154-159.

ROLDÃO, Y. S. **Termorregulação colonial e a influência da temperatura no desenvolvimento da cria em abelhas sem ferrão, *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. 2011. 106f. Dissertação (mestrado em entomologia) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Riberão Preto-USP, 2011.

ROUBIK, D. W.; PERALTA, F. J. A. Thermodynamics in nest of two *Melipona* species in Brazil. **Acta Amazonica**. v.13(2), p.452-66, 1983.

ROUBIK, D. W. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge Univ. Press, New York, 1989.

ROUBIK, D. W. Stingless bee nesting biology. **Apidologie**. v.37, p.124–143, 2006.

RUF, C.; FIEDLER, K. Thermal gains through collective metabolic heat production in social caterpillars of *Eriogaster lanestris*. **Naturwissenschaften**. v.87, p.193-196, 2000.

SAKAGAMI, S. F. Stingless bees. **In: Social Insects, Vol 3** (Hermann H.R., Ed) Academic Press, New York. 1882. p.362-421.

SANT'ANA JR. G. L. Produção de enzimas microbianas. **In: LIMA, U.A. (Coord.) Biotecnologia Industrial: processos fermentativos e enzimáticos.** 1. Ed., v. 3. São Paulo: Edgard Blucher, Cap.14. p.351-362, 2001.

SCHWARZ, H. F. Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere, **Bulletin of the American Museum of Natural History.** v.90, p.1–546, 1948.

SCHMOLZ, E.; SCHULZ, O. Calorimetric investigations on thermoregulation and growth of wax moth larvae *Galleria mellonella*. **Thermochimica Acta.** v.251, p.241–245, 1995.

SCHMOLZ, E.; DRUTSCHMANN, S.; SCHRICKER, B.; LAMPRECHT, I. Calorimetric measurements of energy contents and heat production rates during development of the wax moth *Galleria mellonella*. **Thermochimica Acta.** v.337, p.83–88, 1999.

SCHMOLZ, E.; LAMPRECHT, I. Calorimetric investigations on activity states and development of holometabolous insects. **Thermochimica Acta.** v.349, p.61–68, 2000.

SCHMOLZ, E.; KÖSECE, F.; LAMPRECHT, I. Energetics of honeybee development: Isoperibol and combustion calorimetric investigations. **Thermochimica Acta.** v.437, p.39–47, 2005.

SEELEY, T. D. **Ecologia da Abelha: Um Estudo de Adaptação na Vida Social** (tradução de C. A. Osowski)-Porto Alegre: Paixão Editores LTDA, 2006. 256p.

STABENTHEINER, A., PRESSL, H., PAPST, T., HRASSNIGG, N., CRAILSHEIM, K.. Endothermic heat production in honeybee winter clusters. **J. Exp. Biol.** v.206, p.353–358, 2003.

STABENTHEINER, A.; KOVAC, H.; BRODSCHNEIDER, R. Honeybee Colony Thermoregulation – Regulatory Mechanisms and Contribution of Individuals in Dependence on Age, Location and Thermal Stress. **Plus One** 5, 2010. p.297-308.

SILVA, R. G. **Introdução à Bioclimatologia Animal**. Nobel, São Paulo, 2000.

SOUTHWICH, E. E. Metabolic energy of intact honey bee colonies. **Comparative Biochemistry and Physiology**. v.71, p.277-281, 1982.

SOUTHWICH E. E. The honey bee cluster as a homeothermic superorganism. **Comparative Biochemistry and Physiology**. v.75, p.641-645, 1983.

SOUZA JR, J. B. F. **Termorregulação e produção de ovos de galinhas *label rouge* em ambiente equatorial semiárido**. 2012. 56f. Dissertação de Mestrado (Pós-graduação em Ciência Animal) – UFERSA, Mossoró–RN. 2012.

SUNG, I. H.; YAMANE, S.; HOZUMI, S. Thermal characteristics of nests of the Taiwanese stingless bee *Trigona ventralis hoozana* (Hymenoptera: Apidae). **Zoological Studies**. v.47(4), p.417-428, 2008.

TAUTZ, J.; MAIER, S.; GROH, C.; ROSSLER, W.; BROCKMANN, A. Behavioural performance in adult honey bees is influenced by the temperature experienced during their pupal development. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of USA**. v.100, p.7343–7347, 2003.

VAN BENTHEM, F. D. J.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; VELTHUIS, H. H. W. Biology of the stingless bee *Plebeia remota* (Holmberg): observations and evolutionary implications. **Insect. Soc.** v.42, p.71-87, 1995.

VOLLET NETO, A. **Biologia térmica de *Scaptotrigona depilis* (Apidae, Meliponini): adaptações para lidar com altas temperaturas**. 2011. 98f. Dissertação de Mestrado (Pós-graduação em Entomologia) - FFCLRP, Riberão Preto-USP. 2011.

WILLE, A.; MICHENER, C. D. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera: Apidae). **Revista Biologia Tropical**. v.21, p.1–278, 1973.

ZUCCHI, R.; SAKAGAMI, S. F. Capacidade termoreguladora em *Trigona spinipes* e em algumas outras espécies de abelhas sem ferrão (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). **In:** Cruz-Landim, C.; Hebling, N. J.; de Lello, E.; Takahashi, C. S.; eds. **Homenagem a Warwick Estevam Kerr**. Sao Paulo: Rio Claro, 1972. p.301-309.