



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL
DOUTORADO EM CIÊNCIA ANIMAL

Leandro Alves da Silva

**Respostas Adaptativas Ambientais de Abelhas Africanizadas e Europeias em
Região Semiárida**

MOSSORÓ

2026

Leandro Alves da Silva

**Respostas Adaptativas Ambientais de Abelhas Africanizadas e Europeias em
Região Semiárida**

Tese apresentada ao Doutorado em
Ciência Animal do Programa de Pós-
Graduação em Ciência Animal da
Universidade Federal Rural do Semi-
Árido como requisito para obtenção do
título de Doutor em Ciência Animal.

Linha de Pesquisa: Produção e
Conservação Animal no Semiárido

Orientadora: Profa. Dra. Débora Andréa
Evangelista Façanha

Coorientadora: Profa. Dra. Kátia Peres
Gramacho

MOSSORÓ

2026

© Todos os direitos estão reservados a Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

A586r Alves da Silva, Leandro.
Respostas Adaptativas Ambientais de Abelhas
Africanizadas e Europeias em Região Semiárida /
Leandro Alves da Silva. - 2026.
107 f. : il.

Orientadora: Débora Andrea Evangelista Façanha.
Coorientadora: Katia Peres Gramacho.
Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural
do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
Ciência Animal, 2026.

1. Apis mellifera. 2. clima tropical seco. 3.
estresse térmico. 4. hibridização. 5. morfometria
geométrica. I. Andrea Evangelista Façanha, Débora
, orient. II. Peres Gramacho, Katia, co-orient.
III. Título.

Ficha catalográfica elaborada por sistema gerador automático em conformidade
com AACR2 e os dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Biblioteca Campus Mossoró / Setor de Informação e Referência
Bibliotecária: Keina Cristina Santos Sousa e Silva
CRB: 15/120

O serviço de Geração Automática de Ficha Catalográfica para Trabalhos de Conclusão de Curso (TCC's) foi desenvolvido pelo Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação da Universidade de São Paulo (USP) e gentilmente cedido para o Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (SISBI-UFERSA), sendo customizado pela Superintendência de Tecnologia da Informação e Comunicação (SUTIC) sob orientação dos bibliotecários da instituição para ser adaptado às necessidades dos alunos dos Cursos de Graduação e Programas de Pós-Graduação da Universidade.

Leandro Alves da Silva

**Respostas Adaptativas Ambientais de Abelhas Africanizadas e Europeias em
Região Semiárida**

Tese apresentada ao Doutorado em
Ciência Animal do Programa de Pós-
Graduação em Ciência Animal da
Universidade Federal Rural do Semi-
Árido como requisito parcial para
obtenção do título de Doutor em Ciência
Animal.

Linha de Pesquisa: Produção e
Conservação Animal no Semiárido

Defendida em: 28/01/ 2026

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Débora Andréa E. Façanha (UFC)
Presidente

Prof. Dr. Tiago Maurício Franco (USP)
Membro Examinador

Prof. Dr. Carlos Alfredo L. de Carvalho (UFRB)
Membro Examinador

Prof. Dr. Ricardo de Oliveira Orsi (UNESP)
Membro Examinador

Prof. Dr. Leonardo Pablo Porrini (CIAS)
Membro Examinador

AGRADECIMENTOS

Nós, seres humanos, vivemos em sociedade, na maioria das vezes não como tal, mas, entendemos que nossa história não é construída momentaneamente e sim em uma vida, e para tal, esse caminho muitas das vezes é trilhado com apoio de pessoas que caminham com a gente, que servem de farol e/ou coluna. Na minha trajetória trilhada até aqui, na construção dessa tese e no desenrolar do doutoramento, pude contar com apoio de muitas pessoas, que me proporcionaram muitas experiências, muitos ensinamentos, alegrias, e que por vezes sustentaram meu ser, porque vontade de abandonar tudo tive, em algum momento desse caminho. Porém, se estou nesse momento escrevendo essa dedicatória, é sinal que consegui.

Dito isso, não poderia deixar de primeiramente agradecer a Deus e aos guias espirituais que me deram forças e têm me sustentado firmemente em todos os momentos.

Agradecimentos à minha amada Erika, fundamental nessa trajetória, só nós sabemos o que passamos para chegar a esse momento. Meu muito obrigado por ser parceira, amiga. Te amo!

Agradecimentos à minha mãe, dona Chiquinha, meu pai Luiz (*In memorian*) e meus irmãos (em especial Midian e Oséias) e minha sobrinha, Eduarda Lopes, que também foram fundamentais nessa luta, mesmo que de longe e que muitas vezes não entenderam minha ausência em momentos importantes. Dona Chiquinha que sempre fez de tudo para que eu continuasse os estudos, sempre acreditou que eu conseguiria. Tem dado certo, minha mãe.

Agradeço a Profa. Débora Façanha por ter confiado em nosso trabalho e ter aceito minha orientação no PPGCA e por todo apoio até aqui. Muito obrigado!

Agradeço à querida Profa. Kátia Gramacho pela orientação, fundamental para conclusão dessa tese. Aqui deixo registrado minha eterna gratidão, pelo apoio, ensinamentos e incentivos, a mim dedicados, durante toda a trajetória acadêmica na UFERSA, desde a graduação. Apreendi muito com sua orientação. Muito obrigado.

Minhas coorientadoras (não oficiais), professoras Lorena Nunes e Hérica Tertulino, que me ajudaram muito no desenvolvimento do projeto, cada uma em sua área específica, foram fundamentais para a conclusão dessa tese. À professora Hérica, que também me acompanha desde a graduação em zootecnia, meu muito obrigado pela parceria.

Não poderia deixar aqui registrado a minha gratidão ao Prof. Genevile Bergamo que nos ajudou pacientemente em todas as análises estatísticas. Obrigado pela paciência e disponibilidade. Foi muito bom contar com sua orientação nesse percurso.

Meus agradecimentos às abelhas operárias do Núcleo de estudos científicos e tecnológicos em abelhas no semiárido (Nectas), aos integrantes atuais (em especial, a Tasyely Freire, Tamiles Lima, Assis Junior, Francisco Ewerton, Mateus Oliveira, Marcos Moraes e aos egressos, em especial ao Dr. Edgar Araujo. **Sozinho não teria conseguido.** Muito obrigado, operárias.

Agradecimentos ao Prof. Dr. Airton e sua equipe, em especial as discentes Milena e Geisy pelo apoio e disponibilidade no uso dos equipamentos para a captura das imagens.

Ao Prof. Dr. Saulo por ter disponibilizado os dados ambientais.

Ao Prof. Dr. Tiago Franco por gentilmente ceder seu banco de imagens de asas das subespécies para complemento das análises da presente pesquisa.

Agradecimentos ao pesquisador Robson Silveira por apoio nas análises do artigo de termorregulação.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal, em especial ao coordenador Marlon Feijó pelo apoio durante o curso, ao professor Moacir Franco e aos colegas de curso, que não citarei nomes para não correr o risco de esquecer alguém.

Agradecimentos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro durante o curso, por meio de bolsa.

RESUMO

A abelha africanizada é um poli-híbrido com cerca de 85% de seu genoma de ascendência africana (*Apis mellifera scutellata*). Esta herdou traços considerados negativos por boa parte dos apicultores como maior capacidade enxameatória e maior defensividade. A fim de reduzir essa defensividade, parte dos apicultores do Nordeste estão introduzindo rainhas europeias no semiárido. A apicultura brasileira com abelhas africanizadas encontra-se em pleno crescimento, sendo, portanto, a reintrodução de subespécies europeias, uma ameaça a apicultura nacional e principalmente do Nordeste, do ponto de vista produtivo, sanitário e adaptativo, pois essa subespécie pode não se adaptar ao clima semiárido. Diante desses fatos, o presente estudo teve como objetivo geral avaliar comparativamente a resposta comportamental e fisiológica de abelhas europeias e africanizadas. Para tanto, a tese foi dividida em 5 capítulos: o primeiro traz considerações gerais; o segundo é um artigo de pesquisa proposto para avaliar a aplicabilidade da morfometria geométrica e sua eficácia na identificação da variação morfológica em abelhas africanizadas no Continente Americano, fornecendo uma base científica para seu uso como alternativa viável e acessível às análises genômicas. Os capítulos 3 e 4 correspondem a artigos experimentais, que buscaram responder a pergunta central dessa pesquisa: é viável introduzir abelhas europeias no semiárido?. Buscou-se identificar o grau de africanização em descendentes europeus e africanizados, além de identificar estratégias adaptativas usadas por estas abelhas para mitigar o estresse térmico causado pelo clima tropical seco. O último capítulo trata sobre as considerações finais da tese. A presente tese avança na compreensão da identificação, caracterização e adaptação de populações de *Apis mellifera* em contextos de hibridização e ambientes com fortes estressores, demonstrando a relevância de integrar abordagens morfológicas e fisiológicas para interpretação do comportamento populacional no ambiente tropical seco. Populações híbridas apresentam alterações morfométricas marcantes, especialmente no tamanho. Diferenças fisiológicas claras foram observadas entre abelhas africanizadas e Buckfast frente ao estresse térmico contínuo. A identificação de estratégias distintas, com Buckfast recorrendo mais intensamente à termólise evaporativa e apresentando menor estabilidade térmica, enquanto africanizadas mantêm homeostase principalmente via ventilação, evidencia que a plasticidade fisiológica desempenha papel central na sobrevivência dessas populações em regiões tropicais secas. Esses achados ampliam a compreensão sobre como diferentes grupos genéticos modulam seu comportamento e fisiologia para lidar com ambientes extremos.

Palavras-chave: *Apis mellifera*; clima tropical seco; estresse térmico; hibridização; morfometria geométrica.

ABSTRACT

The Africanized honey bee is a polyhybrid with approximately 85% of its genome of African ancestry (*Apis mellifera scutellata*). It has inherited traits considered negative by beekeepers, such as increased swarming capacity and greater defensiveness. In order to reduce this defensiveness, beekeepers in the Northeast of Brazil are introducing European queens into the semi-arid region. Brazilian beekeeping with Africanized honey bees is experiencing strong growth; therefore, the reintroduction of European subspecies poses a threat to national beekeeping, especially in the Northeast, as this subspecies may not adapt to the semi-arid climate. Given these facts, the present study aimed to comparatively evaluate the behavioral and physiological responses of European and Africanized honey bees. To this end, the thesis was divided into 5 chapters: the first presents general considerations; The second chapter is a proposed research article to evaluate the applicability of geometric morphometrics and its effectiveness in identifying morphological variation in Africanized honey bees in the American continent, providing a scientific basis for its use as a viable and accessible alternative to genomic analyses. Chapters 3 and 4 correspond to experimental articles that sought to answer the central question of this research: is it feasible to introduce European bees into the semi-arid region? The aim was to identify the degree of Africanization in European and Africanized descendants, as well as to identify adaptive strategies used by these bees to mitigate the thermal stress caused by the dry tropical climate. The last chapter deals with the final considerations of the thesis. This thesis advances the understanding of the identification, characterization, and adaptation of *Apis mellifera* populations in hybridization contexts and environments with strong stressors, demonstrating the relevance of integrating morphological and physiological approaches for interpreting population behavior in the dry tropical environment. Hybrid populations exhibit marked morphometric alterations, especially in size. Clear physiological differences were observed between Africanized and Buckfast bees in response to continuous thermal stress. The identification of distinct strategies, with Buckfast bees resorting more intensively to evaporative thermolysis and exhibiting less thermal stability, while Africanized bees maintain homeostasis mainly through ventilation, demonstrates that physiological plasticity plays a central role in the survival of these populations in dry tropical regions. These findings broaden the understanding of how different genetic groups modulate their behavior and physiology to cope with extreme environments.

Keywords: *Apis mellifera*; dry tropical climate; thermal stress; hybridization; geometric morphometrics.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I – CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Figura 1. Análise visual da Caatinga entre o período chuvoso e seco no semiárido Nordeste.	24
---	----

CAPÍTULO III - PERDA DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS EUROPEIAS EM POPULAÇÕES HÍBRIDAS DE *Apis mellifera* EM REGIÃO SEMIÁRIDA

Figura 1. Análise morfométrica de operárias de <i>Apis mellifera</i> . Asa direita: (a) anatomia e (b) distribuição de 19 marcos anatômicos. Cabeça: (c) anatomia e (d) distribuição de 12 landmarks (pontos fechados) e 4 semilandmarks (pontos vasados). Corbícula direita: (e) anatomia e (f) distribuição de 6 landmarks (pontos fechados) e 4 semilandmarks (pontos vasados).	68
Figura 2. A: Gráfico de dispersão da forma da asa de <i>Apis mellifera</i> , a partir de análise por morfometria geométrica. B e C: Outline no eixo positivo (contorno azul) e negativo (contorno vermelho).	69
Figura 3. Análise de agrupamento UPGMA da forma da asa de <i>Apis mellifera</i>	70
Figura 4. Análise do tamanho de centroide da asa de <i>Apis mellifera</i> . Letras distintas diferem pelo teste de Tukey ($P < 0,05$)	71
Figura 5. A: Gráfico de dispersão da forma da asa de híbridos de <i>Apis mellifera</i> , a partir de análise por morfometria geométrica. B e C: Outline no eixo positivo (contorno azul) e negativo (contorno vermelho).	72
Figura 6. Análise de agrupamento de UPGMA a partir da forma da asa de híbridos de <i>Apis mellifera</i>	72
Figura 7. Análise do tamanho de centroide entre populações híbridas de <i>Apis mellifera</i> . Letras distintas diferem pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).	73
Figura 8. A: Gráfico de dispersão da forma da cabeça de híbridos de <i>Apis mellifera</i> , a partir de análise por morfometria geométrica. B e C: Outline no eixo positivo (contorno azul) e negativo (contorno vermelho).	74
Figura 9. Análise de agrupamento de UPGMA a partir da forma da cabeça de populações híbridas de <i>Apis mellifera</i>	75
Figura 10. Análise do tamanho de centroide da cabeça entre populações híbridas de <i>Apis mellifera ligustica</i> . Letras distintas diferem pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).	75

Figura 11. A: Gráfico de dispersão da forma da corbícula de híbridos de <i>Apis mellifera</i> , a partir de análise por morfometria geométrica. B e C: Outline no eixo positivo (contorno azul) e negativo (contorno vermelho).....	76
Figura 12. Análise de agrupamento (UPGMA) a partir da forma da corbícula de híbridos de <i>Apis mellifera</i>	77
Figura 13. Análise do tamanho de centroide da corbícula entre híbridos <i>Apis mellifera</i> . Letras distintas diferem pelo teste de Tukey ($P<0,05$).	78

CAPÍTULO IV - DINÂMICA TERMO-HIGROMÉTRICA REVELA ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DIVERGENTES EM ABELHAS AFRICANIZADAS E BUCKFAST

Figura 1. Valores médios da Temperatura do ar (°C), umidade relativa do ar (%) e radiação solar global.....	91
Figura 2. Biplot da análise discriminante canônica para microclima da colmeia de abelhas africanizadas e Buckfast em ambiente semiárido.....	93
Figura 3. Biplot da análise fatorial exploratória da dinâmica adaptativa sazonal do microclima de colmeias africanizadas em ambiente tropical seco.....	944
Figura 4. Biplot da análise fatorial exploratória da dinâmica adaptativa sazonal do microclima de colmeias Buckfast em ambiente tropical seco.....	95
Figura 5. Valores médios de temperatura (°C) e umidade interna (%) de colônias de abelhas africanizadas e Buckfast avaliadas 24 horas por dia, entre fevereiro e agosto de 2024.	96
Figura 6. Dinâmica adaptativa sazonal diária do microclima da colmeia com abelhas africanizadas em ambiente tropical seco.	97
Figura 7. Dinâmica adaptativa sazonal diária do microclima de colmeia com abelhas Buckfast em ambiente tropical seco.	98

LISTA DE TABELAS

CAPITULO II - MORFOMETRIA GEOMÉTRICA E A IDENTIFICAÇÃO DE ABELHAS AFRICANIZADAS NO CONTINENTE AMERICANO: REVISÃO SISTEMÁTICA

Tabela 1. Triagem dos artigos para formação do banco de dados.....	53
Tabela 2. Caracterização geral dos artigos elegíveis com informações sobre o autor/ano, o país, número de colônias, número de abelhas por colônia, estrutura analisada, número de landmarks, grupo controle e a sensibilidade da técnica de morfometria geométrica (MG).	54
Tabela 3. Avaliação da qualidade dos artigos de acordo com os critérios estabelecidos.	55

CAPITULO III - PERDA DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS EUROPEIAS EM POPULAÇÕES HÍBRIDAS DE *Apis mellifera* EM REGIÃO SEMIÁRIDA

Tabela 1. Validação Cruzada a partir da forma das asas de abelhas <i>Apis mellifera</i> (A. m.)	70
Tabela 2. Validação Cruzada (%) da forma da asa, cabeça e corbícula de híbridos <i>Apis mellifera</i>	77

CAPITULO IV - DINÂMICA TERMO-HIGROMÉTRICA REVELA ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DIVERGENTES EM ABELHAS AFRICANIZADAS E EM BUCKFAST

Tabela 1. Análise discriminante canônica das variáveis de termo-higrométricas.....	92
--	----

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1	14
1. INTRODUÇÃO	15
2. REFERENCIAL TEÓRICO	18
2.1 Breve Histórico da Apicultura no Brasil	18
2.2 Influência do clima tropical na introgressão de genes de abelhas africanas...	20
2.3 Caracterização do Semiárido Brasileiro.....	22
2.4 Respostas adaptativas das abelhas <i>Apis mellifera</i> ao ambiente térmico estressor	25
2.5 Morfometria geométrica	29
3. HIPÓTESES	33
4. OBJETIVOS	34
4.1 Objetivo geral.....	34
4.2 Objetivos específicos.....	34
CAPÍTULO II.....	47
1. INTRODUÇÃO	49
2. MATERIAL E MÉTODOS	51
2.1 Pesquisa estratégica	51
2.2 Processo de Triagem.....	51
2.3 Critérios de qualidade dos artigos	52
3. RESULTADOS	53
4. DISCUSSÃO	56
5. CONCLUSÃO.....	59
CAPÍTULO III	63

1. INTRODUÇÃO	65
2. MATERIAL E MÉTODOS	66
2.1 Morfometria geométrica	67
3. RESULTADOS	69
3.1 Posicionamento racial das populações em relação as subespécies	69
3.2 Posicionamento racial dos híbridos em relação as africanizadas.....	71
3.2.1 Morfometria da asa.....	71
3.2.2 Morfometria da cabeça	73
3.2.3 Morfometria da corbícula	76
4. DISCUSSÃO	78
CAPÍTULO IV.....	86
1. INTRODUÇÃO	88
2. MATERIAL E MÉTODOS	90
3. RESULTADOS	91
4. DISCUSSÃO	98
CAPÍTULO V	106
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	107

CAPÍTULO 1

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

CAPÍTULO I – CONSIDERAÇÕES INICIAIS

1. INTRODUÇÃO

A abelha africanizada é um poli-híbrido resultante do cruzamento da abelha africana (*Apis mellifera scutellata*) com subespécies europeias (*A. m. ligustica*, *A. m. carnica* e *A. m. mellifera*) anteriormente introduzidas no Brasil (Gonçalves e Stort, 1994). Desde o seu surgimento na década de 1950, esse híbrido passou por um rápido processo de expansão, que em poucas décadas, dominou praticamente todo o território brasileiro e grande parte das Américas graças à sua alta capacidade de adaptação ao clima tropical (Calfee *et al.*, 2020; Nelson *et al.*, 2017; Galataud *et al.*, 2020), configurando um dos mais bem documentados eventos de adaptação biológica de um inseto social em ambiente tropical (Gonçalves, 1974, 2006; Ruttner, 1988).

A hibridização resultou em um complexo mosaico genético em *Apis mellifera* no Brasil, com uma marcante predominância de genes africanos (cerca de 84%) (Nelson *et al.*, 2017). Contudo, este padrão não é uniforme; a seleção positiva manteve alelos europeus em regiões específicas do genoma, conferindo vantagens adaptativas e comportamentais (Calfee *et al.*, 2020; Galataud *et al.*, 2020). A subespécie africana conferiu à abelha africanizada características cruciais para o sucesso em ambientes tropicais, incluindo alta defensividade e alto comportamento enxameatório e resistência a doenças, como a varroatose (De Jong, 1996; Calfee *et al.*, 2020; Soares *et al.*, 2025). No entanto, estudos genômicos revelam que a defensividade é um traço poligênico complexo, emergindo da interação entre alelos africanos e europeus (Harpur *et al.*, 2020). Além disso, a notável plasticidade comportamental e fisiológica dessas abelhas é um diferencial adaptativo, permitindo-lhes manter a homeostase da colônia e sobreviver de maneira eficiente mesmo sob condições de estresse térmico e hídrico típicas de regiões semiáridas (Domingos *et al.*, 2022; Soares *et al.*, 2025).

Apesar do sucesso adaptativo, a alta defensividade e a tendência à enxameação dificultam o manejo apícola com africanizadas, exigindo equipamentos de proteção e técnicas específicas, o que contrasta com a docilidade das abelhas europeias (Winston, 1992; Gonçalves e Stort, 1994; Andonov *et al.*, 2019), como a italiana (*A. m. ligustica*) (Harpur *et al.*, 2020; Zarate *et al.*, 2023). Tentativas de reintrodução de rainhas europeias (italianas, carnicas, Buckfast) têm ocorrido visando reduzir a defensividade. No entanto,

abelhas europeias apresentam menor resistência a doenças e menor capacidade de adaptação ao clima tropical e semiárido brasileiro, além de risco de introdução de patógenos devastadores (Nelson *et al.*, 2017; Zarate *et al.*, 2023; Soares *et al.*, 2025).

Buscando alterar geneticamente essa característica das abelhas africanizadas na atividade apícola ou até mesmo na tentativa de substituir as abelhas altamente defensivas por abelhas dóceis, alguns apicultores no Brasil, em particular, no Rio Grande do Norte, estão introduzindo abelhas rainhas de origem evolutiva europeia, como italianas (*A. m. ligustica*), carnicas (*A. m. carnica*) e a Buckfast (híbrido europeu de *A. mellifera*), para substituição do material genético das abelhas africanizadas, sem rastreabilidade e/ou certificação sanitária, o que pode aumentar os riscos de introdução e disseminação de patógenos e/ou pragas.

A abelha italiana, por exemplo, é proveniente da Itália e pertencente ao mesmo gênero da abelha africanizada, porém, apresenta alta docilidade e baixa capacidade enxameatória (Winston, 1992). Entretanto, as abelhas europeias provavelmente não possuam a mesma capacidade adaptativa às condições semiáridas do Brasil como a abelha africanizada, e além disso, não possuem a mesma resistência a doenças e pragas (Correia-Oliveira *et al.*, 2018). As abelhas europeias são evolutivamente adaptadas ao clima temperado, onde nessas condições há um maior favorecimento na homeostase da colônia por estarem localmente adaptadas ao ambiente (Maia *et al.*, 2016). Uma situação inversa é vista no Brasil devido às grandes diferenças climáticas entre clima temperado e tropical (Baena *et al.*, 2019). Os animais introduzidos no Brasil, não somente as abelhas, sofrem o efeito constante de estressores térmicos, que provocam alterações nas funções orgânicas e consequentemente na resposta adaptativa e comportamental (Ribeiro *et al.*, 2018; Domingos *et al.*, 2022).

A reintrodução de abelhas de origem europeia no Brasil representa um risco significativo para a apicultura nacional, principalmente devido ao aumento da vulnerabilidade a doenças de alto impacto, como a Cria Pútrida Europeia (European Foulbrood, EFB) e a Cria Pútrida Americana. A Cria Pútrida Europeia, causada pela bactéria *Melissococcus plutonius*, já foi registrada em diferentes espécies de abelhas no Brasil, incluindo abelhas sem ferrão, e está associada à mortalidade de crias e perdas de colônias (Teixeira *et al.*, 2020; Teixeira *et al.*, 2025). A transmissão pode ocorrer por meio de alimentos contaminados, como mel e pólen, e não há tratamento eficaz disponível no país, tornando a vigilância sanitária e o manejo rigoroso essenciais para evitar surtos (Teixeira *et al.*, 2020; Teixeira *et al.*, 2025). A introdução de abelhas europeias pode ainda

facilitar a entrada e disseminação de patógenos exóticos, como a Cria Pútrida Americana (*Paenibacillus larvae*), que é de notificação obrigatória devido ao seu potencial devastador (Teixeira *et al.*, 2025; Devi *et al.*, 2025).

Sendo assim, com a reintrodução das abelhas europeias no Brasil, em particular no semiárido, esta pesquisa teve como objetivo realizar um estudo comparativo da adaptabilidade entre abelhas africanizadas e europeias mantidas nas mesmas condições ambientais, com o intuito de mostrar a importância da conservação do material genético mais adaptado às particularidades do semiárido, bem como evidenciar a importância da conservação e do uso racional de material genético localmente adaptado às particularidades ambientais do semiárido brasileiro.

A abelha africanizada representa um caso emblemático de adaptação biológica rápida e sucesso evolutivo em ambientes tropicais, mas impõe desafios à apicultura devido ao seu comportamento defensivo. A reintrodução de abelhas europeias, embora vise docilidade, pode comprometer a produtividade e a sanidade das colônias (Nelson *et al.*, 2017; Calfee *et al.*, 2020; Harpur *et al.*, 2020; Galataud *et al.*, 2020; Zarate *et al.*, 2023; Soares *et al.*, 2025).

Nesse contexto, a morfometria geométrica surge como uma ferramenta robusta para a identificação de variações fenotípicas associadas à divergência populacional, plasticidade fenotípica e processos adaptativos, permitindo inferências mais precisas sobre a estrutura e a origem das populações avaliadas (Adams *et al.*, 2013). De forma complementar, a análise das estratégias termo-higrométricas utilizadas pelas colônias fornece subsídios para compreender como diferentes linhagens mantêm a homeostase interna frente a estressores ambientais, refletindo sua adequação fisiológica ao ambiente (Stabentheiner *et al.*, 2010).

Dessa forma, esta tese teve como objetivo comparar a adaptabilidade de abelhas africanizadas e europeias mantidas sob as mesmas condições ambientais no semiárido brasileiro, integrando análises de morfometria geométrica e estratégias adaptativas termo-higrométricas. A partir dessa abordagem, buscou-se avaliar a viabilidade da introdução de abelhas europeias nessas condições e reforçar a importância da conservação de material genético localmente adaptado, contribuindo para o avanço do conhecimento em genética de populações, ecofisiologia de insetos sociais e apicultura em ambientes extremos.

2. REFERÊNCIAL TEÓRICO

2.1 Breve Histórico da Apicultura no Brasil

As abelhas *Apis mellifera* presentes no Continente Americano são originárias principalmente da Europa (Kadri *et al.*, 2016). Ao longo dos últimos séculos, os apicultores introduziram várias subespécies de abelhas europeias (*Apis mellifera ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. mellifera*) no Continente Americano para uso na produção de mel e polinização (Winston, 1992; Ruttner, 1988; Harrison *et al.*, 2006; Tarpy *et al.*, 2015; Wallberg *et al.*, 2015; Cridland *et al.*, 2017). Essas subespécies europeias foram derivadas de populações selvagens adaptadas a condições temperadas e que tiveram sucesso em habitats de clima temperado (Winston, 1992). No entanto, quando introduzidas em regiões tropicais exibiram baixa sobrevivência e crescimento (Stort e Gonçalves, 1979), inibindo o desenvolvimento da apicultura e agricultura em grande parte da América Latina.

No Brasil, a apicultura teve início no século XIX, com a introdução primária da subespécie *A. m. mellifera*. Essa introdução foi responsabilidade do padre Antônio Carneiro, que as importou da região do Porto, em Portugal e as instalou na praia Formosa, no Rio de Janeiro, no ano de 1839 (Camargo, 1972; Whitfield *et al.*, 2006). No final do século XIX, entre os anos 1870 e 1900, foram introduzidas as subespécies *A. m. ligustica*, *A. m. carnica* e *A. m. caucasica* originárias da Itália, Áustria e Rússia, respectivamente (Kerr, 1967; Crane, 1999). A princípio, a atividade apícola com essas subespécies foi iniciada com foco na produção de cera (Pinto *et al.*, 2005). Dessa maneira, a apicultura brasileira foi desenvolvida de forma bastante rudimentar, associada a poucas técnicas de manejo, além da criação em pequenas áreas próximas as comunidades, pois essas subespécies de abelhas apresentavam baixa defensividade, o que contribuía com a “boa vizinhança” com outros animais domésticos.

Com o passar dos anos a apicultura foi sendo vista como uma atividade economicamente viável, entretanto, as abelhas europeias, principalmente a subespécie *A. m. ligustica*, conhecida mundialmente como excelente produtora de mel, não conseguiram expressar seu potencial produtivo nas condições tropicais do Brasil. Até a década de 1950 a produção de mel anual era em torno de 5 mil toneladas, apesar do clima

propício e da rica flora, mantendo o Brasil na vigésima sétima posição no ranking dos maiores produtores mundiais (Stort e Gonçalves, 1979).

A baixa produtividade das abelhas europeias nas condições brasileiras incentivou a ideia de que se deveria importar uma abelha mais bem adaptada ao clima tropical e que fosse mais produtiva. Buscando suprir essa demanda nacional, foram importadas, em 1956, abelhas rainhas, do Continente Africano, da subespécie *A. m. scutellata*, para iniciar um processo de melhoramento genético. O objetivo do programa de melhoramento era cruzar *A. m. scutellata* com as subespécies já atuantes na apicultura nacional para criar uma abelha melhor adaptada às condições tropicais, consequentemente com maior produtividade de mel (Nogueira-Neto, 1964; Kerr, 1967), entretanto, antes que esse processo de melhoramento fosse iniciado, rainhas e zangões enxamearam e cruzaram com subespécies europeias sem nenhum controle reprodutivo, dando origem a um poli-híbrido fértil chamado de abelha africanizada (Gonçalves, 1974, 2004), com características comportamentais predominantes da subespécie africana (Clarke *et al.*, 2002; Pinto *et al.*, 2005; Nelson *et al.*, 2017; Guzman-Novoa *et al.*, 2020), expressando *a priori* um fenótipo altamente defensivo e um alto comportamento enxameatório, herança das abelhas africanas que causou grandes turbulências na apicultura brasileira entre os anos de 1957 a 1970. Esse poli-híbrido se tornou um dos insetos invasores mais impressionantes da história (Pinto *et al.*, 2005; Kadri *et al.*, 2016; Guzman-Novoa *et al.*, 2020), sendo hoje encontrado desde a América do Sul (Brasil e norte da Argentina) até o México e o sul dos Estados Unidos (Kadri *et al.*, 2016), recentemente já foi encontrada na Califórnia (Calfee *et al.*, 2020; Zárate *et al.*, 2022).

Na atualidade, após um pouco mais de 60 anos, o Brasil saiu de 5 toneladas de mel na década de 1950 para 64.189 toneladas em 2023, ocupando a 8ª posição no ranking mundial dos países mais produtores de mel e o 5º em exportação de mel *in natura* no ano de 2023 (FAO, 2025), esta produção varia de acordo com as condições climáticas e flutuações do mercado. Considerando o clima tropical, a extensa vegetação nativa e as abelhas africanizadas que favorecem ao desenvolvimento da apicultura, o Brasil tem um vasto potencial de crescimento (Perosa *et al.*, 2004; Khan *et al.*, 2014; Vidal, 2018).

Segundo dados do Instituto Brasileiro de Geografia e estatística (IBGE, 2025), a apicultura tem sido desenvolvida em todas as regiões do País. Em 2024, a região Nordeste foi responsável por 39,4 % (26.527 toneladas) da produção nacional, seguido do Sul com 33% (22.180 toneladas) e do Sudeste com 22,8% (15.347 toneladas). Centro-Oeste e Norte foram responsáveis pelos 4.9 % restantes.

2.2 Influência do clima tropical na introgressão de genes de abelhas africanas

O processo de hibridização que deu origem a abelha africanizada teve início no final da década de 1950 (Kerr, 1967; Winston, 1992) e em poucos anos chegou a Argentina, México e Estados Unidos. A grande expansão das abelhas africanizadas nas américas se deu em sua maioria graças a herança genética da abelha africana, com grande expressividade de comportamentos defensivos e reprodutivos pertinentes a essa subespécie. Estudos mostram que aproximadamente 85% do genoma da abelha africanizada tem origem da *A. m. scutellata* (Nelson *et al.*, 2017).

Outro fator que muito tem contribuído para a contínua expansão desse polí-híbrido é a alta adaptabilidade deste a ambientes de clima tropical. A *A. m. scutellata* é evolutivamente originária de clima tropical da África do Sul, enquanto que as abelhas europeias evoluíram em ambiente de clima temperado. Com a expansão das abelhas africanizadas pelas américas, foi observado que este invasor não conseguiu sucesso em regiões de clima temperado ou com altitudes acima de 2500 metros, e isso explica o fato das abelhas africanizadas se desenvolverem muito bem em regiões de clima tropical, como é o caso do Brasil, ao contrário das abelhas de origem europeia que mesmo após um século nesse país não conseguiram expressar seu potencial reprodutivo e produtivo nas condições tropicais (Kerr, 1967; Winston, 1992; Sanford, 2006), principalmente na região Nordeste, onde em quase sua totalidade é coberto pelo clima semiárido (Freitas *et al.*, 2007). O clima tropical foi o principal fator limitante para o desenvolvimento da apicultura com abelhas europeias inseridas anteriormente nesse país e isso gerou a necessidade da introdução de uma subespécie mais adaptada e produtiva.

O clima tem influenciado na maior ou menor expressão de marcadores genéticos em abelhas africanizadas no México (Medina-Flores *et al.*, 2014). A região com clima predominantemente tropical teve uma maior introgressão de genes africanos, enquanto que em regiões mais temperadas do México, a introgressão africana foi inferior. Em resumo, há um maior grau de africanização nas regiões semiáridas quentes e subtropicais e uma maior “europeização” em regiões temperadas, corroborando com a ideia de que o ambiente e o clima influenciam o resultado da africanização das colônias (Rinderer *et al.*, 1991; Sheppard *et al.*, 1991). Provavelmente esse sucesso das abelhas africanizadas em climas tropicais, se deva ao expressivo comportamento enxameatório e reprodutivo, a generalizada adaptação a diversos tipos de colmeias (ninhos) (Nelson *et al.*, 2017; Cridland *et al.*, 2017; Calfee *et al.*, 2020) e a capacidade de sobreviver em uma ampla

variedade de climas e ambientes, podendo adaptar o comportamento a nível de colônia para garantir a homeostase e o equilíbrio social, podendo ser influenciado pela disponibilidade de alimentos, água e principalmente da temperatura e incidência de radiação solar (Domingos *et al.*, 2018, 2022). Domingos e colaboradores (2018), avaliando o efeito do ambiente (em condições de conforto ou de estresse térmico) na termólise de operárias de abelhas africanizadas, observaram que as operárias tem uma resposta positiva ao ambiente quando estão sob conforto térmico, tendo um menor gasto energético na manutenção da homeostase da colônia.

Considerando a rápida substituição genética das subespécies europeias pelas abelhas africanizadas observada tanto no Brasil quanto em outros países onde esse híbrido se estabeleceu, torna-se evidente que o processo de africanização confere vantagens ecológicas significativas nos ambientes onde predomina. Essas vantagens incluem maior eficiência reprodutiva, respostas defensivas mais eficazes e superior resistência sanitária, como a maior tolerância ao ácaro *Varroa destructor*, amplamente documentada na literatura (Fewell e Bertram, 2002; Guzmán-Novoa *et al.*, 1999; Goulson *et al.*, 2015). Sob a perspectiva evolutiva, tais características refletem um conjunto de adaptações favorecidas por pressões seletivas impostas por ambientes tropicais e subtropicais, caracterizados por elevada variabilidade climática, intensa pressão biótica e maior desafio sanitário.

Apesar desse sucesso adaptativo, a elevada defensividade e a maior propensão à enxameação das abelhas africanizadas representam desafios relevantes para o manejo apícola, exigindo o uso de equipamentos de proteção mais rigorosos e técnicas específicas de manejo. Essas características contrastam fortemente com a maior docilidade apresentada por subespécies europeias, especialmente a abelha italiana (*Apis mellifera ligustica*), tradicionalmente valorizada na apicultura por facilitar as atividades de manejo (Harpur *et al.*, 2020; Zárate *et al.*, 2023). Em função disso, têm sido recorrentes as tentativas de reintrodução de rainhas de origem europeia: italianas, carnicas e da linhagem Buckfast, frequentemente realizadas de forma clandestina e sem controle sanitário, com o objetivo de reduzir a defensividade das colônias.

Entretanto, evidências científicas indicam que abelhas europeias apresentam menor resistência a doenças, menor tolerância a estressores térmicos e desempenho adaptativo inferior quando submetidas às condições tropicais e semiáridas (Calfée *et al.*, 2020; Medina-Flores *et al.*, 2022). Além disso, a introdução não controlada dessas linhagens representa um risco sanitário significativo, ao potencializar a entrada e

disseminação de patógenos de alto impacto para a apicultura, com consequências econômicas e ecológicas severas (Nelson *et al.*, 2017; Zárate *et al.*, 2023; Soares *et al.*, 2025). Assim, a aparente vantagem operacional associada à docilidade das abelhas europeias deve ser cuidadosamente ponderada frente aos custos adaptativos, sanitários e evolutivos envolvidos, reforçando a importância da conservação e do uso racional de material genético localmente adaptado.

Levando em consideração toda essa discussão apresentada, pode-se inferir que em ambiente tropical, o genótipo africano tem maior vantagem adaptativa, favorecendo a uma maior concentração de genes africanos nas abelhas africanizadas e isso resulta dizer que o genótipo europeu será menos expresso em ambiente tropical (Diniz-Filho e Malaspina, 1995; Sanford, 2006; Branchiccela *et al.*, 2014) para promover redução da expressão desses genes como foi visto, por exemplo, na península de Yucatán, no México. Quezada-Euan e Hinsull (1995) observaram que a maioria das colônias africanizadas selvagens de Yucatán apresentavam fenótipos e morfometrias semelhante a *A. m. scutellata*, entretanto, 20% destas apresentaram DNA mitocondrial e morfometria de subespécies europeia, indicando que apesar da introgressão de genes africanos, havia uma contribuição das abelhas europeias domesticadas e isso seria resultante do grande número de colônias de subespécies europeias existentes no México antes da entrada das abelhas africanizadas.

2.3 Caracterização do Semiárido Brasileiro

O Semiárido ocupa cerca 18,2% do território nacional (1.128.697 km²), abrangendo 1.262 municípios brasileiros, de acordo com a Resolução 115, de 23 de novembro de 2017, divulgada pela Superintendência do Desenvolvimento do Nordeste - SUDENE. Aproximadamente 82% do Semiárido situa-se no Nordeste do país, a área restante fica na região setentrional de Minas Gerais (Norte mineiro e Vale do Jequitinhonha), ocupando cerca de 18% do território do Estado. No Nordeste, dos seus nove estados, metade tem mais de 85% de sua área caracterizada como semiárida, sendo o Ceará o que possui a maior parte de seu território com esse perfil (INSA, 2023; ASA, 2023).

Segundo a classificação de Köppen-Geiger, o semiárido é quente, caracterizado por escassez de chuvas e grande irregularidade em sua distribuição, marcado por longos períodos de estiagem (Almeida, 2016). As chuvas estão geralmente concentradas entre os

meses de novembro a abril, variando de 200 mm a 800 mm por ano (Araújo, 2011; Rego Filho *et al.*, 2020; ASA, 2023), no caso do semiárido nordestino, geralmente as chuvas se concentram entre os meses de janeiro a maio. Essa condição pluviométrica do semiárido gera um balanço hídrico negativo e um elevado índice de aridez dos solos (Araújo, 2011).

Outra característica marcante da região semiárida são as elevadas temperaturas, apresentando mínimas acima de 15° C e as máximas podendo atingir os 40°C. Essa condição é resultado da proximidade da região Nordeste com a linha do Equador, ou seja, apresenta baixa latitude (Araújo, 2011), resumidamente as baixas latitudes fazem com que a região semiárida também receba alta incidência de radiação solar com médias de 844 W/m² (Costa *et al.*, 2014) podendo chegar a picos superiores a 1.000,0 W/m² entre 11 e 13 horas (Domingos *et al.*, 2018, 2022).

O bioma que predomina no clima semiárido é a Caatinga. O déficit hídrico no semiárido fez com que, ao longo dos anos, toda a vegetação desse bioma se adaptasse as variações das condições ambientais, perdendo toda sua massa foliar durante o período seco (Araújo, 2011), como ilustrado na Figura 1.

Apesar dos fatores climáticos limitantes, a vegetação da Caatinga é a principal fonte de recursos alimentares para os diversos sistemas agropecuários do Nordeste, inclusive a atividade apícola. A apicultura é uma atividade importante no bioma Caatinga, que abrange uma grande parte do Nordeste do Brasil. As abelhas da região são adaptadas às condições locais, com recursos florais que variam de acordo com as estações do ano, garantido pela grande diversidade botânica e diferenciação do comportamento fenológico das espécies desse bioma (Liberato e Moraes, 2016).



Figura 2.1. Análise visual da Caatinga entre o período chuvoso e seco no semiárido Nordeste.

A apicultura na Caatinga pode ser uma importante fonte de renda para as comunidades locais, especialmente em áreas rurais, onde a agricultura é limitada pela falta de chuva (Vidal, 2022). Além disso, a apicultura pode ajudar a preservar a biodiversidade do bioma, pois a manutenção das colmeias pode ajudar a polinizar as plantas nativas da região (Vidal, 2022).

A cadeia produtiva da apicultura apresenta elevado potencial no Nordeste brasileiro, em grande parte favorecida pelas condições ambientais do semiárido. O bioma Caatinga, predominante nessa região, caracteriza-se por uma expressiva diversidade e abundância de flora apícola, que, durante o período de florada, disponibiliza néctar e pólen em quantidade suficiente para sustentar as colônias e viabilizar a produção de mel (Brasil e Guimarães-Brasil, 2018; Felipe Neto, Amaral e Sousa, 2022). Essas características conferem à região vantagens competitivas, refletidas na produção de um mel reconhecido pela sua qualidade, frequentemente livre de contaminações por pesticidas e antibióticos, em função tanto das condições ambientais quanto da elevada rusticidade e resistência sanitária das abelhas africanizadas, que reduzem a necessidade de intervenções químicas no manejo (Menezes, Mattietto e Lourenço, 2018).

Apesar desse potencial produtivo, a apicultura na Caatinga enfrenta múltiplos estressores ambientais, principalmente extremos climáticos (altas temperaturas, baixa disponibilidade hídrica) e sazonalidade acentuada, que afetam diretamente a sobrevivência, produtividade e estabilidade das colônias. Diante desse cenário, a adoção de práticas de manejo adaptadas às condições locais, aliada ao uso de tecnologias

apropriadas ao clima semiárido, torna-se essencial para garantir a sustentabilidade da atividade. Ademais, a conscientização acerca da importância da conservação do bioma Caatinga emerge como um fator estratégico, uma vez que a manutenção da vegetação nativa é fundamental para assegurar a continuidade dos serviços ecossistêmicos prestados pelas abelhas e a estabilidade da produção apícola na região.

Sazonalidade e estiagem resultam em escassez temporária de recursos florais, intensificando o estresse nutricional e potencializando efeitos negativos de doenças e parasitas. Colônias sob estresse nutricional apresentam menor população, maior suscetibilidade a patógenos e menor recuperação produtiva (Vanderplanck *et al.*, 2019; Castelli *et al.*, 2020; Scofield e Mattila, 2015; Dolezal *et al.*, 2019).

2.4 Respostas adaptativas das abelhas *Apis mellifera* ao ambiente térmico estressor

As abelhas *Apis mellifera* estão distribuídas por quase todo o planeta, composta por várias subespécies e adaptadas a diversos ambientes (Poot-Báez *et al.*, 2020), sejam eles de climas temperados ou tropicais. Esse sucesso adaptativo é atribuído ao polietismo etário e ao comportamento cooperativo, inerente aos insetos sociais, comumente conhecido como superorganismo (Bonoan *et al.*, 2014).

Do ponto de vista fisiológico, as abelhas são organismos heterotérmicos, ou seja, sua temperatura corporal depende das condições ambientais. Todavia, no contexto social, elas têm a capacidade de manter a colmeia como um sistema termodinâmico autorregulado, ou seja, são capazes de manter temperatura e umidade internas, mesmo sob fortes oscilações ambientais externas (Jones e Oldroyd, 2006; Bonoan *et al.*, 2014). Essa estabilidade é essencial para o desenvolvimento de larvas e pupas (Winston, 1991; Cook *et al.*, 2016) e resulta de mecanismos cooperativos que envolvem comportamento, arquitetura do ninho e processos fisiológicos.

Altas temperaturas e baixa umidade relativa do ar impõem desafios fisiológicos significativos às abelhas, exigindo elevado gasto energético para a manutenção da homeostase térmica e hídrica no interior da colmeia. A exposição prolongada a condições de calor extremo pode comprometer o desenvolvimento da cria, alterar padrões comportamentais e reduzir a eficiência forrageira, elevando o risco de mortalidade e, em casos extremos, o colapso das colônias (Vanderplanck *et al.*, 2019; Zhao *et al.*, 2021; Santos *et al.*, 2023; O'Connell *et al.*, 2024).

A temperatura e a umidade figuram, portanto, como fatores abióticos centrais para o funcionamento da colônia. A manutenção de temperatura relativamente constante, geralmente entre 32 e 36 °C, é essencial para o desenvolvimento adequado de larvas e pupas, bem como para a integridade estrutural dos favos (Seeley, 2006). De forma complementar, níveis de umidade superiores a 40% são determinantes para a eclosão dos ovos, a adequada hidratação das larvas e pupas e o suporte aos mecanismos de termorregulação coletiva, atuando em sinergia com o controle térmico da colmeia (Doull, 1976; Human et al., 2006; Ellis et al., 2008; Cook et al., 2016; Abou-Shaara et al., 2017).

Dessa maneira, independentemente da origem evolutiva das subespécies ou de seus híbridos, colônias de *Apis mellifera* utilizam um conjunto integrado de estratégias comportamentais e fisiológicas para garantir a homeostase interna. Contudo, a eficiência dessas estratégias é fortemente modulada pelas condições ambientais externas, sendo especialmente desafiada em ambientes tropicais e semiáridos, onde altas temperaturas e baixa umidade intensificam o estresse térmico e hídrico imposto às colônias.

Por exemplo, abelhas sob estresse térmico ao frio, comum em invernos rigorosos, obrigatoriamente precisam aumentar a temperatura. Um mecanismo adaptativo usado nessa condição é a contração coordenada dos músculos torácicos (Simpson, 1961; Heinrich, 1985; Kutby et al., 2024) e o agrupamento para manter o calor dentro da colmeia (Stabentheiner et al., 2003; Bonoan et al., 2014).

Em condições de estresse térmico por calor, comum em regiões tropicais secas, as estratégias usadas pelas operárias para diminuir a temperatura já são outras, nesse caso, são usadas a ventilação coordenada, geralmente associada ao resfriamento evaporativo (Heinrich, 1985; Ostwald et al., 2016) ou ainda a saída de grande parte das abelhas adultas para fora da colmeia (barbamento) para auxiliar na troca gasosa e na dissipação do calor por meio da ventilação (Almeida, 2008; Stabentheiner et al., 2010; Jhavar et al., 2023). O resfriamento evaporativo é feito a partir da coleta de água pelas abelhas operárias. Estas dispersam gotículas de água nos favos de cria e aceleram a evaporação por meio da ventilação (Nicolson, 2009; Kutby et al., 2024), permitindo a redução da temperatura.

Estresse térmico por calor ou por frio são prejudiciais para o desenvolvimento das larvas e das pupas, sendo estes últimos ainda mais sensíveis (Jones et al., 2005; Stabentheiner et al., 2010). Temperaturas acima de 36°C podem acelerar o tempo de desenvolvimento, causar malformações de asas ou probóscide, por exemplo, e aumentar a mortalidade das crias (Winston, 1991; Abou-Shaara et al., 2017). Por outro lado, temperaturas abaixo de 32°C podem comprometer o sistema imunológico e o

desempenho das operárias (Winston, 1991; Jones *et al.*, 2005; Medina *et al.*, 2018). O estresse térmico por calor também pode influenciar no tamanho das abelhas operárias (Chown *et al.*, 2002; Poot-Báez *et al.*, 2020) e reduzir a longevidade (Medina *et al.*, 2018).

Mesmo tendo as abelhas sociais, como as *Apis mellifera*, estratégias evolutivas e adaptativas para garantir a termorregulação da colmeia, isso só é possível até certo ponto. Abelhas de climas tropicais, por exemplo às africanizadas, quando estão submetidas a condições ambientais que não mais favorece ao equilíbrio da colmeia e ao gasto energético investido para assegurar a sobrevivência das larvas e das pupas, elas fazem uso do comportamento enxameatório migratório (Almeida, 2008; Domingos *et al.*, 2018).

A enxameação migratória é caracterizada pela saída massal das abelhas adultas à procura de um novo local para nidificar em resposta a algum distúrbio (Beekman *et al.*, 2006), que geralmente está associado a altas temperaturas, a escassez de alimento na natureza, escassez hídrica e a saúde da colônia (Almeida, 2008; Domingos *et al.*, 2018).

No Nordeste brasileiro já foram registradas perdas de até 90% dos enxames. Esse processo é mais comumente observado na estação seca (Freitas *et al.*, 2007; Castilhos *et al.*, 2016), com maior ênfase entre os meses de outubro a janeiro. São nesses meses que o estresse térmico por calor é mais acentuado em virtude das altas temperaturas diurnas e alta incidência da radiação solar (Domingos *et al.*, 2018), a disponibilidade de alimento natural é quase zero, a umidade relativa ambiente é baixa e o sombreamento natural também é escasso.

Essas perdas representam um problema crítico para o agronegócio apícola, uma vez que afetam diretamente a produtividade, a estabilidade econômica dos apicultores e a sustentabilidade da cadeia produtiva do mel e de outros produtos apícolas. Além dos prejuízos econômicos diretos, a redução no número de colônias impacta negativamente os serviços ecossistêmicos de polinização, com reflexos sobre a produtividade agrícola regional. Nesse contexto, o entendimento dos fatores ambientais e fisiológicos associados às perdas de enxames, especialmente aqueles relacionados ao estresse térmico e hídrico, torna-se fundamental para o desenvolvimento de estratégias de manejo adaptadas às condições do semiárido e para a mitigação dos impactos sobre a apicultura como atividade estratégica do agronegócio nordestino.

De acordo com pesquisas desenvolvidas no setor de apicultura da Universidade Federal Rural do Semi-Árido, o estresse térmico por calor pode ser amenizado consideravelmente quando as colmeias estão protegidas da radiação solar direta, por meio de sombreamento natural ou artificial (Sombra, 2013; Domingos *et al.*, 2018; Santos *et*

al., 2023). O conforto térmico proporcionado pelo sombreamento favorece no desenvolvimento populacional (Sombra, 2013), na longevidade das rainhas (Santos, 2015), na produção de calor metabólico das operárias (Domingos *et al.*, 2018, 2022), na taxa de infestação do ácaro *Varroa destructor* (Silva, 2021; Silva *et al.*, 2024) e na incidência de *Vairormorpha* spp. (Lima, 2025).

Domingos *et al.* (2018) verificaram que colmeias expostas sob sombreamento artificial conseguiram manter a temperatura interna dentro da faixa ótima mesmo quando a radiação solar alcançava limites acima de 1000 W/m², enquanto que colmeias expostas a radiação direta alcançaram temperaturas médias de 37,8°C.

Além disso, o estresse térmico durante o desenvolvimento de abelhas, especialmente em temperaturas acima do ideal, provoca alterações morfológicas, aumento da assimetria e prejuízos no desenvolvimento, com impactos diretos na sobrevivência e eficiência das colônias.

Altas temperaturas durante o desenvolvimento imaturo das abelhas têm efeitos diretos e profundos sobre a morfologia, a fisiologia e o desempenho funcional dos indivíduos adultos. Estudos demonstram que o estresse térmico pode resultar na formação de operárias e zangões significativamente menores, frequentemente associados à redução do tamanho das antenas e, em alguns casos, ao encurtamento das asas, evidenciando alterações no crescimento e na diferenciação tecidual durante o desenvolvimento larval e pupal (Gérard *et al.*, 2023; Guiraud *et al.*, 2021; Zhao *et al.*, 2021; Medina *et al.*, 2023).

Além das reduções no tamanho corporal, o estresse térmico está associado ao aumento da assimetria flutuante, particularmente nas asas, indicando instabilidade no desenvolvimento e comprometimento dos mecanismos regulatórios que garantem a simetria bilateral. Esse padrão tem sido observado em diferentes grupos de abelhas, incluindo abelhas africanizadas, abelhas sem ferrão e espécies do gênero *Bombus*, sugerindo que se trata de uma resposta generalizada ao estresse ambiental (Medina *et al.*, 2018, 2023; Gérard *et al.*, 2023).

A exposição a eventos extremos de calor pode ainda intensificar a ocorrência de deformidades morfológicas, como asas deformadas e outras anomalias estruturais, que comprometem de forma severa a funcionalidade dos indivíduos (Zhao *et al.*, 2021). Alterações em órgãos sensoriais, como a redução do tamanho das antenas, afetam negativamente a capacidade de percepção de sinais químicos e a detecção de recursos florais, reduzindo a eficiência de forrageamento e a integração do indivíduo às atividades coletivas da colônia (Gérard *et al.*, 2023).

Essas alterações morfológicas e sensoriais possuem implicações funcionais relevantes, uma vez que o menor tamanho corporal, aliado à assimetria e às deformidades, compromete o desempenho de voo, a capacidade de coleta de recursos e, conseqüentemente, o desenvolvimento e a produtividade da colônia como um todo (Guiraud *et al.*, 2021). Adicionalmente, o estresse térmico pode modificar o ritmo de desenvolvimento dos indivíduos, antecipando o início do forrageamento, reduzindo a longevidade das operárias e aumentando a mortalidade larval, o que agrava ainda mais os efeitos negativos sobre a dinâmica populacional da colônia (Medina *et al.*, 2018; Melone *et al.*, 2024; Quezada-Euán *et al.*, 2024). Nesse contexto, evidências indicam que alterações no tamanho e na forma corporal constituem marcadores mais sensíveis de estresse ambiental do que a assimetria flutuante isoladamente, reforçando a importância de abordagens morfométricas integradas para a avaliação dos impactos do estresse térmico sobre abelhas (Gérard *et al.*, 2023)

Diante desse cenário, torna-se evidente que o estresse térmico atua como um importante modulador do desenvolvimento morfológico das abelhas, deixando marcas mensuráveis no tamanho, na forma e na simetria das estruturas corporais. Essas alterações, muitas vezes sutis e não detectáveis por métodos métricos tradicionais, refletem diretamente a capacidade adaptativa dos indivíduos frente às condições ambientais adversas.

2.5 Morfometria geométrica

A morfometria geométrica é uma técnica relativamente recente, utilizada em estudos taxonômicos, sistemáticos, evolutivos e ecológicos, tendo uma trajetória que combina avanços conceituais, matemáticos e computacionais. Embora sua consolidação seja relativamente recente, suas bases teóricas remontam ao início do século XX, quando surgiram as primeiras tentativas de quantificar a forma biológica usando princípios geométricos.

A consolidação da morfometria geométrica (MG) ocorreu na década de 1990 (Rohlf e Marcus, 1993), a partir da investigação da variação biológica, principalmente por sua capacidade de separar matematicamente forma e tamanho, preservando a geometria espacial dos organismos (Rohlf e Slice, 1990; Boroni *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2018; Knigge *et al.*, 2021; Morales-Alonso *et al.*, 2023). Rohlf e Marcus (1993) desempenharam papel essencial na disseminação prática da morfometria geométrica. Eles

desenvolveram algoritmos, softwares e implementações acessíveis que permitiram que pesquisadores de diversas áreas aplicassem esses métodos sem necessidade de formação matemática avançada. Entre os programas mais influentes, destacam-se as séries tps (como tpsDig, tpsRelw, tpsutil), que se tornaram ferramentas padrão para captura, processamento e análise de dados morfométricos.

Diferente da morfometria tradicional, baseada em medidas lineares isoladas, a MG utiliza coordenadas cartesianas de pontos de referência homólogos (landmarks) para capturar a estrutura espacial de um organismo de maneira integrada (Rohlf e Marcus, 1993; Zelditch *et al.*, 2012). Essa abordagem permite análises mais precisas e biologicamente interpretáveis, pois conserva relações topológicas e proporções anatômicas que são perdidas quando se utilizam apenas distâncias unidimensionais.

O primeiro passo da extração de informação morfológica consiste na digitalização de landmarks em uma estrutura anatômica padronizada, como asas, cabeças, corbículas, crânios. Cada landmark é definido por sua posição em eixos X e Y para estruturas bidimensionais (ou X, Y, Z para estruturas tridimensionais) e contém informação tanto sobre o tamanho quanto sobre a forma do objeto (Rohlf e Marcus, 1993; Zelditch *et al.*, 2012). Entretanto, essas coordenadas ainda incluem efeitos não biológicos (posição no espaço, orientação e escala) que precisam ser removidos para que a forma pura seja analisada. Para isso, utiliza-se o procedimento matemático chamado Análise de Procrustes Generalizada, que alinha os espécimes por translação, rotação e escalonamento, minimizando a distância entre cada configuração de pontos e uma forma média de referência (Rohlf e Slice, 1990). Após essa superposição, todos os efeitos relacionados ao tamanho absoluto são removidos, restando apenas as diferenças de forma entre os indivíduos. O tamanho pode ser analisado separadamente, por exemplo, via tamanho de centróide, enquanto a superposição de Procrustes isola a forma.

A partir dos anos 2000, a morfometria geométrica expandiu-se rapidamente, tornando-se ferramenta central em estudos de variação intra e interespecífica (Adams *et al.*, 2013), identificação racial, genética de populações, ontogenia, ecologia funcional e evolução da forma (Francoy *et al.*, 2008, 2012; Nunes *et al.*, 2012). Em abelhas, particularmente em *Apis mellifera*, a técnica assumiu um papel estratégico, dado que a morfologia das asas, com landmarks bem definidos e alta herdabilidade (Nunes *et al.*, 2008; Tatsuta *et al.*, 2018), é altamente informativa para distinguir populações, subespécies e híbridos, detectar introgressão genética, caracterizar padrões raciais e compreender respostas adaptativas ao ambiente. Além disso, a integração entre

morfometria geométrica e análises multivariadas como Análise de Componentes Principais, Análise de Variáveis Canônicas, funções discriminantes, entre outras, proporcionam um arcabouço robusto para interpretar padrões biológicos complexos (Zelditch *et al.*, 2012).

Uma das grandes aplicações da morfometria geométrica é a possibilidade de representar variações de forma por meio de deformações geométricas visualizadas com o *thin plate spline* (TPS) (Klingenberg, 2013), uma função matemática que gera grades de deformação mostrando onde e como a forma média se diferencia dos indivíduos ou grupos comparados (Rohlf e Marcus, 1993). Essas representações gráficas tornam a interpretação morfológica intuitiva, permitindo compreender fenômenos como alongamento, compressão, torção e deslocamento de estruturas anatômicas com clareza visual.

No contexto das abelhas, a morfometria geométrica pode ser aplicada a diferentes partes do corpo, entretanto, as asas anteriores das operárias (Francoy *et al.*, 2008, 2012; Nunes *et al.*, 2012; Oleksa e Tofilski, 2015; Porrini *et al.*, 2019, 2022; Masaquiza *et al.*, 2023), têm sido a estrutura mais estudada com a morfometria com abelhas. Isso se dá por que as asas dos insetos são estruturas bidimensionais e laminares (Nunes *et al.*, 2007; Tatsuta *et al.*, 2018), o que facilita a extração dos dados de forma precisa e reprodutível, reduzindo erros de digitação dos landmarks, além disso, apresenta à alta herdabilidade da forma (Dworkin e Gibson 2006; Henriques *et al.*, 2020; Tatsuta *et al.*, 2018) e baixa influência ambiental (Diniz e Bini, 1994; Nunes *et al.*, 2012, 2013). Corbículas e cabeças de operárias, ao contrário das asas, são altamente influenciadas pelo ambiente (Nunes *et al.*, 2008, 2012; Chen *et al.*, 2018).

A MG é especialmente relevante porque as asas apresentam padrões de nervuras consistentes, geneticamente herdados, e que possuem marcas genéticas que permite distinguir subespécies e populações com alta resolução (Francoy *et al.*, 2008; Kandemir *et al.*, 2011) e com confiabilidade semelhante a marcadores moleculares (Oleksa e Tofilski, 2015; Henriques *et al.*, 2020). A capacidade de extrair forma e tamanho das asas permite inferir padrões de introgressão genética, adaptações regionais, respostas evolutivas ao ambiente e até efeitos de manejo sobre características populacionais.

Assim, a morfometria geométrica consolidou-se como método central para a compreensão da variação biológica, pois combina precisão matemática, fidelidade geométrica e interpretação da variação biológica, ampliando sua aplicação em praticamente todos os campos da biociência. Se apresenta como uma ferramenta metodológica particularmente sensível e adequada para a detecção e quantificação dessas

variações morfológicas, permitindo avaliar com precisão mudanças no padrão de forma, assimetria e integração morfológica associadas ao estresse térmico e às diferenças adaptativas entre populações. A sua aplicação, neste estudo possibilita não apenas a comparação entre abelhas africanizadas e europeias sob as mesmas condições ambientais, mas também a identificação de sinais fenotípicos de adaptação ou vulnerabilidade, fornecendo uma base sólida para a compreensão dos efeitos do ambiente semiárido sobre a biologia e o desempenho das colônias.

3. HIPÓTESES

As hipóteses deste trabalho são:

- I) As abelhas híbridas, resultantes do cruzamento entre abelhas africanizadas e europeias apresentam morfotipo africanizado já a partir da primeira geração.
- II) As abelhas europeias apresentam menor eficiência termo-higrométricas em clima tropical seco quando comparada às abelhas africanizadas.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo geral

Avaliar comparativamente, no semiárido, as respostas adaptativas ambientais de abelhas africanizadas, europeias e seus híbridos, integrando morfometria geométrica e dinâmica termo-higrométrica.

4.2 Objetivos específicos

I. Avaliar a aplicabilidade da morfometria geométrica e sua eficácia na identificação da variação morfológica em abelhas africanizadas na América, fornecendo uma base científica para seu uso como alternativa viável e acessível às análises genômicas;

II. Caracterizar o processo de hibridização entre genótipos europeus e africanizados em região semiárida, usando morfometria geométrica de asas, cabeças e corbículas, visando identificar a formação de morfotipos africanizados;

III. Investigar as diferenças adaptativas entre abelhas africanizadas e Buckfast em um ambiente tropical seco, levando em consideração uma avaliação precisa do controle de temperatura e umidade, a fim de subsidiar recomendações de manejo compatíveis com as exigências fisiológicas de cada grupo.

REFERÊNCIAS

- Abou-Shaara, H. F.; Owayss, A. A.; Ibrahim, Y. Y.; Basuny, N. K. A Review of Impacts of Temperature and Relative Humidity on Various Activities of Honey Bees. **Insectes Sociaux**, v. 64, n. 1, p. 455–463, 2017. <https://doi.org/10.1007/s00040-017-0573-8>
- Adams, D. C.; Rohlf, F. J.; Slice, D. E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. **Hystrix the Italian Journal of Mammalogy**, v. 24, n. 1, p. 7-14, 2013. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6283>
- Adams, D. C.; Rohlf, F. J.; Slice, D. E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the ‘revolution’. **Italian journal of zoology**, v. 71, n. 1, p. 5-16, 2004. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Almeida, G. F. **Fatores que interferem no comportamento enxameatório de abelhas africanizadas**. 2008. 105 f. Tese (Doutorado em Entomologia) - Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2008.
- Almeida, H. A. **Climatologia aplicada à geografia**. Universidade Estadual da Paraíba, 2016.
- Andonov, S.; Costa, C.; Uzunov, A.; Bergomi, P.; Lourenco, D.; Misztal, I. Modeling honey yield, defensive and swarming behaviors of Italian honey bees (*Apis mellifera ligustica*) using linear-threshold approaches. **BioMed Central genetics**, v. 20, p. 1-9, 2019. <https://doi.org/10.1186/s12863-019-0776-2>
- Araújo, S. D. A região semiárida do nordeste do Brasil: questões ambientais e possibilidades de uso sustentável dos recursos. **Rios Eletrônica-Revista Científica da FASETE**, v. 5, n. 5, p. 2-4. 2011.
- ASA - Articulação Semiárido Brasileiro. Disponível em: <https://www.asabrasil.org.br/semiariado>. Acesso em: 10 de fevereiro, 2025.
- Baena, M. M.; Costa, A. C.; Vieira, G. R.; Rocha, R. F. B.; Ribeiro, A. R. B.; Ibeli, A. M. G.; Meirelles, L. C. Heat tolerance responses in a *Bos Taurus* cattle herd raised in a Brazilian climate. **Journal of Thermal Biology**, v. 81, p. 162–169, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.02.017>
- Beekman, M.; Fathke, R. L.; Seeley, T. D. How does an informed minority of scouts guide a honeybee swarm as it flies to its new home? **Animal Behaviour**, v. 71, n. 1, p. 161-171, 2006. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.04.009>
- Bonoan, R. E.; Goldman, R. R.; Wong, P. Y.; Starks, P. T. Vasculature of the hive: heat dissipation in the honey bee (*Apis mellifera*) hive. **Naturwissenschaften**, v. 101, n. 6, p. 459-465, 2014. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1174-2>
- Boroni, N. L.; Lobo, L. S.; Romano, P. S. R.; Lessa, G. Taxonomic identification using geometric morphometric approach and limited data: an example using the upper molars

of two sympatric species of *Calomys* (Cricetidae: Rodentia). **Zoologia**, v. 34, n. 1, p. 1-11, 2017. <https://doi.org/10.3897/zoologia.34.e19864>

Branchiccela, B.; Aguirre, C.; Parra, G.; Estay, P.; Zunino, P.; Antúnez, K. Genetic changes in *Apis mellifera* after 40 years of Africanization. **Apidologie**, 45, 752-756, 2014. <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0293-2>

Brasil, D. F.; Guimarães-Brasil, M. O. Principais recursos florais para as abelhas da caatinga. **Scientia Agraria Paranaensis**, v. 17, n. 2, p. 149-149, 2018.

Calfee, E.; Agra, M. N.; Palacio, M. A.; Ramírez, S. R.; Coop, G. Selection and hybridization shaped the rapid spread of African honey bee ancestry in the Americas. **PLoS Genetics**, v. 16, n. 10, p. e1009038, 2020. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009038>

CAMARGO, J. M. F de. Manual se apicultura. São Paulo: Ceres, 1972. 251p

Castelli, L.; Branchiccela, B.; Garrido, M.; Invernizzi, C.; Porrini, M.; Romero, H.; Santos, E.; Zunino, P.; Antúnez, K. Impact of Nutritional Stress on Honeybee Gut Microbiota, Immunity, and *Nosema ceranae* Infection. **Microbial Ecology**, v. 80, n. 4, p. 908-919, 2020. <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01538-1>

Castilhos, D.; Bergamo, G. C.; Imperatriz-Fonseca, V. L.; Belchior Filho, V. Apiculture in Rio Grande do Norte, Brazil: a four-year follow-up survey. **Latin American Journal of Business Management**, v. 7, n. 1, p. 96-106, 2016.

Chen, Y.; Jabbour, F.; Novikov, A.; Wang, W.; Gerber, S. A study of floral shape variation in *Delphinieae* (Ranunculaceae) using geometric morphometrics on herbarium specimens. **Botany Letters**, v. 165, n. 3-4, p. 368-376, 2018. <https://doi.org/10.1080/23818107.2018.1427145>

Chown, S. L., Addo-Bediako, A., & Gaston, K. J. Physiological variation in insects: large-scale patterns and their implications. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B**, v. 131, n. 4, p. 587-602, 2002. [https://doi.org/10.1016/s1096-4959\(02\)00017-9](https://doi.org/10.1016/s1096-4959(02)00017-9)

Clarke, K. E.; Rinderer, T. E.; Franck, P.; Quezada-Euán, J. G.; Oldroyd, B. P. The Africanization of honeybees (*Apis mellifera* L.) of the Yucatan: a study of a massive hybridization event across time. **Evolution**, v. 56, n. 7, p. 1462-1474, 2002. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01458.x>

Cook, C. N.; Kaspar, R. E.; Flaxman, S. M.; Breed, M. D. Rapidly changing environment modulates the thermoregulatory fanning response in honeybee groups. **Animal Behaviour**, v. 115, n. 1, p. 237-243, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.03.014>

Correia-Oliveira, M. E.; Mercês, C. C.; Mendes, R. B.; Neves, V. S. L.; Silva, F. L.; Carvalho, C. A. L. Can the Environment Influence Varroosis Infestation in Africanized Honey Bees in a Neotropical Region?. **Florida Entomologist**, v. 101, n. 3, p. 464-469, 2018. <https://doi.org/10.1653/024.101.0304>

Costa, C. C. M.; Maia, A. S. C.; Fontenelle Neto, J. D.; Oliveira, S. E. O.; Queiroz, J. P. A. F. Latent heat loss and sweat gland histology of male goats in an equatorial semi-arid environment. **International Journal Biometeorology**, v. 58, n. 2, p.179-84, 2014. <https://doi.org/10.1007/s00484-013-0642-2>

Crane, E. **The world history of beekeeping and honey hunting**. 682p, 1999. <https://doi.org/10.4324/9780203819937>

Cridland, J. M.; Tsutsui, N. D.; Ramírez, S. R. The Complex Demographic History and Evolutionary Origin of the Western Honey Bee, *Apis Mellifera*. **Genome Biology and Evolution**, v. 9, n. 2, p. 457, 2017. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx009>

De Jong, D. Africanized honey bees in Brazil, forty years of adaptation and success. **Bee World**, v. 77, n. 2, p. 67-70, 1996.

Devi, S.; Thakur, A.; Rehalia, R.; Bhardwaj, D.; & Kaler, P. Incidence and treatment of European foulbrood and sacbrood disease of honey bees (*Apis mellifera* linn.) in kangra valley: A review. **Journal of Entomology and Zoology Studies**, v. 13, n. 1, p. 53-57, 2025. <https://doi.org/10.22271/j.ento.2025.v13.i1a.9450>

Diniz-Filho, J. A. F.; Bini, L. M. Space-free correlation between morphometric and climatic data: a multivariate analysis of Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) in Brazil. **Global Ecology and Biogeography Letters**, v. 4, n. 6, p. 195-202, 1994. <https://doi.org/10.2307/2997651>

Diniz-Filho, J. A.; Malaspina, O. Evolution and population structure of Africanized honey bees in Brazil: evidence from spatial analysis of morphometric data. **Evolution**, v. 49, n. 6, p. 1172–1179, 1995. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb04444.x>

Dolezal, A. G.; St. Clair, A. L.; Zhang, G.; Toth, A. L.; O’Neal, M. E. Native habitat mitigates feast–famine conditions faced by honey bees in an agricultural landscape. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 50, p. 25147-25155, 2019. <https://doi.org/10.1073/pnas.1912801116>

Domingos, H. G. T.; Gramacho, K. P.; Gonçalves, L.S. Controle de temperatura em colônias de abelhas africanizadas (*Apis mellifera* L.) em diferentes faixas de temperatura do ar e radiação solar. Edição 1.– São Paulo: **Editora Dialética**, 2022. 100p.

Domingos, H. G. T.; Sombra, D. S.; Santos, R. G.; Gramacho, K. P.; Gonçalves, L. S. Surface temperature and heat transfer between body regions of africanized honeybees (*Apis mellifera* L.) in hives under sun and shade conditions in the Northeastern Semi-arid Region of Brazil. **Journal of Agricultural Science and Technology**, v. 8, n.1, p. 28-35, 2018. <https://doi.org/10.17265/2161-6256/2018.01.004>

Doull, K. M. The effects of different humidities on the hatching of the eggs of honeybees. **Apidologie**, v. 7, n. 1, p. 61–66, 1976.

Dworkin, I.; Gibson, G. Epidermal growth factor receptor and transforming growth factor- β signaling contributes to variation for wing shape in *Drosophila*

melanogaster. **Genetics**, v. 173, n. 3, p. 1417-1431, 2006. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.053868>

Ellis, M. B.; Nicolson, S. W.; Crewe, R. M.; Dietemann, V. Hygro preference and brood care in the honeybee (*Apis mellifera scutellata*). **Journal of Insect Physiology**, v. 54, n. 1, p. 1516–1521, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2008.08.011>

FAO - Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura. **Faostat** (2025). Disponível em: https://www.fao.org/faostat/es/#rankings/countries_by_commodity_exports. Acesso em 10 agosto, 2025.

Felipe Neto, C. A. L.; Amaral, X. S. A.; & de Sousa, F. D. A. S. Sustentabilidade Apícola em Ambiente Semiárido do Brasil: Determinação de Pontos Críticos. Fronteira: **Journal of Social, Technological and Environmental Science**, v. 11, n.4, p. 29-47, 2022. <https://doi.org/10.21664/2238-8869.2022v11i4.p29-47>

Fewell, J. H.; Bertram, S. M. Evidence for genetic variation in worker task performance by African and European honey bees. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 52, p. 318-325, 2002. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0501-3>

Francoy, T. M.; Gonçalves, L. S.; De Jong, D. Rapid morphological changes in populations of hybrids between Africanized and European honey bees. **Genetics and Molecular Research**, v. 11, n. 3, p. 3349-3356, 2012. <http://dx.doi.org/10.4238/2012.September.17.5>

Francoy, T. M.; Wittmann, D.; Drauschke, M.; Müller, S.; Steinhage, V.; Bezerra-Laure, M. A.; Gonçalves, L. S. Identification of Africanized honey bees through wing morphometrics: two fast and efficient procedures. **Apidologie**, v. 39, n. 1, p. 488-494, 2008. <https://doi.org/10.1051/apido:2008028>

Freitas, B. M.; Sousa, R. M.; Bomfim, G. A. Absconding and migratory behaviors of feral africanized honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies in NE Brazil. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 29, n. 4, p. 381-385, 2007.

Galataud, J.; Delatte, H.; Techer, M. A.; Simiand, C.; Sookar, P.; Reynaud, B.; Clémencet, J. When European meets African honeybees (*Apis mellifera* L.) in the tropics: Morphological changes related to genetics in Mauritius Island (South-West Indian Ocean). *Plos one*, v.15, n. 11, e0242053, 2020. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0242053>

Gérard, M.; Guiraud, M.; Cariou, B.; Henrion, M.; Baird, E. Elevated developmental temperatures impact the size and allometry of morphological traits of the bumblebee *Bombus terrestris*. **Journal of Experimental Biology**, v. 226, n. 8, jeb245728, 2023. <https://doi.org/10.1242/jeb.245728>

Gonçalves, L. S. Expansão da apicultura brasileira e suas perspectivas em relação ao mercado apícola internacional. **Anais do XV Congresso Brasileiro de Apicultura-Natal-RN**, 2004.

Gonçalves, L. S. Meio Século de apicultura com abelha africanizada no Brasil. **Mensagem doce**, v.87, 2006.

Gonçalves, L. S. The introduction of the African Bees (*Apis mellifera scutellata*) into Brazil and some comments on their spread in South America. **American Bee Journal**, v.114, n.11, p. 414-419, 1974.

Gonçalves, L. S.; Stort, A. C. A africanização das Abelhas *Apis mellifera* nas Américas - II. In: **Venenos Animais**, editora EPUC (Editora de Publicações Científicas LTDA.), p.411, 1994.

Goulson, D.; Nicholls, E.; Botías, C.; Rotheray, E. L. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. **Science**, v. 347, n. 6229, p. 1435–1445, 2015. <https://doi.org/10.1126/science.1255957>

Guiraud, M.; Cariou, B.; Henrion, M.; Baird, E.; & Gérard, M. Higher developmental temperature increases queen production and decreases worker body size in the bumblebee *Bombus terrestris*. **Journal of Hymenoptera Research**, v. 88, p. 39-49, 2021. <https://doi.org/10.3897/jhr.88.73532>

Guzman-Novoa, E.; Morfin, N.; La Mora, A.; Macías-Macías, J. O.; Tapia-González, J. M.; Contreras-Escareño, F.; Medina-Flores, C. A.; Correa-Benítez, A.; Quezada-Euán, J. J. G. The Process and Outcome of the Africanization of Honey Bees in Mexico: Lessons and Future Directions. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 608091, p. 1-17, 2020. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.608091>

Guzman-Novoa, E.; Vandame, R.; Arechavaleta-Velasco, M. E. Susceptibility of European and Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) to *Varroa jacobsoni* Oud. in Mexico. **Apidologie**, v. 30, p. 173–182, 1999. <https://doi.org/10.1051/apido:19990207>

Harpur, B.; Kadri, S.; Orsi, R.; Whitfield, C.; Zayed, A. (2020). Defense response in Brazilian honey bees (*Apis mellifera scutellata* x spp.) is underpinned by complex patterns of admixture. **Genome biology and evolution**, v. 12, n. 8, p. 1367-1377, 2020. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa128>

Harrison, J. F.; Fewell, J. H.; Anderson, K. E.; Loper, G. M. Environmental physiology of the invasion of the Americas by Africanized honeybees. **Integrative and Comparative Biology**, v. 46, n. 6, p. 1110-1122, 2006. <https://doi.org/10.1093/icb/icl046>

Heinrich, B. The social physiology of temperature regulation in honeybees. **Experimental Behavioral Ecology**, v. 31, n. 1, p. 393–406, 1985.

Henriques, D.; Chávez-Galarza, J.; Teixeira, J. S. G.; Ferreira, H.; Neves, C. J.; Franco, T. M.; Pinto, M. A. Wing geometric morphometrics of workers and drones and single nucleotide polymorphisms provide similar genetic structure in the Iberian honey bee

(*Apis mellifera iberiensis*). **Insects**, v. 11, n. 2, 89. <https://doi.org/10.3390/insects11020089>

Human, H.; Nicolson, S. W.; Dietemann, V. Do honeybees, *Apis mellifera scutellata*, regulate humidity in their nest?. **Naturwissenschaften**, v. 93, n. 1, p. 397–401, 2006. <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0117-y>

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e estatística (2025). **Tabela 74: Produção de origem animal, por tipo de produto**. Disponível em: <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/74#resultado>>. Acesso em: 10 de agosto, 2025.

INSA. Instituto Nacional do Semiárido. Disponível em: <https://www.gov.br/insa/pt-br/semiario-brasileiro>. Acesso em: 11 de fevereiro, 2025.

Jhawar, J.; Davidson, J.D.; Weidenmüller, A.; Wild, B.; Dormagen, D.M.; Landgraf, T.; Couzin, I.D.; Smith, M.L. How Honeybees Respond to Heat Stress from the Individual to Colony Level. **Journal of the Royal Socociety Interface**, v. 20, p. 1-11, 2023. <https://doi.org/10.1098/rsif.2023.0290>

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*. **Journal of Comparative. Physiology**, v. 191, n. 12, p. 1121–1129, 2005. <https://doi.org/10.1007/s00359-005-0035-z>

Jones, J. C.; Oldroyd, B. P. Nest thermoregulation in social insects. **Advances in insect physiology**, v. 33, n. 1, p. 153-191, 2006. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(06\)33003-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(06)33003-2)

Kadri, S. M.; Harpur, B. A.; Orsi, R. O.; Zayed, A. A variant reference data set for the Africanized honeybee, *Apis Mellifera*. **Dados científicos**, v. 3, n. 160097, p. 1-6, 2016.

Kandemir, I.; Özkan, A.; Fuchs, S. Reevaluation of honeybee (*Apis mellifera*) microtaxonomy: a geometric morphometric approach. **Apidologie**, v. 42, n. 5, p. 618-627, 2011. <https://doi.org/10.1007/s13592-011-0063-3>

Kerr, W. E. Introdução de abelhas africanas no Brasil. **Brasil Apícola**, v. 3, p. 211–213, 1967.

Klingenberg, C. P. Cranial integration and modularity: insights into Evolution and development from morphometric data. **Hystrix the Italian Journal of Mammalogy**, v. 24, n. 1, p. 43-48, 2013. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6367>

Knigge, R. P.; McNulty, K. P.; Oh, H.; Hardin, A. M.; Leary, E. V.; Duren, D. L.; Valiathan, M.; Sherwood, R. J. Geometric morphometric analysis of growth patterns among facial types. **American Journal of Orthodontics Dentofacial Orthopedics**, v. 160, n. 3, p. 430-441, 2021. <https://doi.org/10.1016/j.ajodo.2020.04.038>

Kutby, R.; Baer-Imhoof, B.; Robinson, S.; Porter, L.; Baer, B. The Effect of Hive Type on Colony Homeostasis and Performance in the Honey Bee (*Apis mellifera*). *Insects*, v. 15, n. 10, p. 1-16, 2024. <https://doi.org/10.3390/insects15100800>

Liberato, M. D. C. T. C.; Morais, S. M. D. **Produtos Apícolas do Ceará e Suas Origens Florais: características físicas, químicas e funcionais**. Fortaleza: Editora da Universidade Estadual do Ceará–Educe, 2016.

Lima, T. D. F. **Comportamento de abelhas europeias e africanizadas frente ao ácaro Varroa destructor e ao fungo Vairimorpha spp. em região semiárida do Brasil**. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal) - Universidade Federal Rural do Semi-árido, Mossoró/RN, 2025.

Maia, A. S. C.; Nascimento, S. T.; Nascimento, C. C. N.; Gebremedhin, K. G. Thermal equilibrium of goats. *Journal of Thermal Biology*. v. 58, p. 43–49, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.03.012>

Masaquiza, D.; Ferrán, M. O.; Guamán, S.; Naranjo, E.; Vaca, M.; Curbelo, L. M.; Arenal, A. Geometric morphometric analysis of wing shape to identify populations of *Apis mellifera* in Camagüey, Cuba. *Insects*, v. 14, n. 3, p. 306, 2023. <https://doi.org/10.3390/insects14030306>

Medina, R. G.; Paxton, R. J.; Arjona-Torres, M.; Aké-Villanueva, J. R.; Medina-Medina, L. A.; Quezada-Euán, J. J. G. Effects of simulated tropical heat waves during development on the morphological and reproductive traits of Africanized honey bee. *Insectes Sociaux*, v. 70, n. 3, 327-338, 2023. <https://doi.org/10.1007/s00040-023-00927-2>

Medina, R. G.; Paxton, R. J.; De Luna, E.; Fleites-Ayil, F. A.; Medina, L. A. M.; Quezada-Euán, J. J. G. Developmental stability, age at onset of foraging and longevity of Africanized honeybees (*Apis mellifera* L.) under heat stress (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Thermal Biology*. v. 74, n. 1, p. 214-225, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.04.003>

Medina, R. G.; Paxton, R. J.; De Luna, E.; Fleites-Ayil, F. A.; Medina, L. A. M.; Quezada-Euán, J. J. G. Developmental stability, age at onset of foraging and longevity of Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) under heat stress (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Thermal Biology*, v. 74, p. 214-225, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.04.003>

Medina-Flores, C. A.; Guzmán-Novoa, E.; Flores, C. F. A.; Bañuelos, H. G.; Soto, J. I. A. Honey production and *Varroa destructor* infestation of Africanized honeybee (*Apis mellifera*) colonies with high and low hygienic behavior. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, v. 5, n. 2, p. 157-170, 2014.

Melone, G. G.; Stuligross, C.; Williams, N. M. Heatwaves increase larval mortality and delay development of a solitary bee. *Ecological Entomology*, v. 49, n. 3, p.433-444, 2024. <https://doi.org/10.1111/een.13317>

Menezes, B. D. A. D.; Mattietto, R. D. A.; Lourenço, L. D. F. H. Avaliação da qualidade de méis de abelhas africanizadas e sem ferrão nativas do nordeste do estado do

Pará. **Ciência Animal Brasileira**, 19, e46578, 2018. <https://doi.org/10.1590/1809-6891v19e-46578>

Message, D.; Gonçalves, L. S. Effect of the size of worker brood cells of Africanized honey bees on infestation and reproduction of the ectoparasitic mite *Varroa jacobsoni* Oud. **Apidologie**, v. 26, n. 5, p. 381-386, 1995. <https://doi.org/10.1051/apido:19950503>

Morales-Alonso, A.; Villaverde, T.; Jiménez-Mejías, P. Geometric Morphometrics sheds light on the systematics affinities of two enigmatic dwarf Neotropical sedges (*Carex*, Cyperaceae). **PhytoKeys**, v. 232, p. 167-187, 2023. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.232.100410>

Nelson, R. M.; Wallberg, A.; Simões, Z. L. P.; Lawson, D. J.; Webster, M. T. Genomewide analysis of admixture and adaptation in the Africanized honeybee. **Molecular Ecology**, v. 26, n. 14, p. 3603-3617, 2017. <https://doi.org/10.1111/mec.14122>

Nicolson, S.W. Water homeostasis in bees, with the emphasis on sociality. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. 3, p. 429-434, 2009. <https://doi.org/10.1242/jeb.022343>

Nogueira-Neto, P. The spread of a fierce African bee in Brazil. **Bee World**, v. 45, p. 119-121, 1964.

Nunes, L. A.; Araújo, E. D. D.; Marchini, L. C.; Moreti, A. C. Variation morphogeometrics of Africanized honey bees (*Apis mellifera*) in Brazil. **Iheringia - Série Zoologia**, v. 102, n. 3, p.321-326, 2012. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012005000002>

Nunes, L. A.; Araujo, E. D.; Carvalho, C. A. L.; Waldschmidt, A. M. Population Divergence of *Melipona quadrifasciata anthidioides* (Hymenoptera: Apidae) Endemic to the Semi-arid Region of the State of Bahia, Brazil. **Sociobiology**, v. 52, n. 1, p. 81-93, 2008.

Nunes, L. A.; Costa-Pinto, M. F. F.; Carneiro, P. L. S.; Pereira, D. G.; Waldschmidt, A. M. Divergência Genética em *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae) com base em Caracteres Morfológicos. **Bioscience Journal**, v. 23, n. 1, p. 1-9.

Nunes, L.A.; Passos, G. B.; Carvalho, C. A. L.; Araújo, E. D. Size and shape in *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera; Meliponini). **Brazilian Journal of Biology**, v. 73, n. 4, p. 887-893, 2013. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842013000400027>

O'Connell, D.; Baker, B.; Atauri, D.; Jones, J. Increasing temperature and time in glasshouses increases honey bee activity and affects internal brood conditions. *Journal of insect physiology*, v. 155, 104635, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2024.104635>

Oleksa, A.; Tofilski, A. Wing geometric morphometrics and microsatellite analysis provide similar discrimination of honey bee subspecies. *Apidologie*, v. 46, p. 49–60. <http://dx.doi.org/10.1007/s13592-014-0300-7>

Ostwald, M. M.; Smith, M. L.; Seeley, T. D. The behavioral regulation of thirst, water collection and water storage in honey bee colonies. *Journal of Experimental Biology*, v. 219, n. 14, p. 2156–2165, 2016. <https://doi.org/10.1242/jeb.139824>

Perosa, J. M. Y.; Arauco, E. M. R.; Santos, M. L. A.; Albarracin, V. N. Parâmetros de competitividade do mel Brasileiro. *Revista Informações Econômicas*, v.34, n.3, p.41–48, 2004.

Pinto, M. A.; Rubink, W. L.; Patton, J. C.; Coulson, R. N.; Johnston, J. S. Africanization in the United States: Replacement of Feral European Honeybees (*Apis mellifera* L.) by an African Hybrid Swarm. *Genetics*, v. 170, n. 4, p. 1653–1665, 2005. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.035030>

Poot-Báez, V.; Medina-Hernández, R.; Medina-Peralta, S.; Quezada-Euán, J. J. G. (2020). Intranidal temperature and body size of Africanized honey bees under heatwaves (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, v. 51, n. 3, p. 382–390. <https://doi.org/10.1007/s13592-019-00725-5>

Porrini, L. P.; Quintana, S.; Brasesco, C.; Maggi, M. D.; Porrini, M.P.; Garrido, M. P.; Eguaras, M. J. Current genetic diversity of managed and commercially produced *Apis mellifera* colonies in Argentina inferred by wing geometric morphometrics and COI-COI mtDNA locus. *Apidologie*, v. 53, n. 61, p. 1–17, 2022. <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00970-1>

Porrini, L. P.; Quintana, S.; Brasesco, C.; Porrini, M. P.; Garrido, P. M.; Eguaras, M. J.; Müller, F.; Fernandez, I. P. Southern limit of Africanized honey bees in Argentina inferred by mtDNA and wing geometric morphometric analysis. *Journal of Apicultural Research*, v. 59, n. 4, p. 648–657, 2019. <http://dx.doi.org/10.1080/00218839.2019.1681116>

Quezada-Euán, J. J. G.; Medina, R. G.; Soto-Correa, A.; Pech-Jiménez, C.; Paxton, R. J.; Solís, T.; ... & Moo-Valle, H. Heat domes increase vulnerability of native stingless bees by simultaneously weakening key survival traits. *Science of The Total Environment*, v. 957, 177705, 2024

Quezada-Euan, J. J.; Hinsull, S. M. Evidence of continued European morphometrics and mtDNA in feral colonies of honey bees (*Apis mellifera*) from the Yucatan peninsula, Mexico. *Journal of Apicultural Research*, v. 34, n. 3, p. 161–166, 1995. <https://doi.org/10.1080/00218839.1995.11100901>

Rego Filho, F. S.; Fernandes, A. R. P. M.; Menezes, E. R. Inovação no Semiárido Brasileiro: um estudo bibliométrico. *Revista Ibero-Americana de Ciências Ambientais*, v. 11, n. 7, p. 382–399, 2020. <https://doi.org/10.6008/CBPC2179-6858.2020.007.0031>

Ribeiro, N. L.; Costa, R. G.; Pimenta Filho, E. C.; Ribeiro, M. N.; Bozzi, R. Effects of the dry and the rainy season on endocrine and physiologic profiles of goats in the Brazilian semi-arid region. **Italian Journal of Animal Science**, v. 17, p. 454–461. 2018. <https://doi.org/10.1080/1828051X.2017.1393320>

Rinderer, T. E.; Stelzer, J. A.; Oldroyd, B. P.; Buco, S. M.; Rubink, W. L. Hybridization between European and Africanized honey bees in the neotropical Yucatan peninsula. **Science**, v. 253, n. 5017, p. 309-311, 1991. <https://doi.org/10.1126/science.253.5017.309>

Rohlf, F. J.; Marcus, L. F. A Revolution in morphometrics. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90024-j](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-j)

Rohlf, F. J.; Slice, D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. **Systematic Biology**, v. 39, n. 1, p. 40-59, 1990. <https://doi.org/10.2307/2992207>

Ruttner, F. **Biogeography and taxonomy of honeybees**. Berlim: Springer-verlag, 1988. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-72649-1>

Sanford, M. T. The Africanized honey bee: a biological revolution with human cultural implications: Part IV of five parts. **American Bee Journal**, v. 146, n. 6, p. 528-530, 2006. Santos, R. G. **Longevidade e produção de abelhas rainhas africanizadas (*Apis mellifera* L.) em colmeias sob condições de sol e sombra no Semiárido do Nordeste brasileiro**. 2015. 192 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Pós-graduação em Ciência Animal, Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2015.

Santos, R. G.; Domingos, H. G. T.; Silva, L. A.; Sombra, D. S.; Gramacho, K. P.; Gonçalves, L. S. Comparative study of the performance of africanized bees managed in thermal stress and thermal comfort in a semiarid region. **Acta Veterinaria Brasilica**, v. 17, n. 4, p. 80-85, 2023. <http://dx.doi.org/10.21708/avb.2023.17.4.12083>

Scofield, H. N.; Mattila, H. R. Honey bee workers that are pollen stressed as larvae become poor foragers and waggle dancers as adults. **Plos one**, v. 10, n. 4, e0121731, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121731>.

Seeley, T. D. **Ecologia da Abelha: Um Estudo de Adaptação na Vida Social**, Porto Alegre, RS: Paixão, 2006.

Sheppard, W. S.; Soares, A. E. E.; De Jong, D.; Shimanuki, H. Hybrid status of honey bee populations near the historic origin of Africanization in Brazil. **Apidologie**, v. 22, n. 6, p. 643-652, 1991. <https://doi.org/10.1051/apido:19910607>

Silva, L. A. Comportamento higiênico como resposta ao ácaro *Varroa destructor* em abelhas africanizadas (*Apis mellifera*) no semiárido brasileiro. 2021.138f. **Dissertação** (Mestrado em Produção Animal) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2021.

Silva, L. A.; Silva, A. D.; Domingos, H. G. T.; Bergamo, G. C.; Message, D.; Gramacho, K. P. *Varroa destructor* mite population dynamics in africanized honeybee (*Apis*

mellifera) colonies in a semi-arid region. **Experimental and Applied Acarology**, v. 93, n.3, p. 537-547, 2024. <https://doi.org/10.1007/s10493-024-00944-1>

Simpson, J. Nest Climate Regulation in Honey Bee Colonies. **Science**, 133, 1327–1333, 1961.

Soares, K.; Oliveira, C.; Villegas, L.; Vasconcelos, P.; Rodrigues, A.; Madden, C.; Hale, V. Are you my mother? When host genetics and gut microbiota tell different phylogenetic stories in the Africanized honey bee hybrid (*Apis mellifera scutellata* × spp.). **Microbiology Spectrum**, v. 13, n. 7, e0247524, 2025. <https://doi.org/10.1128/spectrum.02475-24>

Sombra, D. S. **Monitoramento do desenvolvimento de colônias de abelhas africanizadas sobre a influência do ambiente sol e sombra na região semiárida do nordeste brasileiro (Mossoró-RN)**. 2013. 68 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal) – Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2013.

Stabentheiner, A.; Kovac, H.; Brodschneider, R. Honeybee colony thermoregulation – regulatory mechanisms and contribution of individuals in dependence on age, location and thermal stress. **PLoS ONE**, v. 5, n. 1, e8967, 2010. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0008967>

Stabentheiner, A.; Vollmann, J.; Kovac, H.; Crailsheim, K. Oxygen Consumption and Body Temperature of Active and Resting Honeybees. **Journal of Insect Physiology**, v. 49, n. 9, p. 881–889, 2003. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(03\)00148-3](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(03)00148-3)

Stort, A. C.; Gonçalves, L. S. A abelha africanizada e a situação atual da apicultura no Brasil. **Ciência e Cultura**, v. 31, n. 1, p. 32-43, 1979.

Tarpy, D. R., Delaney, D. A.; Seeley, T. D. Mating frequencies of honey bee queens (*Apis mellifera* L.) in a population of feral colonies in the northeastern United States. **PLoS ONE**, v. 10, p. e0118734, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118734>

Tatsuta, H.; Takahashi, K. H.; Sakamaki, Y. Geometric morphometrics in entomology: Basics and applications. **Entomological Science**, v. 21, n. 2, p. 164-184, 2018. <https://doi.org/10.1111/ens.12293>

Teixeira, É. W.; Guimarães-Cestaro, L.; Alves, M. L. T. M. F.; Martins, M. F.; Luz, C. F. P. D.; Serrão, J. E. Spores of *Paenibacillus* larvae, *Ascosphaera apis*, *Nosema ceranae* and *Nosema apis* in bee products supervised by the Brazilian Federal Inspection Service. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 62, p. 188-194, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2018.04.001>

Teixeira, É.; Ferreira, E.; Da Luz, F.; Martins, M.; Ramos, T.; & Lourenço, A. European Foulbrood in stingless bees (Apidae: Meliponini) in Brazil: old disease, renewed threat. **Journal of invertebrate pathology**, v. 172, 107357, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2020.107357>

Teixeira, É.; Viana, T.; Lima, M.; Martins, G.; & Lourenço, A. Detection and identification of *Melissococcus plutonius* in stingless bees (Apidae: Meliponini) from

Brazil.. **Journal of invertebrate pathology**, 108418, 2025.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2025.108418>

Vanderplanck, M.; Martinet, B.; Carvalheiro, L. G.; Rasmont, P.; Barraud, A.; Renaudeau, C.; & Michez, D. Ensuring access to high-quality resources reduces the impacts of heat stress on bees. **Scientific reports**, v. 9, n. 1, 12596, 2019.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-49025-z>

Vidal, M. F. **Mel Natural: Cenário mundial, cenário brasileiro e sustentabilidade**. Caderno Setorial ETENE, Ano 7, n. 219 abril de 2022. Banco do Nordeste do Brasil. Fortaleza-CE.2022.

Vidal, M. F. **Produção de mel na área de atuação do bnb entre 2011 e 2016**. Caderno Setorial ETENE. v.1, n.30, p. 1 – 12, 2018.

Wallberg, A.; Glémin, S.; Webster, M. T. Extreme Recombination Frequencies Shape Genome Variation and Evolution in the Honeybee, *Apis mellifera*. **PLOS Genetics**, v. 11, n. 4, p. 1-27, 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005189>

Whitfield, C. W.; Behura, S. K.; Berlocher, S. H.; Clark, A. G.; Johnston, J. S.; Sheppard, W. S.; Smith, D.; Suarez, A.; Weaver, D.; Tsutsui, N. D. Thrice out of Africa: ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*. **Science**, v. 314, n. 5799, p. 642-645, 2006. <https://doi.org/10.1126/science.1132772>

Winston, M. L. (1991). **The biology of the honey bee**. harvard university press.

Winston, M. L. The biology and management of Africanized honey bees. **Annual Review of Entomology**, v. 37, p. 173-193, 1992.

Zárate, D.; Lima, T. G.; Poole, J. D.; Calfee, E.; Burton, R. S.; Kohn, J. R. Admixture in africanized honey bees (*Apis mellifera*) from Panama to San Diego, California (USA). **Ecology and evolution**, v. 12, n. 2, p. 1-13, 2022.
<https://doi.org/10.1002/ece3.8580>

Zarate, D.; Mukogawa, B.; Kohn, J.; Nieh, J. C. Seasonal variation in defense behavior in European and scutellata-hybrid honey bees (*Apis mellifera*) in Southern California. **Scientific Reports**, v. 13, n. 1, 12790, 2023.

Zelditch, M. L.; Swiderski, D. L.; Sheets, H. D. **Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer**; Elsevier Science Publishing Co Inc.: San Diego, CA, USA, 2012.

Zhao, H., Li, G.; Guo, D.; Li, H.; Liu, Q.; Xu, B.; & Guo, X. Response mechanisms to heat stress in bees. **Apidologie**, v. 52, n. 2, p. 388-399, 2021.
<https://doi.org/10.1007/s13592-020-00830-w>

CAPÍTULO II

MORFOMETRIA GEOMÉTRICA E A IDENTIFICAÇÃO DE ABELHAS AFRICANIZADAS NO CONTINENTE AMERICANO: REVISÃO SISTEMÁTICA

(Artigo original)

Submetido ao periódico: **Brazilian Journal of Biology**

Qualis (Quadriênio 2017-2020): A3

Fator de impacto: 1.50

Morfometria geométrica e a identificação de abelhas africanizadas no Continente Americano: revisão sistemática

Geometric morphometrics and the identification of africanized bees in the American Continent: a systematic review

L. A. Silva^{1*}; T. D. F. Lima¹; L. A. Nunes²; R. H. R. Moreira³; T. A. Lima³; H. G. T. Domingos⁴; D. A. E. Façanha⁵; K. P. Gramacho³

¹*Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal, Universidade Federal Rural do Semi-Árido, 59.625-900, Mossoró-Rio Grande do Norte, Brasil*

²*Colegiado de Nutrição, Universidade de Excelência, 45.204-068, Jequié-Bahia, Brasil*

³*Departamento de Ciências Animais, Universidade Federal Rural do Semi-Árido, 59.625-900, Mossoró-Rio Grande do Norte, Brasil*

⁴*Departamento de Ciências Animais, Universidade Estadual Vale do Acaraú, 62.040-370, Sobral-Ceará, Brasil*

⁵*Instituto de Cultura e Arte, Universidade Federal do Ceará, 60.020-181, Fortaleza-Ceará, Brasil*

*abzleandro@gmail.com

(Recebido em dia de mês de ano; aceito em dia de mês de ano)

O objetivo deste estudo foi avaliar a aplicabilidade da morfometria geométrica (MG) e sua eficácia na identificação da variação morfológica em abelhas africanizadas no Continente Americano, fornecendo uma base científica para seu uso como alternativa viável e acessível às análises genômicas. A busca por artigos foi realizada entre 16 e 18 de junho de 2024, em cinco bases de dados (PubMed-PMC, Scopus, Web of Science, Scielo e Science Direct) usando uma estratégia de busca abrangente. De um conjunto inicial de 5.996 registros, 11 artigos publicados entre 2003 e 2023 foram selecionados com base em critérios de inclusão rigorosos (estudos no Continente Americano que usaram MG para identificar o processo de africanização). Estes estudos foram conduzidos no Brasil (n = 5), Argentina (n = 4), EUA (n = 1) e Cuba (n = 1). Em todos os estudos, a MG utilizou a asa anterior como estrutura padrão. Em relação à sensibilidade do método, 63,63% (n=7) dos autores relataram taxas de precisão de identificação superiores a 76%. Crucialmente, os estudos que compararam diretamente a MG com marcadores genéticos encontraram uma forte concordância entre as técnicas. Estes resultados indicam que a morfometria geométrica é uma ferramenta promissora e de baixo custo para identificar morfotipos africanizados, apresentando resultados muitas vezes comparáveis aos obtidos por abordagens genéticas. Conclui-se que a MG possui forte potencial de aplicação em estudos de monitoramento populacional e taxonômicos, sendo particularmente útil em cenários com restrições orçamentárias, embora sua consolidação dependa de maior padronização metodológica e da expansão de estudos comparativos.

Palavras-chave: *Apis mellifera*, Africanização, Taxonomia

The objective of this study was to evaluate the applicability of geometric morphometrics (GM) and its effectiveness in identifying morphological variation in Africanized bees in the American Continent, providing a scientific basis for its use as a viable and accessible alternative to genomic analyses. The search for articles was conducted between June 16 and 18, 2024, across five databases (PubMed-PMC, Scopus, Web of Science, Scielo, and Science Direct) using a comprehensive search strategy. From an initial set of 5,996 records, 11 articles published between 2003 and 2023 were selected based on strict inclusion criteria (studies in the American Continent that used GM to identify the Africanization process). These studies were conducted in Brazil (n = 5), Argentina (n = 4), the USA (n = 1), and Cuba (n = 1). In all studies, GM used the forewing as the standard structure. Regarding the method's sensitivity, 63.63% (n=7) of the authors reported identification accuracy rates above 76%. Crucially, studies that directly compared GM with genetic markers found a strong agreement between the techniques. These results indicate that geometric morphometrics is a promising and low-cost tool for identifying Africanized morphotypes, often yielding results comparable to those obtained by genetic approaches. It is concluded that GM has strong potential for application in population monitoring and taxonomic studies, being particularly useful in scenarios with budget constraints, although its consolidation depends on greater methodological standardization and the expansion of comparative studies.

Keywords: *Apis mellifera*, Africanization, Taxonomy

1. INTRODUÇÃO

A abelha africanizada é um poli-híbrido originado do cruzamento da abelha africana (*Apis mellifera scutellata*) com subespécies europeias (*Apis mellifera ligustica*, *Apis mellifera carnica* e *Apis mellifera mellifera*) (Kerr, 1967). Esse processo de hibridização teve início no final da década de 1950 (Kerr, 1967; Winston, 1992). Estudos indicam que aproximadamente 85% do genoma da abelha africanizada é derivado de *A. m. scutellata* (Nelson et al., 2017).

Durante sua expansão pelas Américas, as abelhas africanizadas encontraram barreiras geográficas, especialmente em regiões de clima temperado ou altitudes superiores a 2500 metros (Quezada-Euán et al., 2003). Essa limitação geográfica explica sua notável capacidade de desenvolvimento em regiões tropicais.

O clima influencia diretamente a presença de marcadores genéticos em populações de abelhas africanizadas. No México, por exemplo, regiões de clima tropical apresentam maior introgressão de genes africanos, enquanto áreas temperadas mostram uma introgressão reduzida (Medina-Flores et al., 2014). Esse padrão sugere maior grau de africanização em regiões semiáridas quentes e subtropicais e predominância de

características europeias em regiões temperadas (Rinderer et al., 1991; Sheppard et al., 1991; Medina-Flores et al., 2014).

O sucesso adaptativo das abelhas africanizadas em climas tropicais pode ser atribuído a características como comportamento enxameatório e reprodutivo expressivo, além da ampla adaptação a diferentes tipos de ninhos (Cridland et al., 2017; Nelson et al., 2017; Calfee et al., 2020). Essas abelhas são capazes de ajustar comportamentos a nível de colônia para manter a homeostase e o equilíbrio social, sendo influenciadas pela disponibilidade de recursos como alimento, água, temperatura e radiação solar (Domingos et al., 2018).

A identificação de abelhas africanizadas nas Américas tem sido amplamente conduzida por meio de ferramentas ômicas, como a identificação de Polimorfismos de Nucleotídeo Único (SNPs) ou análise de DNA mitocondrial. No entanto, estas tecnologias são financeiramente onerosas e inacessíveis para muitos pesquisadores, apicultores e programas de melhoramento, particularmente em regiões com menor financiamento a pesquisa. Neste contexto, a morfometria geométrica (MG) emerge não apenas como uma ferramenta precisa, mas como uma alternativa estratégica de alto custo-benefício para identificação taxonômica e o estudo de variações intra-subespécies (Francoy et al., 2008; Porrini et al., 2022).

A MG utiliza análises estatísticas avançadas para extrair informações espaciais de estruturas morfológicas, proporcionando maior precisão em relação à morfometria tradicional (Francoy et al., 2012; Bianchi et al., 2023). Essa abordagem tem se mostrado eficaz na identificação de variações morfológicas em organismos de diferentes tamanhos e formatos (Nunes et al., 2012; Chen et al., 2018; Bianchi et al., 2023), com resultados comparáveis aos obtidos por meio de microsatélites (Oleksa e Tofilski, 2015).

Esta revisão sistemática visa, portanto, sintetizar as evidências científicas disponíveis sobre o uso da morfometria geométrica (MG) na identificação de abelhas africanizadas, discutindo seu potencial como uma ferramenta confiável, acessível e complementar às análises genômicas, especialmente em contextos de limitação de recursos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Pesquisa estratégica

Esta revisão foi conduzida seguindo métodos de pesquisa sistemática e relatada de acordo com as diretrizes de boas práticas do PRISMA 2020 statement (Page et al., 2021). A busca por artigos primários foi realizada entre os dias 16 e 18 de junho de 2024, nas bases de dados PubMed-PMC, Scopus, Web of Science, SciELO e ScienceDirect. A questão da pesquisa foi estruturada utilizando os critérios PICO, sendo a população (P) *Apis mellifera*, a intervenção (I) o uso da morfometria geométrica, a comparação (C) comparação com abordagem genética e o resultado (O) a identificação do processo de africanização no continente americano.

A estratégia de busca foi desenvolvida de forma ampla para atender o máximo de artigos indexados, com base nas seguintes palavras-chave: ("*Apis mellifera*" OR "*honeybees*") AND ("*Geometric morphometrics*" OR "*Morphological variation*" OR "*geometric morphometrics analysis*" OR "*Geometric estimates*" OR "*Fluctuating asymmetry*" OR "*African morphotype*" OR "*Africanized morphotype*" OR "*africanization*" OR "*africanized honey bee*" OR "*hybridization*"). Essa estratégia foi aplicada às quatro primeiras bases de dados. Para a ScienceDirect, devido à limitação de operadores booleanos, a busca foi ajustada para: ("*Apis mellifera*") AND ("*Geometric morphometrics*" OR "*Morphological variation*" OR "*Geometric estimates*" OR "*Fluctuating asymmetry*" OR "*African morphotype*" OR "*Africanized morphotype*" OR "*africanized honey bee*" OR "*hybridization*").

Os artigos recuperados foram exportados para o gerenciador de referências Mendeley para análise posterior. A busca não teve restrições quanto ao período de publicação ou idioma, mas foi limitada geograficamente ao Continente Americano, onde a presença de abelhas africanizadas é registrada.

2.2 Processo de Triagem

Após a exportação dos artigos e a remoção de duplicatas, foi realizada uma triagem inicial baseada no título e/ou resumo, com os seguintes critérios de inclusão: Os artigos primários abordavam a hibridização de abelhas europeias com a subespécie

africana no Continente Americano; Utilizavam a MG ou mencionavam análises envolvendo abelhas africanizadas; Estudos que não especificavam explicitamente *Apis mellifera*, mas incluíam termos como "abelhas" ou "abelhas melíferas", também foram considerados para a segunda etapa. Literatura cinzenta, como livros, capítulos de livros, relatórios técnicos, teses e dissertações, foi excluída.

Na segunda etapa da triagem, os textos completos dos artigos selecionados na etapa inicial foram analisados. Para inclusão na seleção final, os artigos deveriam apresentar pesquisas que discutissem diretamente o processo de africanização nas Américas ou tratassem da identificação de ecótipos utilizando a MG. Artigos que não fornecessem evidências ou discussões relevantes sobre a africanização com o uso desta técnica foram excluídos.

2.3 Critérios de qualidade dos artigos

Foram estabelecidos sete critérios para avaliar a qualidade dos artigos incluídos na pesquisa: o estudo ter passado por avaliação por dois revisores; o tamanho mínimo da amostra ter sido de 10 indivíduos por colônia; a asa anterior (direita ou esquerda) foi utilizada como órgão padrão para análise; o número de marcos anatômicos utilizados foi o padrão de 19 pontos; os estudos realizaram comparações entre abelhas africanizadas e as subespécies de origem; foi realizada a comparação com análises mitocondriais; o texto apresentou a sensibilidade do método na classificação taxonômica.

O potencial para meta-análise foi avaliado de acordo com as diretrizes PRISMA. No entanto, um grau significativo de heterogeneidade metodológica foi observado entre os estudos incluídos. Essa heterogeneidade foi expressa em aspectos-chave como: variabilidade nas métricas de desfecho (ex.: percentual de classificação correta, distância de Mahalanobis), diferenças no desenho amostral (número de colônias, abelhas por colônia), divergência na composição do grupo controle e discrepâncias nos protocolos de MG (número de *landmarks*, estruturas analisadas etc.). Essa heterogeneidade irreduzível tornou uma meta-análise quantitativa inviável e metodologicamente inadequada. Consequentemente, uma síntese narrativa qualitativa foi escolhida como a abordagem mais adequada para avaliar e interpretar criticamente o corpo de evidências.

3. RESULTADOS

A busca sistemática resultou na identificação de 5.996 artigos, nas bases de dados PubMed-PMC (n = 3.438), Scopus (n = 793), Web of Science (n = 646), Scielo (n = 34) e Science Direct (n = 1085). Na primeira etapa da triagem, em que foram avaliados o título e/ou resumo dos estudos, foram excluídos 97,36% dos artigos por não atenderem aos critérios de inclusão (Tabela 1).

Na segunda etapa, 38 artigos foram excluídos por estarem duplicados e 109 por não atenderem aos critérios de inclusão (A tabela com todas as referências não foi incluída por causa de sua grande extensão, entretanto, mediante solicitação esta poderá ser disponibilizada), ou seja, estavam geograficamente fora do Continente Americano (n = 5); não empregaram MG (n = 32); avaliaram a africanização usando apenas abordagem genética (n = 27); fizeram uso da MG em abelhas de outras espécies e/ou subespécies de *Apis mellifera* (n = 2); não focou em africanização (n = 6), fez uso apenas de morfometria tradicional para identificação do morfotipo africanizado (n = 33) ou era apenas revisão de literatura (n = 4) não identificado na primeira etapa de exclusão.

Tabela 1. Triagem dos artigos para formação do banco de dados.

Bases de dados	Artigos (N)	Artigos (%)
PubMed-PMC	3438	57,34
Scopus	793	13,22
Web of Science	646	10,77
Scielo	34	0,57
Science direct	1085	18,10
Total de artigos encontrados na busca	5.996	100
Total de Artigos selecionados na etapa 1	158	2,64
Artigos excluídos	Artigos (N)	Artigos (%)
Duplicados	38	0,63
Não atenderam aos critérios de inclusão pelo título e/ou resumo (Etapa 1)	5.838	97,36
Não atenderam aos critérios de inclusão pela leitura do texto completo (Etapa 2)	109	1,82
Total de artigos excluídos	5.985	99,82
	Artigos (N)	Artigos (%)
Artigos elegíveis	11	0,18

Utilizando a estratégia de busca, onze artigos publicados, entre 2003 e 2023, foram incluídos nesta revisão sistemática (Tabela 2). Estes estudos foram realizados no Brasil (45,45%, n = 5), Argentina (36,37%, n = 4), Estados Unidos (9,09%, n = 1) e Cuba (9,09%, n = 1), publicados em 7 periódicos diferentes. O número de colônias utilizadas variou de 8 a 486, a depender da disponibilidade e do objetivo a ser atendido, entretanto, 45,45% dos trabalhos usaram entre 8 e 12 colônias. Nove artigos usaram asas de abelhas europeias e africanas (subespécies que as deram origem) para comparar com asas de abelhas híbridas (Tabela 2).

Tabela 2. Caracterização geral dos artigos elegíveis com informações sobre o autor/ano, o país, número de colônias, número de abelhas por colônia, estrutura analisada, número de landmarks, grupo controle e a sensibilidade da técnica de morfometria geométrica (MG).

Autor	País	Colmeia	Abelhas/ colmeia	Órgão	Landmarks	Controle	Sensibilidade (%)
Nunes <i>et al.</i> (2012)	Brasil	260	10	Asa /corbicula	20	Não	76
Francoy <i>et al.</i> (2009)	Brasil	30	5	Asa	5	Sim	94 africanizadas/ 100 subespécies
Francoy <i>et al.</i> (2006)	Brasil	10	5	Asa	19	Sim	85 MG/83,6 ABIS
Francoy <i>et al.</i> (2012)	Brasil	12	40	Asa	19	Sim	89 Operárias/100 zangões
Francoy <i>et al.</i> (2008)	Brasil	394		Asa	19	Sim	99
Litvinoff <i>et al.</i> (2022)	Argentina	10	5	Asa	19	Sim	N. especificado.
Masaquiza <i>et al.</i> (2023)	Cuba	45	10	Asa	19	Sim	97,7
Porrini <i>et al.</i> (2019)	Argentina	486	10	Asa	19	Sim	N. especificado
Porrini <i>et al.</i> (2022)	Argentina	634	10	Asa	19	Sim	81,15
Schneider <i>et al.</i> (2003)	Estados Unidos	8	35	Asa	12	Sim	N. especificado
Bianchi <i>et al.</i> (2023)	Argentina	11	10	Asa/perna/ Prosbócide	19	Não	N. especificado

De acordo com os critérios de qualidade, a pontuação máxima atribuída a cada artigo é de 14 pontos (Tabela 3). Baseado nisso, apenas 9,09% dos artigos atenderam a todos os critérios de qualidade; 45,45% alcançaram 13 pontos; 27,27% com pontuação

12 e 18,18% obtiveram a menor pontuação com 11 pontos. Todos os trabalhos foram publicados em periódicos que têm como critério de avaliação, a revisão por pelo menos 2 revisores antes da aceitação e publicação do artigo.

Tabela 3. Avaliação da qualidade dos artigos de acordo com os critérios estabelecidos.

Autoria	A	B	C	D	E	F	G	Total
Nunes <i>et al.</i> (2012)	2	2	2	1	1	2	2	12
Francoy <i>et al.</i> (2009)	2	1	2	2	2	2	2	13
Francoy <i>et al.</i> (2006)	2	1	1	2	1	2	2	11
Francoy <i>et al.</i> (2012)	2	2	2	2	1	2	2	13
Francoy <i>et al.</i> (2008)	2	1	2	2	1	2	2	12
Litvinoff <i>et al.</i> (2022)	2	2	2	2	2	2	1	13
Masaquiza <i>et al.</i> (2023)	2	2	2	2	1	2	2	13
Porrini <i>et al.</i> (2019)	2	2	2	2	2	2	1	13
Porrini <i>et al.</i> (2022)	2	2	2	2	2	2	2	14
Schneider <i>et al.</i> (2003)	2	2	1	2	1	2	1	11
Bianchi <i>et al.</i> (2023)	2	2	2	1	2	2	1	12

Nota: A) Avaliação revisada por pares: estudos avaliados por dois revisores (2 pontos); quando a avaliação não foi por pares (1 ponto). B) Número de abelhas por colônia: quando utilizadas 10 ou mais operárias por colônia (2 pontos); quando foram utilizadas nove ou menos abelhas operárias (1 ponto). C) Número de marcos anatômicos: quando utilizados 19/+ marcos anatômicos na asa anterior, seja direita ou esquerda (2 pontos); quando utilizados 18 ou menos (1 ponto). D) Comparação com subespécies: quando comparadas as abelhas africanizadas com subespécies que a deram origem (2 pontos); quando não especificado a comparação com subespécies (1 ponto). E) Comparação com abordagem genética: quando comparado a morfometria geométrica com análise mitocondrial (2 pontos); quando não comparado (1 ponto). F) Uso da asa anterior direita ou esquerda como órgão padrão: usou a asa anterior como órgão de variação (2 pontos), usou apenas outro órgão (1 ponto). G) Sensibilidade da morfometria geométrica: se foi descrito no texto o valor da sensibilidade do método na caracterização taxonômica (2 pontos); se não descreveu (1 ponto).

Foi observado que em 45,45% dos artigos os autores utilizaram apenas MG e foram desenvolvidos nos Estados Unidos (Schneider *et al.*, 2003), no Brasil (Francoy *et al.*, 2006 e 2012; Nunes *et al.*, 2012) e em Cuba (Masaquiza *et al.*, 2023); 27% (n = 3) foram desenvolvidos na Argentina, usando MG e abordagem genética (AG) para comparação do morfotipo com o mitótipo (Porrini *et al.*, 2019, 2022; Litvinoff *et al.*, 2022). Francoy *et al.* (2008) comparou a MG com o software ABIS (Sistema automático de identificação de abelhas). Além disso, em dois trabalhos os autores aplicaram 3 metodologias, a saber: Francoy *et al.* (2009) que aplicou MG, AG e ABIS e Bianchi *et al.* (2023) que além da AG e MG também fez uso de morfometria tradicional (MT) em algumas análises morfométricas.

Em todas as pesquisas realizadas, a MG teve como órgão padrão a asa anterior (direita ou esquerda) das abelhas e a depender do objetivo da pesquisa, outros órgãos foram usados para avaliar a variação de forma e tamanho, como corbícula ou perna posterior e glossa (Nunes et al., 2012 e Bianchi et al., 2023).

O número de indivíduos por colônia variou de 5 a 40, sendo que na maioria dos artigos ($n = 6$) foram usadas 10 amostras por colônia. Oito autores (72%) demarcaram 19 marcos anatômicos, para avaliar variação de forma e tamanho. Os demais autores (Schneider et al., 2003; Franco et al., 2009 e Nunes et al., 2012) empregaram 5, 12 ou 20 pontos homólogos, respectivamente. O uso do grupo controle, ou seja, análise comparativa com asas de abelhas das subespécies que deram origem ao poli-híbrido africanizado (*A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. mellifera*, *A. m. scutellata*), foi aplicado em 81,81% ($n = 9$) das pesquisas.

Quanto a descrição do percentual de identificação correta das abelhas analisadas, ou seja, a sensibilidade do método na caracterização taxonômica dos híbridos e subespécies, 63,63% ($n = 7$) dos autores deixaram claro no texto essa informação, os demais não especificaram ou apenas descreveram o valor da distância de Mahalanobis (D^2).

4. DISCUSSÃO

Os resultados desta revisão sistemática consolidam um corpo de evidências que suporta a morfometria geométrica (MG) como uma ferramenta robusta para a identificação de abelhas africanizadas no Continente Americano. A acurácia do método foi consistentemente alta entre os estudos analisados, com taxas de classificação correta frequentemente superiores a 85%. Por exemplo, trabalhos realizados, em Cuba e Brasil, reportaram valores de precisão notáveis de 97,29% (Masaquiza et al., 2023) e 89,94% (Franco et al., 2012), respectivamente, utilizando o protocolo de 19 landmarks na asa anterior. Além dessa precisão intrínseca, um achado crucial que valida a confiabilidade taxonômica da MG é a sua forte concordância com análises genéticas quando ambas as metodologias são aplicadas. Este ponto é ilustrado de forma particularmente clara pelos estudos de Porrini et al. (2019) e Litvinoff et al. (2022) na Argentina, onde a distribuição geográfica de mitótipos africanos (identificados via DNA) coincidiu perfeitamente com os gradientes morfométricos observados (distâncias de Mahalanobis para *A. m.*

scutellata). Essa convergência de evidências a partir de técnicas independentes sugere que a MG pode ser considerada uma ferramenta confiável para inferir ancestralidade e grau de africanização em populações de abelhas.

Para além da sua precisão e validade, contudo, a discussão revela uma vantagem prática decisiva da morfometria geométrica: a sua acessibilidade e custo-benefício. Como demonstrado de forma paradigmática por Franco et al. (2008), a MG mostrou uma eficiência analítica comparável a do software automatizado ABIS, porém com uma diferença crítica: sua dependência de softwares de livre acesso em contraposição a sistemas privados. Este aspecto, somado a uma infraestrutura de análise de relativo baixo custo, baseada em estereomicroscópio, câmera e computador, posiciona a MG como uma tecnologia democratizante. Ela se apresenta, portanto, como uma opção viável e estratégica para monitoramento genético participativo e pesquisa em instituições com restrições orçamentárias, sem que esta acessibilidade represente uma concessão no rigor científico.

É importante reconhecer, ainda, que a heterogeneidade metodológica entre os estudos incluídos, como a variação no número de colônias amostradas e na forma de reportar os resultados, foi uma característica marcante que impossibilitou uma meta-análise quantitativa. Estudos como o de Nunes et al. (2012), que encontrou uma taxa de classificação mais baixa (76%) atribuída a grande diversidade fenotípica das abelhas no Brasil, ilustram como fatores ambientais e geográficos podem influenciar os resultados. Esta variação, longe de invalidar a técnica, ressalta a complexidade do objeto de estudo e enfatiza a necessidade futura de se estabelecer protocolos padronizados que permitam comparações mais diretas e ampliem ainda mais o potencial de aplicação desta ferramenta promissora.

De forma integrada, os resultados analisados sugerem que a eficácia da morfometria geométrica depende fortemente de condições metodológicas consistentes. Estudos que adotaram o protocolo de 19 landmarks na asa anterior, com amostragens superiores a 10 operárias por colônia e presença de grupos-controle representativos das subespécies parentais, obtiveram taxas de acurácia acima de 85% (Franco et al., 2008; Masaquiza et al., 2023). Já no estudo de Nunes et al. (2012), a taxa de classificação foi relativamente mais baixa (76%), mas isso se deveu ao fato da análise ter sido realizada exclusivamente com abelhas africanizadas coletadas nas cinco regiões geográficas do Brasil. Nesse caso, uma menor acurácia não reflete uma limitação da técnica, mas sim a

alta variabilidade fenotípica intra-populacional das africanizadas, evidenciando como fatores ecológicos e regionais influenciam a diferenciação morfológica. Essas discrepâncias reforçam a necessidade de padronização dos protocolos e de delineamentos experimentais robustos, de modo a ampliar a comparabilidade entre estudos e explorar de forma mais precisa o potencial da MG como ferramenta de monitoramento e caracterização taxonômica.

O uso da MG revelou um dinâmico e complexo processo de hibridização entre subespécies de abelhas no Continente Americano, influenciado por fatores ambientais e antrópicos. Na Argentina, por exemplo, ao Norte da latitude 35°, as abelhas analisadas por Porrini *et al.* (2019) foram classificadas como morfotipo africanizado, apresentando a maior similaridade com a *A. m. scutellata* (Mahalanobis de 2.2859). Semelhantemente, 88,64% dessas mesmas abelhas foram classificadas como mitótipo africano (*A. m. scutellata*), ou seja, africanização.

Estudos confirmaram que a africanização continua em curso, embora sem influência em Cuba (Masaquiza *et al.*, 2023). Os estudos também evidenciaram a sensibilidade da MG na identificação dos processos de hibridização ocorrido ao longo dos anos no Continente Americano, como a africanização, a partir da análise morfológica das asas anteriores das abelhas operárias. Essa ferramenta também permitiu a identificação de um novo híbrido, denominado híbrido cubano, sem interferência das abelhas africanizadas nesse processo (Masaquiza *et al.*, 2023).

A MG contribui para o estudo da evolução e adaptação das abelhas africanizadas, permitindo avaliar sua diferenciação morfológica em relação às subespécies europeias (Francoy *et al.*, 2009; Porrini *et al.*, 2019). Sua rapidez e precisão reforçam seu potencial como ferramenta relevante para o monitoramento da expansão, ainda em curso, das abelhas africanizadas no Continente Americano (Francoy *et al.*, 2008; Litvinoff *et al.*, 2022).

A identificação de morfotipos africanizados é crucial para fornecer informações detalhadas sobre distribuição, hibridização e diversidade genética das abelhas utilizadas na apicultura das Américas. Essas descobertas têm implicações relevantes para o manejo apícola, a conservação da diversidade genética e o controle da expansão das abelhas africanizadas, quando necessário. Os resultados reforçam a importância do uso de abordagens multidisciplinares no estudo da biologia e ecologia das abelhas.

A continuidade do uso desta técnica na identificação das abelhas africanizadas é essencial para o monitoramento da sua expansão e para estudos evolutivos e adaptativos. A aplicação dessa ferramenta em outras regiões do corpo das abelhas operárias, como corbícula e cabeça, além da inclusão de zangões e rainhas nas análises, pode ampliar a compreensão sobre as variações morfológicas e a influência do ambiente nesse processo.

Em síntese, a morfometria geométrica não apenas contribui para avanços conceituais em taxonomia e evolução, mas também possui implicações práticas diretas para a apicultura e a conservação. A possibilidade de identificar morfotipos africanizados com baixo custo e relativa rapidez permite seu uso em programas de monitoramento de larga escala, em estratégias de manejo da variabilidade genética e até mesmo em iniciativas de seleção de colônias adaptadas a diferentes contextos ambientais. Dessa forma, a consolidação da MG como ferramenta complementar às análises moleculares poderá ampliar significativamente o acesso a diagnósticos confiáveis, especialmente em regiões onde os recursos financeiros e tecnológicos são limitados.

5. CONCLUSÃO

Com base nas evidências, a morfometria geométrica demonstra alto potencial como ferramenta para identificação de abelhas africanizadas em estudos taxonômicos e de monitoramento populacional. Os resultados disponíveis indicam que, em muitos casos, a acurácia obtida é elevada e, quando comparada a marcadores genéticos, apresenta forte concordância. No entanto, a quantidade restrita de estudos e a heterogeneidade metodológica ainda limitam generalizações amplas. Dessa forma, a morfometria geométrica deve ser entendida como uma alternativa promissora e de baixo custo, especialmente em contextos de restrição orçamentária, mas cuja plena validação depende de maior padronização metodológica e de novas comparações diretas com abordagens moleculares. Pesquisas futuras devem investir na construção de protocolos uniformes que permitam comparações mais consistentes entre estudos.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Núcleo de Estudos Científico e Tecnológico em Abelhas do Semiárido (NECTAS) por todo o apoio e facilidades oferecidas para a realização deste estudo, bem como à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior

(CAPES) pela concessão da bolsa de estudos ao 1º autor e ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal (PPGCA) da UFRSA pelo apoio.

REFERÊNCIAS

Bianchi EM, Ferrari C, Aguirre NC, Filippi CV, Vera PA, Puebla AF, Lanzavecchia SB. Phenotypic and genetic characterization of Africanized *Apis mellifera* colonies with natural tolerance to *Varroa destructor* and contrasting defensive behavior. Front Insect Sci. 2023 Aug; 3:1175760, <https://doi.org/10.3389/finsc.2023.1175760>

Calfee E, Agra MN, Palacio MA, Ramírez SR, Coop G. Selection and hybridization shaped the rapid spread of African honey bee ancestry in the Americas. PLoS genetics. 2020 Oct;16(2):e1009038, <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009038>

Cridland JM, Tsutsui ND, Ramírez SR. The complex demographic history and evolutionary origin of the western honeybee, *Apis mellifera*. Genome Biol Evol. 2017 Feb;9(2):457-472, <https://doi.org/10.1093/gbe/evx009>

Domingos HGT, Sombra DS, Santos RG, Gramacho KP, Gonçalves LS. Surface Temperature and Heat Transfer between Body Regions of Africanized Honeybees (*Apis mellifera* L.) in Hives under Sun and Shade Conditions in the Northeastern Semi-arid Region of Brazil. J Agric Sci Technol. 2018 Jan;8(1):28-35, <http://dx.doi.org/10.17265/2161-6256/2018.01.004>

Francoy TM, Gonçalves LS, De Jong D. Rapid morphological changes in populations of hybrids between Africanized and European honey bees. Genet Mol Res. 2012 Sep;11(3):3349-3356, <https://doi.org/10.4238/2012.September.17.5>

Chen Y, Jabbour F, Novikov A, Wang W, Gerber S. A study of floral shape variation in *Delphinieae* (Ranunculaceae) using geometric morphometrics on herbarium specimens. Bot Letters. 2018 Feb;165(3-4):368–376, <https://doi.org/10.1080/23818107.2018.1427145>

Francoy TM, Prado PRR, Gonçalves LS, Fontoura-Costa L, De Jong D. Morphometric differences in a single wing cell can discriminate *Apis mellifera* racial types. Apidologie. 2006 Jan;37:91-97, <http://dx.doi.org/10.1051/apido:2005062>

Francoy TM, Wittmann D, Drauschke M, Müller S, Steinhage V, Bezerra-Laure MA, Gonçalves LS. Identification of Africanized honey bees through wing morphometrics: two fast and efficient procedures. Apidologie. 2008 Sep;39:488-494, <https://doi.org/10.1051/apido:2008028>

Francoy TM, Wittmann D, Steinhage V, Drauschke M, Müller S, Cunha DR, Gonçalves LS. Morphometric and genetic changes in a population of *Apis mellifera* after 34 years of Africanization. Genet Mol Res. 2009 ;8(2): 709-717, <https://doi.org/10.4238/vol8-2kerr019>

Kerr WE. Introdução de abelhas africanas no Brasil. *Brasil Apícola*. 1957 Mar;3:211-213.

Litvinoff L, Menescardi F, Porrini L, Russo R, Liendo MC, Nucci A, Galindo-Cardona A. Morphometric and genetic characterization as tools for selection of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) stocks in an area of natural hybridization in Argentina. *Front Insect Sci*. 2022 Jan;2:1073999, <https://doi.org/10.3389/finsc.2022.1073999>

Masaquiza D, Ferrán MO, Guamán S, Naranjo E, Vaca M, Curbelo LM, Arenal A. Geometric morphometric analysis of wing shape to identify populations of *Apis mellifera* in Camagüey, Cuba. *Insects*. 2023 Mar;14(3):306, <https://doi.org/10.3390/insects14030306>

Medina-Flores CA, Guzmán-Novoa E, Hamiduzzaman MM, Aréchiga-Flores CF, López-Carlos MA. Africanized honey bees (*Apis mellifera*) have low infestation levels of the mite *Varroa destructor* in different ecological regions in Mexico. *Genet Mol Res*. 2014 Feb; 13(3):7282-7293, <https://doi.org/10.4238/2014.february.21.10>

Nelson RM, Wallberg A, Simões ZLP, Lawson DJ, Webster MT. Genomewide analysis of admixture and adaptation in the Africanized honeybee. *Mol Ecol*. 2017Jul;26(14):3603-3617, <https://doi.org/10.1111/mec.14122>

Nunes LA, Araújo EDD, Marchini LC, Moretti AC. Variation morphogeometrics of Africanized honey bees (*Apis mellifera*) in Brazil. *Iheringia - Sér Zool*. 2012 Sep;102(3):321-326, <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012005000002>

Oleksa, A, Tofilski A. Wing geometric morphometrics and microsatellite analysis provide similar discrimination of honey bee subspecies. *Apidologie*. 2015 Jan; 46:49–60, <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0300-7>

Page MJ, McKenzie JE, Bossuyt PM, Boutron I, Hoffmann TC, Mulrow CD, Shamseer L, Tetzlaff JM, Akl EA, Brennan SE, Chou R, Glanville J, Grimshaw JM, Hróbjartsson A, Lalu MM, Li T, Loder EW, Mayo-Wilson E, McDonald S, McGuinness LA, Stewart LA, Thomas J, Tricco AC, Welch VA, Whiting P, Moher D. A declaração PRISMA 2020: diretriz atualizada para relatar revisões sistemáticas [The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviewsDeclaración PRISMA 2020: una guía actualizada para la publicación de revisiones sistemáticas]. *Rev Panam Salud Publica*. 2022 Dec; 30:46:e112, <https://doi.org/10.26633/RPSP.2022.112>

Porrini LP, Quintana S, Brasesco C, Maggi MD, Porrini MP, Garrido MP, Eguaras MJ. Current genetic diversity of managed and commercially produced *Apis mellifera* colonies in Argentina inferred by wing geometric morphometrics and COI-COII mtDNA locus. *Apidologie*. 2022 Oct;53:61, <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00970-1>

Porrini LP, Quintana S, Brasesco C, Porrini MP, Garrido PM, Eguaras MJ, Fernandez-Iriarte P. Southern limit of Africanized honey bees in Argentina inferred by mtDNA and wing geometric morphometric analysis. *J Apic Res*. 2019 Nov; 59:648-657, <http://dx.doi.org/10.1080/00218839.2019.1681116>

Quezada-Euán JJG, Pérez-Castro EE, May-Itzá WDJ. Hybridization between European and African-derived honeybee populations (*Apis mellifera*) at different altitudes in Peru. *Apidologie*. 2003 May;34(3):217-225, <http://dx.doi.org/10.1051/apido:2003010>

Rinderer TE, Stelzer JA, Oldroyd BP, Buco SM, Rubink WL. Hybridization between European and Africanized honey bees in the neotropical Yucatan peninsula. *Science*. 1991 Jul;253(5017):309-311, <https://doi.org/10.1126/science.253.5017.309>

Schneider SS, Leamy LJ, Lewis LA, DeGrandi-Hoffman G. The influence of hybridization between African and European honeybees, *Apis mellifera*, on asymmetries in wing size and shape. *Evolution*. 2003 Oct;57:2350-2364, <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00247.x>

Sheppard WS, Rinderer TE, Mazzoli JA, Stelzer JA, Shimanuki H. Gene flow between African-and European-derived honey bee populations in Argentina. *Nature*. 1991 Feb;349:782-784, <https://doi.org/10.1038/349782a0>

Winston ML. The biology and management of Africanized honey bees. *Ann Rev Entomol*. 1992 Jan;37:173-193, <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.001133>

CAPITULO III

PERDA DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS EUROPEIAS EM POPULAÇÕES HÍBRIDAS DE *Apis mellifera* EM REGIÃO SEMIÁRIDA

(Artigo de Pesquisa Original)

Submetido ao periódico: **Apidologie**

QUALIS (Quadriênio 2017-2020): A2

Fator de Impacto: 2.2

Perda de características morfológicas europeias em populações híbridas de *Apis mellifera* em região semiárida

Leandro Alves da Silva^{1*}, Tasyele Daylhany Freire de Lima², Lorena Andrade Nunes²,
Francisco de Assis Junior⁴, Tamiles Araujo Lima⁵, Genevile Carife Bergamo⁶, Débora
Andrea Evangelista Façanha⁷, Katia Peres Gramacho⁸

¹Postgraduate Program in Animal Science, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0000-0002-0450-4172; ²Postgraduate Program in Animal Science, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0009-0002-0558-1716; ³University Center of Excellence, Jequié-BA-Brazil, 0000-0002-7453-7666; ⁴Department of Agronomic and Forestry Sciences, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0000-0002-3510-506X; ⁵Department in Animal Science, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0009-0002-6559-1123; ⁶Department of Natural Sciences, Mathematics and Statistics, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0000-0002-8144-0010; ⁷Institute of Culture and Art, Federal University of Ceará, Fortaleza-CE-Brazil, 0000-0003-0917-1546; ⁸Departament in Animal Science, Semi-Arid Rural Federal University, Mossoró-RN-Brazil, 0000-0002-9071-2989

*Corresponding Author: abzleandro@gmail.com

Short title: Perda de características morfológicas europeias

RESUMO

A introdução de genótipos europeus de *Apis mellifera* em áreas com abelhas africanizadas, tem sido feita por apicultores, desconsiderando sua baixa adaptabilidade a climas tropicais. Este estudo avaliou o grau de hibridização em 3 gerações F1 Buckfast e uma de F1 Noronha (*A. m. ligustica* introduzida na Ilha de Fernando de Noronha em 1984) acasaladas naturalmente com zangões africanizados em região semiárida, usando morfometria de asas, cabeças e corbículas de operárias de cada geração (F1, F2, F3, F4 Buckfast e F1 e F2 Noronha e africanizada) além de investigar qual estrutura é mais robusta para essa análise. Todas as populações diferiram entre si, tanto para forma quanto para tamanho de centroide ($P < 0.05$), entretanto, a africanização só ocorreu para tamanho e a asa foi a estrutura que apresentou menor variação e sobreposição. Conclui-se que, em região semiárida, abelhas europeias sofrem alterações no tamanho, se assemelhando a padrões africanizados e a asa é a estrutura mais robusta para análises morfométricas.

Palavras-chave: *Apis mellifera*, Africanização, Morfometria geométrica, Clima tropical

1. INTRODUÇÃO

Abelhas *Apis mellifera*, especialmente as subespécies europeias, foram introduzidas em diferentes países onde as abelhas africanizadas estão presentes, tendo como finalidade melhorar características produtivas e comportamentais, como produção de mel e defensividade (Kerr 1967; Cridland et al. 2017). No entanto, em ambientes tropicais, essas abelhas demonstraram pouca adaptabilidade (Kerr 1967; Francoy et al. 2012; Litvinoff et al. 2023), principalmente em condições adversas de clima, flora e presença de patógenos (Kerr 1967; Calfee et al. 2020).

A introdução de *A. m. scutellata* no Brasil e seu cruzamento natural com abelhas europeias, resultou em uma população poli-híbrida, denominada abelha africanizada (Gonçalves 1974), com 85% de seu genoma derivado da *A. m. scutellata* (Nelson et al. 2017), amplamente distribuída no Continente Americano (Payró de la Cruz et al. 2025), porém, limitada às condições tropicais e subtropicais (Quezada-Euán et al. 2003; Kadri et al. 2016; Calfee et al. 2020; Porrini et al. 2020).

O clima é um dos fatores que influencia diretamente na introgressão gênica da *A. m. scutellata* em abelhas europeias em área natural de hibridização (Domingues-Ayala et al. 2016; Payró de la Cruz et al. 2025). No México, por exemplo, regiões de clima tropical e subtropical apresentam maior população de abelhas africanizadas, enquanto áreas de clima temperado ocorre o contrário (Domingues-Ayala et al. 2016). Esse padrão sugere maior grau de africanização em regiões semiáridas e predominância de populações europeias em regiões temperadas (Medina-Flores et al. 2014; Calfee et al. 2020).

Apesar do sucesso adaptativo das abelhas africanizadas, seu expressivo comportamento defensivo e de enxameação ainda representam desafios para alguns apicultores. Nesse contexto, a introdução de genótipos europeus tem ganhado espaço entre apicultores que buscam trabalhar com abelhas menos defensivas. Entretanto, a fecundação natural das rainhas por zangões africanizados pode comprometer a estabilidade das características desejadas, levando à rápida africanização da progênie ou a sucessiva necessidade de aquisição de novas rainhas.

No semiárido brasileiro, onde predominam altas temperaturas, baixa umidade, longos períodos de seca (ASA 2023) e floradas concentradas em 2 meses, há uma lacuna importante no entendimento sobre o desempenho de abelhas europeias frente às

particularidades ecológicas locais e ao inevitável cruzamento com zangões africanizados, além de sua resposta frente ao aquecimento global que terá maiores efeitos em regiões tropicais (Coelho et al. 2024).

Neste cenário, avaliar a hibridização entre genótipos europeus e africanizados, em condições naturais de acasalamento, em região semiárida, é fundamental para compreender a viabilidade zootécnica e genética de introduzir ou manter genótipos europeus. Estudos morfométricos, usando a morfometria geométrica (MG), permitem detectar o grau de hibridização (Francoy et al. 2012, García et al. 2022) nas diferentes gerações e estimar o ritmo com que o fenótipo africano se manifesta.

A MG é uma técnica analítica de quantificação e comparação de formas biológicas de maneira estatisticamente robusta, a partir de coordenadas de marcos anatômicos espaciais (Rohlf e Slice 1990; Chen et al. 2018), combinando ferramentas estatísticas e computacionais para descrever variações na forma e no tamanho de estruturas ou de organismos variados (Boroni et al. 2017; Knigge et al. 2021; Morales-Alonso et al. 2023), incluindo subespécies e híbridos de *A. mellifera* (Francoy et al. 2012; Nunes et al. 2012; Porrini et al. 2022; Bianchi et al. 2023). Além disso, estudos anteriores mostraram que a morfometria geométrica apresenta resultados compatíveis com marcadores moleculares (Oleksa e Tofilski 2015; Henriques et al. 2020).

Assim, este estudo objetivou avaliar o processo de hibridização entre genótipos europeus e africanizados em região semiárida, usando morfometria geométrica das asas, cabeças e corbículas, visando identificar a formação de morfotipos africanizados e gerar subsídios para programas de melhoramento genético e estratégias de manejo apícola sustentável em climas extremos.

2. MATERIAL E MÉTODOS

A pesquisa foi desenvolvida no Setor de Apicultura (5° 4.116'S e 37° 24.350'O), da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (UFERSA), entre janeiro e agosto de 2024.

Foram usadas abelhas africanizadas e europeias em colmeias Langstroth (com 10 quadros) e em apiário com sombreamento artificial (cobertura de palha de coqueiro), distribuídas em três tratamentos: 1) Dez colônias africanizadas, com rainhas acasaladas

naturalmente com zangões africanizados; 2) Oito F1 Buckfast, com rainhas acasaladas naturalmente em apiários comerciais da Argentina. 60 dias antes da montagem do experimento, as rainhas F1 Buckfast foram introduzidas em colônias africanizadas órfãs; 3) Três F1 *A. m. ligustica* (descendente de rainha da Ilha de Fernando de Noronha-PE-Brasil) fecundada com zangões no continente e a partir daqui será nomeada de F1 Noronha. Foram adquiridas 10 rainhas F1 Buckfast e 10 F1 Noronha, porém, 2 rainhas F1 Buckfast e 5 F1 Noronha morreram durante o trajeto e 2 F1 Noronha não foram aceitas pelas abelhas africanizadas órfãs.

Após o início da postura das F1 Buckfast, foi produzido a geração F2 Buckfast, seguindo metodologia de Doolittle (1899). Posteriormente, foi produzido F3 Buckfast e F4 Buckfast. Semelhantemente, foi produzido a geração F2 da F1 Noronha, aqui nomeada F2 Noronha.

2.1 Morfometria geométrica

Após 60 dias da introdução da rainha de cada geração, 60 operárias campeiras de cada genótipo (F1, F2, F3 e F4 Buckfast; F1 e F2 Noronha e Africanizadas), foram coletadas. As asas anteriores direitas dos 60 indivíduos, bem como corbículas direitas e cabeças de 20 operárias por genótipo foram coletadas e fotografadas utilizando Leica S9i acoplada à câmera fotográfica M500 leica com Software LASX Application Suíte X (versão 5.0.3.24880), com escala de 5 mm. As imagens foram processadas no tpsUtil (Rohlf 2021) para criar arquivo com extensão TPS. Posteriormente, foram marcados 19 landmarks nas asas, 16 landmarks e semilandmarks nas cabeças e 10 landmarks e semilandmarks nas corbículas (Figura 1), utilizando o software tpsDig (Rohlf 2017).

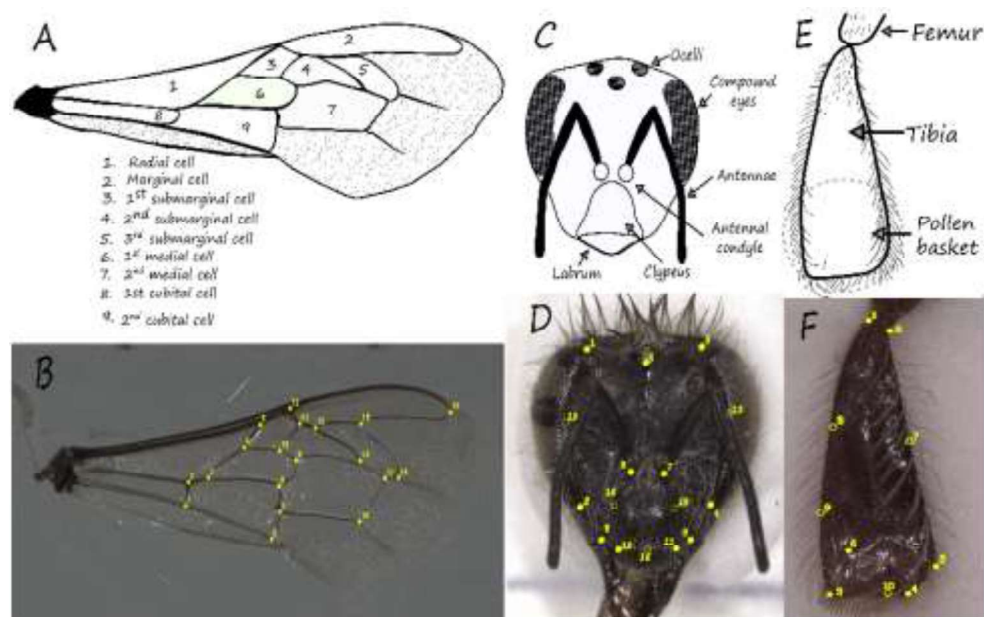


Figura 1. Análise morfométrica de operárias de *Apis mellifera*. Asa direita: (a) anatomia e (b) distribuição de 19 marcos anatômicos. Cabeça: (c) anatomia e (d) distribuição de 11 landmarks (pontos fechados) e 5 semilandmarks (pontos vasados). Corbícula direita: (e) anatomia e (f) distribuição de 6 landmarks (pontos fechados) e 4 semilandmarks (pontos vasados).

A comparação dos genótipos com às subespécies que deram origem as abelhas africanizadas, foram realizadas apenas com as asas anteriores das *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. mellifera* e *A. m. scutellata*, cedidas pelo professor Doutor Tiago M. Franco. Não foi possível comparar com as estruturas da cabeça e corbícula das subespécies por não haver bancos de imagens disponíveis até a presente análise.

As medições foram feitas três vezes pelo mesmo medidor, como sugerido por Palmer (1994). As coordenadas cartesianas foram ajustadas pela análise generalizada de Procrustes. Para verificar variação do formato, foram realizadas análises de Variáveis Canônicas e Função Discriminante seguida do teste de Cross-Validation no software MorphoJ (Klingenberg 2011), também foi realizada análise de UPGMA (Unweighted Pair-Group Method using Arithmetic Average), a partir da distância Mahalanobis D^2 no PAST versão 5.2.1 (Hammer et al. 2001).

Para verificar diferenças do tamanho, foi utilizado o tamanho do centroide, onde foram aplicados One-way ANOVA e teste de Tukey, após a verificação de normalidade dos dados com o teste de Anderson-Darling ($P < 0,05$).

3. RESULTADOS

3.1 Posicionamento racial das populações em relação as subespécies

Nas análises entre os tratamentos com as subespécies *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. scutellata*, *A. m. mellifera*, a partir das asas, observou-se que as 5 primeiras variáveis canônicas (AVC) determinaram 83,9% da variação (Figura 2A). A AVC 1 (35,8%) diferenciou *A. m. scutellata*, Africanizada, F2 Noronha (eixo positivo) de *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. mellifera* e F1 Buckfast (eixo negativo). Já AVC 2 (21,5%) diferenciou, no seu eixo positivo, *A. m. scutellata* de F3 e F4 Buckfast (eixo negativo).

A partir dos outline, observou-se que em *A. m. scutellata*, Africanizada, F2 Noronha da AVC 1 (Figura 2B) a asa se comprime na 1ª célula submarginal (pontos 4, 5, 10 e 12) e se expande na 3ª célula submarginal (pontos 14 e 15). O oposto ocorreu no eixo negativo da AVC 1, em *A. m. ligustica*, *A. m. carnica*, *A. m. mellifera* e F1 Buckfast. No eixo positivo da AVC 2 (Figura 2C), no qual se encontra a *A. m. scutellata*, houve expansão da 3ª célula submarginal, (pontos 15, 17 e 18) e compressão da 1ª célula medial (ponto 10), ocorrendo o oposto na F3 e F4 Buckfast (eixo negativo da AVC 2).

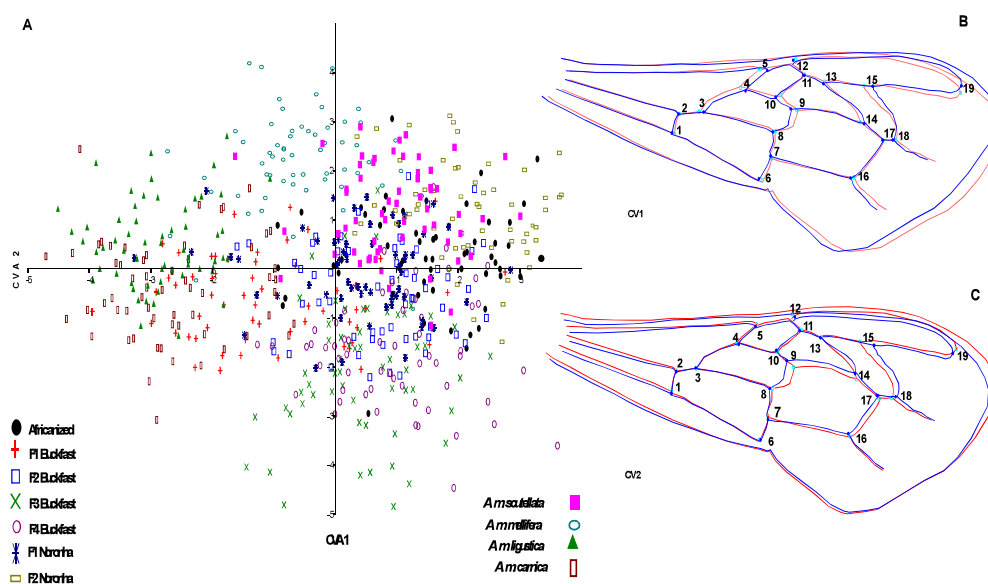


Figura 2. A: Gráfico de dispersão da forma da asa de *Apis mellifera*, a partir de análise por morfometria geométrica. B e C: Outline no eixo positivo (contorno azul) e negativo (contorno vermelho).

De forma geral, de acordo com a validação cruzada, as populações europeias apresentaram maiores diferenças morfológicas em relação as africanizadas, do que esta comparada com a *A. m. scutellata* ($P < 0,01$). A F1 Buckfast apresentou maior similaridade com *A. m. carnica* (88%) e *A. m. ligustica* (89%), mesmo assim são diferentes estatisticamente ($P < 0,01$) (Tabela 1).

Tabela 1. Validação Cruzada a partir da forma das asas de abelhas *Apis mellifera* (A. m.)

Genótipo	Validação cruzada (%)				Africanizada
	<i>A. m. carnica</i>	<i>A. m. ligustica</i>	<i>A. m. mellifera</i>	<i>A. m. scutellata</i>	
Africanizada	99**	98**	95**	84**	
F1 Buckfast	88**	89**	93**	93**	86**
F2 Buckfast	94**	97**	95**	88**	88**
F3 Buckfast	95**	99**	95**	95**	92**
F4 Buckfast	94**	99**	95**	92**	83**
F1 Noronha	90**	97**	96**	88**	82**
F2 Noronha	99**	100**	99**	82**	86**

**($P < 0,01$)

A análise de UPGMA, para a forma da asa, resultou na separação da *A. m. carnica* (grupo 1), F1 Buckfast e *A. m. ligustica* (Grupo 2) e demais populações num 3º grupo (Figura 3), com correlação cofenética de 95%.

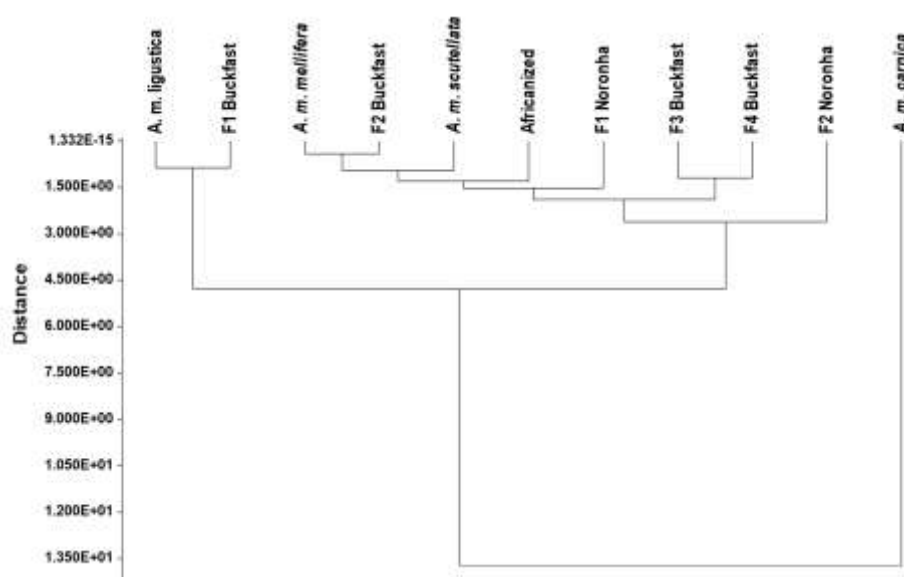


Figura 3. Análise de agrupamento UPGMA da forma da asa de *Apis mellifera*.

O tamanho do centroide da asa diferiu significativamente ($F= 153.7519729$; $P<0,001$). Os maiores tamanhos foram de *A. m. scutellata*, *A. m. ligustica* e *A. m. mellifera* e os menores para F3 e F4 Buckfast e F2 Noronha (Figura 4).

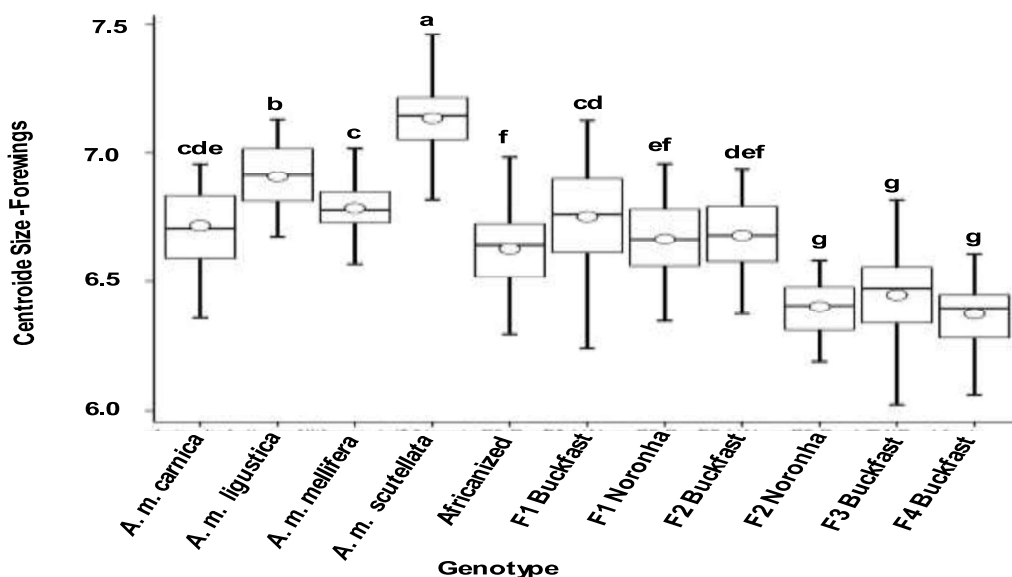


Figura 4. Análise do tamanho de centroide da asa de *Apis mellifera*. Letras distintas diferem pelo teste de Tukey ($P<0,05$)

3.2 Posicionamento racial dos híbridos em relação as africanizadas

3.2.1 Morfometria da asa

Comparando as gerações Buckfast e Noronha com Africanizada, observou-se que as 3 primeiras variáveis canônicas (AVC) determinaram 77,3% da variação (Figura 5A). A AVC 1 (38,6%) diferenciou Africanizadas e F2 Noronha (eixo positivo), pelo outline foi observado expansão da asa na 1ª célula medial (ponto 9) e compressão na 3ª célula submarginal (pontos 13 e 15) (Figura 5B). O oposto ocorreu com F1 e F3 Buckfast, no eixo negativo da AVC 1. Já a AVC 2 (21,8%) diferenciou, no seu eixo positivo, F1 Buckfast, pelo outline observa-se uma compressão na 2ª célula submarginal (pontos 10 e 11) e expansão na 1ª célula submarginal (pontos 4 e 5), ocorrendo o oposto com F3 e F4 Buckfast (eixo negativo da AVC 2), onde a 1ª célula submarginal se comprime no ponto 5 e a 2ª célula submarginal se expande nos pontos 13 e 14 (Figura 5C).

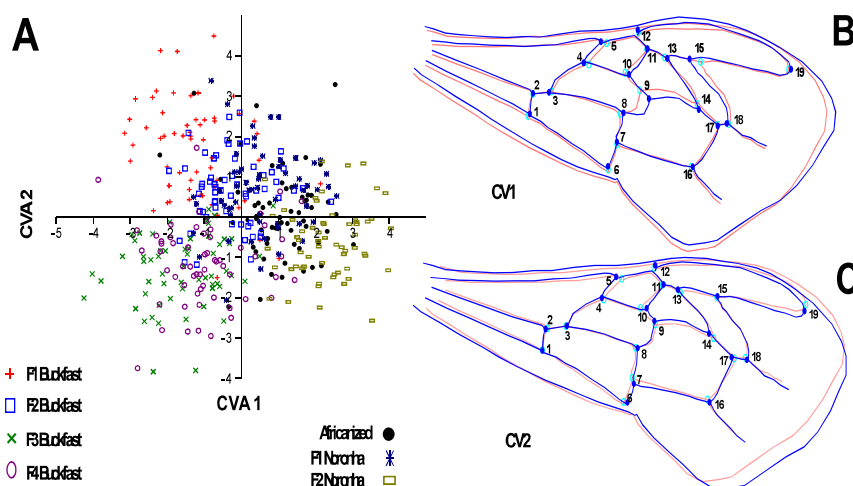


Figura 5. A: Gráfico de dispersão da forma da asa de híbridos de *Apis mellifera*, a partir de análise por morfometria geométrica. B e C: Outline no eixo positivo (contorno azul) e negativo (contorno vermelho).

Pela validação cruzada, diferenças morfológicas acima de 80% foram observadas nas populações ($P < 0,01$). F2 Noronha e F3 Buckfast apresentaram as maiores diferenças morfológicas comparada com as demais. Contudo, foram F4 Buckfast e F1 Noronha que apresentaram maior similaridade com africanizadas. Além disso, as mais similares morfolologicamente foram F3 x F4 Buckfast e F1 x F2 Buckfast, apesar de serem diferentes estatisticamente ($P < 0,01$) (Tabela 2).

A análise UPGMA mostrou formação de 2 grupos (1: africanizadas, 2: demais populações) (Figura 6) com uma correlação cofenética de 98%.

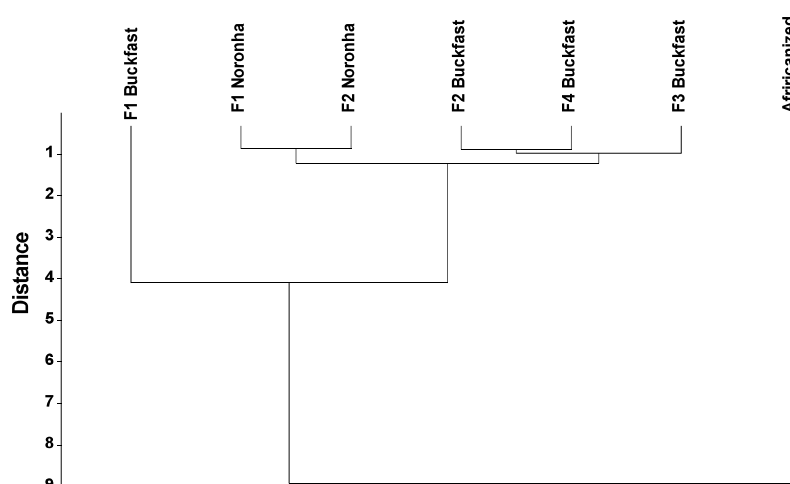


Figura 6. Análise de agrupamento de UPGMA a partir da forma da asa de híbridos de *Apis mellifera*.

Para tamanho de centroide, foram observadas diferenças entre populações ($F=67.40194318$; $P<0,001$). F1 e F2 Buckfast apresentaram maiores tamanhos de centroide, porém, não diferindo de F1 Noronha e das africanizadas. Os demais genótipos apresentaram os menores tamanhos (F3 Buckfast, F2 Noronha e F4 Buckfast) (Figura 7).

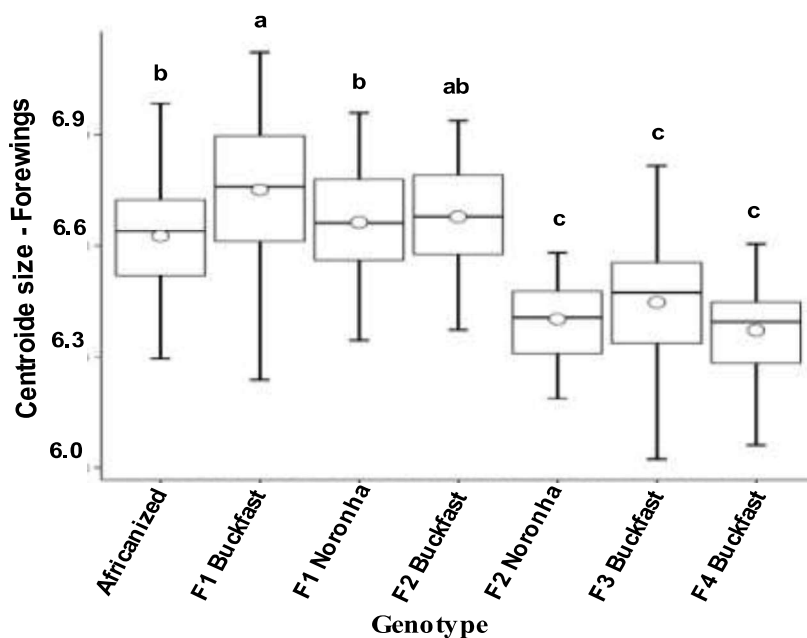


Figura 7. Análise do tamanho de centroide entre populações híbridas de *Apis mellifera*. Letras distintas diferem pelo teste de Tukey ($P<0,05$).

3.2.2 Morfometria da cabeça

Observou-se que as três primeiras AVC determinaram 84,3% da variação (Figura 8A). A AVC 1 (59,1%) diferenciou F1 e F2 Noronha, F2 e F4 Buckfast (eixo positivo). Pelo outline, os olhos compostos se expandem nos pontos 2 e 4 e o clipeo se comprime nos pontos 10 e 11. O oposto ocorreu com africanizadas e F1 Buckfast (Figura 8B) no eixo negativo da AVC 1. Já a AVC 2 (15,1%) diferenciou, no seu eixo positivo, F2 Buckfast. Pelo outline, observa-se uma expansão nos bulbos condilais (pontos 6 e 7) e na posição dos ocelos (ponto 5), ocorrendo o oposto na F1 Noronha, no eixo negativo da AVC 2 (Figura 8C).

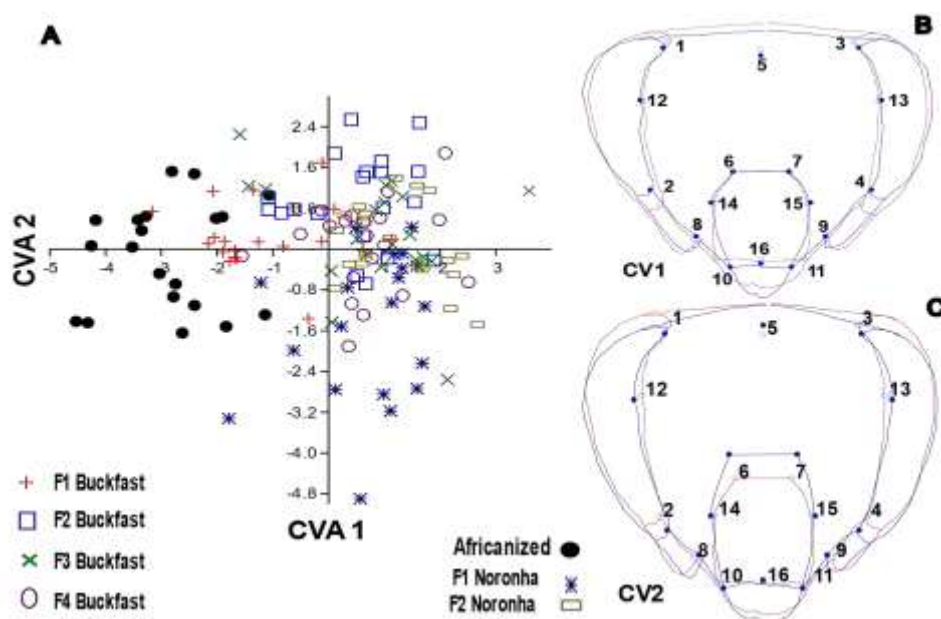


Figura 8. A: Gráfico de dispersão da forma da cabeça de híbridos de *Apis mellifera*, a partir de análise por morfometria geométrica. B e C: Outline no eixo positivo (contorno azul) e negativo (contorno vermelho).

Pela validação cruzada, variações morfológicas acima de 80% foram observadas apenas entre africanizadas e gerações de F1 Buckfast e F1 e F2 Noronha ($P < 0,01$). Observou-se que a africanizada diferiu significativamente ($P < 0,01$) dos demais grupos, com mais similaridade morfológica com F1 Buckfast (75%). F1 Buckfast diferiu das gerações F2, F3 e F4 ($P < 0,01$), porém, F2 x F3 Buckfast e F3 x F4 Buckfast não diferiram entre si ($P > 0,05$). F1 Noronha diferiu da F2 Noronha ($P < 0,05$) (Tabela 2).

A análise UPGMA, mostrou formação de 3 grupos (1º: africanizadas, 2º: F1 Buckfast e 3º: demais populações) (Figura 9) com correlação cofenética de 97%.

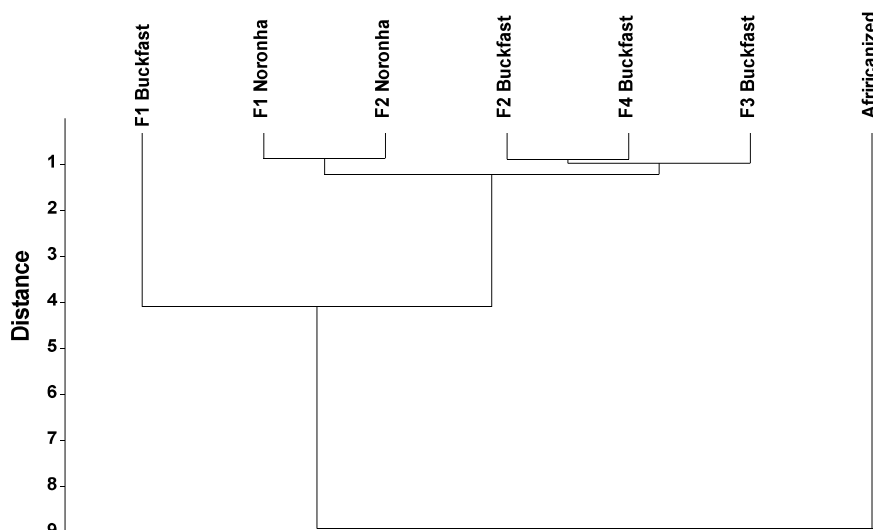


Figura 9. Análise de agrupamento de UPGMA a partir da forma da cabeça de populações híbridas de *Apis mellifera*.

Para tamanho de centroide da cabeça, foram observadas diferenças entre populações ($F=12.60603898$; $p<0,001$), entretanto, F1 Noronha, F1 Buckfast e F2 Buckfast apresentaram os maiores tamanhos de centroide e os demais genótipos apresentaram os menores tamanhos (Figura 10).

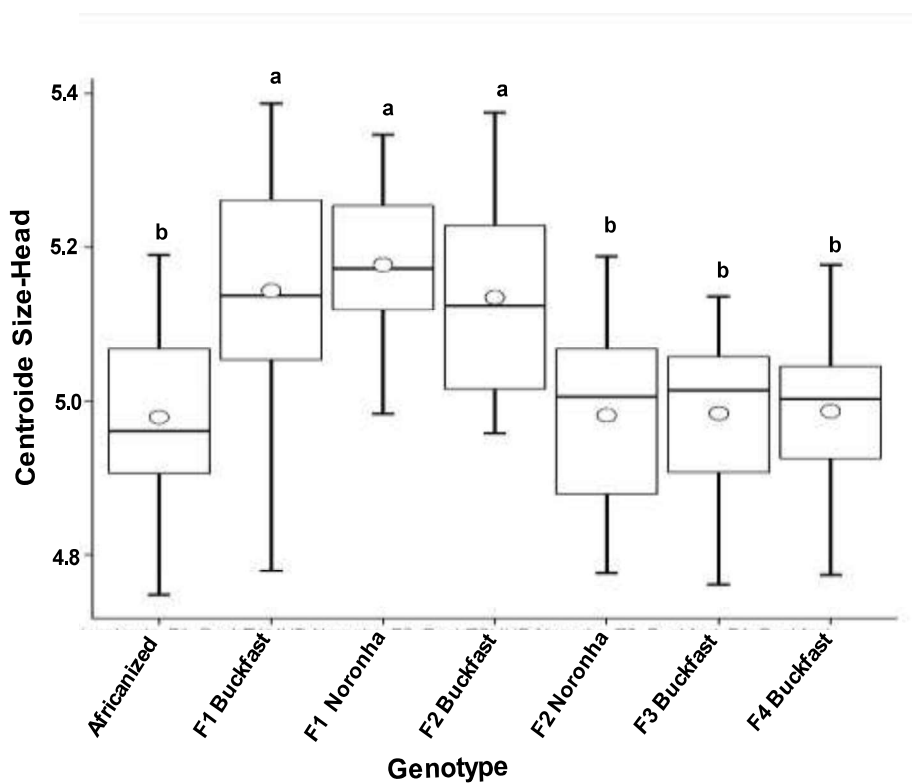


Figura 10. Análise do tamanho de centroide da cabeça entre populações híbridas de *Apis mellifera ligustica*. Letras distintas diferem pelo teste de Tukey ($P<0,05$).

3.2.3 Morfometria da corbícula

Para a corbícula, também se observou que as três primeiras variáveis canônicas (AVC) determinaram 84,3% da variação (Figura 11A). A AVC 1 (36,5%) diferenciou Africanizadas, F1 e F2 Noronha (eixo positivo), pelo outline, houve compressão nos pontos 6, 9 e 10, o oposto ocorreu com F3 e F4 Buckfast, no eixo negativo (Figura 11B). Já a AVC 2 (28,51%) diferenciou, no seu eixo positivo, F2 Noronha e F1 e F4 Buckfast, pelo outline, foi identificado uma compressão no ponto 6 e uma expansão no ponto 3, ocorrendo o oposto com F2 Buckfast e Africanizadas, no eixo negativo (Figura 11A).

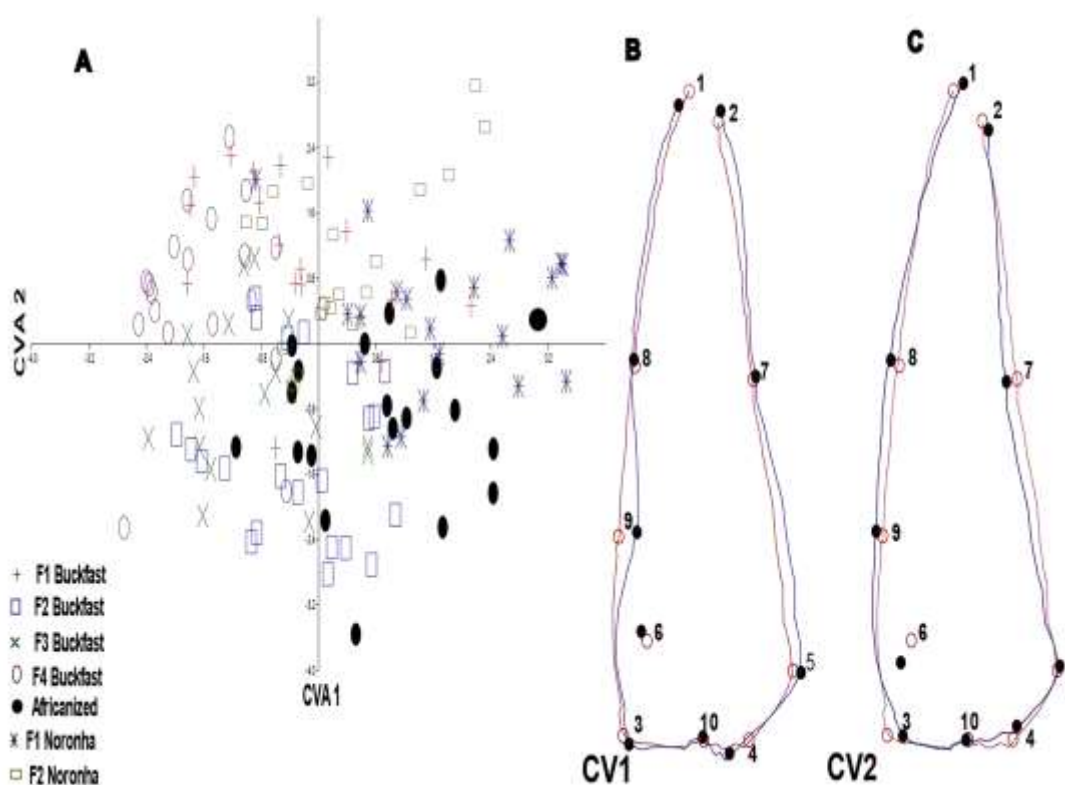


Figura 11. A: Gráfico de dispersão da forma da corbícula de híbridos de *Apis mellifera*, a partir de análise por morfometria geométrica. B e C: Outline no eixo positivo (contorno azul) e negativo (contorno vermelho).

Pela validação cruzada, diferenças morfológicas acima de 80% ($P < 0,01$) foram observadas entre africanizadas com F1 e F4 Buckfast e F2 Noronha; entre F2 e F4 Buckfast e, entre F1 e F2 Noronha. As maiores similaridades morfológicas foram entre africanizadas com F2 e F3 Buckfast (67%, $P < 0,05$) e F1 Noronha (60%, $P > 0,05$), além de F2 com F3 Buckfast (65%, $P < 0,05$) (Tabela 2).

Tabela 2. Validação Cruzada (%) da forma da asa, cabeça e corbícula de híbridos *Apis mellifera*.

Genotype	Cross-Validation (%)		
	Forewings	Head	Pollen baskets
Africanized x F1 Buckfast	86**	75*	87**
Africanized x F2 Buckfast	88**	92**	67*
Africanized x F3 Buckfast	92**	85**	67*
Africanized x F4 Buckfast	83**	87**	80**
F1 Buckfast x F2 Buckfast	79**	70**	70**
F1 Buckfast x F3 Buckfast	86**	75**	77**
F1 Buckfast x F4 Buckfast	80**	75**	65**
F2 Buckfast x F3 Buckfast	89**	50ns	65*
F2 Buckfast x F4 Buckfast	84**	67**	82**
F3 Buckfast x F4 Buckfast	69**	57ns	65*
Africanized x F1 Noronha	82**	95**	60ns
Africanized x F2 Noronha	86**	87**	80**
F1 Noronha x F2 Noronha	92**	70*	87**

** (P<0,01); * (P<0,05); ns (Não significativo a 5%)

A análise UPGMA mostrou formação de 2 grupos distintos (1º: africanizadas e 2º: demais populações) (Figura 12) com correlação cofenética de 97%.

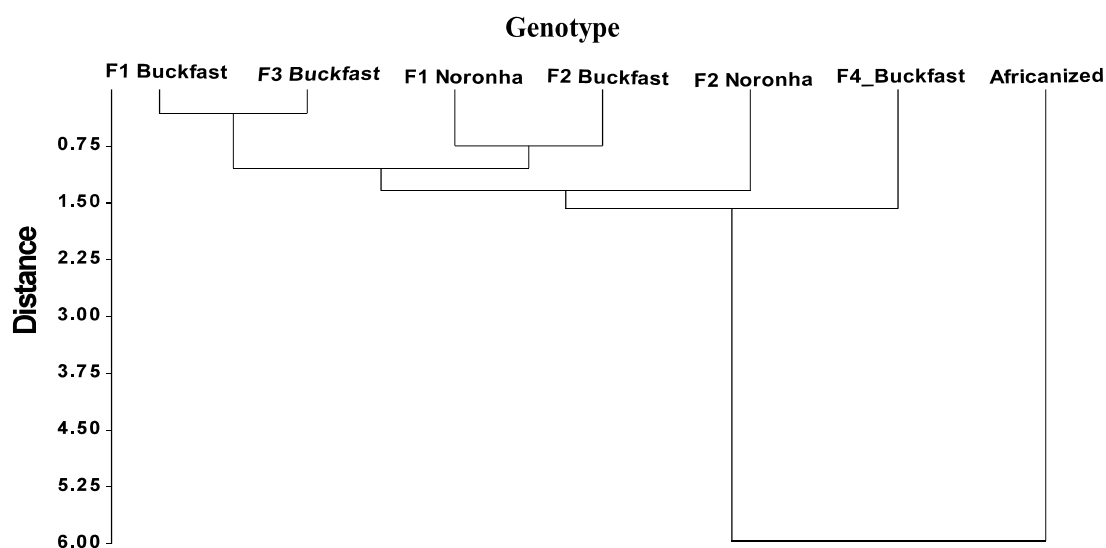


Figura 12. Análise de agrupamento (UPGMA) a partir da forma da corbícula de híbridos de *Apis mellifera*

Quanto ao tamanho do centroide, houve diferença significativa ($F:7.43495547$; $P<0,01$). F1 Noronha, F1 Buckfast e F2 Noronha apresentaram os maiores tamanhos e as demais, os menores tamanhos de centroides (Figura 13).

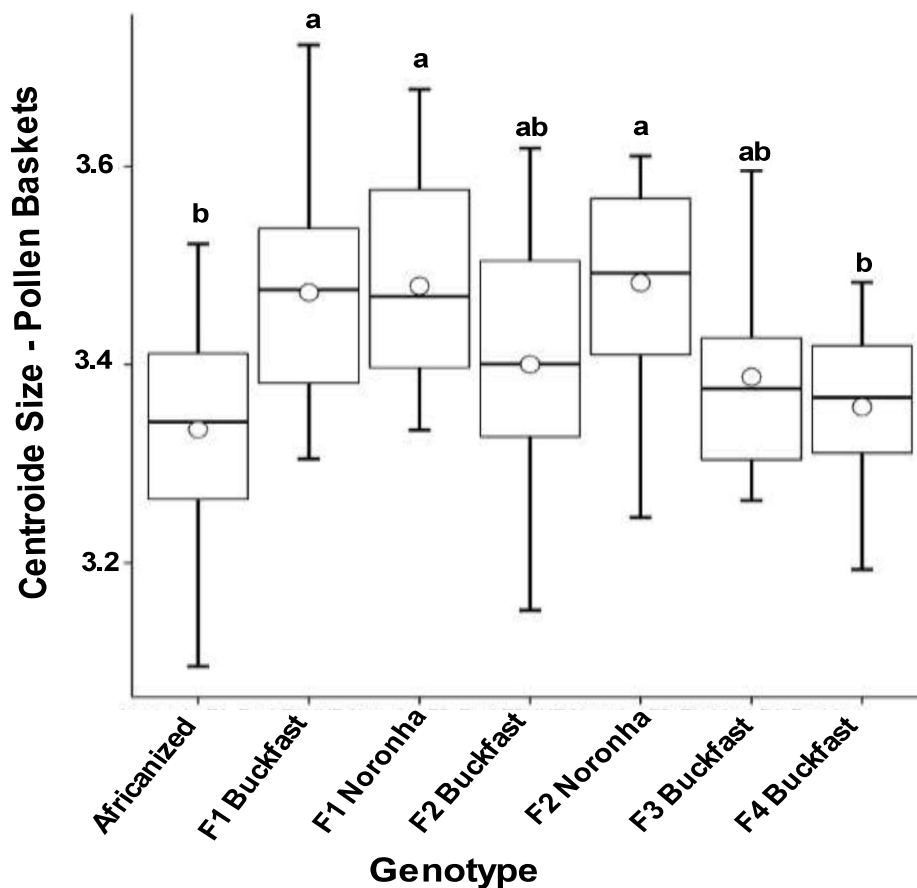


Figura 13. Análise do tamanho de centroide da corbícula entre híbridos *Apis mellifera*. Letras distintas diferem pelo teste de Tukey ($P<0,05$).

4. DISCUSSÃO

A abelha africanizada brasileira, após 6 décadas de introdução de *A. m. scutellata* no Brasil e intenso processo de hibridização, apresenta perfil morfológico distinto das subespécies africana e europeias, corroborando com Franco et al. (2012) que observou esse comportamento em 2002. Isso reflete a heterogeneidade ambiental do Brasil, que impõe pressões seletivas (Nunes et al. 2012; Moretti et al. 2018; Araújo Neto 2023) e a ampla diversidade genética desse poli-híbrido (Calfee et al. 2020), gerando populações adaptadas a diferentes contextos ecológicos, inclusive no semiárido.

O distanciamento racial também é evidente em populações mantidas sob isolamento geográfico, como no caso da *A. m. ligustica* da Ilha de Fernando de Noronha. Introduzida em 1984 (Guerra Jr. et al. 2000), essa população apresenta atualmente um perfil morfométrico próprio, provavelmente resultante da interação entre clima tropical e isolamento reprodutivo. Resultados semelhantes foram relatados em *A. m. caucasica* na Polônia (Borsuk e Olszewski 2010), e com o híbrido cubano (Masaquiza et al. 2023). Esses exemplos reforçam que, tanto pela hibridização quanto pelo isolamento, as populações tendem a se afastar dos padrões originais.

Considerando o histórico da africanização no Brasil, esperávamos observar mudanças morfométricas nas primeiras gerações híbridas, especialmente para formato da asa, como reportado por Francoy et al. (2012), entretanto, isso não ocorreu. Provavelmente, o fato de serem híbridas, não tenham gerado descendentes intermediários ou com herança materna ou paterna (Węgrzynowicz et al. 2019).

Entre as estruturas avaliadas, a asa confirmou-se como a mais consistente, corroborando com achados de Oleksa e Tofilski (2015), Porrini et al. (2019) e Masaquiza et al. (2023). Por ser uma estrutura plana e laminar (Nunes et al. 2007), seu padrão de venação permite uma extração de dados precisa e reprodutível, além de apresentar alta herdabilidade, estabilidade ontogenética (Dworkin e Gibson 2006; Henriques et al. 2020) e baixa influência ambiental (Diniz e Bini 1994; Nunes et al. 2012, 2013). Em contrapartida, cabeça e corbícula mostraram maior plasticidade fenotípica, refletindo influências ambientais e ecológicas (Nunes et al. 2008, 2012; Chen et al. 2018), o que limita seu poder discriminatório em análises raciais.

Quanto ao tamanho, a diferença entre populações mostra que a hibridização influenciou diretamente nessa característica, onde os descendentes híbridos F1Buckfast:Africanizados foram progressivamente menores e isso está diretamente relacionado com africanização (Francoy et al. 2012; Porrini et al. 2022; Masaquiza et al. 2023). Ao contrário da Buckfast, as F1 Noronha já apresentaram tamanho semelhante a africanizada. Além da pressão seletiva sofrida durante os 41 anos de isolamento, provavelmente as rainhas tenham fecundado com zangões africanizados, pois a fecundação ocorreu no continente.

Além da africanização, fatores ambientais também podem ter atuado nesse processo: em regiões mais quentes e áridas, como o semiárido, os insetos tendem a apresentar menor tamanho corporal (Bota-Sierra et al. 2024). Assim, a redução gradativa

do tamanho não deve ser vista apenas como um reflexo da herança africana, mas também como uma possível adaptação funcional às condições locais.

Do ponto de vista biológico e comportamental, a redução do tamanho corporal em regiões semiáridas favorece a sobrevivência das colônias, aumentando a dissipação de calor, a eficiência de voo e a exploração de recursos florais, ainda que com menor capacidade de carga. Esses ajustes refletem a interação entre genética e ambiente na formação de fenótipos adaptativos.

Portanto, nossos resultados reforçam que a abelha africanizada constitui a base mais promissora de melhoramento genético no semiárido, dada a sua adaptação comprovada. A seleção de colônias menos defensivas e mais produtivas pode ser mais sustentável do que a introdução contínua de genótipos europeus. Este estudo avaliou apenas parâmetros morfológicos, o que constitui uma limitação. Investigações futuras devem integrar análises genéticas, produtivas e comportamentais para uma compreensão mais abrangente da dinâmica de hibridização e adaptação.

Este estudo demonstrou que populações híbridas de *Apis mellifera* em região semiárida apresentam alterações morfométricas significativas, sobretudo na redução do tamanho corporal, característica associada tanto à introgressão genética de *A. m. scutellata* quanto à pressão seletiva do ambiente árido. A análise confirmou a asa como a estrutura mais robusta para discriminação racial, em concordância com estudos prévios.

REFERÊNCIAS

Araujo Neto ERD (2024). Ancestralidade das abelhas africanizadas (*Apis mellifera* L) na região semiárida do Brasil. Tese, Universidade Federal Rural do Semi-Árido

ASA (2025). Articulação Semiárido Brasileiro. <https://www.asabrasil.org.br/semiario>. Acessado em 10 de julho 2025

Bianchi EM, Ferrari C, Aguirre NC, Filippi CV, Vera PA, Puebla AF, Lanzavecchia SB (2023). Phenotypic and genetic characterization of Africanized *Apis mellifera* colonies with natural tolerance to *Varroa destructor* and contrasting defensive behavior. *Front Insect Sci* 3:1-15. <https://doi.org/10.3389/finsc.2023.1175760>

Boroni NL, Lobo LS, Romano PSR, Lessa G (2017). Taxonomic identification using geometric morphometric approach and limited data: an example using the upper molars of two sympatric species of *Calomys* (Cricetidae: Rodentia). *Zoologia* 34:e19864. <https://doi.org/10.3897/zoologia.34.e19864>

- Borsuk G, Olszewski K (2010). Morphometric traits of Buckfast and Caucasian bees. *J Apic Sci* 54:43-48
- Bota-Sierra CA, Cordero-Rivera A, Novelo-Gutiérrez R, Sánchez-Herrera M, Londoño GA (2024). Can High Temperatures Affect Body Size in Insects? The Case of Rubyspot Damselflies in the Colombian Western Andes. *Diversity* 16:2-18.
- Calfee E, Agra MN, Palacio MA, Ramírez SR, Coop G (2020). Selection and hybridization shaped the rapid spread of African honey bee ancestry in the Americas. *PLoS Genetic* 16: e1009038. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009038>
- Chen Y, Jabbour F, Novikov A, Wang W, Gerber S (2018). A study of floral shape variation in *Delphinieae* (Ranunculaceae) using geometric morphometrics on herbarium specimens. *Bot Letters* 165:368–376. <https://doi.org/10.1080/23818107.2018.1427145>
- Coelho CDAW, Molleta DGS, Ometto JP, Rogerio JP, Caldas JN et al. (2024). Mudança do clima no Brasil: síntese atualizada e perspectivas para decisões estratégicas. Brasília: Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovação. <https://wwfbrnew.awsassets.panda.org/downloads/ipcc-relatorio-0511---final.pdf>. Acessado em 12 agosto, 2025.
- Cridland JM, Tsutsui ND, Ramírez SR (2017). The Complex Demographic History and Evolutionary Origin of the Western Honey Bee, *Apis Mellifera*. *Genome Biol Evol* 9: 457. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx009>
- Diniz-Filho JAF, Bini LM (1994). Space-free correlation between morphometric and climatic data: a multivariate analysis of Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) in Brazil. *Global Ecol Biogeogr Letters*, 4:195-202. <https://doi.org/10.2307/2997651>
- Domínguez-Ayala R, Moo-Valle H, May-Itzá WdJ et al. (2016). Stock composition of northern neotropical honey bees: mitotype and morphotype diversity in Mexico (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie* 47:642–652. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0414-6>
- Doolittle GM (1899). Doolittle's queen rearing methods. *Am Bee J* 39:435-436
- Dworkin I, Gibson G (2006). Epidermal growth factor receptor and transforming growth factor-beta signaling contributes to variation for wing shape in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 173:1417–1431. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.053868>
- Francoy TM, Gonçalves LS, De Jong D (2012). Rapid morphological changes in populations of hybrids between Africanized and European honey bees. *Genetics Mol Res* 11:3349-3356. <http://dx.doi.org/10.4238/2012.September.17.5>
- García CAY, Rodrigues PJ, Tofilski A, Elen D, McCormak GP, Oleksa A et al (2022). Using the Software DeepWings© to Classify Honey Bees across Europe through Wing Geometric Morphometrics. *Insetos* 13:1132. <https://doi.org/10.3390/insects13121132>
- Gonçalves LS (1974). Comments on the aggressiveness of the Africanized bees in Brazil. *Am Bee J* 114:448-450

- Guerra Jr, JCV, Gonçalves LS, Jong, DD (2000). Africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) are more efficient at removing worker brood artificially infested with the parasitic mite *Varroa jacobsoni* Oudemans than are Italian bees or Italian/Africanized hybrids. *Genetics Mol Biol* 23:89-92. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572000000100016>
- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001). Past: Paleontological statistic software package for education and data analysis. *Paleont Elett* 4:9
- Henriques D, Chávez-Galarza J, Teixeira JSG, Ferreira H, Neves CJ, Franco TM, Pinto MA (2020). Wing geometric morphometrics of workers and drones and single nucleotide polymorphisms provide similar genetic structure in the Iberian honey bee (*Apis mellifera iberiensis*). *Insects* 11:89. <https://doi.org/10.3390/insects11020089>
- Kadri SM, Harpur BA, Orsi RO, Zayed A (2016). A variant reference data set for the Africanized honeybee, *Apis Mellifera*. *Sci Data* 3:1-6. <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.97>
- Kerr WE (1967). Introdução de abelhas africanas no Brasil. *Brasil Api* 3:211-213
- Klingenberg CP (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol ecol res* 11:353-357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Knigge RP, McNulty KP, Heesso OH, Hardin AM, Leary EV, Duren DL, Valiathan M, Sherwood RJ (2021). Geometric morphometric analysis of growth patterns among facial types. *Am J Orthod Dentofacial Orthop* 160:430-441. <https://doi.org/10.1016/j.ajodo.2020.04.038>
- Litvinoff L, Menescardi F, Porrini L, Russo R, Liendo MC, Nucci A, Galindo-Cardona A (2022). Morphometric and genetic characterization as tools for selection of *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) stocks in an area of natural hybridization in Argentina. *Front Insect Sci* 2:1073999. <https://doi.org/10.3389/finsc.2022.1073999>
- Masaquiza D, Ferrán MO, Guamán S, Naranjo E, Vaca M, Curbelo LM, Arenal A (2023). Geometric morphometric analysis of wing shape to identify populations of *Apis mellifera* in Camagüey, Cuba. *Insects* 14:306.
- Medina-Flores CA, Guzmán-Novoa E, Hamiduzzaman MM, Aréchiga-Flores CF, López-Carlos MA (2014). Africanized honey bees (*Apis mellifera*) have low infestation levels of the mite *Varroa destructor* in different ecological regions in Mexico. *Genet Mol Res* 13:7282-7293. <https://doi.org/10.4238/2014.february.21.10>
- Morales-Alonso A, Villaverde T, Jiménez-Mejías P (2023). Geometric Morphometrics sheds light on the systematics affinities of two enigmatic dwarf neotropical sedges (*Carex*, Cyperaceae). *PhytoKeys* 232:167-187. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.232.100410>
- Moretti CJ, Costa CP, Franco TM (2018). Wing morphometrics reveals the migration patterns of Africanized honey bees in Northeast Brazil. *Sociobiology* 65:679-685. <http://orcid.org/0000-0002-2413-966X>

- Nelson RM, Wallberg A, Simões ZLP, Lawson DJ, Webster MT (2017). Genomewide analysis of admixture and adaptation in the Africanized honeybee. *Mol Ecol* 26:3603-3617. <https://doi.org/10.1111/mec.14122>
- Nunes LA, Araujo ED, Carvalho CAL, Waldschmidt AM (2008). Population Divergence of *Melipona quadrifasciata anthidioides* (Hymenoptera: Apidae) Endemic to the Semi-arid Region of the State of Bahia, Brazil. *Sociobiology* 52:81-93.
- Nunes LA, Araújo EDD, Marchini LC, Moreti AC (2012). Variation morphogeometrics of Africanized honey bees (*Apis mellifera*) in Brazil. *Iheringia - Sér Zool* 102:321-326. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012005000002>
- Nunes LA, Costa-Pinto MFF, Carneiro PLS, Pereira DG, Waldschmidt AM (2007). Divergência Genética em *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae) com base em Caracteres Morfológicos. *Bioscience J* 23:1-9
- Nunes LA, Passos GB, Carvalho CAL, Araújo ED (2013). Size and shape in *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera; Meliponini). *Braz J Biol* 73:887-893. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842013000400027>
- Oleksa A, Tofilski A (2015). Wing geometric morphometrics and microsatellite analysis provide similar discrimination of honey bee subspecies. *Apidologie* 46:49–60. <http://dx.doi.org/10.1007/s13592-014-0300-7>
- Palmer AR (1994). Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: Markow TA (ed). *Developmental instability: its origins and evolutionary implications*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer academic publishers, 335-364
- Payró de la Cruz E, Valencia Domínguez M, Ramos Reyes R, Tofilski A (2025). Reexamination of honey bee Africanization in Mexico and other regions of the New World. *Scientific Reports* 15:16267. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-00989-1>
- Porrini LP, Quintana S, Brasesco C, Maggi MD, Porrini MP, Garrido MP, Eguaras MJ (2022). Current genetic diversity of managed and commercially produced *Apis mellifera* colonies in Argentina inferred by wing geometric morphometrics and COI-COI mtDNA locus. *Apidologie* 53:61. <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00970-1>
- Porrini LP, Quintana S, Brasesco C, Porrini MP, Garrido PM, Eguaras MJ, Müller F, Fernandez IP (2019) Southern limit of Africanized honey bees in Argentina inferred by mtDNA and wing geometric morphometric analysis. *J Apic Res* 59:648–657. <http://dx.doi.org/10.1080/00218839.2019.1681116>
- Quezada-Euán JJG, Pérez-Castro EE, May-Itzá WDJ (2003). Hybridization between European and African-derived honeybee populations (*Apis mellifera*) at different altitudes in Peru. *Apidologie* 34:217-225. <http://dx.doi.org/10.1051/apido:2003010>
- Rohlf FJ (2017). TpsDig, versão 2.31. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook
- Rohlf FJ (2021). TpsUtil, versão 1.81. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook

Rohlf FJ, Slice D (1990). Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Syst Zool* 39:40–59. <http://dx.doi.org/10.2307/2992207>

Węgrzynowicz P, Gerula D, Tofilski A, Panasiuk B, Bieńkowska M (2019). Maternal inheritance in hybrids of three honey bee subspecies. *J Apic Sci* 63:131-138. <https://doi.org/10.2478/jas-2019-0010>

DECLARAÇÕES E AFIRMAÇÕES

Financiamento

Este trabalho foi apoiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES (processo nº 88887.679881/2022-00), que concedeu ao primeiro autor uma bolsa de pesquisa com duração de 48 meses.

Disponibilidade dos dados

Os conjuntos de dados gerados e/ou analisados durante o estudo atual não foram publicados anteriormente e estão todos disponíveis no manuscrito, e quaisquer esclarecimentos podem ser solicitados ao autor correspondente.

Agradecimentos

Agradecemos ao Núcleo de Estudos Científicos e Tecnológicos sobre Abelhas do Semiárido (NECTAS/UFERSA) e ao Laboratório de Ecologia Comportamental (LABBEE/UFERSA) por todo o apoio e facilidades oferecidos para a realização deste estudo, bem como à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão de bolsa de estudos à primeira autora e ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia (PPGCA/UFERSA) pelo apoio. Agradecemos também ao Prof. Dr. Tiago M. Franco pela gentil cedência das imagens das asas da subespécie.

Contribuições dos Autores

Todos os autores contribuíram para o delineamento. A proposta de pesquisa foi desenvolvida por LAS; o experimento e as análises foram desenvolvidos por LAS com o apoio de TDFL, FAJ e TAL. As análises estatísticas foram realizadas por LAS, LAN e GCB. A revisão do texto foi realizada por LAS, DAEF e KPG. A edição do inglês foi realizada por KPG. O primeiro rascunho do manuscrito foi escrito por LAS, e todos os

autores comentaram as versões anteriores. Todos os autores leram e aprovaram a versão final.

Conflitos de Interesse

Os autores não têm interesses financeiros ou não financeiros relevantes a declarar.

CAPÍTULO IV

DINÂMICA TERMO-HIGROMÉTRICA REVELA ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DIVERGENTES EM ABELHAS AFRICANIZADAS E EM BUCKFAST

(Artigo de Pesquisa Original)

Submetido ao periódico: **Journal of Thermal Biology**

QUALIS (Quadriênio 2017-2020): A1

Fator de Impacto: 2.9

DINÂMICA TERMO-HIGROMÉTRICA REVELA ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DIVERGENTES EM ABELHAS AFRICANIZADAS E EM BUCKFAST

Leandro Alves da Silva^{1*}, Mateus Rodrigues Oliveira², Tasyely Daylhany Freire de Lima³, Herica Girlane Tertulino Domingos⁴, Genevile Carife Bergamo⁵, Robson Mateus Freitas Silveira⁶, Tamiles Araujo Lima⁷, Débora Andrea Evangelista Façanha⁸, Katia Peres Gramacho⁹

¹**Postgraduate Program in Animal Science**, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0000-0002-0450-4172; ²Department in Animal Science, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0009-0005-9319-7619; ³**Postgraduate Program in Animal Science**, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0009-0002-0558-1716; ⁴State University of Vale do Acaraú, Animal Science Department, Sobral-Ceará, 0000-0003-0595-6821, Brazil; ⁵Department of Natural Sciences, Mathematics and Statistics, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0000-0002-8144-0010; ⁶Department in Animal Science, “Luiz de Queiroz” Agriculture College (ESALQ), University of São Paulo, Piracicaba, São Paulo, Brazil; ⁷Department in Animal Science, Federal Rural University of the Semi-Arid, Mossoró-RN-Brazil, 0009-0002-6559-1123; ⁸Institute of Culture and Art, Federal University of Ceará, Fortaleza-CE-Brazil, 0000-0003-0917-1546; ⁹Department in Animal Science, Semi-Arid Rural Federal University, Mossoró-RN-Brazil, 0000-0002-9071-2989

*Corresponding Author: abzleandro@gmail.com

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Núcleo de Estudos Científicos e Tecnológico em Abelhas do Semiárido (NECTAS), bem como à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos ao 1º autor.

RESUMO

O presente estudo investigou estratégias adaptativas entre abelhas Africanizadas e Buckfast em ambiente tropical seco, levando em consideração a dinâmica termo-higrométrica da colônia. A temperatura interna (TI) e umidade relativa interna (URI) foram registradas continuamente, 24 horas por dia, por sete meses, registrando 36.360 observações em dez colônias africanizadas e 22.680 em 8 colônias Buckfast. A análise discriminante canônica discriminou 100% da variância dos dados ($P < 0,05$) e revelou duas funções ($p < 0,001$). A Função 1 (81,8%) diferenciou as colônias ao longo de um gradiente de URI, enquanto a Função 2 (18,2%) diferenciou os genótipos pela TI. Para Africanizadas, a análise de componentes principais reteve dois componentes (75,37% da variância, $P < 0,05$), com o primeiro associado ao eixo térmico-ambiental e o segundo à URI. Africanizadas apresentaram maior estabilidade termo-higrométrica ao longo do dia, enquanto Buckfast apresentaram elevações de TI mais concentradas à tarde e maior oscilação higrométrica. Esse estudo comparou a dinâmica termo-higrométrica em abelhas africanizadas e Buckfast, revelando estratégias adaptativas distintas, tendo as Buckfast recorrendo ao uso da termólise evaporativa mais intensamente, com menor estabilidade térmica e maior umidade, enquanto as africanizadas mantiveram estabilidade térmica com menor variação de umidade, evidenciando primariamente o uso da ventilação e posteriormente do resfriamento evaporativo associado a ventilação. Esses resultados demonstram que, em regiões tropicais secas, a plasticidade fisiológica frente ao estresse térmico contínuo é determinante para sobrevivência das colônias. Trabalhos futuros devem associar essas variáveis com análises produtivas e até mesmo averiguar essa dinâmica em colônias expostas à radiação solar direta.

Palavras-chave: *Apis mellifera*, estresse térmico, termorregulação, semiárido

1. INTRODUÇÃO

As abelhas desempenham um papel muito importante na manutenção da biodiversidade e na produção de alimentos no planeta, no entanto, esses polinizadores enfrentam muitas estressores, bióticos e abióticos, que comprometem a homeostase da colônia, entre eles, os efeitos diretos das condições climáticas (Potts et al. 2016; Gonzalez et al. 2024). Para abelhas *Apis mellifera*, o desafio é ainda maior em ambientes quentes e secos, uma vez que elas precisam dissipar calor e, simultaneamente, evitar perda crítica

de umidade da colônia. A termorregulação por meio da evaporação de água torna-se uma tarefa onerosa em um cenário que muitas vezes envolve escassez hídrica e põe à prova a eficiência fisiológica e comportamental das colônias (Bonoan et al. 2014; Ma et al. 2021; Domingos et al. 2018, 2022).

Dentro da espécie *A. mellifera*, encontramos uma notável divergência adaptativa entre abelhas europeias (EHB) e africanizadas (AHB). As EHB, evolutivamente adaptadas a climas temperados, desenvolveram estratégias para conservar calor, como formação de aglomerados de operárias associado a tremores dos músculos torácicos (Simpson 1961; Kutby et al. 2024), além de reservas energéticas para sobreviver a longos períodos de frio (Winston 1991; Abou-Shaara et al. 2017). Em contraste, as AHB, com sua forte ascendência da *A. m. scutellata* (Nelson et al. 2017), evoluíram em um ambiente tropical, o que lhes conferiu alta tolerância ao calor (Domingos et al. 2018; Poot-Báez et al. 2020) e estratégias reprodutivas voltadas para rápida exploração de recursos, mesmo diante de inospitalidades geográficas, que geram desafios à sobrevivência.

No entanto, é necessário entender como EHB se comportam em ambiente tropical seco, para que estratégias de manejo possam ser personalizadas de forma a atender às necessidades individuais, uma vez que um manejo específico para AHB, pode não ser satisfatório para abelhas Buckfast. Dessa forma, conhecer a dinâmica termorregulatória a fim de considerar estratégias individualizadas, levando em consideração a evolução de cada grupo, é também uma forma de conservação desses insetos.

Embora a termorregulação de EHB e AHB seja bem documentada, grande parte dos estudos comparativos tende a focar apenas na variável temperatura (Toledo e Nogueira-Couto 1999; Poot-Báez et al. 2020), desconsiderando variações da umidade relativa na colônia (e outros fatores ambientais), fundamental para eclosão de ovos e hidratação de larvas e pupas (Kuhnholz e Seeley 1997; Human et al. 2006; Ostwald et al. 2016). Esses aspectos reforçam a necessidade de se considerar de maneira integrada a dinâmica termo-higrométrica ao longo dos ciclos diários e sazonais da colônia, a fim de conhecer de forma mais aprofundada, quais estratégias adaptativas podem ser utilizadas por essas abelhas quando manejadas sob altas temperaturas e intensa radiação solar.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi desenvolvido em sete meses (fevereiro a agosto de 2024), em Mossoró, Rio Grande do Norte, Brasil (5° 4.116'S e 37° 24.350'O, 16 metros acima do nível do mar). Foram usadas dez colônias Africanizadas (AHB), com rainhas acasaladas naturalmente com zangões africanizados e; oito Buckfast (BUCK) com rainhas acasaladas em apiários comerciais da Argentina. Estas foram alocadas em colmeias Langstroth e em apiário com sombreamento artificial (cobertura de palha de coqueiro). Sessenta dias antes do início do monitoramento termo-higrométrico, rainhas Buckfast foram introduzidas em colônias africanizadas órfãs. Esse intervalo foi adotado para permitir a substituição do contingente de operárias filhas da rainha antiga, de modo que a dinâmica interna registrada refletisse predominantemente operárias filhas da nova rainha, após verificação da aceitação e do estabelecimento de postura por inspeções periódicas (presença de ovos/larvas e área de cria) antes do início das medições. As colônias apresentavam condições semelhantes quanto a tamanho populacional, alimentação e sanidade. A 50 metros do apiário, havia um reservatório onde as abelhas podiam realizar coleta de água.

No ambiente das colmeias a temperatura interna (TI) e umidade relativa interna (URI) foram coletados diariamente, 24 horas por dia, em intervalos de sessenta minutos, iniciando às 00:00, usando dataloggers modelo RC-4HC (Elitech-Brasil) introduzidos na parte central da colmeia. Os dataloggers foram removidos apenas nos dias de leitura de dados. As variáveis meteorológicas foram obtidas de uma estação automática à 300 metros do apiário. Essas variáveis foram: temperatura do ar (°C), umidade relativa do ar (%), precipitação pluviométrica (mm) e radiação solar (W/m²).

A relação entre variáveis (TI e URI) e grupos (genótipo x mês) foi avaliada por análise discriminante canônica (ADC), utilizando o método stepwise para selecionar variáveis com maior poder discriminante. A significância das funções foi testada pelo Lambda de Wilks (λ) ($P < 0.05$), a proporção da variância foi indicada pelos autovalores e correlações canônicas e os coeficientes padronizados revelaram a contribuição de cada variável. Uma análise de componentes principais (PCA) explorou a relação entre variáveis em um contexto multivariado. Os dados foram analisados no Statistical Package for the Social Sciences (SPSS), versão 20, 2010 (SPSS[®] Inc., Chicago, IL, EUA).

3. RESULTADOS

A Figura 1 apresenta médias das variáveis ambientais, de acordo com as 24 horas do dia. A temperatura média do ar, da umidade relativa e da radiação solar foram de 27,8 °C, 67,3 % e 644 W/m², respectivamente, mas atingiram valores de 38,9 °C às 14:00 horas, 93,9 % às 7:00 horas e aproximadamente 1000 W/m² de radiação solar em torno de 11:00 horas.

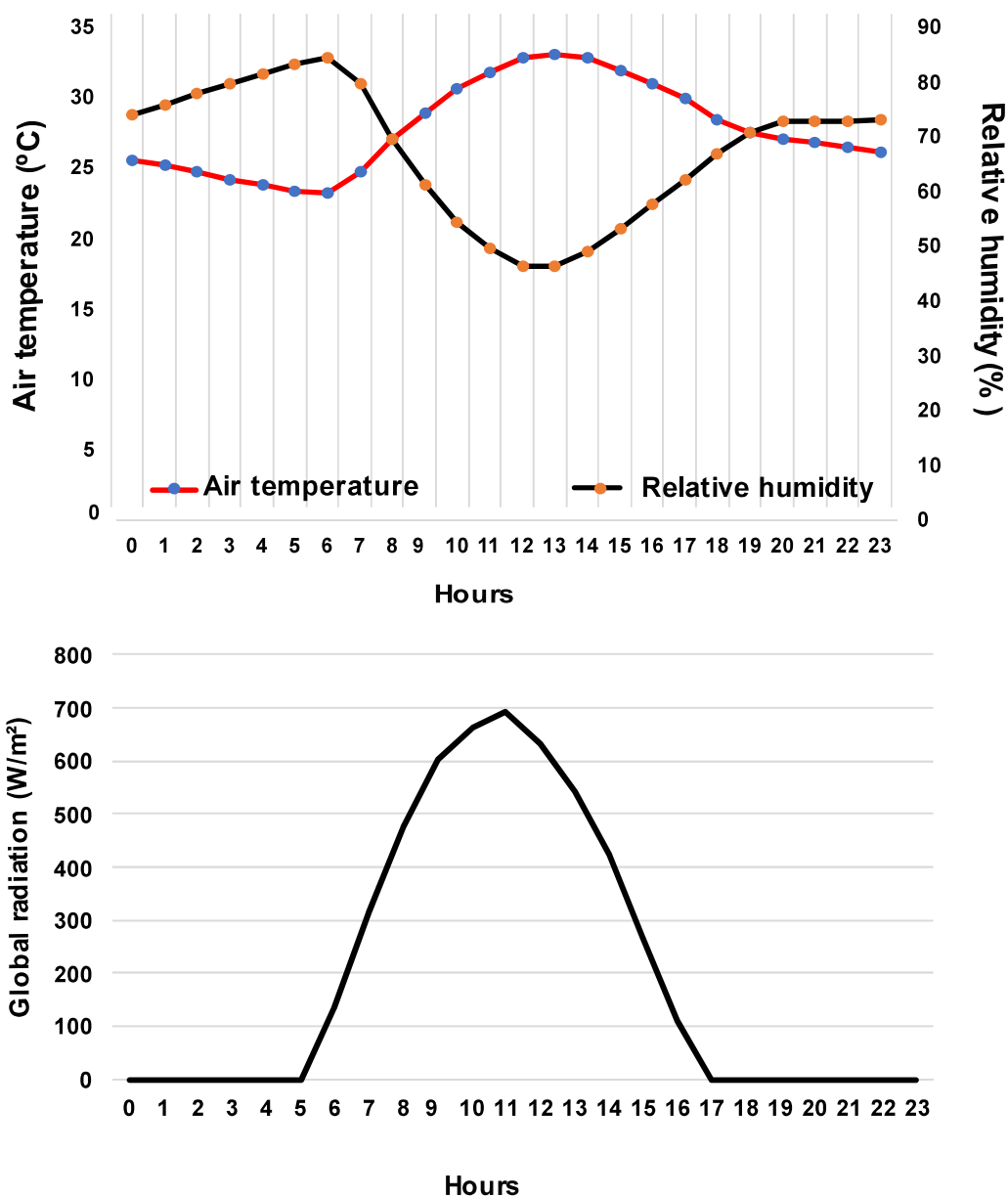


Figura 1. Valores médios da Temperatura do ar (°C), umidade relativa do ar (%) e radiação solar global.

De acordo com a ADC (Tabela 1), duas funções canônicas foram significativas na discriminação por grupo (genótipo e mês) (Função 1: $\lambda = 0,353$, $\chi^2 = 61.383,5$, $df = 26$ e $p < 0,001$; Função 2: $\lambda = 0,786$, $\chi^2 = 14.215,5$, $df = 12$ e $p < 0,001$), onde a função 1 foi representada pela URI (coeficiente = 1,066), com contribuição secundária da TI (coeficiente = 0,375). Já a Função 2 foi explicada pela TI (coeficiente = 0,998), com pouca contribuição da URI (coeficiente = -0,007). O procedimento stepwise indicou que ambas variáveis entraram no modelo final, primeiro URI, seguida pela TI, que manteve um F elevado, confirmando sua relevância complementar.

Tabela 1. Análise discriminante canônica das variáveis de termo-higrométricas.

Autovalores					
Função	Autovalor	Variância (%)	% cumulativa	Correlação canônica	
1	1,223 ^a	81,8	81,8	0,742	
2	0,272 ^a	18,2	100	0,463	
Lambda de wilks					
Teste de Funções	Lambda de wilks	Qui-quadrado	df	Significância	
1 até 2	0,353	61383,524	26	<0,001	
2	0,786	14215,507	12	<0,001	
Coeficientes de funções discriminantes canônicas padronizados					
			Função 1	Função 2	
Temperatura interna (°C)			0,375	0,998	
Umidade interna (%)			1,066	-0,007	
Variáveis não presentes na análise					
Passo	Variáveis	Tolerância	Tolerância a mínima	F a ser inserido	Lambda de wilks
0	Temperatura interna (°C)	1,000	1,000	1236,472	0,786
	Umidade interna (%)	1,000	1,000	5019,303	0,475
1	Temperatura interna (°C)	0,880	0,880	1559,918	0,353

A dinâmica de classificação das abelhas em seus respectivos grupos foi representada por duas funções discriminantes canônicas (Função 1: 81,8% da variância, correlação canônica = 0,742; Função 2: 18,2% da variância, correlação canônica = 0,463), mostrando separação parcial entre grupos (Figura 2), com função 1 organizando grupos horizontalmente de acordo com URI, de forma que meses em que as colônias apresentaram maior URI (fevereiro a junho para ambos) apresentaram escores positivos,

enquanto que condições de menor umidade (julho e agosto para ambos) ficaram com escores negativos. A função 2 diferenciou grupos verticalmente em função da TI, com escores negativos correspondendo a valores abaixo da média (Buckfast: abril, maio e agosto; Africanizadas: agosto).

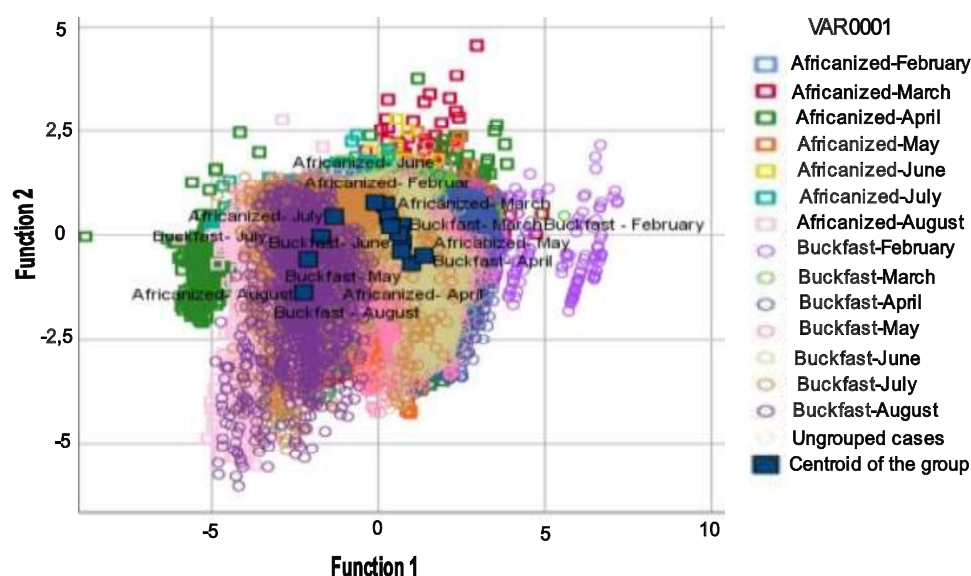


Figura 2. Biplot da análise discriminante canônica para microclima da colmeia de abelhas africanizadas e Buckfast em ambiente semiárido

A PCA para abelhas Africanizadas reteve duas componentes que explicaram 75,37% da variância (Figura 3). O Componente 1 (46,67%) se alinhou positivamente com temperatura do ar e TI, e negativamente com umidade do ar, caracterizando um eixo térmico-ambiental. O Componente 2 (28,70%) se alinhou com URI, com pouca contribuição do eixo térmico-ambiental (Figura 3).

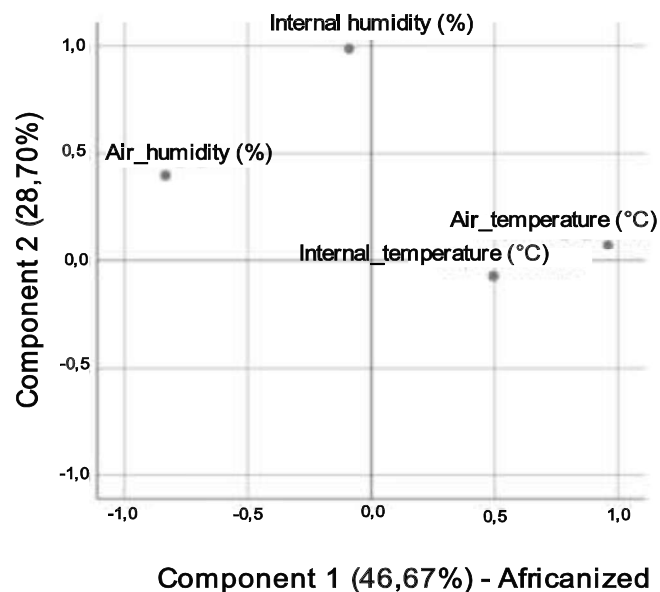


Figura 3. Biplot da análise fatorial exploratória da dinâmica adaptativa sazonal do microclima de colmeias africanizadas em ambiente tropical seco.

Para Buckfast, duas componentes explicaram 80,29% da variância (Figura 4). O Componente 1 (55,48%) também representou um gradiente térmico similar ao observado em AHB, enquanto o Componente 2 (24,81%) foi essencialmente explicado pela URI, com TI apresentando carga negativa mais acentuada, indicando um trade-off entre umidade interna e temperatura interna, ou seja, o aumento da umidade ocorre à custa de menor estabilidade térmica.

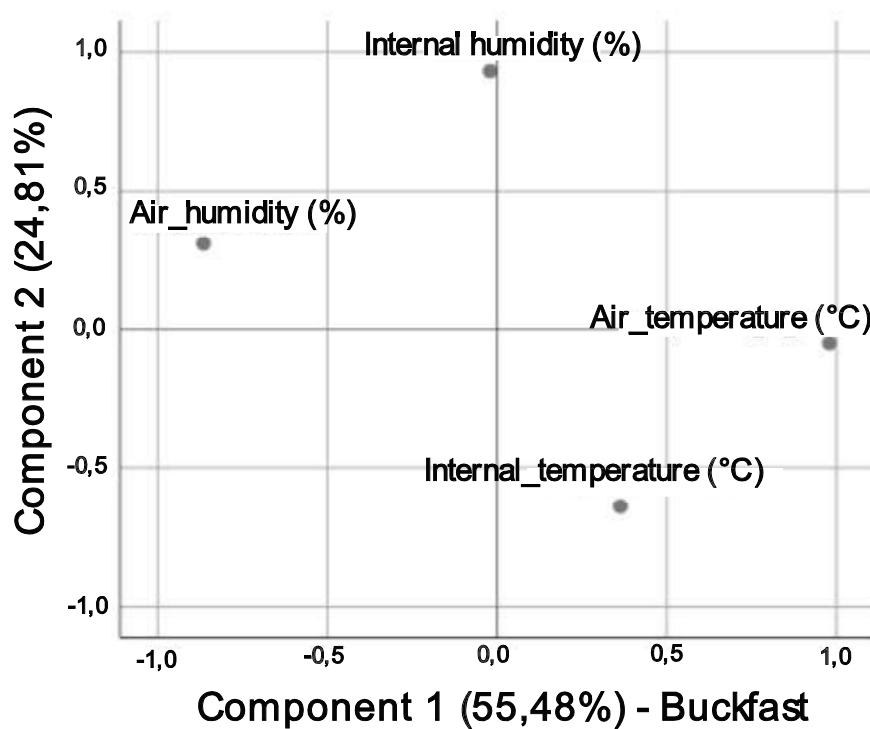


Figura 1. Biplot da análise fatorial exploratória da dinâmica adaptativa sazonal do microclima de colmeias Buckfast em ambiente tropical seco

As médias de TI e URI ao longo das 24 horas do dia podem ser observadas na figura 5. As Africanizadas tiveram TI médias de 33,0 °C e Buckfast de 32,0 °C e URI de 69,0 % e 73,0 % para Africanizadas e Buckfast, respectivamente, com variações entre horários.

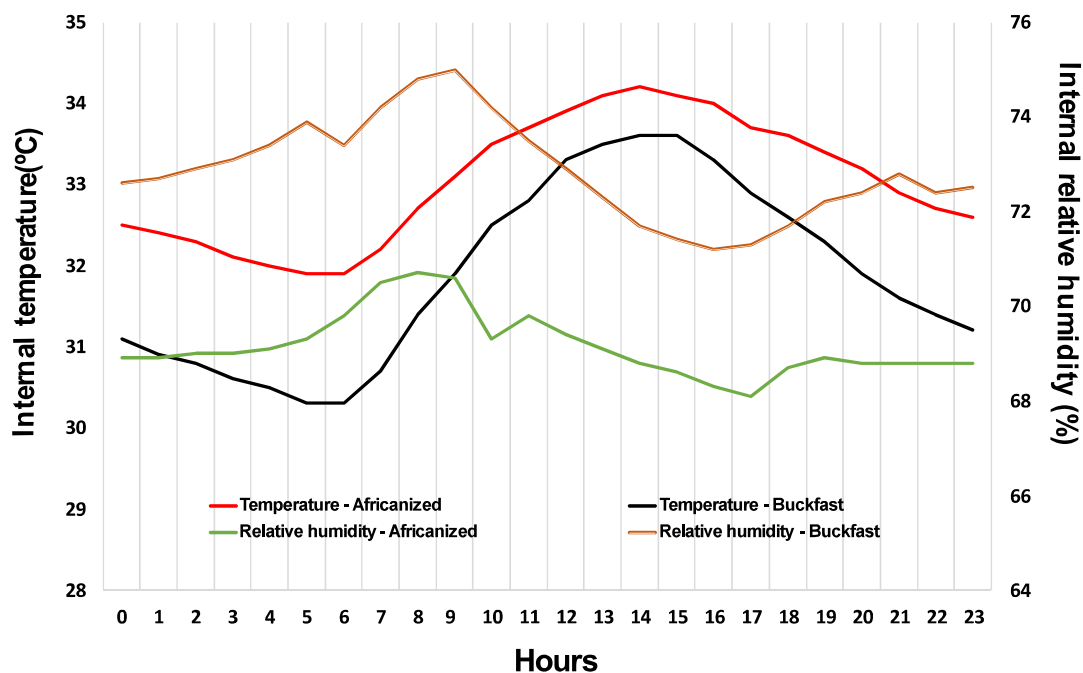


Figura 5. Valores médios de temperatura (°C) e umidade interna (%) de colônias de abelhas africanizadas e Buckfast avaliadas 24 horas por dia, entre fevereiro e agosto de 2024.

A análise da dinâmica termo-higrométrica do ambiente interno da colmeia, ao longo de 24 horas, revelou padrões diários distintos, porém, anticorrelacionados, de TI e URI em ambos genótipos. Nas Africanizadas (Figura 6), a TI manteve-se acima da média diária das 10:00 às 20:00, com pico entre 12:00 e 16:00 h. Os menores valores de TI ocorreram entre 00:00 e 06:00 h, e permaneceram ligeiramente negativos até 08:00 h. A URI apresentou padrão inverso, com valores acima da média concentrados entre 22:00 e 09:00 com pico entre 07:00 e 09:00 h, e menor umidade entre 14:00-17:00, voltando a aumentar após 18:00-19:00 h.

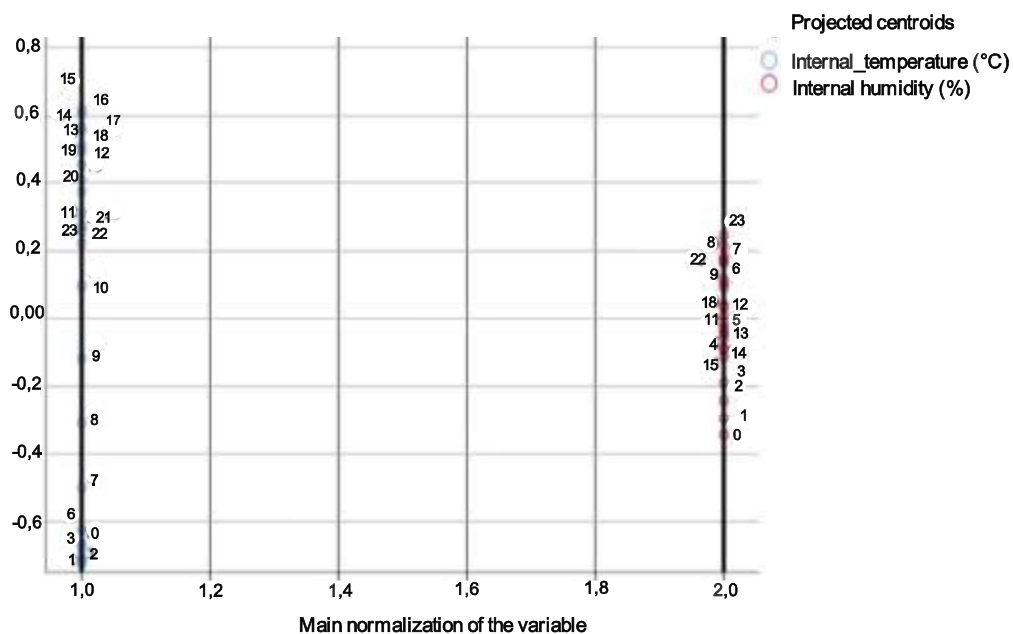


Figura 2. Dinâmica adaptativa sazonal diária do microclima da colmeia com abelhas africanizadas em ambiente tropical seco.

Nas Buckfast (Figura 7), a TI apresentou aumento mais concentrado entre 13:00-17:00 h, também com pico em 14:00-16:00 h, seguido de retorno mais rápido à média no início da noite (aproximadamente 19:00-20:00 h). Valores mínimos ocorreram entre 02:00 e 03:00 h, mantendo-se abaixo da média até 08:00-09:00 h. A URI seguiu padrão inverso à temperatura, permanecendo acima da média entre o fim da noite e manhã (aproximadamente 20:00-09:00 h) e abaixo da média no período intermediário da tarde (aproximadamente 12:00-17:00 h), com recuperação rápida por volta de 19:00-20:00 h.

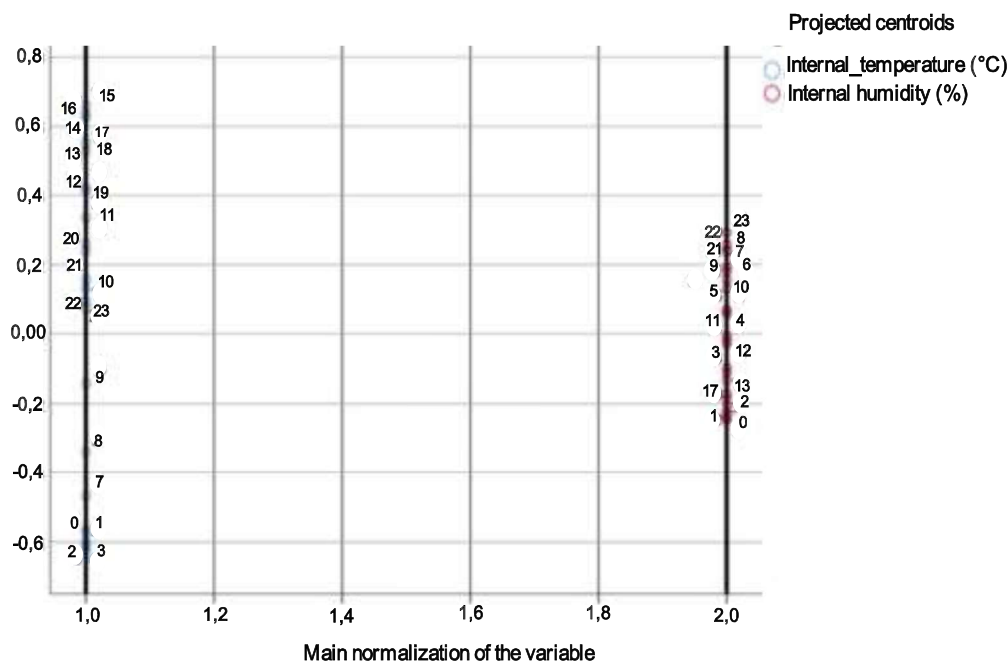


Figura 3. Dinâmica adaptativa sazonal diária do microclima de colmeia com abelhas Buckfast em ambiente tropical seco.

4. DISCUSSÃO

O presente estudo investigou diferenças adaptativas entre abelhas africanizadas e Buckfast em ambiente tropical seco, considerando a dinâmica termo-higrométrica das colônias. O ambiente externo exerceu forte controle sobre o ambiente da colmeia, sobretudo pelo eixo térmico, marcado por altas temperaturas diurnas e baixa umidade relativa do ar.

Esse eixo representa o conjunto de forças externas que atuam como gatilho primário da termorregulação, determinando o momento em que as abelhas precisam acionar mecanismos fisiológicos e comportamentais de controle térmico. Em condições como essas, a temperatura do ar funciona como primeiro sinal de alerta, enquanto a umidade relativa é uma consequência direta das estratégias adaptativas adotadas (Human et al. 2006) para amenizar o estresse térmico (Domingos et al. 2018, 2022, Santos et al. 2023, Silva et al. 2024).

As análises multivariadas mostraram que a URI foi a principal variável que diferenciou os genótipos, entretanto, esse resultado não deve ser interpretado isoladamente. Como a umidade relativa depende da temperatura (Human et al. 2006), níveis elevados de URI representam o rastro operacional da termólise evaporativa

realizada pelas abelhas para manter a faixa térmica adequada (Ostwald et al. 2016; Kutby et al. 2024), podendo ser pela coleta de água ou desidratação de néctar. Assim, a discriminação por umidade não significa que esta seja o fator determinante da diferenciação, e sim que cada genótipo respondeu ao estresse térmico com estratégias adaptativas distintas.

As Africanizadas, mais adaptadas ao clima quente e seco, exibiram um padrão de maior estabilidade térmica e menor acoplamento entre TI e URI. Isso indica que, provavelmente, elas recorreram primeiramente ao mecanismo de ventilação e posteriormente ao resfriamento evaporativo associado à ventilação. Domingos et al. (2022) observaram que AHB escolhem o tipo de resfriamento a depender da temperatura e da radiação solar (que também contribui para o superaquecimento das colônias). Esses pesquisadores também relataram que nos horários mais quentes do dia, a atividade de ventilação foi considerada baixa mesmo em condições extremas de calor, pois as abelhas optaram por estratégias mais eficientes, ou seja, aquelas relacionadas ao uso de água para realizar o arrefecimento da colônia. No presente estudo, as africanizadas demonstraram capacidade de sustentar TI ligeiramente mais elevadas, porém mais estáveis, sem depender primordialmente do resfriamento evaporativo, o que pode se configurar como uma vantagem adaptativa.

As Buckfast, por outro lado, demonstraram padrão oposto. A maior URI observada reflete uma maior demanda por termorregulação, utilizando o resfriamento evaporativo para compensar sua menor tolerância ao calor (Kutby et al. 2024). Ao mesmo tempo, o padrão de flutuação interna sugere menor investimento na ventilação, o que reforça o acoplamento forte entre TI e URI. A estratégia adaptativa usada pelas Buckfast, tornou-se um *trade-off* desfavorável no ambiente quente e seco, ou seja, elas conseguem reduzir temperatura, mas à custa de um estresse hídrico crescente.

Toledo e Nogueira-Couto (1999) avaliaram TI de colônias AHB e europeias (carnicas, italianas e caucásicas) em clima tropical. Como resultado, observaram TI de 33 °C, em todas as populações, entre 14 e 16 horas. Abou-Shaara et al. (2012) verificou que abelhas Iemenitas são mais tolerantes do que carnicas em condições extremas de temperatura.

A avaliação do ciclo termo-higrométrico de 24 horas evidencia essas diferenças de forma clara. Embora as duas populações tenham mantido TI dentro da faixa aceitável de 32 a 36 °C (Jones e Oldroyd 2006; Bonoan et al. 2014) durante o pico de calor, principalmente entre 12:00 e 16:00, fizeram isso usando estratégias comportamentais

diferentes. Africanizadas sustentaram esse equilíbrio por mais tempo e com menor variação da URI; Buckfast responderam de forma mais abrupta, com oscilações mais intensas, como se estivessem continuamente reagindo ao ambiente térmico em vez de amortecê-lo.

É válido destacar que a manutenção da temperatura em limites toleráveis ocorre às custas de uma plasticidade comportamental das abelhas, o que pode variar de acordo com diferentes grupos de abelhas. Por exemplo, Gardner et al. (2006) observaram que a maior necessidade de realização de atividades termorregulatórias não aumentava o recrutamento de operárias; em vez disso, algumas operárias “especialistas térmicas” aumentavam seus esforços ao invés de redistribuir as tarefas no grupo. Já Vrot (1986a) observou que o número de abelhas recrutadas para manutenção da TI pode variar de acordo com a demanda térmica da colônia, ou seja, nesse caso há maior flexibilidade no recrutamento. Isso representa um custo potencial para a colônia, pois as abelhas encarregadas de trabalhos específicos relacionados a respostas homeostáticas ficam estacionárias e, portanto, incapazes de realizar outras tarefas.

A interpretação dos dados torna-se ainda mais sustentável quando se considera a transição sazonal. Ao final do período chuvoso, que ocorreu em julho, o ar ambiente tornou-se mais seco. Esse é um ponto importante de inflexão ecológica: quando a demanda térmica e hídrica aumenta de forma mais agressiva, diferenças fisiológicas nos genótipos estudados se amplificam e a exposição a estresse térmico contínuo pode afetar a sobrevivência das abelhas (Kovac et al. 2014; Li et al. 2019). As AHB conseguiram manter a regulação termo-higrométrica, enquanto as Buckfast operaram no limite fisiológico e, como consequência, colapsaram completamente até primeira quinzena de agosto, apesar do sombreamento constante e das condições de manejo controladas. Esse colapso foi observado a partir da queda contínua da postura, redução populacional, levando a colônia ao extermínio.

Essa mortalidade generalizada demonstra que o problema não foi apenas ambiental, mas sugere estressores múltiplos (termorregulação, sanidade, nutrição etc) atuando de forma integrada sobre a fisiologia das colônias, refletindo na incapacidade estrutural da Buckfast frente ao clima tropical seco. Entre esses estressores destacam-se a alta carga térmica, a baixa umidade relativa do ar, a restrição hídrica, o aumento do custo energético para termorregular, além do estresse metabólico associado à manutenção da homeostase da cria. Os resultados indicam que a resiliência nesse ambiente depende da combinação entre tolerância térmica, eficiência evaporativa, ventilação coordenada,

economia hídrica e capacidade de ajuste comportamental. As africanizadas parecem equilibrar essas funções de maneira mais estável, enquanto as Buckfast dependem mais fortemente da evaporação, um processo fisiologicamente mais caro para as abelhas. Em contraste, as Buckfast demonstram maior dependência da termorregulação por evaporação, um processo fisiologicamente mais oneroso, que aumenta o consumo de água, eleva o gasto energético das operárias e potencializa o estresse em ambientes secos, contribuindo para o colapso populacional observado.

Toledo e Nogueira-couto (1999) compararam resposta termorregulatória entre africanizadas e europeias, como citado anteriormente, porém usando apenas a variável temperatura. Embora tenham observado manutenção térmica semelhante entre os grupos, os autores não avaliaram outros estressores ambientais críticos, como umidade relativa, esforço ventilatório ou custo fisiológico da evaporação. Além disso, deve-se considerar que, naquele estudo, as operárias responsáveis pela termorregulação eram africanizadas, uma vez que as rainhas europeias haviam sido fecundadas com zangões africanizados, o que limita a atribuição direta da eficiência termorregulatória à linhagem europeia e reforça a importância do componente genético na adaptação ao ambiente tropical.

Embora haja contribuições relevantes na literatura, esse estudo avançou no entendimento da dinâmica termo-higrométrica dessas abelhas ao considerar não apenas padrões ambientais, mas também ciclos diários de avaliação. A associação de todos os aspectos avaliados, inclusive a comparação entre grupos, é fundamental para o entendimento dos fatores que modelam o equilíbrio térmico dentro da colmeia.

Por meio desse estudo, foi possível identificar que abelhas africanizadas e Buckfast, utilizam estratégias adaptativas distintas, tendo as Buckfast apresentado uso da termólise evaporativa mais intensamente, com menor estabilidade térmica, demonstrando menor tolerância ao calor, enquanto que africanizadas mantiveram estabilidade térmica com menor variação de umidade, evidenciando primariamente o uso da ventilação e posteriormente do resfriamento evaporativo associado a ventilação. Esses resultados reforçam que, em regiões de clima tropical seco, a plasticidade fisiológica e comportamental frente ao estresse térmico contínuo é um fator determinante para sobrevivência das colônias. Trabalhos futuros devem associar essas variáveis com análises produtivas e até mesmo averiguar essa dinâmica em colônias expostas à radiação solar direta, condição frequente em ambientes semiáridos.

REFERÊNCIAS

- Abou-Shaara HF, Al-Ghamdi AA, Mohamed AA (2012) Tolerance of two honey bee races to various temperature and relative humidity gradients. *Env Exp Biol* 10:133–138.
- Abou-Shaara HF, Owayss AA, Ibrahim YY, Basuny NK (2017) A Review of Impacts of Temperature and Relative Humidity on Various Activities of Honey Bees. *Insect Soc* 64:455–463. <https://doi.org/10.1007/s00040-017-0573-8>
- Bonoan RE, Goldman RR, Wong PY, Starks PT (2014) Vasculature of the hive: heat dissipation in the honey bee (*Apis mellifera*) hive. *Naturwissenschaften* 101:459-465. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1174-2>
- Domingos HGT, Gramacho KP, Gonçalves LS (2022) Controle de temperatura em colônias de abelhas africanizadas (*Apis mellifera* L.) em diferentes faixas de temperatura do ar e radiação solar. São Paulo, São Paulo.
- Domingos HGT, Sombra DS, Santos RG, Gramacho KP, Gonçalves LS (2018) Surface Temperature and Heat Transfer between Body Regions of Africanized Honeybees (*Apis mellifera* L.) in Hives under Sun and Shade Conditions in the Northeastern Semi-arid Region of Brazil. *J Agric Sci Technol* 8:28-35. <http://dx.doi.org/10.17265/2161-6256/2018.01.004>
- Gardner KE, Foster RL, O'Donnell S (2007) Experimental analysis of worker division of labor in bumblebee nest thermoregulation (*Bombus huntii*, Hymenoptera: Apidae). *Behav Ecol Sociobiol* 61:783–792. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0309-7>
- Gonzalez VH, Herbison N, Robles Perez G, Panganiban T, Haefner L, Tscheulin T, Petanidou T, Hranitz J (2024) Bees display limited acclimation capacity for heat tolerance. *Biol Open* 13:1-8. <https://doi.org/10.1242/bio.060179>
- Human H, Nicolson SW, Dietemann V (2006) Do honeybees, *Apis mellifera scutellata*, regulate humidity in their nest?. *Naturwissenschaften* 93:397–401. <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0117-y>
- Jones JC, Oldroyd BP (2006) Nest thermoregulation in social insects. *Adv insect physiol* 33:153-191. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(06\)33003-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(06)33003-2)

- Kovac H, Käfer H, Stabentheiner A, Costa E (2014) Metabolism and upper thermal limits of *Apis mellifera carnica* and *A. m. ligustica*. *Apidologie* 45:664–677. <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0284-3>
- Kühnholz S, Seeley TD (1997) The Control of Water Collection in Honey Bee Colonies. *Behav Ecol Sociobiol* 41:407–422.
- Kutby R, Baer-Imhoof B, Robinson S, Porter L, Baer B (2024) The Effect of Hive Type on Colony Homeostasis and Performance in the Honey Bee (*Apis mellifera*). *Insects* 15:1-16. <https://doi.org/10.3390/insects15100800>
- Li X, Ma W, Shen J, Long D,... & Jiang Y (2019). Tolerance and response of two honeybee species *Apis cerana* and *Apis mellifera* to high temperature and relative humidity. *PLoS One* 14: e0217921. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217921>
- Ma CS, Ma G, Pincebourde S (2021). Survive a warming climate: insect responses to extreme high temperatures. *Annu Rev Entomol* 66:163–184. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041520-074454>
- Nelson RM, Wallberg A, Simões ZLP, Lawson DJ, Webster MT (2017) Genomewide analysis of admixture and adaptation in the Africanized honeybee. *Mol Ecol* 26:3603-3617. <https://doi.org/10.1111/mec.14122>
- Ostwald MM, Smith ML, Seeley TD (2016) The behavioral regulation of thirst, water collection and water storage in honey bee colonies. *J Exp Biol* 219:2156-2165. <https://doi.org/10.1242/jeb.139824>
- Poot-Báez V, Medina-Hernández R, Medina-Peralta S, Quezada-Euán JJG (2020) Intranidal temperature and body size of Africanized honey bees under heatwaves (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie* 51:382-390. <https://doi.org/10.1007/s13592-019-00725-5>
- Potts SG, Imperatriz-Fonseca V, Ngo HT, Aizen MA, ... & Vanbergen AJ (2016) Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540:220-229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>

Santos RG, Domingos HGT, Silva LA, Sombra DS, Gramacho KP, Gonçalves LS (2023) Comparative study of the performance of africanized bees managed in thermal stress and thermal comfort in a semiarid region. AVB 17:80-85. <http://dx.doi.org/10.21708/avb.2023.17.4.12083>

Silva LA, Silva AD, Domingos HGT, Bergamo GC, Message D, Gramacho KP (2024) *Varroa destructor* mite population dynamics in africanized honeybee (*Apis mellifera*) colonies in a semi-arid region. Exp Appl Acarol 93:537-547. <https://doi.org/10.1007/s10493-024-00944-1>

Simpson J (1991) Nest Climate Regulation in Honey Bee Colonies. Science 133:1327–1333.

Toledo VDAAD, Nogueira-Couto RH (1999) Thermoregulation in colonies of africanized and hybrids with Caucasian, Italian and Carniolan *Apis mellifera* honey bees. Braz Arch Biol Technol 42:1-7. <https://doi.org/10.1590/S1516-89131999000400007>

Vogt FD (1986a) Thermoregulation in bumblebee colonies. I. Thermoregulatory versus brood-maintenance behaviors during a cute changes in ambient temperatures. Physiol Zool 59:55–59.

Winston ML (1991) The biology of the honey bee. Harvard university press.

Declarações e Afirmações

Financiamento

Este trabalho foi apoiado financeiramente pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES (Número do processo: 88887.679881/2022-00).

Declaração de ética

O manuscrito não contém estudos clínicos ou dados de pacientes.

Declaração de Conflito de Interesse

Os autores não têm interesses financeiros ou não financeiros relevantes a declarar.

Contribuições dos autores

Todos os autores contribuíram para concepção e planejamento do estudo. Coleta e análise dos dados foram realizadas por Leandro Silva, Tasyely Lima, Mateus Oliveira e Tamiles Lima. Análises estatísticas teve apoio de Genevile Bergamo e Robson Silveira. Primeira versão do manuscrito feita por Leandro Silva e revisada por Debora Façanha, Hérica Tertulino e Katia Gramacho. Os autores leram e aprovaram a versão final.

Data availability

Os conjuntos de dados gerados e/ou analisados durante o presente estudo não foram publicados anteriormente e estão todos disponíveis no manuscrito. Quaisquer esclarecimentos podem ser solicitados ao autor correspondente.

CAPÍTULO V

CONSIDERAÇÕES FINAIS

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese avança na compreensão da identificação, caracterização e adaptação de populações de *Apis mellifera* em contextos de hibridização e ambientes de alta pressão seletiva, demonstrando a relevância de integrar abordagens morfológicas e fisiológicas para interpretação do comportamento populacional no ambiente tropical seco.

Populações híbridas apresentam alterações morfométricas marcantes, especialmente no tamanho, resultado da introgressão de *A. m. scutellata*, quanto da intensa pressão do ambiente semiárido. A asa se confirmou como a estrutura mais sensível e integrada para discriminação racial, reforçando sua utilidade em monitoramento de colônias e estudos evolutivos. Esses resultados sustentam a conclusão da convergência ao padrão africanizado.

Foram observadas diferenças fisiológicas claras entre abelhas africanizadas e Buckfast frente ao estresse térmico contínuo do ambiente tropical seco no qual as abelhas estudadas foram submetidas. A identificação de estratégias distintas, com Buckfast recorrendo mais intensamente à termólise evaporativa e apresentando menor estabilidade térmica, enquanto africanizadas mantêm homeostase principalmente via ventilação, evidencia que a plasticidade fisiológica desempenha papel central na sobrevivência dessas populações em regiões tropicais secas. Esses achados ampliam a compreensão sobre como diferentes grupos genéticos modulam seu comportamento e fisiologia para lidar com ambientes extremos.

Recomenda-se que futuras pesquisas, com abelhas europeias no semiárido, busquem investigar respostas adaptativas (dinâmica termo-higrométrica, sobrevivência etc) de colônias expostas à radiação solar direta, tanto no período seco quanto no período chuvoso. Além disso, associar com parâmetros produtivos será essencial para validar a viabilidade desses genótipos nesse ambiente com diversos estressores ativos.

Considerando que as estratégias adaptativas usadas foram diferentes, é importante investigar também a morfometria em nível de *sensilas*, para verificar se as africanizadas apresentam uma maior sensibilidade aos estressores térmicos no ambiente semiárido. Essas iniciativas permitirão avançar na compreensão da complexa dinâmica evolutiva

dessas abelhas, auxiliarão na tomada de decisão sobre a viabilidade ou não da introdução de genótipos europeus no semiárido.