



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMIÁRIDO-UFERSA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIA ANIMAL-PPCA**

**TEMPERATURA COLONIAL E TOLERÂNCIA TÉRMICA DE
Melipona subnitida, UMA ESPÉCIE DE ABELHA SEM
FERRÃO (HYMENOPTERA, APIDAE, MELIPONINI), DA
CAATINGA**

NOEIDE DA SILVA FERREIRA

Bióloga

MOSSORÓ-RN-BRASIL

Fevereiro de 2014

NOEIDE DA SILVA FERREIRA

**TEMPERATURA COLONIAL E TOLERÂNCIA TÉRMICA DE
Melipona subnitida, UMA ESPÉCIE DE ABELHA SEM
FERRÃO (HYMENOPTERA, APIDAE, MELIPONINI), DA
CAATINGA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural
do Semiárido – UFERSA, Campus de Mossoró, como
parte das exigências para a obtenção do título de Mestre
em Ciência Animal.

Orientador: Michael Hrcir

MOSSORÓ-RN-BRASIL

Fevereiro de 2014

O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade de seus autores

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

F383t Ferreira, Noeide da Silva.

Temperatura colonial e tolerância térmica de *melipona subnitida*, uma espécie de abelha sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponini), da caatinga. / Noeide da Silva Ferreira -- Mossoró, 2014.

56f.: il.

Orientador: Prof. Dr. Michael Hrnčíř

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

1. Abelha. 2. Caatinga. 3. Termorregulação. 4. Tolerância térmica. I. Título.

RN/UFERSA/BCOT/522-14

CDD: 638.1

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

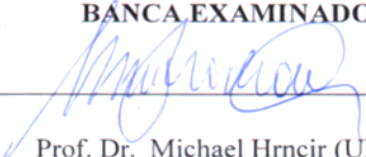
NOEIDE DA SILVA FERREIRA

**TEMPERATURA COLONIAL E TOLERÂNCIA TÉRMICA DE
Melipona subnitida, UMA ESPÉCIE DE ABELHA SEM FERRÃO
(HYMENOPTERA, APIDAE, MELIPONINI), DA CAATINGA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal Rural do
Semiárido – UFERSA, Campus de Mossoró, como parte
das exigências para a obtenção do título de Mestre em
Ciência Animal.

APROVADA EM 26/02/14

BANCA EXAMINADORA:



Prof. Dr. Michael Hrnčíř (UFERSA)

Orientador



Prof. Dr. Dirk Koedam (UFERSA)



Prof. Dr. Ana Cláudia Sales Rocha Albuquerque (UERN)

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

NOEIDE DA SILVA FERREIRA nasceu em 12 de julho de 1986, na cidade de Itaú no Estado do Rio Grande do Norte. Graduação em Ciências Biológicas (Licenciatura) pela Universidade do Estado do Rio Grande do Norte (2010). Durante a graduação foi Bolsista de Iniciação Científica, atuando em projetos de pesquisas na área de Fisiologia e Ecologia Comportamental. Após a graduação atuou como bolsista de Desenvolvimento Tecnológico e Industrial (DTI-C) no projeto de extensão Cadeias Produtivas do Caju e do Girassol- CAJUSOL. Atualmente é aluna de mestrado do Programa de Pós-graduação em Ciência Animal pela Universidade Federal Rural do Semiárido-UFERSA, aonde desenvolve trabalhos com Ecofisiologia Comportamental de Abelhas Sem Ferrão, especificamente com Fisiologia Térmica de *Melipona subnitida*.

*A Deus que é a minha fortaleza e o meu refúgio,
Aos meus pais pelo amor incondicional.
As minhas irmãs e ao meu irmão, pelo companheirismo.
Aos meus sobrinhos pela inocência e espontaneidade.
Ao meu amor pelo apoio e presença constante.*

DEDICO

Atrás da porta vive uma cidade. Ela é dinâmica e os membros trabalham duro, cuja nação foi originada por volta de milhões de anos- anos de persistente e gradual evolução.

(Roubik, 2006)

AGRADECIMENTOS

Agradeço...

Ao meu orientador, **Michael Hrcir** pela paciência, confiança, orientação e pelo exemplo de pesquisador e profissional, o qual sempre terá minha admiração e respeito. Enfim, por todo aprendizado transmitido ao longo da realização do mestrado.

À **Universidade Federal Rural do Semiárido**, ao **Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal** pelo apoio e por ter possibilitado o desenvolvimento da pesquisa.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (**CAPES**) pela concessão da bolsa.

Aos **membros da banca** por aceitarem avaliar e contribuir com o trabalho.

Aos meus amados Pais (**Raimunda e Luiz**) pelos ensinamentos de vida, por serem à base da construção dos meus princípios e, acima de tudo, pelo amor incondicional a mim dedicado. Amo vocês.

Aos meus irmãos que tanto amo: à **Noelia** pelo apoio e incentivo ao longo da vida, é bom saber que sempre posso contar com seu apoio, á você meus agradecimentos e a minha admiração. Ao meu irmão **Noesio**, por saber que sempre posso contar com você, obrigado por existir em nossas vidas. A minha irmã caçula, **Noelma**, pelo apoio, amor e carinho.

Aos meus sobrinhos, **Maria Luiza, Samuel e Samilla**, por serem tão especiais, pelo carinho e amor. Vocês são essenciais em minha vida. Amo muito vocês.

À **Lázaro Jr. (Amor)** pela paciência, pelo apoio e incentivo e pela presença constante. Por acreditar e embarcar nos meus sonhos e por fazer as coisas parecerem mais fácil quando o mundo parece desabar sob meus pés. Enfim, obrigada por tudo. Amo você gordinho.

Ao **Vinício Heidy**, pelo apoio na realização do trabalho, orientação estatística, paciência, pelo apoio “moral” (sempre que precisei) e acima de tudo pela amizade construída ao longo desse período. Afinal, somos uma dupla dinâmica.

As amigas queridas, **Mayara Raffaelli** e **Josilene Soares (Neny)** por estarem sempre me apoiando e torcendo por mim. Adoro vocês.

A **Anne Isabel** por ter se tornado uma amiga tão especial, valeu “morceguita”. Adoro você.

Aos amigos abelhudos: **Amanda Castro**, **Ulysses Madureira** e **Caio César** pelo apoio e amizade.

Ao professor **Ramiro Camacho Varella** por ter está sempre presente. Obrigado pelo apoio, amizade e carinho.

A todos da equipe do Projeto CAJUSOL da UERN, especialmente a **Professora Suzaneide** (por quem tenho um carinho enorme), **obrigado** pelos ensinamentos, e principalmente pelo apoio, conselhos e incentivo desde o início.

As Digníssimas, **Luana Diniz**, **Renata Raphaella** e **Vanessa Lopes** pela convivência harmoniosa, pelos momentos de conversas e gargalhadas sem motivos óbvios. Enfim **DIGs**, pela amizade.

A todos que fazem parte do Laboratório de Ecologia Comportamental (LAB-BEE) pela convivência harmoniosa

A **Camila Maia** pelo apoio, incentivo e pela ajuda sempre que precisei.

Enfim, agradeço a todos que direta ou indiretamente contribuíram com a realização dessa pesquisa. A todos os meus sinceros agradecimentos

TEMPERATURA COLONIAL E TOLERÂNCIA TÉRMICA DE *Melipona subnitida*, UMA ESPÉCIE DE ABELHA SEM FERRÃO (HYMENOPTERA, APIDAE, MELIPONINI) DA CAATINGA

FERREIRA, N. S. Temperatura colonial e tolerância térmica de *Melipona subnitida*, uma espécie de abelha sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) da caatinga. 2014 55 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal: Ecologia e Conservação no Semiárido) - Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), Mossoró-RN, 2014.

RESUMO: A tolerância térmica e a termorregulação em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) são aspectos importantes para entender a evolução da sua socialidade. Além de contribuir com informações acerca da adaptação das espécies ao seu habitat natural, e com a conservação e manejo sustentável das espécies. No presente estudo analisamos as condições térmicas naturais de ninhos de *Melipona subnitida* no bioma Caatinga e investigamos a faixa de tolerância térmica de abelhas operárias desta espécie. O estudo foi realizado na Fazenda Experimental Rafael Fernandes e no Laboratório de Ecologia Comportamental, ambos pertencentes à Universidade Federal Rural do Semiárido em Mossoró-RN. Para o estudo da termorregulação foram utilizados dois ninhos de *M. subnitida*: um habitado mantido em uma caixa racional de madeira e outro desabitado localizado em uma árvore viva. Este último foi utilizado para analisar o nível de isolamento térmico conferido pela cavidade de nidificação em ambiente natural. Dados de temperatura foram coletados em diferentes áreas no interior dos ninhos através de sensores conectados a *data loggers*. Para determinar a tolerância térmica, operárias foram submetidas a diferentes temperaturas em uma estufa incubadora, supridas com xarope de açúcar e, em alguns grupos experimentais, com água. Verificamos que a temperatura dos ninhos seguiu as variações da temperatura ambiental. Porém, a temperatura na área de cria foi mantida relativamente constante em uma faixa de 27-33°C e chegou a ficar cerca de 4° a mais que a temperatura ambiente. A manutenção de temperaturas constantes na área de cria e o aumento da temperatura em relação ao ambiente indicam que, de alguma forma, as operárias de *M. subnitida* regulam ativamente a temperatura nesta área. A amplitude térmica no interior da árvore foi menor do que a amplitude térmica ambiental, indicando que cavidade de nidificação confere algum isolamento térmico, provavelmente devido a espessura da madeira da árvore onde fica a cavidade. Com respeito à tolerância térmica de operárias de *M. subnitida*, foi observada a taxa de mortalidade de 100% dos indivíduos em temperatura acima de 42°C e abaixo de 0°, indicando que estas são temperaturas letais para indivíduos adultos dessa espécie de abelhas sem ferrão. Enquanto, a faixa de tolerância térmica das operárias (mortalidade 50%) ficou entre 5° e 40°C. O acesso à água durante os experimentos aumentou a tolerância térmica das abelhas em temperaturas altas.

Palavras-chave: Abelhas sem ferrão, Caatinga, termorregulação, tolerância térmica.

NEST TEMPERATURE AND THERMAL TOLERANCE OF *Melipona subnitida*, A STINGLESS BEE SPECIES (HYMENOPTERA, APIDAE, MELIPONINI) OF THE CAATINGA

FERREIRA, N. S. **Nest Temperature and Thermal Tolerance of *Melipona subnitida*, a Stingless Bee Species (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) of the Caatinga.** 2014 55p. Master of Animal Science- Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA), Mossoró-Rio Grande do Norte, Brazil.

SUMMARY: In stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini), so far, thermal tolerance and social thermoregulation have received little scientific interest. Yet, both these topics are fundamental to understand the evolution of sociality and of the adaptations of this bee group to their natural environment, thus contributing to the conservation and sustainable management of Meliponini species. Here, was analysed the natural thermal conditions in nests of *Melipona subnitida* in the Caatinga biome and investigated the thermal tolerance of workers bees of this bee species. The present study was performed at the Experimental Field Station “Rafael Fernandes” and at the Laboratory of Behavioural Ecology, both belonging to the Federal Brazilian University at Mossoro-RN. For our investigation of the mechanisms of thermoregulation, we used two nests of *M. subnitida*, the first being a wooden box commonly used in stingless bee-keeping containing an intact bee colony, the second an abandoned nest localized in a living tree. The latter nest was used to evaluate the level of thermic insulation provided in a natural nesting cavity. Temperature data were registered at different areas inside the nests using thermo-sensors connected to data-loggers. For the determination of the thermal tolerance of *M. subnitida* adults, groups of workers were kept at different temperatures inside BOD incubators, supplied with sugar water and, in some experimental groups, water. The temperature inside the nests closely followed the variations in ambient temperature. Even so, the temperature in the brood area was more stable than that of the other investigated thermal environments. During our study, the temperature in the brood area varied between 27-33°C, and reached maximum values of 4° above outside environmental temperature. Both the reduced thermal variation and the temperature increase above ambient temperature in the brood area point to some form of active thermoregulation in *M. subnitida*. Further, thermal oscillations inside the tree trunk were smaller compared to those registered in the outside environment. This indicates that the nesting cavity provides some form of thermal insulation, probably related to the thickness of the wood around the cavity. Concerning the thermal tolerance of workers of *M. subnitida*, we found mortality rates of 100% at temperatures above 42°C and below 0°C, indicating these temperatures as lethal for this stingless bee species. The thermal tolerance (50% mortality) of workers was between 5 and 40°C. The access to water during the experiments increased the thermal tolerance of workers exposed to high temperatures.

Key words: Stingless bees, Caatinga, thermoregulation, thermal tolerance

SUMÁRIO

1. CAPÍTULO 1: Considerações gerais.....	14
1.1-OBJETIVOS.....	16
1.1.1-Objetivos gerais.....	16
1.1.2-Objetivos específicos.....	16
REFERÊNCIAS.....	17
2. CAPÍTULO 2: Características térmicas dos ninhos de <i>Melipona subnitida</i> (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)	19
2.1-INTRODUÇÃO.....	19
2.2-MATERIAIS E MÉTODOS.....	20
2.2.1-Local de estudo.....	20
2.2.2-Coleta dos dados de temperatura.....	21
2.2.5-Análise dos dados.....	23
2.3-RESULTADOS.....	23
2.3.1-Temperatura ambiental e luminosidade	23
2.3.2-Variações diárias de temperatura.....	25
2.3.3-Influência da temperatura ambiental nas condições térmicas do ninho.....	26
2.3.4-Características térmicas do ninho.....	28
2.3.5-Amplitude térmica.....	31
2.4-DISCUSSÃO.....	32
2.4.1-Capacidade termorregulatória.....	32
2.4.2-Possíveis mecanismos de termorregulação.....	34
2.4.3-A importância do isolamento térmico.....	36
REFERÊNCIAS.....	37
3. CAPÍTULO 3: Tolerância térmica de operárias de <i>Melipona subnitida</i> no bioma Caatinga.....	41
3.1-INTRODUÇÃO.....	41
3.2-MATERIAIS E MÉTODOS.....	43

3.2.1-Espécie de abelha e local de estudo.....	46
3.2.2-Análise da tolerância térmica.....	43
3.2.2.1-Procedimentos gerais.....	43
3.2.2.2-Experimento 1 : Exposição a altas temperaturas e baixa.....	44
3.2.2.3-Experimento 2: tempo de exposição.....	44
3.2.5-Análise dos dados.....	45
3.3-RESULTADOS.....	45
3.3.1-Tolerância a altas temperaturas.....	45
3.3.2-Tolerância a baixas temperaturas.....	46
3.3.4-Tempo de exposição.....	46
3.4-DISCUSSÃO.....	48
3.4.1-Tolerância térmica de <i>Melipona subnitida</i> a altas temperaturas.....	49
3.4.2-Operárias de <i>Melipona subnitida</i> não toleram congelamento.....	50
3.4.3-Acesso à água altera a tolerância térmica de <i>Melipona subnitida</i>	51
REFERÊNCIAS.....	53

1. CONSIDERAÇÕES GERAIS

As mudanças de temperatura têm impacto direto na vida dos insetos, porque estes ganham e perdem calor rapidamente (TEIXEIRA; CAMPOS, 2005). Para sobreviver, cada organismo tem de ser capaz de resistir às variações de temperatura que ocorrem em seu habitat (RODRIGUES, 2004). Consequentemente, muitos insetos desenvolveram adaptações comportamentais e fisiológicas que permitem manter a temperatura corporal dentro de limites toleráveis (VOLLET-NETO, 2011), garantindo, assim, a sua sobrevivência e reprodução.

O controle da temperatura nos insetos proporcionou o desenvolvimento social (HEINRICH, 1993), o que trouxe diversas vantagens para a sobrevivência destes organismos, tais como, o cuidado cooperativo com a prole, o aumento das oportunidades de defesa contra predadores e competidores (LOLI, 2008). Além disso, otimizou o controle de temperatura dentro do ninho, devido a capacidade aditiva para a produção de calor quando os indivíduos estão agrupados (SEELEY, 2006). Porém, devido à complexidade da sua estrutura, a eussocialidade apareceu em poucos grupos, distribuídos em toda a escala filogenética (WILSON, 1971). A eussocialidade é definida por três características básicas: a sobreposição de gerações, a divisão de tarefas e o cuidado cooperativo com a prole (WILSON, 1971). Entre os insetos eussociais, estão os cupins (Isoptera), formigas (Hymenoptera) e algumas espécies de vespas e abelhas (Hymenoptera).

As abelhas são vistas como um modelo de organização social (HICKMAN, 2004) e a abelha melífera, *Apis mellifera* (Apidae, Apini), é o inseto social mais conhecido e estudado mundialmente (LOLI, 2008). Atualmente é o principal modelo biológico em estudos de termorregulação (VOLLET-NETO, 2011). Esta abelha consegue manter uma temperatura ótima dentro de seus ninhos (entre 32 e 36°C), através de mecanismos integrados de perda e produção de calor (SEELEY, 2006). Outro grupo bastante estudado quanto à sua capacidade termorregulatória são as abelhas da tribo Bombini (SCHULTZE-MOTEL, 1991). Algumas espécies mantêm a temperatura interna de seus ninhos em aproximadamente 28°-32°C, para o desenvolvimento e crescimento saudável da cria (POMEROY; PLOWREIGHT, 1980).

Embora existam centenas de espécies de abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini), somente poucas espécies foram estudadas quanto à termorregulação e aos efeitos das variações da temperatura ambiente no desempenho e sobrevivência dos indivíduos (VOLLET-NETO, 2011). O metabolismo e a termorregulação em Meliponini são aspectos importantes para entender a sua socialidade (LOLI, 2008). Economicamente, estudos de parâmetros fisiológicos

das abelhas sem ferrão ajudam a melhorar a manutenção de meliponários e a realizar planejamentos de polinização agrícolas mais eficazes (FRANÇOSO-JÚNIOR, 1999). Ecologicamente permite entender o nível de adaptações das espécies ao seu habitat natural, uma vez que os diversos aspectos das decisões comportamentais das abelhas podem sofrer influências da temperatura. Além de contribuir na determinação de estratégias de conservação dos Meliponini frente às mudanças climáticas e, consequentemente ajudar na preservação de ecossistemas que dependem da presença desses organismos importantes para a manutenção do seu equilíbrio ecológico (VOLLET-NETO, 2011).

A *Melipona subnitida* (Hymenoptera, Apidae), popularmente conhecida como jandaíra, é uma espécie de Meliponini que habita regiões do bioma Caatinga no Semiárido Nordeste, desempenhando um importante papel na polinização da flora silvestre deste bioma (FERRAZ et al., 2008). A Caatinga é um bioma tropical semiárido, exclusivamente brasileiro (AGUIAR et al., 2002), caracterizado por apresentar temperaturas elevadas. As médias térmicas anuais da Caatinga variam de 26 a 34,0 °C (MOURA et al., 2007; SOUZA et al., 2009). Segundo Marengo (2007) estes valores médios de temperatura podem sofrer um aumento de 4°C até o final do século XXI. Este aumento na temperatura criará uma situação climática ainda mais adversa para as abelhas (e demais seres vivos) que vivem neste bioma (MAIA-SILVA, 2013).

Frente às alterações no clima previstas para as próximas décadas (MARENGO, 2007), investigações deveriam focar principalmente em questões da biologia térmica das espécies. Essas investigações podem oferecer indícios sobre como as mudanças na temperatura global podem afetar o status fisiológico dos organismos (HOCHACHKA; SOMERO, 2002). Em abelha sem ferrão o conhecimento sobre a biologia térmica, além de contribuir na determinação de estratégias de conservação das espécies frente às alterações climáticas, também pode ajudar na preservação de ecossistemas que dependem desses organismos importantes para a manutenção do seu equilíbrio ecológico (VOLLET-NETO, 2011).

O objetivo do presente estudo foi analisar as condições térmicas naturais de ninhos de *M. subnitida* no bioma Caatinga e verificar se essa espécie de abelha sem ferrão controla as condições climáticas do ninho frente às variações na temperatura ambiental, bem como estudar a faixa de tolerância térmica de abelhas operárias.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivos gerais

- Analisar as condições térmicas naturais de ninhos de *Melipona subnitida* no bioma Caatinga e verificar se essa espécie de abelha sem ferrão controla as condições climáticas do ninho em decorrência das variações na temperatura ambiental.
- Determinar a faixa de tolerância térmica de abelhas operárias de *M. subnitida* no bioma Caatinga e identificar as temperaturas letais para esta espécie de abelha sem ferrão.

1.1.2 Objetivos específicos

- Estudar as variações internas de temperatura em ninhos de *Melipona subnitida*.
- Analisar o nível de isolamento térmico conferido por árvores escolhidas por *M. subnitida* para nidificação em ambiente natural
- Determinar os limites térmicos letais em altas e baixas temperaturas para abelhas operárias de *M. subnitida*.
- Analisar o efeito da exposição prolongada a altas temperaturas na sobrevivência de operárias da abelha sem ferrão *M. subnitida*.

REFERÊNCIAS

AGUIAR, J.; LACHER, T.; SILVA, J. M. C. The Caatinga. In: P. R. Gil (Ed.) **Wilderness - Earth's Last Wild Places**. Cidade do México: CEMEX, p. 174-181 2002.

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

FRANÇOSO-JR, O A. **Estudo comparativo do metabolismo aeróbico de *Melipona bicolor* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae)**. Ribeirão preto, SP, Tese (Doutorado em Ciências) -Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 1999.

GONÇALVES, L.; ALMEIDA, F. S.; MOTA, F. M. Efeitos da temperatura no desenvolvimento e reprodução de *Edessa meditabunda* (Fabricius, 1794) (Hemiptera: Pentatomidae) **Acta Biol. Par.**, Curitiba, v.37, p. 111-121. 2008.

HEINRICH, B. Bumblebees out in the cold. In: **The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation**. Harvard: Harvard University Press, p. 227-276, 1993.

HICKMAN, C. **Princípios Integrados de Zoologia**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 2004.

JONES, J. C.; OLDROYD, B.P. Nest Thermoregulation in Social Insects. **Advances in insect Physiology**, v. 33, p. 153-191, 2007.

LOLI, DENISE. **Termorregulação colonial e energética individual em abelhas sem ferrão *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. 2008, 229p. Ribeirão Preto, SP, Tese (Doutorado em Ciências) -Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 2008.

MAIA-SILVA, CAMILA. **“Adaptações comportamentais de *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini) às condições ambientais do semiárido brasileiro”**. 2013, 132p. Ribeirão Preto, SP, Tese (Doutorado em Ciências) -Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 2013.

MARENGO, J. A. **Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI**. Brasília: MMA, 2007. 212 p. (Série Biodiversidade, 26)

MOURA, M. S. B.; GALVINCIO, J. D.; BRITO, L. T. L.; SOUZA, L. S. B.; SÁ, I. I. S.;

SILVA, T. G. F. Clima e água de chuva no semiárido. In: BRITO, L. T. de L.; MOURA, M. S. B. de; GAMA, G. F. B. (Ed.). **Potencialidades da água de chuva no semiárido brasileiro**. pp. 37-59, Embrapa Semiárido, Petrolina, PE, Brasil, 2007.

POMEROY, N.; PLOWRIGHT, R. C.; Maintenance of bumblebee colonies in observation hives (Hymenoptera: Apidae). **Canadian Entomologist**, Cambridge, v.112, n.3, p. 321-326, 1980.

RODRIGUES, W. C. Fatores que Influenciam o Desenvolvimento nos Insetos. **Info. Insetos**, v.1, n.4, p.01-04, 2004.

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

SCHULTZE-MOTEL, P. Heat loss and thermoregulation in a nest of the bumblebee *Bombus Lapidarius* (Hymenoptera, Apidae). **Thermochim. Acta**, v.193, p. 57-66, 1991.

SOUZA, B. A; CARVALHO, C. A. L; ALVES, R. M. O; DIAS, C. S.; CLARTON, L. **Mundurí (*Melipona asilvai*): a abelha sestrosa**. Cruz das Almas: Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, 2009. 46 p. (Série Meliponicultura, 7).

TEIXEIRA, L.V.; CAMPOS, F. N.M. Início da atividade de voo em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae): influência do tamanho da abelha e da temperatura ambiente. **Rev. Bras. de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 7, n. 2, p. 195-202, 2005.

VOLLET-NETO, A. **Biologia térmica de *Scaptotrigona depilis* (Apidae, Meliponini): adaptações para lidar com altas temperaturas**. 2010, 99p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2011.

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

Capítulo 2- Características térmicas de ninhos de *Melipona subnitida* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)

2.1- INTRODUÇÃO

A maioria dos insetos sociais possui capacidade regulatória que permite a eles controlarem as condições climáticas no interior de seus ninhos (HEINRICH, 1981). Mantendo as condições climáticas ótimas no interior dos ninhos, estes insetos aumentam as taxas de crescimento e sobrevivência dos estágios imaturos, consequentemente, promovem o sucesso reprodutivo, o crescimento e a sobrevivência da colônia (SUNG et al., 2008).

Larvas e pupas em colônias de insetos sociais podem sofrer retardo ou interrupção no desenvolvimento se as temperaturas do ninho forem mantidas fora da faixa ótima (JONES et al., 2005). Em abelhas melíferas (*Apis mellifera*), por exemplo, o desenvolvimento em temperaturas inadequadas diminui a sobrevivência da cria e afeta características morfológicas e fisiológicas dos indivíduos (MARDAN; KEVAN, 2002), trazendo transtornos posteriores na vida adulta, como dificuldade na aprendizagem e na comunicação (TAUTZ et al., 2003). Consequentemente, prejudica a execução de atividades dentro e fora da colônia.

Abelhas sociais, tais como as abelhas melíferas (gênero *Apis*) e abelhas Bombini (gênero *Bombus*), conseguem manter uma temperatura ótima dentro de seus ninhos (SUNG et al., 2008). *Apis mellifera* mantém a temperatura no interior do ninho entre 33 e 36°C, através de mecanismos integrados de perda e produção de calor (SEELEY, 2006; TAUTZ et al., 2003; JONES; OLDROYD, 2007). Enquanto algumas espécies de abelhas da tribo Bombini mantêm a temperatura do ninho numa faixa entre 28°-32°C para desenvolvimento bem sucedido da cria (POMEROY; PLOWREIGHT, 1980; SCHULTZE-MOTEL, 1991).

Em Meliponini um grupo de abelhas sociais com ampla distribuição geográfica, com cerca de 500 espécies apenas na região Neotropical (MICHENER, 2013), o grau de controle de temperatura é bastante variado (TEIXEIRA; CAMPOS, 2005). Algumas espécies são boas termorreguladoras, similarmente à *A. mellifera*, enquanto outras parecem ser carentes de alguma habilidade para termorregularem seus ninhos (MICHENER, 1974), indicando que o desenvolvimento de algumas espécies depende altamente da temperatura, enquanto outras têm flexibilidade. Por exemplo, *Trigona spinipes*, *Melipona rufiventris* e *Melipona quadrifasciata* conseguem manter a temperatura da colônia razoavelmente estável, a despeito da variação da temperatura externa (MICHENER, 1974). *T. spinipes* mantém a temperatura na área de cria

entre 34,1 e 36,0°C (ZUCCHI; SAKAGAMI, 1972), enquanto espécies como a *Frieseomelitta varia*, a *Friesella schrottkyi* e a *Plebeia lucii* não controlam a temperatura do ninho, podendo ficar paralisadas pelo frio quando a temperatura ambiente é muito baixa (TEIXEIRA; CAMPOS, 2005). Embora venha se desenvolvendo muito nos últimos anos, o conhecimento acerca da termorregulação em abelhas sem ferrão ainda é pouco (CONTRERA; NIEH, 2007) e a capacidade termorregulatória da maioria das espécies ainda não foi estudada.

Frente às alterações climáticas previstas para as próximas décadas (MARENGO, 2007), os estudos deveriam focar principalmente em questões sobre a biologia térmica das espécies. Em meliponíneos, estes estudos, são urgentemente necessários para avaliar os efeitos da deterioração do habitat e, principalmente, das mudanças temperaturas sobre estes polinizadores chave de biomas tropicais e subtropicais do mundo (MACÍAS-MACÍAS, et al. 2011).

Melipona subnitida é uma espécie de abelha sem ferrão que habita o bioma Caatinga no Nordeste do Brasil, que nidifica naturalmente em ocos de árvores (NOGUEIRA-NETO, 1997). Esta espécie é um dos principais vetores de polinização da flora silvestre da Caatinga (FERRAZ et al., 2008), bioma caracterizado por apresentar temperaturas muito elevadas ao longo do ano (SOUZA et al., 2009), as quais podem causar danos à dinâmica colonial (HEINRICH; ESCH, 1994). Visto que esta é uma das espécies chave de abelha no bioma Caatinga, estudos que visam a entender sua biologia são fundamentais. Nesse sentido, o objetivo do presente estudo foi analisar as condições térmicas naturais de ninhos de *M. subnitida* no bioma Caatinga e verificar se essa espécie controla as condições climáticas do ninho frente às variações na temperatura ambiental. Especificamente foram investigadas as variações de temperatura intranidal e o nível de isolamento térmico conferido por árvores escolhidas por *M. subnitida* para nidificação em ambiente natural.

2.2-MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1-Local de estudo

A pesquisa foi realizada na Estação Experimental Rafael Fernandes pertencente à Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA). A estação experimental possui cerca de 400 ha e está situada no distrito de Alagoinha, município de Mossoró/RN, com as seguintes coordenadas geográficas: latitude 5°03'54.45"S, longitude 37°24'03.64" O e altitude de 79m. A vegetação local apresenta fitofisionomias que variam de Caatinga arbórea a espécies arbustivas (MAIA-SILVA, 2013).

Para a realização do estudo utilizamos um ninho de *Melipona subnitida* Ducke (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) localizado no meliponário da estação experimental. Este foi mantido em uma caixa racional modelo nordestino (50cmx12cmx11xm), com parede de madeira de dois centímetros de espessura. Adicionalmente estudamos um ninho natural desabitado desta mesma espécie, que foi abandonado pelas abelhas no início do nosso estudo, provavelmente devido à seca prolongada nos anos de 2011 e 2012. Este se encontrava em uma árvore da espécie *Chloroleucon dumosum*, conhecida popularmente como arapiraca. Este ninho abandonado foi utilizado para analisar o nível de isolamento térmico conferido pelo local de nidificação em ambiente natural.

2.2.3- Coleta dos dados de temperatura

Variações de temperatura em diferentes áreas dos ninhos de *M. subnitida*, e no ambiente externo foram coletadas através de resistores (termômetros digitais) conectados a carregadores de dados. Em cada ninho foram instalados dois tipos de carregadores de dados: Um HOBO U12-008 StowAway (Onset Computer Corporation) que possui quatro sensores de temperatura T1MC50 (Figura 1A e 1B). Na caixa racional os sensores foram conectados a quatro áreas no ninho: área de cria, potes de alimento, parede da caixa e periferia da área de cria. No ninho na árvore três dos sensores foram instalados no interior da cavidade e o outro na parede da árvore. O segundo carregador de dados (Figura 1A) era um UA-002 StowAway (Onset Computer Corporation) o qual possui dois sensores acoplados que coletaram dados da temperatura ambiente e da radiação solar, simultaneamente. Este carregador foi colocado fora dos ninhos.

Inicialmente furos com aproximadamente de 0,5 cm de diâmetro foram perfurados nos locais onde posteriormente foram inseridos os sensores nos ninhos, usando uma furadeira manual. Após este procedimento, os sensores foram inseridos dentro de cada área a ser estudada nos ninhos. Todos os furos foram posteriormente selados com cera para evitar a troca de temperatura com o ambiente externo. Os dados foram coletados de dezembro de 2012 a junho de 2013. Todos os sensores foram programados para coletarem dados de temperatura, simultaneamente a cada 5 minutos durante os meses de estudo. Os dados armazenados foram transferidos para um PC com um software especial (Hoboware 3.30) e importados para o *Microsoft Excel*.

Para a caixa racional as variações de temperatura estão representadas como:

- **Ambiente:** temperatura ambiente, na região externa à colônia;
- **Cria:** temperatura na região dos discos de cria, onde há cria incubada;
- **Periferia:** temperatura na região próxima aos discos de cria
- **Potes:** temperatura na região dos potes de alimento
- **Parede:** temperatura da parede (madeira) do local de nidificação.
- **Sol:** dados da luminosidade

Para os dados coletados na árvore as variações estão representadas como:

- **Ambiente:** temperatura ambiente, na região externa à colônia;
- **Interior:** temperatura das três regiões no interior da árvore.
- **Parede:** temperatura da parede (madeira) do local de nidificação.
- **Sol:** dados da luminosidade.



Figura 1. A- Posição dos carregadores de dados no ninho na caixa racional; B- Posicionamento dos sensores dentro do ninho, na região dos discos de cria e na periferia da cria; C- Parede da caixa racional; D- Posição dos carregadores de dados no ninho na árvore (*Chloroleucon dumosum*) e a entrada da colônia (circulo amarelo).

2.2.5-Análise dos dados

Utilizando o programa Microsoft Excel foram calculados os valores médios, máximos e mínimos (horários, diários e mensais) de todos os dados de temperatura e luminosidade. A partir dos valores máximos e mínimos diários foi feita a amplitude térmica diária de cada área estudada. O horário da temperatura máxima para cada área foi calculado através do software de estatística circular Oriana 4.01 (Kovach Computing Services, Anglesey, Wales).

As possíveis relações entre a luminosidade e a temperatura ambiental, assim como a influência da temperatura ambiental na temperatura das áreas dos ninhos foram avaliadas através da análise de regressão linear. Também foi feita uma análise de regressão linear para verificar a possível influência da temperatura da área de potes sobre a temperatura das demais áreas do ninho. Em todas as análises de regressões, a força da relação foi dada pelo valor do R^2 .

As comparações entre as médias da temperatura ambiente, da cria, da parede, da periferia e dos potes, assim como as comparações entre as amplitudes térmicas diárias de cada área foram feitas através do teste Kruskal-Wallis One Way Anova on Ranks. Para verificar a diferença entre cada região foi feito o teste a posteriori de Tukey. A comparação das amplitudes térmicas das áreas estudadas na árvore (interior e parede da árvore) e do ambiente externo foi feita através do teste *t de Student* ou *Mann-Whitney U*. Para todos os testes estatísticos foi considerado um nível de significância de $P \leq 0,05$. Os gráficos e análises estatísticas foram feitas através com o SigmaPlot. 10.0 e o SigmaStat 3.5 (Systat Softwares Inc., EUA), respectivamente.

2.3- RESULTADOS

2.3.1-Temperatura ambiental e luminosidade

A temperatura ambiental apresentou variações ao longo dos meses de estudo (Figura 2. A). No geral, a temperatura aumentou gradualmente de 6 a 14 horas e, começou a diminuir a partir das 15 horas. A temperatura máxima registrada foi 34,6 às 12h00min (em fevereiro) e a mínima foi 22,9° C às 03h00min (em junho). A luminosidade máxima foi de 23978,73 lux ocorreu em fevereiro às 17h00min (Figura 2.B). Em maio foram registrados os menores valores diários de luminosidade, apresentando seu valor máximo (7291,01 lux) às 08h00min. A temperatura ambiental foi influenciada pela luminosidade ($R^2=0,673$; $P<0,001$), sendo que a temperatura tende a aumentar à medida que a luminosidade ambiental aumenta (Figura 3).

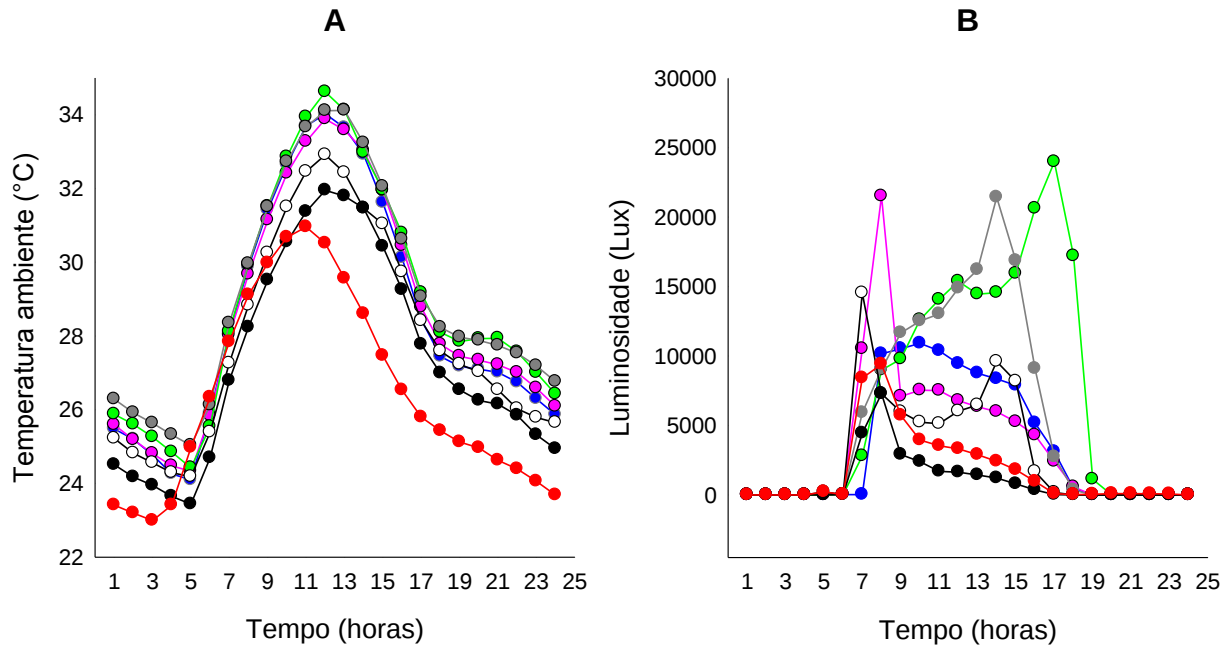


Figura 2. A- Temperatura ambiental média durante os meses de estudo. B- Luminosidade média durante os meses de estudo. Nos gráficos: Os pontos representam os valores médios diários de temperatura (figura A) e luminosidade (figura B) em cada mês: pontos azuis-Dezembro; Pontos rosas-Janeiro; Pontos verdes- Fevereiro; Pontos cinzas- Março; Pontos brancos- Abril; Pontos pretos-Maio; Pontos vermelhos-Junho.

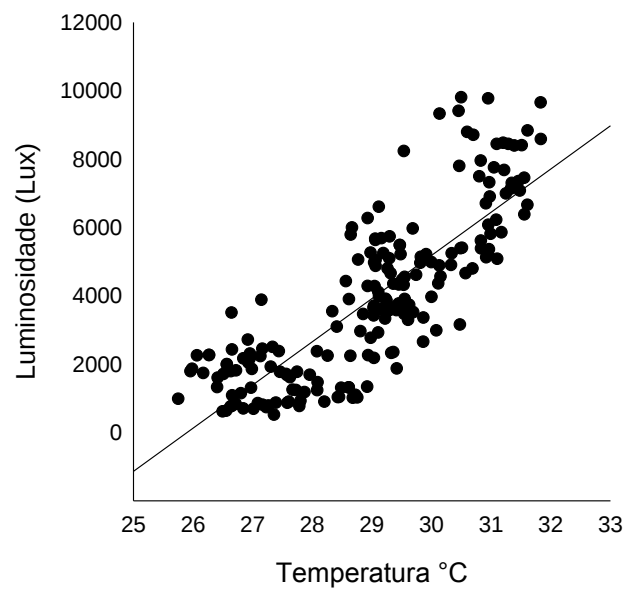


Figura 3: Relação entre a luminosidade ambiental e temperatura ($R^2=0,673$; $P<0,001$) ao longo do período de estudo. Os pontos indicam os valores médios da temperatura durante o período de estudo. A linha reta nos gráfico indica a regressão linear.

2.3.2-Variações diárias de temperatura

As médias diárias das variações de temperatura dentro e fora do ninho mostraram padrões de mudanças semelhantes, em ambos os ninhos (Figura 4. A). Porém houve diferença entre os horários em que ocorreu a temperatura máxima entre as áreas. A temperatura ambiental em torno do meliponário variou em média de 24,7°C- 34,5° C, atingindo seu máximo por volta das 13h32min. A temperatura na parede da caixa racional variou de 27,5° e 33,4 °C e, o horário da temperatura máxima foi 13h53min. Na periferia a temperatura oscilou de 26,4 a 34,1°C e, a temperatura máxima ocorreu às 13h54min. Na área de cria a variação foi menor do que a do ambiente (27°-33°C), e ocorreu um atraso temporal no valor máximo de uma hora em relação à temperatura ambiente, este ocorreu às 14h40min. Assim como ocorreu na temperatura na área dos potes que ficou entre 25,5° e 32, 7°.

A temperatura no ambiente em torno da árvore variou de 24,2°C- 36,5° C, atingindo seu valor máximo por volta das 13h32min (Figura 4. B). Houve um atraso temporal de cerca de três horas na temperatura máxima da parede e do interior em relação à temperatura ambiente. No interior a máxima de 33,5°C foi alcançada às 16h26min, o mesmo tempo ocorrendo com a temperatura máxima de 33,3°C da parede da árvore.

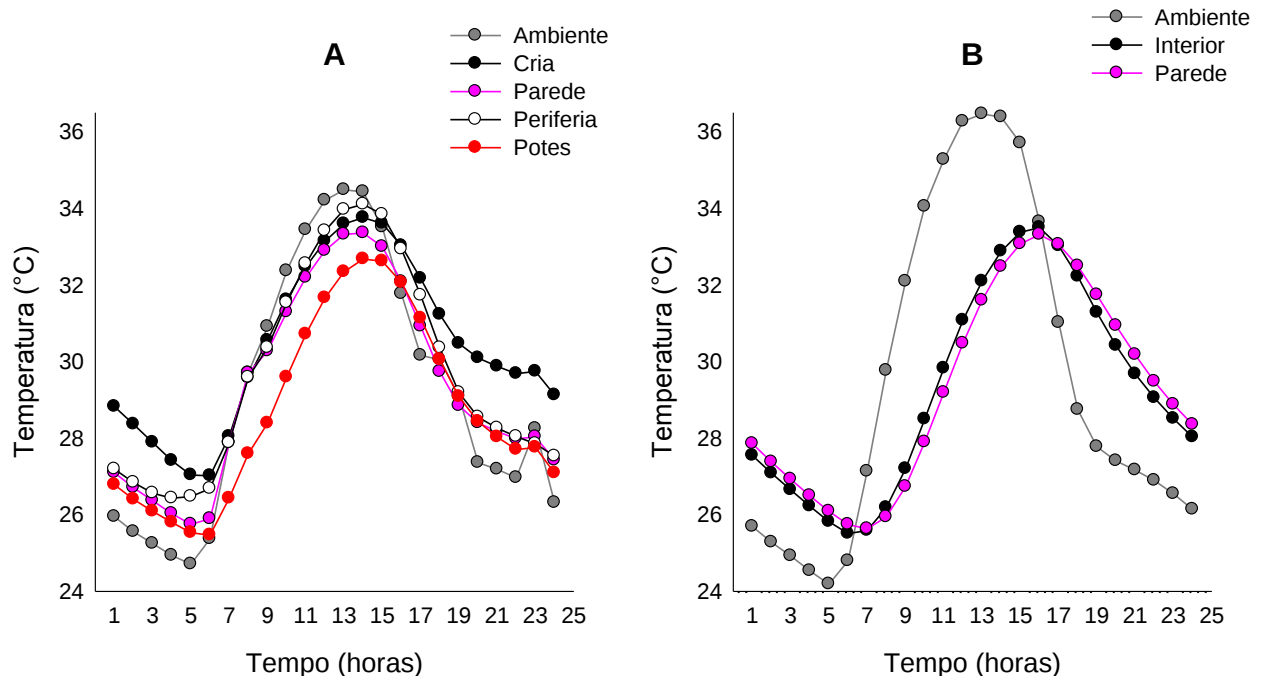
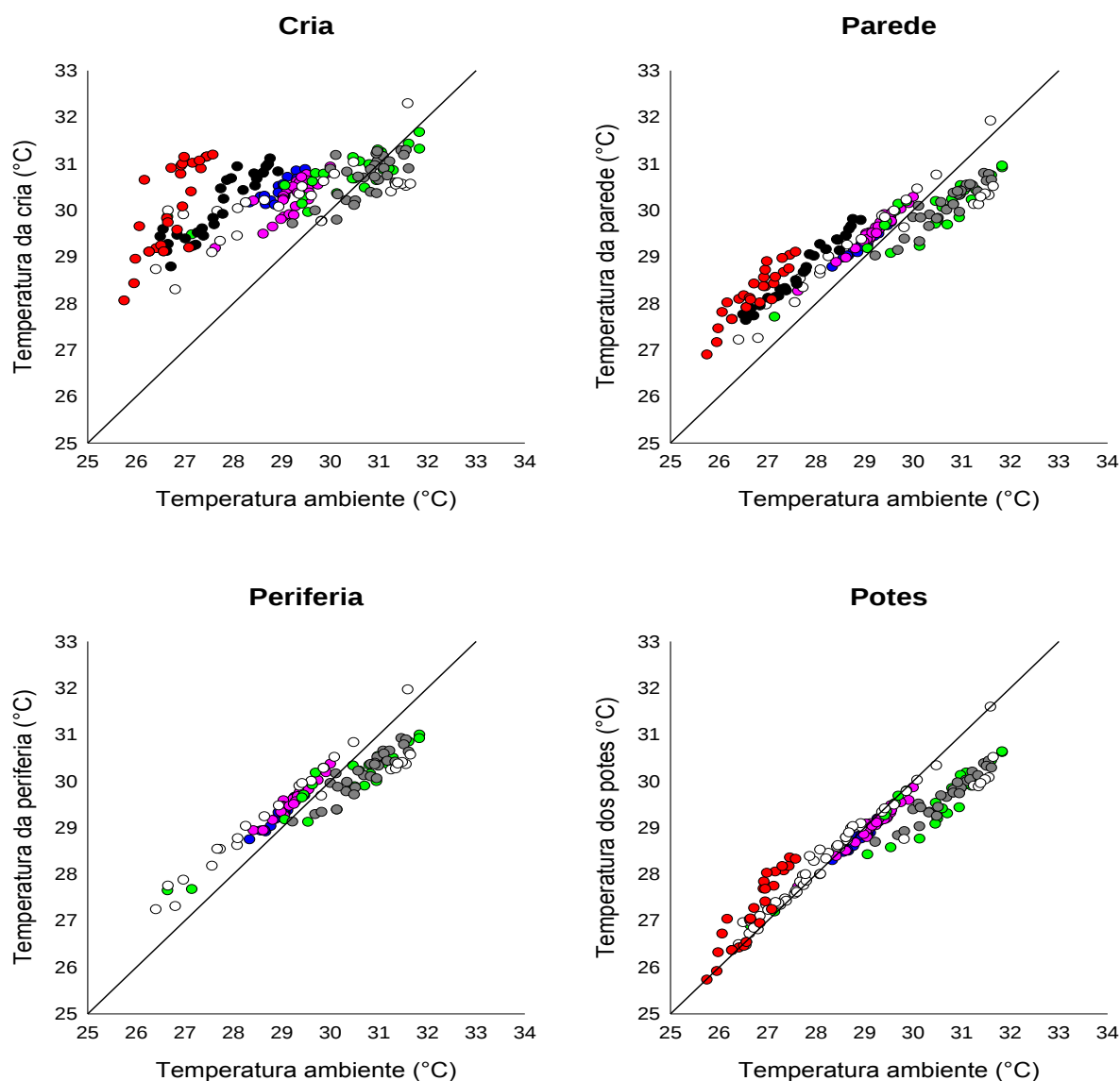


Figura 4. Variação diária média de temperatura das áreas no interior dos ninhos de *Melipona subnitida* e da temperatura ambiente. **A-** Variação de temperatura das quatro áreas no interior do ninho na caixa racional (cria, parede, periferia e potes). **B-** Variação de temperatura das áreas no interior do ninho na árvore (interior e parede). Os pontos indicam os valores médios da temperatura no período de estudo.

2.3.3-Influência da temperatura ambiental nas condições térmicas do ninho

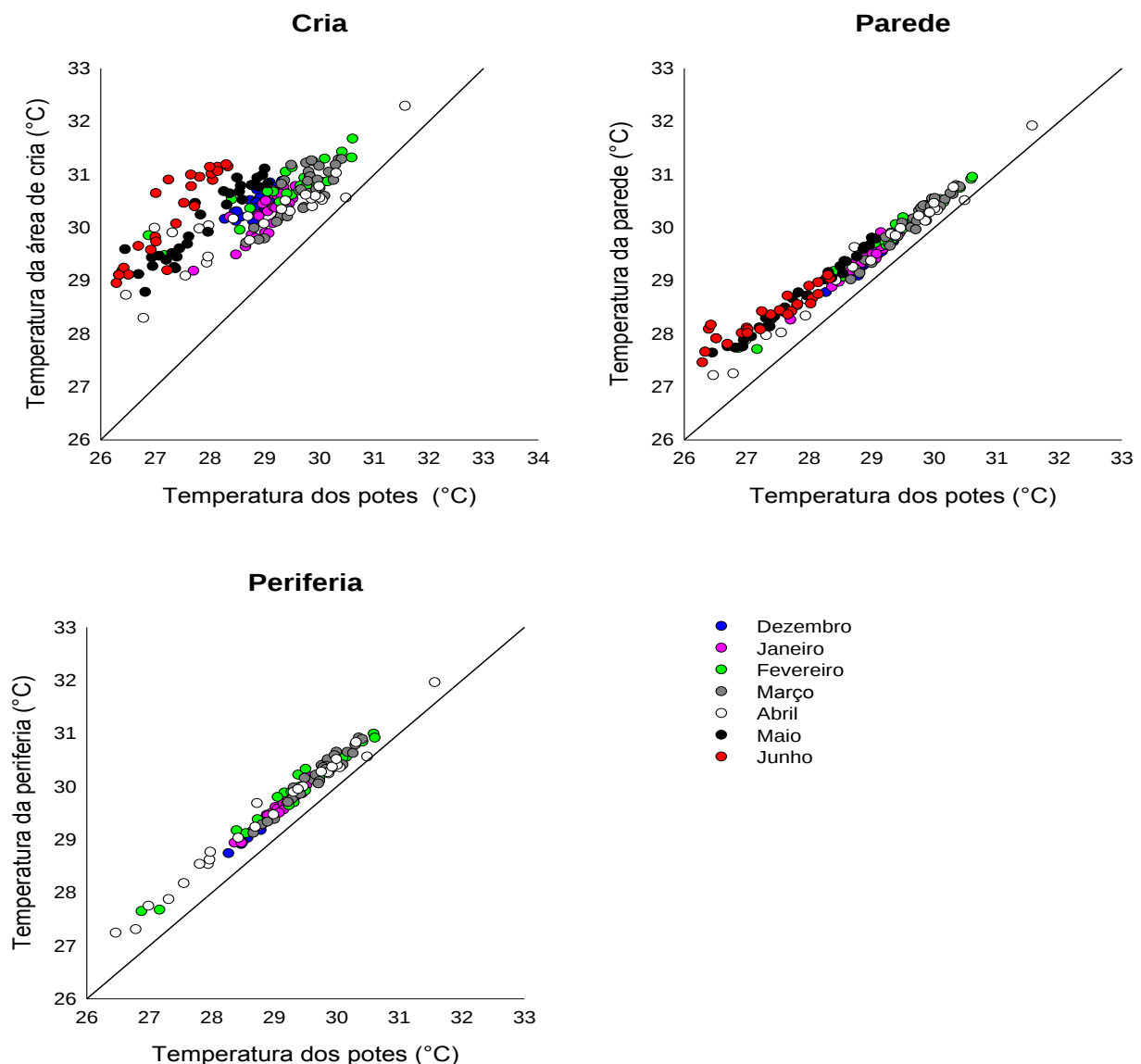
A temperatura nas regiões do ninho na caixa racional (cria, parede, periferia e potes) foi influenciado pela temperatura ambiente (Figura 5). O menor impacto foi na temperatura na região dos discos de cria. Nesta área o coeficiente de determinação (R^2) foi de 0,428 indicando que 57,2% da variação de temperatura na cria não podem ser explicadas pela variação da temperatura ambiente. O fator de regressão na periferia ($R^2 = 0,868$) e na parede da colônia ($R^2 = 0,893$) mostra que mais de 85% da variação de temperatura nessas áreas pode ser explicada pela variação na temperatura ambiente, enquanto que na área de potes esta influência é de 91,4% ($R^2 = 0,914$), sugerindo que apenas 8,6 % da variação de temperatura nessa área não consegue ser explicada pela variação da temperatura ambiente.



Figuras 5. Variação da temperatura dentro das áreas do ninho de *M. sunitida* na caixa racional em função da temperatura ambiente, nos setes meses de estudo. Os pontos representam os valores médios diários nos meses de

estudos: pontos azuis-Dezembro; Pontos rosas-Janeiro; Pontos verdes- Fevereiro; Pontos cinzas- Março; Pontos brancos- Abril; Pontos pretos-Maio; Pontos vermelhos-Junho. A linha reta nos gráficos indica a regressão linear.

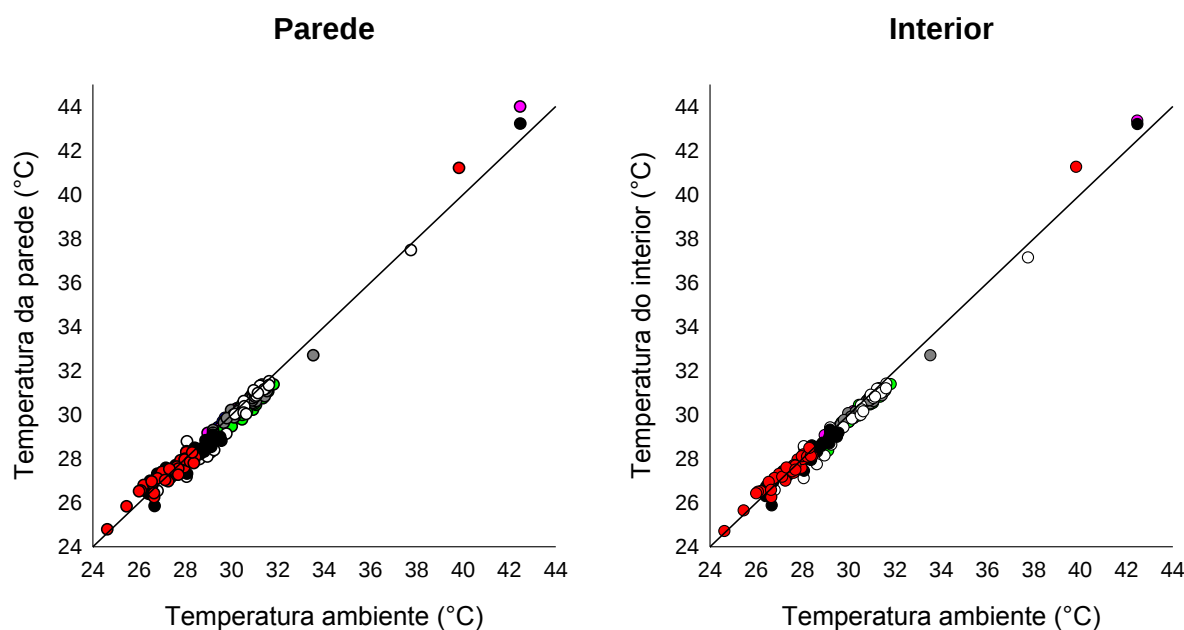
A relação entre a temperatura na área de potes e a temperatura das demais áreas do ninho (cria, parede e periferia) foi mais forte do que a relação destas áreas com a temperatura ambiente. Na área de cria, por exemplo, o coeficiente de determinação ($R^2 = 0,604$) sugere que cerca de 60,4% da variação de temperatura é influenciada pelas temperaturas nos potes. Na parede e na periferia o coeficiente de determinação (R^2) foi 0,971 e de 0,982, respectivamente (Figura 6).



Figuras 6. Variação da temperatura dentro das áreas do ninho de *M. sunitida* na caixa racional em função da temperatura dos potes, nos setes meses de estudo. Os pontos representam os valores médios diários nos meses de

estudo: pontos azuis-Dezembro; Pontos rosas-Janeiro; Pontos verdes- Fevereiro; Pontos cinzas- Março; Pontos brancos- Abril; Pontos pretos-Maio; Pontos vermelhos-Junho. A linha reta nos gráficos indica a regressão linear.

As variações médias de temperatura nas áreas estudadas na árvore (interior e parede) foram muito similares e acompanharam as oscilações da temperatura ambiental (Figura 7). A temperatura na parede da árvore, o coeficiente de determinação ($R^2 = 0,963$) sugere que 96 % da variação de temperatura são influenciadas pelas variações na temperatura ambiente. Enquanto no interior o coeficiente de determinação (R^2) foi de 0,967 (Figura 7).

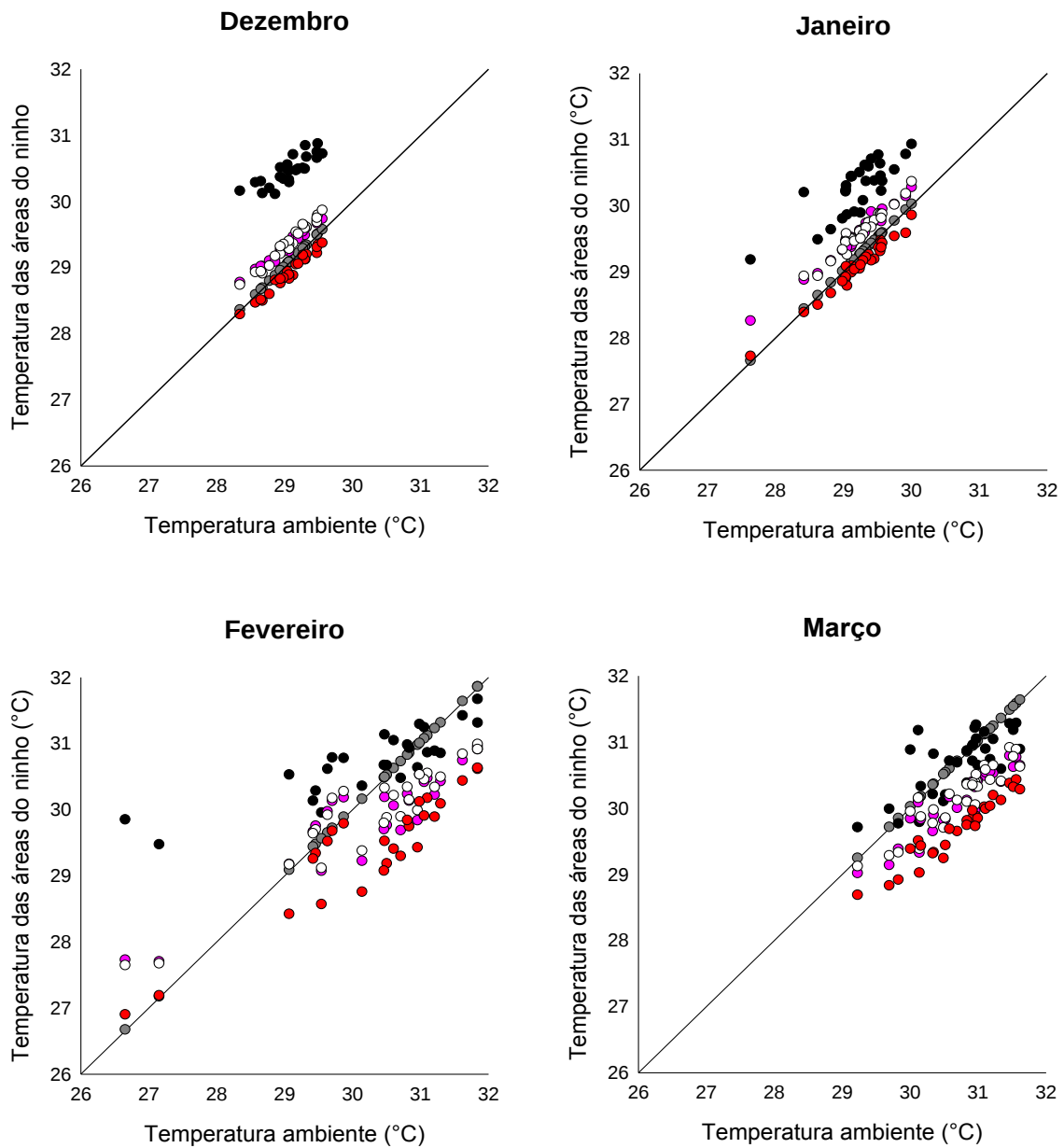


Figuras 7. Variação da temperatura dentro de uma mesma área do ninho em função da temperatura ambiente no ninho de *M. sunitida* na árvore. Os pontos representam os valores médios diários nos meses de estudo: pontos azuis-Dezembro; Pontos rosas-Janeiro; Pontos verdes- Fevereiro; Pontos cinzas- Março; Pontos brancos- Abril; Pontos pretos-Maio; Pontos vermelhos-Junho. A linha reta nos gráficos indica a regressão linear.

2.3.4- Características térmicas do ninho

A temperatura na parede e na periferia, na maioria dos meses, ficou acima da temperatura ambiente. A área de cria ficou em média cerca de 1,3-4,2 ° acima da temperatura ambiente (Figura 8). Apenas quando a média da temperatura ambiental alcançou valores acima de 31°C, a temperatura nesta área ficou abaixo da temperatura ambiente. Diferentemente da área de cria, a temperatura na área dos potes ficou na maioria dos meses abaixo da temperatura ambiente e consequentemente da área de cria. A temperatura nesta área ficou entre 0,2-1 °

abaixo da temperatura do ambiente, exceto nos meses de maio e junho, onde foi registrado as menores temperaturas ambientais, 26 e 27°C, respectivamente.



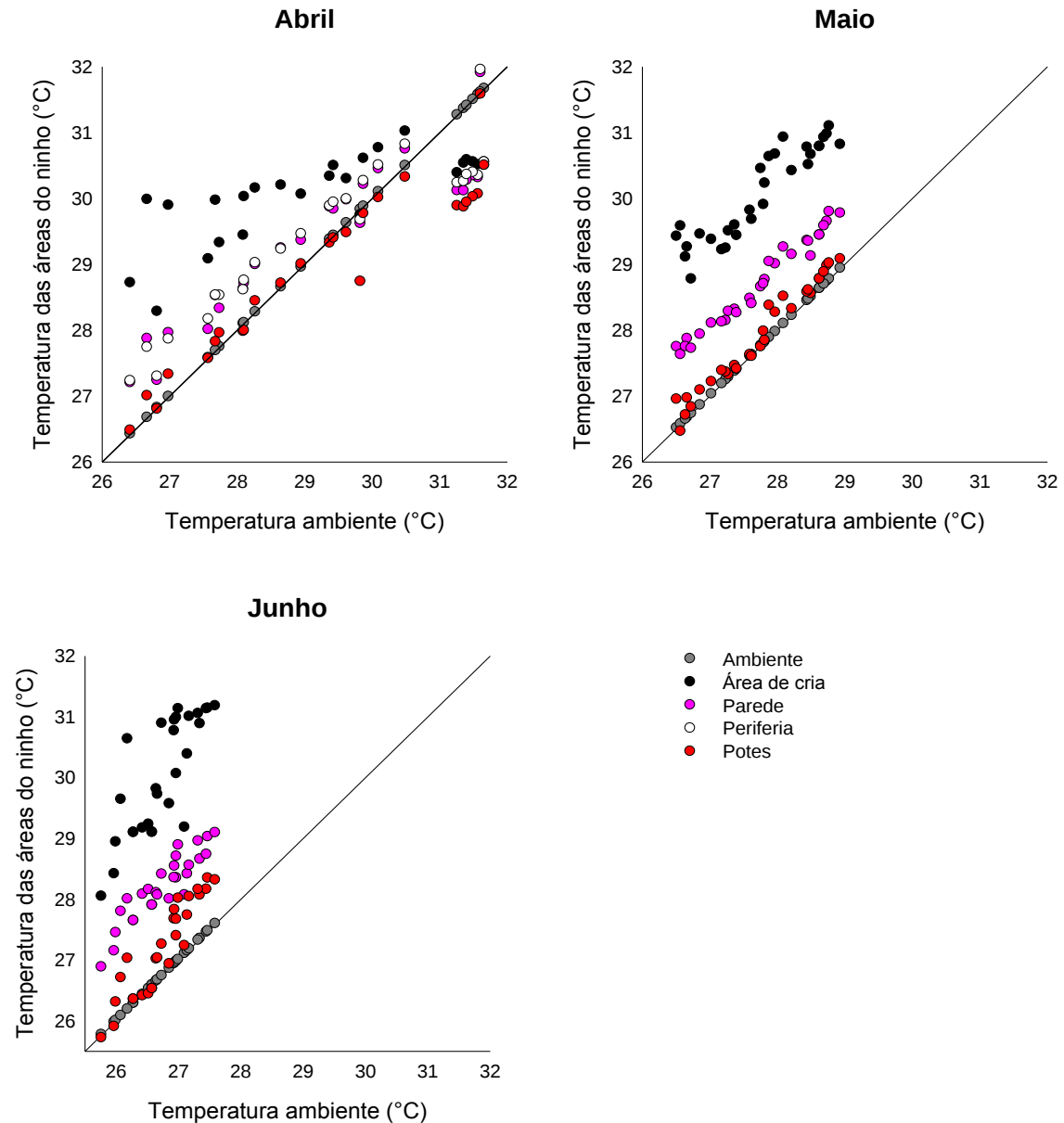


Figura 8. A variação da temperatura das áreas internas do ninho em função da temperatura ambiente nos meses de estudo. Os pontos representam os valores médios diários de temperatura em cada área: Pontos cinzas-Ambiente; Pontos pretos-área de cria; Pontos rosas-Parede da colônia; pontos brancos-Periferia; Pontos vermelhos-Potes de alimento. A linha reta nos gráficos indica a regressão linear.

As médias de temperatura em três regiões (cria, periferia e potes) do ninho na caixa racional diferiram entre si e da temperatura do ambiente ($H=237$ e $P < 0,001$). A temperatura média ($\pm$ erro padrão) da cria foi de $30,3^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,05$), da periferia $29,7$ ($\pm 0,07$) e a dos potes foi $28,7$ ($\pm 0,08$) e a temperatura ambiente foi $29,1$ ($\pm 0,11$) (Figura 9.A). A média da temperatura da parede da caixa racional, $29,3$ ($\pm 0,07$), não diferiu significativamente da temperatura ambiente. Na cavidade da árvore, as médias de temperatura do ambiente, do interior e da parede

não apresentaram diferença significativa. A temperatura média ($\pm$ erro padrão) da parede foi de $29,5^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,16$), a do interior foi $29,6^{\circ}$ ($\pm 0,17$) e a do ambiente $29,9$ ($\pm 0,17$) (Figura 9.B).

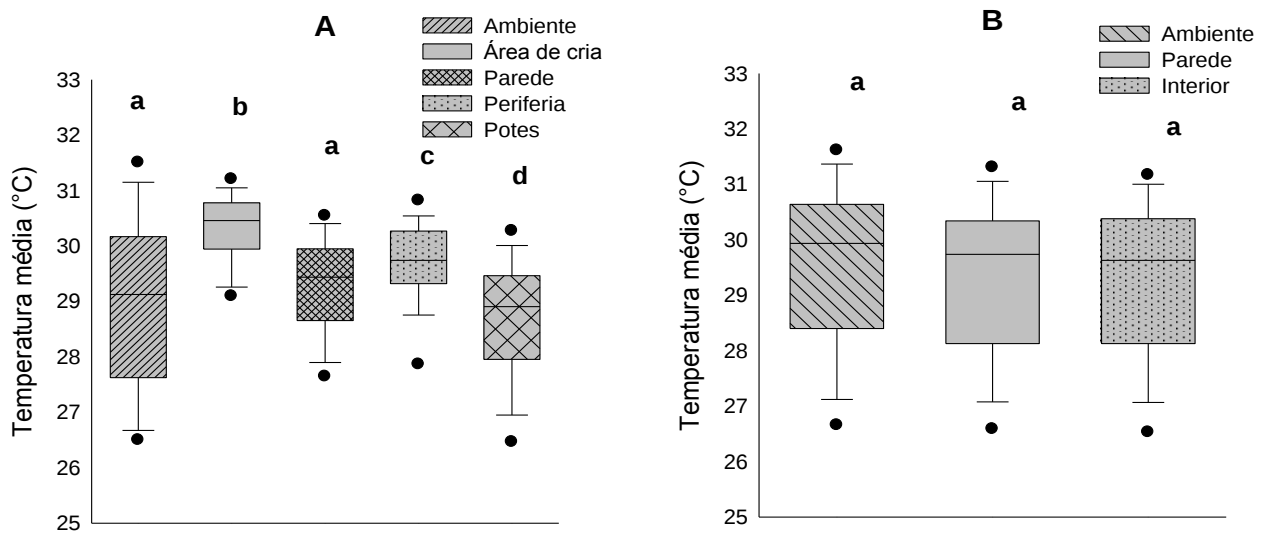


Figura 9. Temperatura média das áreas estudadas nos ninhos de *M. subnitida* ao longo dos meses de estudo (A) Comparação entre as médias de temperaturas das áreas estudadas no ninho na caixa racional de madeira. (B) Comparação entre as médias de temperaturas das áreas estudadas no ninho de *M. subnitida* na árvore. Box plot: caixa indica distribuição de 50% dos valores (entre os percentis 25% e 75%), linha horizontal indica a mediana, as hastes delimitam a distribuição entre os percentis 10% a 90 % dos valores e as esferas indicam os valores extremos, letras diferentes (a-d) indicam diferença estatística significativa.

2.3.5-Amplitude térmica

A amplitude térmica do ambiente foi significativamente maior do que a amplitude das áreas do ninho na caixa racional (cria, parede, periferia e potes) ($H=367$ e $P = <0,001$). A amplitude térmica média ($\pm$ erro padrão) do ambiente foi de $8,5^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,2$). A área de cria teve a menor amplitude térmica $4,6^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,1$), a da parede foi de $5,9^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,1$), da periferia $6,5$ ($\pm 0,1$) e a dos potes foi de $5, 5$ ($\pm 0,1$) (Figura 10.A). Não houve diferença significativa entre a amplitude média da parede da árvore e a do interior ($P = 0,1$). No entanto a amplitude térmica do ambiente externo diferiu estatisticamente da amplitude térmica de ambas as áreas da ($P = <0,001$). A amplitude térmica fora da árvore foi $13,6^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,2$), a amplitude do interior e da parede foram de $7,2^{\circ}$ ($\pm 0,1$) e $8,2^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,1$), respectivamente (Figura 10.B).

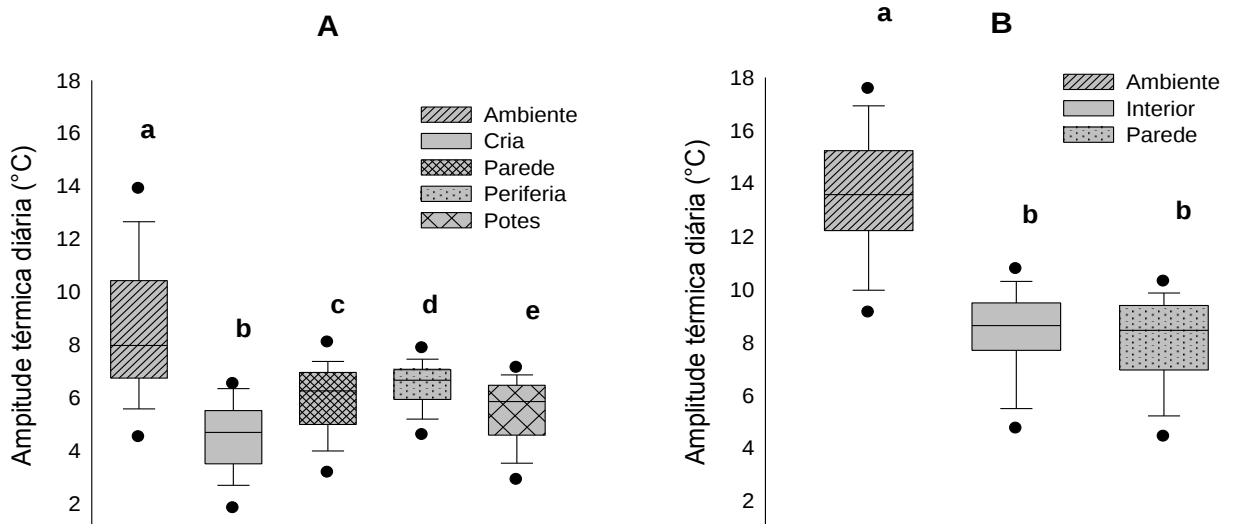


Figura 10. Amplitude térmica média das áreas do ninho de *M. subnitida* e do ambiente ao longo dos sete meses de estudo **(A)** Amplitude térmica das áreas estudadas no ninho na caixa racional de madeira. **(B)** Amplitude térmica das áreas estudadas na árvore. Box plot: caixa indica distribuição de 50% dos valores (entre os percentis 25% e 75%), linha horizontal indica a mediana, as hastes delimitam a distribuição entre os percentis 10% a 90 % dos valores e as esferas indicam os valores extremos, letras diferentes (a-e) indicam diferença estatística significativa.

2.4-DISCUSSÃO

2.4.1-Capacidade termorregulatória

Os dados encontrados no presente estudo sugerem a existência de uma possível termorregulação ativa em colônias de *Melipona subnitida*. A área de cria desta espécie de Meliponini foi mantida na faixa entre 27 e 33°C. Enquanto, as demais áreas do ninho (parede, periferia e potes) apresentaram oscilações maiores de temperatura (Figura 8) e foram mais influenciadas pela temperatura ambiente (Figura 5). Os resultados mostraram que *M. subnitida* consegue aquecer seus ninhos quando a temperatura ambiente fica abaixo de 30°C. Foi observada uma diferença máxima de 4,2° C entre a temperatura ambiente e a temperatura na área de cria, no mês em que a temperatura ambiente ficou em média em 26°C (Figura 8).

Em abelhas melíferas, *Apis mellifera*, a temperatura na área de cria é mantida na faixa de 33 a 36°C (KLEINHENZ et al. 2003), mesmo quando a temperatura ambiente alcança o limite crítico de 60° C (HEINRICH, 1981). A capacidade de termorregulação desta espécie é considerada bem mais eficiente do que nas abelhas sem ferrão (MICHENER, 1974). A principal

hipótese que explica a menor capacidade de termorregulação das abelhas sem ferrão é a de que o comportamento de nidificação em cavidades bastante isoladas seria suficiente para evitar grandes variações de temperatura na área de cria (JONES; OLDROYD, 2007). *Melipona subnitida*, por exemplo, naturalmente nidifica em ocos de árvores. Além disso, a menor capacidade termorregulatória desta espécie em relação à *Apis mellifera* pode ser uma consequência das características térmicas do seu habitat natural, a Caatinga. A Caatinga é um ambiente que apresenta poucas variações de temperatura ao longo do ano (SOUZA, 2009).

Algumas espécies de abelhas sem ferrão foram estudadas quanto a sua capacidade termorregulatória, e constatou-se que esta capacidade varia entre as diferentes espécies (MICHENER, 1974). Colônias de *Melipona rufiventris* e *Melipona seminigra* (em ambiente com temperaturas médias de 30°) mantiveram a área de cria na faixa de 31-32°C (ROUBIK; PERALTA, 1983). Enquanto *Melipona beecheii* e *M. fuliginosa* mantêm a temperaturas no ninho em 23-30°C, em regiões onde a temperatura ambiente pode variar de 18,2-36°C (MOO-VALLE et al. 2000). No presente estudo a área de cria de *M. subnitida* mantida na faixa entre 27-33°C, enquanto a temperatura ambiente variou de 22,9-34, 6°C. Desta forma, a capacidade termorregulatória de *M. subnitida* foi menor do que a de *Melipona beecheii* e *M. fuliginosa*. No entanto foi maior do que em *Melipona rufiventris* e *Melipona seminigra* que mantêm temperaturas no máximo 2°C acima da temperatura ambiente (MOO-VALLE et al. 2000).

Na maioria dos meses a área de cria de *M. subnitida* foi mantida acima da temperatura ambiente. Estudos apontam que a área de cria de outras espécies de abelhas sem ferrão também é mantida acima da temperatura ambiente (SAKAGAMI, 1982; ROUBIK; PERALTA, 1983; ENGELS et al, 1995; AMANO et al. 2000; SUNG et al, 2008). *Melipona rufiventris* e *M. seminigra* mantêm a temperatura da cria cerca de 2-3° C acima da temperatura ambiente (ROUBIK; PERALTA, 1983). Em algumas espécies esta diferença de temperatura entre a área de cria e o ambiente é bem mais acentuada. *Trigona spinipes*, por exemplo, em temperaturas ambientes de 15 °C manteve a temperatura de sua ninhada em 35°C (SAKAGAMI, 1982). *Austroplebeia australis* manteve a temperatura da ninhada em até 12,4° C acima da temperatura ambiente, quando esta alcançou 7°C (HALCROFT et al.,2013). *Tetragonula carbonaria*, manteve a temperatura do ninho em 24-29° quando a temperatura do ambiente variou entre 10 e 23° (AMANO et al. 2000). *Trigona ventralis hoozana*, em regiões montanhosas no Taiwan, conseguiu manter a temperatura da ninhada 21°C acima da temperatura ambiente, quando esta alcançou 5°C (SUNG et al, 2008). Em relação a espécies com *T. spinipes*, *T. carbonaria* e a *A. australis*, *M. subnitida* aparentemente não apresenta uma capacidade termorregulatória tão

eficiente. Mas vale ressaltar que tais condições térmicas rigorosas nunca foram enfrentadas por esta espécie, visto que o seu ambiente natural, a Caatinga, é caracterizado por apresentar temperaturas ambientais bastante elevadas. Durante o nosso período de estudo o menor valor de temperatura registrado foi 22,9°C.

A temperatura considerada ótima para incubação da cria em muitas espécies de abelhas sem ferrão fica entre 28 e 36°C (NIEH; SÁNCHEZ, 2005). Estudos mostram que muitas espécies conseguem manter sua área de cria dentro desta faixa (ROUBIK; PERALTA, 1983; ENGELS et al.; 1995; NIEH; SÁNCHEZ, 2005; TORRES et al., 2007; SUNG et al., 2008). No presente estudo a temperatura na área de cria foi mantida em média na faixa de 27°- 33°C. Provavelmente esta seja a faixa de temperatura considerada ótima para o desenvolvimento saudável da cria de *M. subnitida*. Mostrando que a cria nessa espécie, assim como em outros insetos precisa de uma temperatura estável para se desenvolver. No entanto nossa unidade amostral foi pequena, apenas uma colônia o que não nos permite fazer generalizações acerca da espécie. Portanto, não podemos afirmar se os resultados encontrados são um padrão da espécie ou apenas uma particularidade do ninho que foi estudado. Para dados mais concretos é necessário fazer repetições deste estudo. Além disso, poderia ser interessante estudar os tipos de mecanismos utilizados para manter a temperatura constante da ninhada.

2.4.2-Possíveis mecanismos de termorregulação

Insetos sociais são exemplos de organismos que termorregulam em resposta às flutuações da temperatura ambiente (GARDNER et al., 2007). Neste grupo, a termorregulação evoluiu como um mecanismo para aperfeiçoar o desempenho dos organismos através da manutenção de uma temperatura ótima ou próxima dela (VOLLET-NETO, 2011). O grande sucesso ecológico dos insetos sociais é associado em sua maior parte ao controle das condições climáticas do ninho (WILSON, 1971). Em abelhas, o controle da temperatura dentro da colônia é importante para o sucesso do desenvolvimento da cria e para a sobrevivência de abelhas jovens, que são ectotérmicas e dependem diretamente da temperatura ambiente (MARDAN; KEVAN, 2002; ROLDÃO, 2011).

A abelhas melífera, *A. mellifera*, consegue manter uma temperatura ótima dentro de seus ninhos, através de mecanismos integrados de perda e produção de calor (SEELEY, 2006). Em meliponíneos o controle de temperatura pode ocorrer por mecanismos comportamentais (escolha do local de nidificação; construção de invólucro e lamelas na região dos discos de cria)

e por mecanismos fisiológicos (como a termogênese através da atividade metabólica da cria e a termogênese individual de abelhas operárias que ficam próximas à cria) (ROUBIK, PERALTA, 1983; LOLI, 2008).

Diversos autores afirmam que o involucro que envolve a área de cria em diversas espécies de abelhas sem ferrão seria a principal estrutura que mantém o calor nesta área, resultando em temperaturas maiores e constantes dos que as atingidas nas demais áreas do ninho (ZUCCHI; SAKAGAMI, 1972; ROUBIK; PERALTA, 1983; JONES; OLDROYD, 2007). Em *Scaptotrigona postica*, por exemplo, a temperatura do ninho é aperfeiçoada por multicamadas de involucro (ENGELS et al. 1995). Da mesma forma, em ninhos de *T. ventralis hoozana* os efeitos das mudanças extremas de temperatura são amortecidos pelo involucro que confere isolamento térmico a área de cria (SUNG et al, 2008).

Em *Tetragonisca angustula* e *Tetragonisca angustula angustula*, a temperatura constante do ninho de 28-32° é alcançada através da atividade metabólica das abelhas adultas (PRONI; HEBLING 1996). Segundo Roubik e Peralta (1983) a temperatura na área de cria de *M. rufiventris* e *M. seminigra* é mantida de 31-32°, por geração de calor pela massa larval. O aquecimento da cria em *M. subnitida* aparentemente não está condicionado somente a presença do invólucro, como ocorre em outras espécies de abelhas sem ferrão. Nesta espécie a cria chegou a ficar 4,2° acima da temperatura ambiente (Figura 8), enquanto que a diferença máxima de temperatura que a periferia (fora do invólucro) ficou abaixo da área de cria (dentro do invólucro) foi de 1,7° C, com um valor médio de 0,9°C. Roldão (2011) trabalhando com *Melipona scutellaris* verificou que possivelmente os indivíduos imaturos dentro das células de cria armazenam energia e a liberam quando necessário, realizando assim a manutenção da temperatura na área de cria. Sugerindo que o involucro funciona apenas como um isolamento térmico adicional que amortece as oscilações da temperatura.

Operárias de *Scaptotrigona depilis* aumentam as taxas de ventilação e de coleta de água em decorrência do aumento de temperatura do ninho (VOLLET-NETO, 2011). *Melipona colimana*, em condições laboratoriais, desempenham comportamento de ventilação em resposta a temperaturas elevadas (MACÍAS-MACÍAS, 2011). No presente estudo não estudamos mecanismos comportamentais e fisiológicos das abelhas adultas de *M. subnitida*. Portanto, não podemos relacionar o resfriamento da temperatura na área de cria a mecanismos comportamentais, como a ventilação. Em *M. subnitida* a regulação da temperatura intranidal, aparentemente é influenciada pela temperatura na área de potes. Estes parecem atuar como um meio de resfriar a colônia durante os períodos em que a temperatura ambiental está bastante

elevada. Nossos dados mostram que nos meses em que temperatura ambiental ficou entre 29° e 31°C, a temperatura nesta região ficou sempre abaixo da temperatura ambiente. No entanto, não conseguimos saber de que forma esta influência acontece, provavelmente está ligado a algum mecanismo comportamental desempenhado pelas operárias adultas, como resfriamento cooperativo de néctar na área de potes de alimento.

2.4.3- A importância do isolamento térmico

A maioria das espécies de Meliponini depende de árvores vivas para a construção de seus ninhos (NOGUEIRA-NETO, 1997). Estes apresentam preferência por nidificar em determinadas espécies de árvores, que provavelmente tenham boas condições para que essas abelhas termorregulem (LOLI, 2008). Portanto, o controle da temperatura na região dos discos de cria envolve também escolha de local de nidificação mais adequado, que ofereça possibilidades de manutenção do microclima estável para a cria em desenvolvimento (LOLI, 2008). As cavidades serviriam como isolantes térmicos que diminuiriam a amplitudes das variações de temperatura dentro do ninho, diminuindo a pressão seletiva no sentido de adaptações para o controle da temperatura (VOLLET-NETO, 2011).

No presente estudo, mudanças de temperaturas no interior da árvore seguiram as mudanças na temperatura ambiental. Porém a amplitude térmica foi menor no interior da árvore do que no ambiente externo. Além disso, ocorreu um atraso temporal de cerca de três horas na temperatura máxima do interior e da parede em relação à temperatura ambiente. Enquanto que na caixa racional este atraso temporal na parede foi de apenas 21 minutos e na área de cria foi de cerca de 1 hora. Este atraso de tempo na passagem de temperatura para dentro da cavidade e para a parede da árvore pode ser devido a um efeito chamado “efeito termostático da árvore” (REYNOLDS, 1939), que confere isolamento contra as condições térmicas ambientais e, consequentemente diminui as variações de temperatura dentro da árvore em relação ao ambiente. Os efeitos das mudanças extremas na temperatura atmosférica em ninhos de *Trigona ventralis hoozana* são diminuídos na cavidade pelo efeito termostático da espessura da madeira que cerca a cavidade (SUNG et al, 2008). Da mesma forma, em térmitas australianos *Coptotermes acinaciformis* e *Coptotermes frechi*, que constroem seus ninhos sustentados em árvores, o efeito isolante da madeira reduz as variações de temperatura no ninho comparado a temperatura do ambiente (GREVES, 1964).

Os dados do presente trabalho mostram a que influência da temperatura ambiental na parede da caixa racional foi menor do que na parede da árvore. Porém a diminuição na variação térmica diária na parede da árvore (5-6° amplitude térmica ambiente) foi maior do que na parede da caixa racional (2-3° abaixo da amplitude térmica ambiente). Da mesma forma, o atraso temporal na passagem de temperatura do ambiente para dentro do ninho foi maior na árvore do que na caixa. Diferenças na variação e atraso indicam que a árvore tem isolamento térmico melhor do que a caixa racional de madeira. Provavelmente à presença do ninho de *M. subnitida*, que de alguma forma regulam a temperatura dentro do ninho, diminuem a influência das variações ambientais no ninho.

REFERÊNCIAS

AMANO, K.; T. NEMOTO; T.A. HEARD. What are stingless bees and how to use a crop pollinators? A review. **Jpn. Agric. Res. Q.**, Ohwashi, v. 34, n.3, p. 183-190, 2000.

CONTRERA, F. A. L; NIEH, J. C. The effect of ambient temperature on forager sound production and thoracic temperature in the stingless bee, *Melipona panamica*. **Behav Ecol Sociobiol**, v. 61, p.887 – 897, 2007.

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

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

GARDNER, K. E; FOSTER, R. L., O'DONNELL, S. Experimental analysis of worker division of labor in bumblebee nest thermoregulation (*Bombus huntii*, Hymenoptera: Apidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.**, New York, v.61, n.5, p. 783–792, 2007. GREVES, T. Temperature studies of termite colonies in living trees. **Aust J. Zool.**, v.12, p. 250-262, 1964

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

HEINRICH B. The mechanisms and energetics of honeybee swarm temperature regulation. **J. Exp. Biol.** v.91, p. 25–55, 1981.

JONES, J. C.; HELLIWELL, P.; BEEKMAN, M.; MALESZKA, R.; OLDROYD, B. P. The effects of rearing temperature on developmental stability and learning and memory in the honey bee, *Apis mellifera*. **J. Comp. Physiol.**, Bethesda, v.191, n.12, p.1121–1129, 2005.

JONES, J. C.; OLDROYD, B.P. Nest Thermoregulation in Social Insects. **Advances in insect Physiology**, v. 33, p. 153-191, 2007

KLEINHENZ, M.; BUJOK, B.; FUCHS, S.; TAUTZ, J. Hot bees in empty brood nest cells: heating from within. **J. Exp. Biol.**, v. 206, p. 4217–4231, 2003.

LOLI, DENISE. **Termorregulação colonial e energética individual em abelhas sem ferrão *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. 2008, 229p. Ribeirão Preto, SP, Tese (Doutorado em Ciências) -Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 2008.

MACÍAS-MACÍAS, J. O.; QUEZADA-EUAN, J. J. G.; CONTRERAS-ESCAREÑO, F.; TAPIA-GONZALEZ, J. M.; MOO-VALLE, H.; AYALA R. Comparative temperature tolerance in stingless bee species from tropical highlands and lowlands of Mexico and implications for their conservation (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Apidologie**, v. 42, p.679-689, 2011.

MAIA-SILVA, CAMILA. “**Adaptações comportamentais de *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini) às condições ambientais do semiárido brasileiro**”. 2013, 132p. Ribeirão Preto, SP, Tese (Doutorado em Ciências) -Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 2013.

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

MARENGO, J. A. **Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI**. Brasília: MMA, 2007. 212 p. (Série Biodiversidade, 26)

MICHENER, C.D. **The bees of the world**. Cambridge: Baltimore and London, 2013.

MICHENER, C.D. **The Social Behavior of the Bees**. Massachusetts: Harvard University Press, 1974

MOO-VALLE, H.; QUEZADA-EUÁN, J. J. G.; NAVARRO, J.; RODRIGUEZ-CARVAJAL,

L. A. Patterns of intranidal temperature fluctuation for *Melipona beecheii* colonies in natural nesting cavities. **J. Apicult. Res.**, v.39, p. 3-7, 2000.

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

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

POMEROY, N.; PLOWRIGHT, R. C.; Maintenance of bumblebee colonies in observation hives (Hymenoptera: Apidae). **Canadian. Entomologist**, Cambridge, v.112, n.3, p. 321-326, 1980.

PRONI, E. A.; HEBLING, M. J. A. Tolerance to temperature variation in workers of *Tetragonisca angustula fiebrigi* Schwars, 1938 and *Tetragonisca angustula angustula* Latreille, 1807 (Hymenoptera: Apidae). **Rev. Bras. Bio.**, Rio de Janeiro, v. 54, n.1, p.85-90, 1994.

REYNOLDS, E. S. 939. Tree temperatures and thermostasy. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, v. 26, p.165-255.

RODRIGUES, W. C. Fatores que Influenciam o Desenvolvimento nos Insetos. **Info. Insetos**, v.1, n.4, p.01-04, 2004.

ROLDÃO, Y. S. **Termorregulação Colonial e a Influência da Temperatura no desenvolvimento da Cria em abelha sem ferrão, *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**, 2011, 107p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2011.

ROUBIK, D. W, PERALTA, F. J. A. Thermodynamics in nests of two *Melipona* species in Brazil. **Acta Amazônica**, Amazônia Oriental, v. 13, p. 453-466, 1983.

SAKAGAMI, SHÔICHI F. Stingless bees. In HERMANN, H. R. (ed). **Social insects**, New York: Academic Press, 1982. p. 361-423, 1982.

SEELEY, T.D. **Ecologia da Abelha: Um Estudo de Adaptação na Vida Social**, Porto Alegre: Paixão, 2006, p. 256

SOUZA, B. A; CARVALHO, C. A. L; ALVES, R. M. O; DIAS, C. S.; CLARTON, L.

Munduri (*Melipona asilvai*): a abelha sestrosa. Cruz das Almas: Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, 2009. 46 p. (Série Meliponicultura, 7).

SCHULTZE-MOTEL, P. Heat loss and thermoregulation in a nest of the bumblebee *Bombus Lapidarius* (Hymenoptera, Apidae). **Thermochim. Acta**, v.193, p. 57-66, 1991.

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

TAUTZ, J.; MAIER, S.; GROH, C.; RÖSSLER, W.; BROCKMANN, A. Behavioral performance in adult honeybee is influenced by the temperature experienced during their pupal development. **Proc. Natl. Acad. Sci.**, v.100, n.12, p. 7343-7347, 2003.

TORRES; A.; HOFFMANN, W.; LAMPRECHT, I. Thermal investigations of a nest of the stingless bee *Tetragonisca angustula* Illiger in Colombia. **Thermochim. Acta**, v. 458: p. 118-123, 2007.

TEIXEIRA, L.V.; CAMPOS, F. N.M. Início da atividade de voo em abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae): influência do tamanho da abelha e da temperatura ambiente. **Rev. Bras. de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 7, n. 2, p. 195-202, 2005.

VOLLET-NETO, A. **Biologia térmica de *Scaptotrigona depilis* (Apidae, Meliponini): adaptações para lidar com altas temperaturas.** 2011, 99p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2011.

ZUCCHI, R.; SAKAGAMI, S.F. Capacidade Termorreguladora em *Trigona spinipes* e em algumas espécies de abelhas sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). In: **Homenagem Warwick E. Kerr**. Rio Claro, SP: 1972.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge: Belknap Press, 1971, 562 p.

Capítulo 3 - Tolerância térmica de operárias de *Melipona subnitida* no bioma Caatinga

3.1- INTRODUÇÃO

As abelhas da tribo Meliponini são amplamente distribuídas nos trópicos, com uma pequena proporção das espécies alcançando os subtrópicos (MICHENER 2000) e somente poucas espécies estão espalhadas em regiões relativamente frias (ORTIZ-MORA et al. 1995). As abelhas nos trópicos e subtropicos estão expostas, na maior parte do tempo, a altas temperaturas ambientais (ARMBRUSTER; MCCORMICK, 1990). Temperaturas ambientais elevadas expõem as abelhas ao risco do superaquecimento durante o voo (WILLMER; CORBET, 1981; ARMBRUSTER; MCCORMICK, 1990). Algumas espécies, dependendo das condições térmicas do ambiente, têm que operar com suas temperaturas próximas do limite térmico letal (PEREBOOM; BIESMEIJER, 2003).

Geralmente, uma breve exposição a altas temperaturas prejudica os insetos, e a temperatura letal geralmente está entre 40 e 50°C dependendo da espécie e do seu estágio de vida (TERBLANCHE et al., 2011). Em abelhas do gênero *Apis* a exposição prolongada a altas temperaturas pode afetar o desenvolvimento da cria e a sobrevivência das operárias (HEINRICH, 1993; MARDAN; KEVAN, 2002). A cria dessas espécies é altamente sensível aos extremos de temperatura, podendo sofrer retardo no desenvolvimento ou até mesmo morrer em temperaturas elevadas no interior do ninho (MARDAN; KEVAN, 2002). Em abelhas melíferas, a faixa ótima de temperatura para desenvolvimento da cria fica entre 33 e 36° C (JONES; OLDROYD, 2007). Abelhas adultas podem sobreviver a uma variedade considerável de temperaturas. Porém, precisam aquecer-se a uma temperatura de 27-30°C antes que possam voar (ESCH, 1976), em temperatura abaixo deste valor, os músculos de voo não conseguem gerar a frequência mínima de batimento de asas para produzir a força necessária para voarem (JOSEPHSON, 1981). Em temperatura abaixo de 9°C as abelhas são imobilizadas pelo frio (FREE; SPENCER-BOOTH, 1960). Enquanto que em temperaturas muito acima de 30°C podem sofrer uma redução na taxa metabólica (ESCH et al., 1994).

Melipona subnitida é uma espécie de abelha sem ferrão que habita regiões da Caatinga. A Caatinga é um bioma tropical caracterizado por apresentar temperaturas elevadas ao longo do ano (AB'SÁBER, 1999). As médias térmicas anuais da Caatinga oscilam de 26 a 29°C (SOUZA, 2009). Em alguns horários, principalmente no período de estiagem, a temperatura média do ar pode alcançar 39, 2°C (MAIA-SILVA, 2013).

M. subnitida mantêm as condições de temperatura no interior do ninho entre 27 e 33° C (Capítulo 2). Porém, as abelhas forrageadoras de néctar toleram uma faixa de temperatura maior, forrageando entre 22° e 34°C (SILVA, 2013, comunicação pessoal). No entanto, abelhas forrageiras de pólen não saem do ninho em temperaturas ambientais acima de 28° C (MAIA-SILVA, 2013). Consequentemente limitam suas atividades a uma estreita faixa térmica. Em *M. subnitida* a coleta de pólen ocorre dentro da faixa de 22 a 28°C (MAIA-SILVA, 2013). Estes dados mostram que há diferença na faixa de tolerância térmica entre abelhas forrageadoras de pólen e forrageadoras de néctar em *M. subnitida*. No entanto não se sabe que faixas de temperatura são letais para esta espécie.

O estudo da tolerância térmica em abelhas pode revelar as faixas de temperatura ótima para realização de atividade e às faixas de temperatura letais para as abelhas sociais (FRAZIER et al. 2006). Poucas espécies de abelhas sem ferrão foram estudadas em relação à tolerância térmica. Macieira e Proni (2004) estudaram os limites térmicos letais em altas e baixas temperaturas durante o inverno e o verão para *Scaptotrigona postica*. Os limites térmicos letais para altas temperaturas foram de 41°C no verão e 40,5°C no inverno. Em baixas temperaturas *S. postica* apresentou o limite térmico de -5°C em ambas as estações estudadas. Proni & Hebling (1994) estudando a tolerância térmica de *Tetragonisca angustula angustula* e *T. angustula fiebrigi*, verificaram, com base nos valores de TL₅₀ (temperatura que possui 50% de probabilidade de matar o animal dentro de um determinado período de tempo), zonas de tolerância para estas espécies entre -1,18 e 41,4°C e -1,25 e 41,25°C, respectivamente, no verão e entre -1,25 e 41,25°C e 1,75 e 40,83°C no inverno.

O estudo da tolerância térmica das espécies é importante por inúmeras razões (TERBLANCHE et al, 2011), entre as quais está providenciar informações acerca das condições que tem sido limitante para a vida durante o curso da evolução (BOUSSAU et al 2008) e fornecer informações acerca dos impactos que as alterações climáticas globais podem exercer sobre a biologia das espécies (HELMUTH et al., 2010). Em meliponíneos estudos destinados a conhecer a biologia básica das espécies, poderá trazer soluções práticas na conservação e manejo dos ecossistemas atuais (KERR et al., 1996). Assim sendo o conhecimento acerca das faixas térmicas preferenciais das diferentes espécies de abelhas sem ferrão pode ser importante para a preservação dos organismos e do ecossistema, bem como para o manejo das espécies utilizadas com fins econômicos, tais como, a polinização de culturas e a meliponicultura. O objetivo do presente estudo foi determinar a faixa de tolerância térmica em altas e baixas temperaturas para operárias de *Melipona subnitida*. Especificamente, buscamos

determinar os limites térmicos letais em altas e baixas temperaturas para abelhas operárias e analisar o efeito da exposição prolongada a altas temperaturas na sobrevivência de operárias da abelha sem ferrão *M. subnitida*.

3.2-MATERIAIS E MÉTODOS

3.2.1-Espécie de abelha e local de estudo

Os experimentos foram realizados no Laboratório de Ecologia Comportamental da Universidade Federal Rural do Semiárido, Departamento de Ciência Animal, campus de Mossoró/RN. Abelhas operárias de *Melipona subnitida* Ducke (Apidae, Meliponini) foram capturadas por meio de um sugador manual na região das células de cria. As abelhas foram retiradas de seis colônias localizadas no meliponário da Fazenda Experimental Rafael Fernandes, localizada no distrito de Alagoinha, município de Mossoró/RN.

3.2.2-Análise da tolerância térmica

3.2.2.1-Procedimentos gerais

As abelhas capturadas foram transferidas para o laboratório e colocadas em potes plásticos transparentes (20 x 20 x 10 centímetros), com uma tela de nylon na parte superior, para permitir a respiração das abelhas e facilitar o manuseio destas dentro dos potes. Posteriormente, as abelhas foram submetidas a diferentes temperaturas em uma estufa incubadora, a qual teve a temperatura aumentada ou diminuída gradativamente a cada 24 horas (dependendo do experimento). Para a incubação foram utilizadas estufas incubadoras B.O. D (NOVATÉCNICA modelo NT.703; Brantford, Ontario, Canada).

As abelhas receberam, diariamente, como fonte de alimento 5 ml de xarope (água e açúcar a 50%). Este foi colocado em copos plásticos com palitos de madeira emergidos para evitar o afogamento das abelhas. Para verificar a taxa de evaporação da água no interior da estufa foram colocados em um pote plástico apenas copos com 5 ml de água e 5ml de xarope. A taxa de evaporação do xarope e da água foi medida diariamente com o auxílio de uma seringa milimetrada. A quantidade de água e xarope evaporada foi dada pela diferença entre quantidade restante nos copos plásticos e a quantidade fornecida inicialmente.

3.2.2.2-Experimento 1: Exposição a altas temperaturas e baixas temperaturas

As operárias adultas capturadas foram divididas em quatro grupos experimentais de acordo com as temperaturas a que foram submetidas e de acordo com a presença ou ausência de água. A água também foi colocada em copos plásticos com palitos de madeira emergidos para evitar o afogamento das abelhas. No Grupo Experimental 1 (G1) 54 abelhas foram submetidas as temperaturas de 30-44°C, com aumento gradativo de 2°/dia, as quais foram supridas com água e xarope. No Grupo Experimental 2 (G2) 130 abelhas foram expostas as temperaturas de 30°-44°C, com aumento de 2°/dia, sendo-lhes fornecido diariamente apenas o xarope. No Grupo Experimental 3 (G3) 98 abelhas operárias foram expostas a temperaturas de (25°, 23, 21, 19, 17, 15, 13, 11, 9, 7,5, 3, 1, 0 e -2°C) e foi fornecido diariamente água e xarope. No Grupo Experimental 4 (G4) 22 operárias foram expostas as mesmas temperaturas do grupo experimental 4, porém sendo-lhes fornecido apenas o xarope. Antes de cada aumento de temperatura foi verificado a quantidade de abelhas mortas. As abelhas que durante os primeiros 10 minutos, após serem retiradas da estufa, não apresentaram movimentação foram consideradas mortas. O Experimento foi realizado nos meses novembro (Grupo1) e dezembro (Grupo 2) de 2011, em setembro de 2012 (Grupo 3) e setembro de 2013 (Grupo 4).

3.2.2.3-Experimento 2: tempo de exposição

Após a identificação das temperaturas letais e da faixa de tolerância térmica das abelhas foi realizado um segundo experimento em que as operárias de *M. subnitida* foram submetidas a uma temperatura determinada por no máximo sete dias, em julho de 2013. Objetivamos analisar se o índice de mortalidade é influenciado pelo tempo de exposição. As temperaturas utilizadas foram 30, 35 e 40°C. As abelhas em cada temperatura foram divididas em dois grupos experimentais: Um grupo com água e outro grupo sem água. O consumo de água e de xarope foi medido diariamente com o auxílio de uma seringa milimetrada. A quantidade de água e xarope consumidos foi dada pela diferença entre quantidade restante nos copos plásticos e a quantidade fornecida inicialmente (5 ml) e subtraindo-se deste valor a quantidade evaporada e dividido pelo número de abelhas em temperatura.

A temperatura nas estufas foi mantida inicialmente em 28° durante três dias, após esse período, a temperatura foi elevada gradativamente em 2°C por dia, até alcançar as temperaturas experimentais desejadas, uma vez alcançadas à temperatura nas estufas foram mantidas

constantes até o fim do experimento. A cada 24hs foi verificado o número de abelhas mortas em cada grupo experimental. As abelhas que após 10 minutos em temperatura ambiente não apresentaram alguma movimentação foram considerados mortas.

3.2.2-Análise dos dados

A sobrevivência das abelhas nas altas e baixas temperaturas (Experimento 1) e em função do tempo exposição às altas temperaturas (Experimento 2) foi estimada utilizando o teste de Kaplan Meir. Através dessa análise conseguimos definir as temperaturas letais (TL₅₀ e TL₁₀₀). *A posteriori* foi realizado um teste de comparações múltiplas através do método de Holm-Sidak. O consumo médio de água nas três temperaturas analisadas (Experimento 2) foi comparado através da análise de variância (ANOVA). O consumo médio de xarope foi comparado entre os grupos experimentais, com água e sem água, através do *teste t de Student*. Para todos os testes estatísticos foi considerado um nível de significância de $P \leq 0,05$. Os dados foram analisados através dos programas *SigmaPlot*. 10.0 e *SigmaStat* 3.5 (Systat Softwares Inc., EUA), para gráficos e análises estatísticas.

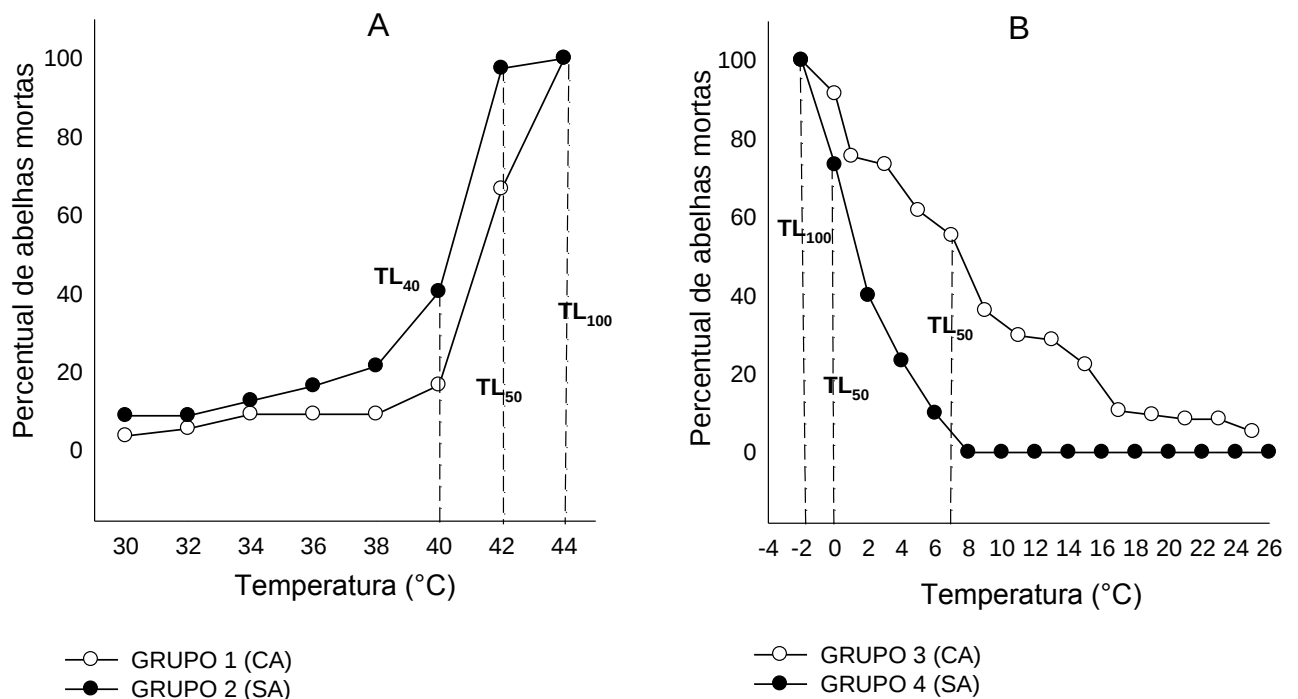
3.3-RESULTADOS

3.3.1-Tolerância a altas temperaturas

A sobrevivência das operárias adultas de *Melipona subnitida*, em altas temperaturas, diminuiu progressivamente em temperaturas acima de 38°C em ambos os grupos experimentais, G1 e G2 (Figura 1 A). Entre 30° e 38°C a mortalidade em G1 (com água) foi inferior a 10%, enquanto que em G2 (sem água) foi acima de 20%. Na temperatura de 40°C a mortalidade das abelhas foi de 16,7% e 40,5% para G1 e G2, respectivamente. Uma diminuição significativa na sobrevivência ocorreu precisamente entre as temperaturas de 42° e 44°C. A temperatura letal (TL₅₀), temperatura com taxa de mortalidade >50% dos indivíduos, foi de 42°C nos dois grupos experimentais G1 (com água) e G2 (sem água). Porém, o número de operárias mortas em cada temperatura analisada diferiu significativamente entre os dois grupos ($p = 0,001$). Em 42°C a taxa de mortalidade foi de 67% no grupo com água e de 97, 5% no grupo sem água. A mortalidade de 100% (TL₁₀₀) foi alcançada na temperatura de 44° C em ambos os grupos.

3.3.2-Tolerância a baixas temperaturas

A figura 1 B mostra os resultados da relação entre mortalidade e temperatura para operárias de *M. subnitida* submetidas a baixas temperaturas. A taxa de mortalidade na faixa de temperatura de 25° a 0°C foi significativamente maior no grupo com água ($p = 0,007$). A taxa de mortalidade de 50% (TL₅₀) foi obtida em 7°C no grupo com água (G3), enquanto que no grupo sem água (G4) foi alcançada em 0°C. Para uma mortalidade de 100% (TL₁₀₀) chegou-se ao limite térmico de -2°C nos dois grupos experimentais.



Figuras 1. A: Percentual de abelhas operárias mortas em diferentes temperaturas por um período de 24 h em *Melipona subnitida*. **A-**Percentual de abelhas operárias mortas de *Melipona subnitida* submetidas a altas temperaturas. Circulos preenchidos-grupo com água (G1); Circulos vazios-grupo sem água (G2). **B:** Percentual de operárias mortas de *Melipona subnitida* submetidas a baixas temperaturas. Circulos preenchidos-grupo com água (G3); Circulos vazios-grupo sem água (G4).

3.3.4 -Tempo de exposição

A mortalidade das operárias de *Melipona subnitida* entre as temperaturas de 30° e 35°C não diferiram significativamente entre si, e foram inferiores a 50%. Em 30°C 94% das abelhas permaneceram vivas até o final do período do experimento (168 horas). Na temperatura de 35°C

86% das abelhas sobreviveram bem os sete dias de duração do experimento. Em 40° a mortalidade foi de 50 % em 48 horas e de 100% em 96 horas (quatro dias). A curva de sobrevivência gerada com os dados do grupo experimental 4 (sem água) (Figura 2) apresenta diferenças significativas entre a mortalidade das abelhas em 40°C e as demais temperaturas deste grupo ($p=0,001$). Em 40°C 64% das abelhas morreram em 24 horas e a mortalidade de 100% foi alcançada em 48 horas de exposição. Observando as curvas de sobrevivência de ambos os grupos (Figura 2), o grupo com água sobrevive mais tempo a 40°C ($p<0,001$).

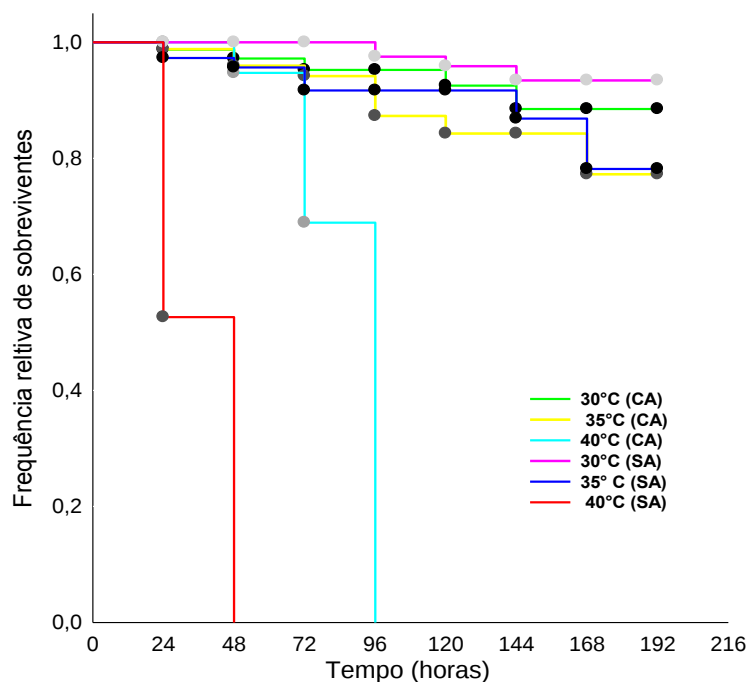


Figura 2. Frequência relativa de abelhas operárias sobreviventes de *Melipona subnitida* submetidas a altas temperaturas nos grupo com água (CA) e sem água (SA) nos potes. Linha rosa- 30°C (SA); Linha verde- 30°C (CA); Linha azul-35° (SA); Linha amarela 35° (CA); Linha preta- 40°C (SA); Linha turquesa- 40°C (CA);

Na temperatura de 30° não houve consumo de água por parte das abelhas. Entre as temperaturas de 35° e 40° C o consumo de água diferiu significativamente ($P<0,001$), sendo mais elevado na temperatura de 40°C (Figura 3A). O consumo de xarope (3B) foi maior nos grupos experimentais sem água nas três temperaturas estudadas, porém não houve diferença significativa entre o consumo nos dois grupos ($P = 0,339$).

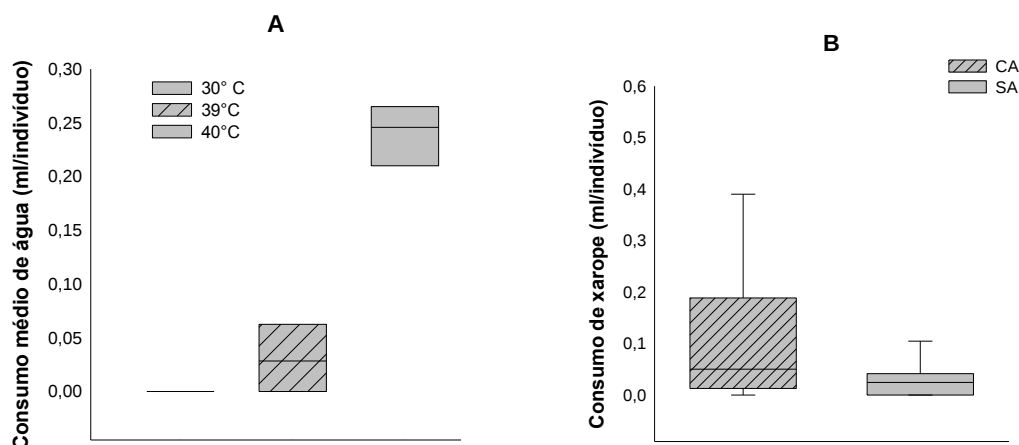


Figura 3. Consumo média de água e xarope por operárias de *Melipona subnitida*. **A:** Boxplots mostrando a consumo médio de água consumo médio nas temperaturas de 35 e 40°C. **B:** Boxplots mostrando o consumo médio de xarope por abelha nos grupos experimentais “com água” e “sem água”.

3.4 -DISCUSSÃO

Analisando-se os dados de uma maneira geral pode-se concluir que as operárias de *Melipona subnitida* apresentaram uma boa capacidade de resistência a altas e baixas temperaturas. Porém, embora sejam endêmicas de ambiente com temperaturas elevadas, as operárias de *M. subnitida* apresentaram maior sensibilidade ao aumento de temperatura. Portanto se a temperatura no seu ambiente chegar a um nível crítico de 42°C por mais de 24 horas a sobrevivência destas abelhas pode ser prejudicada. Segundo Souza (2013, comunicação pessoal) a temperatura na região de Mossoró (local onde este estudo foi realizado) em áreas expostas ao sol pode alcançar 44°C. Estes dados demonstram que em alguns momentos a temperatura da Caatinga alcança os limites térmicos letais desta espécie.

Os resultados do presente trabalho podem ser utilizados como uma indicação da susceptibilidade relativa da *M. subnitida* a elevações na temperatura ambiente. Dados sobre tolerância térmica em organismos ectotérmicos mostraram que as espécies tropicais têm maiores riscos de extinção devido a alterações rápidas do clima, como um resultado da sua baixa tolerância ao aquecimento (DEUTSCH et al. 2008). Segundo Nobre (2011) em um cenário de aumento das temperaturas globais, o bioma Caatinga está entre os mais susceptíveis, os valores médios de temperatura podem sofrer um aumento de 2°C a 5°C até o final do século XXI (MARENGO, 2007).

3.4.1-Tolerância térmica de *Melipona subnitida* a altas temperaturas

Os insetos são altamente sensíveis a exposição a altas temperaturas, porque extremos de temperatura podem ocasionar variações na temperatura corporal e, conseqüentemente causam danos aos processos fisiológicos e metabólicos (LI et al. 2011), tais como a perda de líquido (YODER et al., 2009) e a desnaturação das proteínas (CHOWN; NICHOLSON, 2004). Além disso, o estresse ocasionado pela exposição a altas temperaturas provoca danos e falhas no funcionamento dos neurônios (CHOWN; TERBLANCHE, 2007). O reflexo de tais danos é a redução do tempo de sobrevivência no nível individual (LI et al. 2011). A sobrevivência a temperaturas elevadas pode depender de um complexo de fatores (MACIEIRA; PRONI, 2004), entre estes as condições em que o animal estava habituado antes de ser exposto ao calor; as condições gerais do organismo (quantidade de líquido corporal, recurso alimentar, etc), e o tempo de exposição do organismo aos extremos de calor (SCHMIDT-NIELSEN, 1983). No presente estudo a sobrevivência das operárias adultas de *M. subnitida*, submetidas às mesmas condições experimentais, diminuiu com o aumento de temperatura e com o aumento do tempo de exposição. Em 24 horas de exposição a 40°C a mortalidade das operárias foi de 16,7% e em 48 e 96 horas este índice aumentou para 50 e 100%, respectivamente. Enquanto que em 24 horas de exposição às temperaturas de 42 e 44° a taxa de mortalidade foi de 67 e 100%, respectivamente. Isto mostra que a intensidade da temperatura e a duração do tempo de exposição às estas temperaturas são fatores importantes na determinação da sobrevivência de *M. subnitida*, assim como para insetos em geral (CHOWN; TERBLANCHE, 2007).

A tolerância a temperaturas críticas pode refletir a adaptação dos ectotérmicos ao clima do seu habitat natural (DEUTSCH et al. 2008). Portanto a tolerância térmica a determinadas temperaturas pode variar entre diferentes espécies. Macías-Macías et al. (2011) estudando a tolerância térmica de três espécies de abelhas sem ferrão, verificaram com bases nos valores de TL_{50} e TL_{100} que *Melipona colimana*, espécie endêmica de regiões montanhosas onde a temperatura ambiental média varia de 18,6° a 23,1° e em alguns períodos fica abaixo de 10°, apresenta uma faixa de tolerância térmica, em baixas temperaturas, maior do que *Melipona beecheii* e *Scaptorigona hellwegeri*, espécies encontradas em florestas tropicais onde a temperatura ambiental média é de 28°C (a TL_{50} para *M. colimana* foi 1,7° e para *M. beecheii* e *S. hellwegeri* a TL_{50} foi de 3,5 e 5,0°, respectivamente. A TL_{100} foi -5, -2 e 2, para *M. colimana*, *M. beecheii* e *S. hellwegeri*, respectivamente). A faixa de tolerância térmica para *M. colimana* e *M. beecheii* foi de 5-40° e para *S. hellwegeri* de 25°-40.

Os resultados do presente trabalho, segundo os conceitos de temperatura letal a 50% de uma amostra (PROSSER, 1973) indicaram uma faixa de tolerância térmica para operárias de *M. subnitida* entre 7° e 40°C com água e entre 0° e 40°C sem água. Considerando-se os limites térmicos máximos (TL₁₀₀) para essas abelhas as zonas de tolerância térmica foram ampliadas para -2 e 44°C com água e sem água. Estes resultados sugerem que temperaturas iguais ou acima de 40°C são prejudiciais às operárias de *M. subnitida*, porque tais temperaturas podem exceder os limites fisiológicos desta espécie (LI et al. 2011). Além disso, mostram que a tolerância térmica desta espécie a baixas temperaturas é inferior a de *M. colimana* e maior do que a da *M. beecheii* e *S. hellwegeri*. O contraste de temperatura na tolerância de *M. Subnitida*, em comparação com *M. colimana* pode ser uma consequência das temperaturas enfrentadas por esta espécie em seu habitat natural, a Caatinga. A maior parte das áreas de ocorrência da Caatinga apresentam valores de temperatura acima de 26°C (SOUZA, 2009). No local em que o presente estudo foi realizado, em alguns horários, principalmente no período de estiagem, a temperatura média do ar em locais sombreados pode alcançar 34,5°C (Capítulo 2). Maia-silva (2013) registrou, para essa mesma região, uma temperatura média 39,2°C, mas as operárias de *M. subnitida* restringem suas atividades externas a determinadas faixas de temperatura. O forrageio de néctar, por exemplo, ocorre ativamente entre 22-34°C (SILVA, 2013, comunicação pessoal), enquanto o forrageio de pólen ocorre dentro da faixa de 22 a 28°C (MAIA-SILVA, 2013). Portanto, a temperatura máxima em que esta espécie desenvolve suas atividades fora do ninho está dentro da faixa de temperatura com o menor índice de mortalidade em condições laboratoriais, ou seja, em ambiente natural esta espécie evita se expor a temperatura que podem causar danos a sua sobrevivência.

3.4.2- Operárias de *Melipona subnitida* não toleram congelamento

Segundo Rodrigues (2004) quando a temperatura é reduzida abaixo dos 15°C, os insetos entram em uma dormência temporária (na maioria das espécies) e, em temperaturas próximas de 0°C ou ligeiramente abaixo pode ocorrer o congelamento dos fluidos corporais. Em temperatura próxima de -4,5 os fluidos estão completamente congelados alcançando um estado de anabiose irreversível e a morte é alcançada em temperaturas abaixo de -20°C. Em operárias de *M. subnitida*, embora não tenha sido nosso objetivo, verificamos uma dormência temporária nas temperaturas a partir de 7° C, voltando às atividades após 10 minutos em temperatura

ambiente ($\pm 27^{\circ}\text{C}$). Enquanto que a mortalidade para operárias desta espécie foi alcançada na temperatura de 0°C ou em temperatura ligeiramente abaixo de 0°C e -2°C .

Bale (2002) descreve duas estratégias principais exploradas pelos insetos e outros artrópodes para sobreviverem às baixas temperaturas. A primeira, e mais comum, é a prevenção do congelamento por super-resfriamento (os fluidos corporais são mantidos na fase líquida, abaixo do seu ponto de congelamento normal). Nesta estratégia os animais evitam o congelamento pela alteração na quantidade de agentes nucleadores de gelo em seus corpos e acumulação de substâncias crioprotetoras, tais como álcool poli hídrico e proteínas (BLOCK, 1990; HILL et al., 2012). No entanto, quando o congelamento dos tecidos do corpo ocorre (em temperaturas ligeiramente abaixo de 0°C) é invariavelmente fatal. As espécies que apresentam tal estratégia são denominadas de intolerantes ao congelamento (BALE, 2002). A segunda, e menos frequente, é o método em que ocorre formação de gelo nos tecidos do corpo, no entanto fica confinado aos fluidos extracelulares, neste caso, o congelamento acontece em temperaturas muito abaixo de 0°C . Espécies que desenvolvem este tipo de estratégia são denominadas de tolerantes ao congelamento. A capacidade dos animais tolerarem o congelamento depende em parte da adição de solutos orgânicos específicos nos seus líquidos corporais, tais como o álcool poli hídrico. Considerando as temperaturas em que o congelamento fatalmente ocorreu (0° e -2°C), as operárias da espécie de abelha sem ferrão *M. subnitida*, observadas no presente estudo, podem ser classificadas como intolerantes ao congelamento (BALE, 2002). Estes são valores de temperatura que esta espécie não enfrenta e dificilmente enfrentará no seu ambiente natural, já que o ambiente natural dessa espécie, a Caatinga, é caracterizado por apresentar médias térmicas elevadas durante o dia, oscilando de $22,9$ a $34,6^{\circ}\text{C}$ (Capítulo 2). Carvalho (2009) verificou que neste ambiente a temperatura ambiental durante o dia é muito maior que a temperatura corpórea das abelhas. Embora tolerem temperaturas mais baixas (-5) do que a *M. subnitida*, operárias de *Scaptotrigona postica* também não toleram o congelamento (MACIEIRA; PRONI, 2004), assim como, operárias de *M. colimana*, *M. beecheii* e *S. hellwegeri* que apresentaram os limites térmicos letais de -5 , -2 e 2 , respectivamente.

3.4.3 -Acesso a água altera a tolerância térmica de *Melipona subnitida*

Abelhas melíferas necessitam de água para regular a temperatura da colônia em dias quentes por resfriamento evaporativo, para diluir o mel estocado e para a produção de geleia pelas abelhas nurse para alimentar as larvas (SEELEY, 2006). Além disso, elas usam água para

resfriarem o corpo em temperaturas ambientais elevadas (COOPER; SCHAFFER, BUCHMANN, 1984) e, conseqüentemente, evitar o superaquecimento (ROBERTS; HARRISON, 1999). Portanto água é um recurso importante na sobrevivência das abelhas adultas quando são expostas a temperaturas acima do ideal (FREE; SPENCER-BOOTH, 1960; HEINRICH, 1981; MARDAN; KEVAN, 2002) e conseqüentemente para sua tolerância térmica. Mardan e Kevan (2002) estudando a tolerância térmica de operárias adultas de *Apis dorsata* verificaram um aumento acentuado no consumo de água em temperaturas acima de 38°C. Em *M. subnitida*, verificamos que operárias expostas a altas temperaturas que tiveram acesso à água apresentam uma tolerância térmica maior. Por outro lado a água parece ser um fator de risco à sobrevivência em baixas temperaturas, uma vez que as operárias de *M. subnitida* que foram submetidas a baixas temperaturas que tiveram acesso a água nos potes apresentaram uma faixa de tolerância menor a tais temperaturas.

A faixa de tolerância térmica maior de abelhas forrageiras de néctar em relação a abelhas forrageiras de pólen em *M. subnitida* está ligada à água. Feuerbacher et al. (2003) verificaram que abelhas forrageiras de água e néctar apresentam temperatura torácica significativamente mais baixa do que as forrageiras de pólen. Estas fazem resfriamento evaporativo do corpo regurgitando a carga de néctar ou água armazenada na vesícula nectarífera em temperaturas elevadas (HEINRICH, 1979). Uma vez que não carregam néctar, as abelhas que coletam pólen em temperaturas ambientais elevadas são mais suscetíveis a aumento da temperatura do corpo e conseqüentemente ao superaquecimento (COOPER; SCHAFFER, BUCHMANN, 1984).

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, Aziz. Sertões e Sertanejos: uma geografia humana sofrida. **Rev. Estud. Av.**, São Paulo, v. 13, n. 36, p. 7-59, 1999.
- ARMBRUSTER, W. S, MCCORMICK, K. D. Diel foraging patterns of male euglossine bees: ecological causes and evolutionary response by plants. **Biotropica**, v. 22, p.160–171, 1990
- BALE, J. Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. **Phil. Trans. R. Soc. B**, London, v. 357, p. 849–862, 2002.
- BLOCK, W. Cold tolerance of insects and other arthropods. **Phil. Trans. R. Soc. Lond**, p. 613-633, 1990.

BOUSSAU, B.; BLANQUART, S.; NECSULEA, A.; LARTILLOT, N.; GOUY, M. Parallel adaptations to high temperatures in the Archaean eon. **Nature**, Boston, v. 456, p.942-945, 2008.

CARVALHO, Michele Daiana Ferreira. **Temperatura de superfície corpórea e perda de calor por convecção em abelhas (*Apis mellifera*) em uma Região Semiárido**. 2009. 47 p. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal), Universidade Federal Rural do Semiárido, Mossoró/RN, 2009.

CHOWN, S. L.; TERBLANCHE, J. S. Physiological diversity in insects: ecological and evolutionary contexts. **Adv. Insect. Physiol**, v. 33, p. 50-152, 2007.

CHOWN, S. L.; NICOLSON, S. W. **Insect Physiological Ecology. Mechanisms and Patterns**. Oxford: Oxford University Press, 2004, 243p.

COOPER, P. D.; SCHAFFER, W. M.; BUCHMANN, S. Temperature regulation of honeybees (*Apis mellifera*) foraging in the Sonoran desert. **J. exp. Biol.**, v. 114, p. 1-15, 1984

DEUTSCH, C. A.; TEWKSBURY, J. J.; HUEY, R. B.; SHELDON, K. S.; GHALAMBOR, C. K.; HAAK, D. C.; MARTIN, P. R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. **Proc. Natl. Acad. Sci.**, USA, v.105, p. 6668-6672, 2008

ESCH, H. E., Body temperature and flight performance of honey bees in a servo mechanically controlled wind tunnel. **J. Comp. Physiol.**, v. 109, p. 265-277, 1976.

ESCH, H. E., GOLLER, F. AND BURNS, J. E. Honeybee waggle dances: the ‘energy hypothesis’ and thermoregulatory behavior of foragers. **J. Comp. Physiol.**, v.163, p. 621–625, 1994.

FEUERBACHER, E.; FEWELL, J. H.; ROBERTS, S. P.; SMITH, E. F.; HARRISON, J. F. Effects of load type (pollen or nectar) and load mass on hovering metabolic rate and mechanical power output in the honey bee *Apis mellifera*. **J. Exp. Biol.**, v. 206, p. 1855-1865, 2003.

FRAZIER, M.R.; HUEY, R.B.; BERRIGAN, D. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: “Warmer is better”. **Am. Nat.**, v.168, p. 512– 520, 2006.

FREE, J.B.; SPENCER-BOOTH, Y. Chill coma and cold-death temperatures of *Apis mellifera*. **Entomological Experimental and Applied**, Chicago, v.3, p. 222-230, 1960.

HELMUTH, B.; BROITMAN, B. R.; YAMANE, L.; GILMAN, S. E.; MACH, K.; MISLAN,

K. A. S.; DENNY, M. W. Organismal climatology: analyzing environmental variability at scales relevant to physiological stress. **J. Exp. Biol.**, Cambridge, v. 213, p. 995-1003, 2010.

HEINRICH, B. Keeping a cool head: honeybee thermoregulation. **Science**, v. 729, p. 1269–1271, 1979.

HEINRICH, B. Bumblebees out in the cold. In: **The Hot-Blooded Insects: Strategies and Mechanisms of Thermoregulation**. Harvard: Harvard University Press, p. 227-276, 1993.

HILL, R. W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. **Fisiologia Animal**. 2. Ed, Porto Alegre: Artmed, 2012.

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

JONES, J. C.; OLDROYD, B.P. Nest Thermoregulation in Social Insects. **Advances in insect Physiology**, v. 33, p. 153-191, 2007

KERR, W.E.; CARVALHO, G. A; NASCIMENTO, V. A. **Abelha urucu: biologia, manejo e conservação**. Belo Horizonte: Fundação Acangaú, 1996.

LI, H.B.; SHI, L.; LU, M.X.; WANG, J.J.; DU, Y.Z. Thermal tolerance of *Frankliniella occidentalis*: Effects of temperature, exposure time, and gender. **Journal of Thermal Biology** v.36, p.437–442, 2011.

MACIEIRA, O. J.D; PRONI, E. A. Capacidade de resistência a altas e baixas temperaturas em operárias de *Scaptotrigona postica* (Latreille) (Hymenoptera, Apidae) durante os períodos de verão e inverno. **Rev. Bras. Zool.**, Curitiba, v.21, n.4.p. 893–896, 2004.

MAIA-SILVA, CAMILA. “**Adaptações comportamentais de *Melipona subnitida* (Apidae, Meliponini) às condições ambientais do semiárido brasileiro**”. 2013, 132p. Ribeirão Preto, SP, Tese (Doutorado em Ciências) -Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 2013.

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

MARENGO, J. A. **Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade: caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI**. Brasília: MMA, 2007. 212 p. (Série Biodiversidade, 26)

MICHENER, C.D. **The bees of the world**. Cambridge: Baltimore and London, 2000.

MACÍAS-MACÍAS, J. O.; QUEZADA-EUAN, J. J. G.; CONTRERAS-ESCAREÑO, F.; TAPIA-GONZALEZ, J. M.; MOO-VALLE, H.; AYALA R. Comparative temperature tolerance in stingless bee species from tropical highlands and lowlands of Mexico and implications for their conservation (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Apidologie**, v. 42, p.679-689, 2011.

NOBRE, P. Mudanças climáticas e desertificação: os desafios para o Estado Brasileiro. In: **Desertificação e Mudanças Climáticas no Semiárido Brasileiro** (Eds. LIMA, R. C. C; CAVALCANTE, A. M. B.; MARIN, A. M. P), p. 25- 35. Instituto Nacional do Semiárido, Campina Grande/PB, Brasil, 2011.

ORTIZ-MORA, A., VAN VEEN, J.W., CORRALES-MOREIRA, G., SOMMEIJER, M.J. Influence of altitude on the distribution of Stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). **Apiacta**, v. 30, p.101– 105, 1995.

PEREBOOM, J. J. M.; BIESMEIJER, J. C. Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. **Oecologia**, v.137, p.42–50, 2003

PRONI, E.A.; HEBLING, M.J.A. Tolerance to temperature variation in workers of *Tetragonisca angustula* fiebrigi Schwars, 1938 and *Tetragonisca angustula angustula* Latreille, 1807 (Hymenoptera: Apidae). **Rev. Bras. Bio.** Rio de Janeiro, v. 54, n.1, p.85-90, 1994.

PROSSER, C.L. Temperatura, In: C.L. PROSSER & F.A. BROWN JR. (Eds). **Fisiologia Comparada**. México: Editora Interamericana, 1973. p. 256-306.

RODRIGUES, W. C. Fatores que Influenciam o Desenvolvimento nos Insetos. **Info. Insetos**, v.1, n.4, p.01-04, 2004.

ROBERTS S. P, HARRISON J. F. Mechanisms of thermal stability during flight in the honeybee *Apis mellifera* . **J. Exp. Biol.**, v. 202, p. 1523–1533, 1999.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Fisiologia animal: adaptación y medio ambiente**. Barcelona: Omega, 1983, 347 p.

SOUZA, B. A; CARVALHO, C. A. L; ALVES, R. M. O; DIAS, C. S & CLARTON, L. **Munduri (*Melipona asilvai*): a abelha sestrosa**. Cruz das Almas: Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, 2009. 46 p. (Série Meliponicultura, 7).

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

TERBLANCHE, J. S.; HOFFMANN, A. A.; MITCHELL, K. A.; RAKO, L.; PETER C. LE ROUX, P. C.; CHOWN, S. L. Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. **J. Exp. Biol.**, Cambridge, v.214, p. 3713-3725, 2011.

WILLMER, P. G.; CORBET, S. A. Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers. **Oecologia**, v. 51, n.1, p. 67-79, 1981.

YODER, J. A.; CHAMBERS, M. J.; L. TANK, J. L.; D. KEENEY, G. D. High temperature effects on water loss and survival examining the hardiness of female adults of the spider beetles, *Mezium affine* and *Gibbium aequinoctiale*. **Journal of Insect Science**, v. 9, n. 68, 2009.