

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

DANIEL DE FREITAS BRASIL

TERMITEIROS ARBORÍCOLAS (*Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*) COMO SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO PARA A ABELHA SEM FERRÃO *Partamona seridoensis* NA CAATINGA

MOSSORÓ 2020

DANIEL DE FREITAS BRASIL

TERMITEIROS ARBORÍCOLAS (Microcerotermes indistinctus e Constrictotermes cyphergaster) COMO SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO PARA A ABELHA SEM FERRÃO Partamona seridoensis NA CAATINGA

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

Linha de Pesquisa: Ecologia térmica de abelhas sem ferrão nativas da Caatinga

Orientador: Prof. Dr. Michael Hrncir

MOSSORÓ 2020 ©Todos os direitos estão reservados à Universidade Federal Rural do Semi-Árido.O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996, e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tornar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata, exceto as pesquisas que estejam vinculas ao processo de patenteamento. Esta investigação será base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) seja devidamente citado e mencionado os seus créditos bibliográficos.

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

> B823t Brasil, Daniel de Freitas. Termiteiros arborícolas (Microcerotermes indistinctus e Constrictotermes cyphergaster) como substrato de nidificação para a abelha sem ferrão Partamona seridoensis na caatinga / Daniel de Freitas Brasil. - 2020. 156 f. : il.
> Orientador: Michael Hrncir. Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em Ciência Animal, 2020.
>
> Modelagem 3D. 2. Arquitetura do ninho. 3. Termorregulação. 4. Colmeia racional. I. Hrncir, Michael, orient. II. Título.

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

DANIEL DE FREITAS BRASIL

TERMITEIROS ARBORÍCOLAS (Microcerotermes indistinctus e Constrictotermes cyphergaster) COMO SUBSTRATO DE NIDIFICAÇÃO PARA A ABELHA SEM FERRÃO Partamona seridoensis NA CAATINGA

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

Linha de Pesquisa: Ecologia térmica de abelhas sem ferrão nativas da Caatinga

Defendida em: 28 / 02 / 2020.

A EXAMINADORA Prof. Dr. Michael Hrncir (UFERSA) Presidente Prof.^a Dra. Daniela Faria Florencio (UFERSA) Membro Examinador Prof.^a Dra. Vera Lucia Imperatriz-Fonseca (USP - Instituto Tecnológico Vale) Membro Examinador Demise de Graup alver Prof.^a Dra. Denise de Araujo Alves (ESALQ-USP) Membro Examinador alhães Freitas (UFC) aminador

Dedico este trabalho à minha esposa Michelle e aos meus filhos Ísis e Isaac.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por estar sempre presente na minha vida, me dando forças, me livrando dos mais terríveis males e me conduzindo na direção do bem.

Agradeço a minha esposa Michelle que desde o início desta jornada me incentivou e ajudou em toda a execução deste trabalho, além de dar o suporte necessário aos nossos filhos nos momentos em que eu tinha que me abster das tarefas de casa, muito obrigado, sem você nada seria possível!

Muito obrigado a minha filha Ísis que sempre perguntava se meu livro estava perto de terminar, vindo me alegrar e energizar com seu jeitinho carinhoso e meigo.

Obrigado ao meu filhinho Isaac que torna meu dia um desafio mais ameno.

Muito obrigado a minha sogra (Ineuda) e minha tia (Nubia) que saíam do conforto de seus lares para me dar o suporte e tempo necessário para que eu conseguisse terminar e atingir as metas para a finalização desse estudo, muito obrigado!

Não tenho palavras para agradecer ao meu orientador Michael Hrncir, que confiou no meu potencial e me deu plena liberdade para conduzir os experimentos mais próximo de casa. Obrigado pelo profissionalismo, paciência e pelos ensinamentos de um verdadeiro pesquisador, muito obrigado!

Obrigado a Universidade Federal Rural do Semiárido e ao Programa de Pós-Graduação em Ciência Animal por abrir as portas e dar total apoio. Principalmente a Jarlene, que sempre estava disposta a ajudar, muito obrigado pela sua paciência e presteza.

Obrigado a todos os membros da banca examinadora por aceitar avaliar e contribuir com seus imensuráveis conhecimentos para este trabalho, muito obrigado!

Obrigado aos Professores e aos colegas de disciplina, que fizeram valer a pena os 300km rodados a cada vez que tinha aula.

Obrigado a CAPES, que por meio da FAPERN, financiou os custos de projeto, permitindo a execução e conclusão deste trabalho.

Obrigado a todos que fazem parte do Laboratório de Ecologia Comportamental (LAB-BEE), que sempre me receberam muito bem e me ajudaram em tudo que precisei.

Obrigado ao Sr. Antônio Fagner Ferreira Dantas (Cacá) e ao Sr. João (Patu) que conseguiram de forma espontânea todas as colônias de abelhas que precisei para este estudo. Sem este apoio logístico não seria possível a execução deste trabalho, muito obrigado!

Aos que de alguma forma contribuíram para que este estudo fosse realizado, obrigado por tudo!

Provai, e vede que o Senhor é bom; bemaventurado o homem que nele confia.

RESUMO

A diagnose morfológica da espécie de abelha sem ferrão, endêmica da Caatinga, Partamona seridoensis é amplamente descrita e consolidada, porém, os aspectos arquitetônicos, estruturais e termodinâmicos dos cupinzeiros hospedeiros desta abelha termitófila obrigatória são pouco conhecidos. Diante disso, este trabalho buscou realizar um estudo base que teve por objetivos: (1) indicar qual melhor metodologia de dimensionamento de volume e área superficial de cupinzeiros arborícolas, oferecendo um modelo matemático de ajuste; (2) realizar uma descrição comparativa entre as estruturas arquitetônicas de ninhos de P. seridoensis localizados em termiteiros das espécies Microcerotermes indistinctus e Constrictotermes cyphergaster; (3) estudar as características térmicas de ninhos de abelhas e dos substratos circundantes; (4) apresentar um modelo detalhado de uma colmeia racional voltada exclusivamente para espécies termitófilas. O período experimental compreendeu os meses de abril a novembro de 2018, em que foram utilizados vinte cupinzeiros para os estudos, sendo dez de cada espécie, onde metade era habitado por abelhas e a outra metade inativa. (1) Para o primeiro objetivo utilizou-se a modelagem 3D e equações aritméticas para os cálculos de volume e área superficiais dos termiteiros. Os resultados encontrados para os dimensionamentos dos termiteiros mostraram que a compartimentalização é a metodologia que apresentou volumetria mais próxima à realidade. Porém devido à sua complexidade, é inviável de ser utilizada em campo, tornando o modelo elipsoidal mais vantajoso, uma vez que as medidas necessárias à sua utilização são apenas a largura, a altura e o comprimento dos cupinzeiros. (2) Para a descrição das características gerais dos termiteiros e a morfologia dos ninhos de P. seridoensis seguiu-se metodologias estabelecidas pela literatura. Verificou-se que os aspectos gerais e arquitetônicos dos ninhos de *P. seridoensis*, inseridos em cupinzeiros com substratos e dimensionamentos distintos, apresentaram características estruturais semelhantes e típicas das abelhas termitófilas do gênero Partamona. (3) Para a análise das características térmicas, sensores de temperatura foram inseridos em locais específicos (substrato, invólucro, áreas de cria e com potes de alimento) para cupinzeiros que possuíam ninhos de abelhas e, em termiteiros inativos, nas profundidades de 5, 10, 15, e 20 cm. Os dados ambientais foram obtidos de estação meteorológica automática instalada no local do experimento. A escolha do cupinzeiro mais adequado por P. seridoensis para nidificar pode ser por conta do tipo de substrato termoisolante, mas outros fatores podem influenciar, como a agressividade do hospedeiro, a cavidade pré-existente ou mesmo o grau de antropização do ambiente. Contudo, quando se avaliou apenas a questão térmica, os cupinzeiros de M. indistinctus foram melhores para a P. seridoensis, uma vez que exigiram menos da temperatura ambiental e possuíram maior isolamento térmico quando comparados aos termiteiros de C. cyphergaster, mesmo que estes também tivessem características desejáveis como a termoestabilidade. (4) Por fim, para a construção da colmeia racional foram utilizados os resultados provenientes deste estudo, unindo as características arquitetônicas mais usuais das colmeias já utilizadas, em que as observações preliminares em P. seridoensis indicaram que estas abelhas se habituaram rapidamente ao modelo de colmeia desenvolvido.

Palavras-chave: Modelagem 3D. Arquitetura do ninho. Termorregulação. Colmeia racional.

ABSTRACT

Morphological characteristics of the stingless bee Partamona seridoensis (Apidae, Meliponini), endemic to the Caatinga, are well known. However, the architectural, structural and thermodynamic aspects of the nests of this obligatory thermophilic bee within arboreal termite nests are poorly known. The present thesis aimed at increasing the knowledge about these facts, fundamental for future ecological studies on this meliponine species. The main goals were to: (1) indicate the best methodology for estimating the volume and surface area of arboreal termite nests and provide a mathematical adjustment model; (2) compare the architectural structures of P. seridoensis nests within the nests of the termite species Microcerotermes indistinctus and Constrictotermes cyphergaster; (3) study the thermal characteristics of both bee and surrounding termite nests; (4) elaborate a model of a new rational hive for thermophilic stingless bee species. Between April and November 2018, twenty termite nests, ten of each species, were used for the investigations. Half of the termite nests had been colonized by bees whereas the other half was inactive. (1) 3D-modelling and geometric shapes were used to estimate the volume and surface area of the arboreal termite nests. A combination of superimposed cylinders with spherical caps presented values closer to reality (3D-model) than ellipsoids. However, due to its complexity, it is not feasible for use in the field, rendering the ellipsoidal model, which requires only 3 linear measurements, more advantageous. (2) Methodologies established in literature were adopted to describe the characteristics of both termite nests and the nests of *P. seridoensis*. Despite differences in nest characteristics between the two termite species, the architecture of P. seridoensis nests showed no significant differences between the surrounding substrates. (3) For the analysis of the thermal characteristics of the nests, temperature sensors were inserted in specific locations in and around the bee nests (substrate, involucrum, brood area, and food area). As control, sensors were placed at depths of 5, 10, 15, and 20 cm in inactive termite nests. Environmental temperature was monitored through a weather station at the site of the experiment. The bees' choice which termite species' nest to colonize may be based on the thermal insulation characteristics of substrate. Yet, other factors such as the hosts' aggressiveness, the preexistence of a inhabitable cavity, or even the anthropization of the environment may have an impact on the bees' choice. Concerning the thermal characteristics, the nests of *M. indistinctus* showed better insulation properties, given that temperatures inside the nests were more independent from ambient temperature the compared to the nests of C. cyphergaster. However, the nests of latter species presented an elevated thermostability, which is a characteristic in favour of the colonization by bees. (4) The results from this study were used in combination with the most common architectural characteristics of rational hives for the construction of rational hives for P. seridoensis. Preliminary observations on the success of the new hive model indicate that the bees quickly get used to the rational hive developed.

Keywords: 3D modeling. Nest architecture. Thermoregulation. Rational hive.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1.5. Modelo genérico da calota esférica inferior do termiteiro, indicando o ponto da base (Base) e os respectivos pontos que fazem parte de sua base (LmP1 a LmPn)......35

Figura 1.9. Regressões lineares entre as áreas superficiais calculadas entre as diferentes metodologias de dimensionamento. A Figura 1.9a demonstra a relação existente entre as áreas superficiais calculadas, em cm², dos diferentes tipos de cupinzeiros medidos por elipsoides (ELIP) e confrontados os dados obtidos, em cm², por meio do modelo tridimensional (MOD). A Figura 1.9b apresenta a relação existente entre as áreas superficiais, em cm², dos diferentes

CAPÍTULO 2

Figura 2.3. Entradas dos ninhos de *Partamona seridoensis* destacadas em ninhos de *Constrictotermes cyphergaster* e *Microcerotermes indistinctus* respectivamente. E, em destaque, a presença de diversas quinas ao final da rampa de decolagem (gradação em mm).

Figura 2.4. Descrição geral de um ninho de *Partamona seridoensis* em termiteiro de *Constrictotermes cyphergaster......*62

Figura 2.7. Placa de batume interligada ao vestíbulo em ninho de Partamona seridoensis....66

Figura 2.8. Variação das alturas, diâmetros e dos volumes dos potes de alimento em ninhos de *Partamona seridoensis*. Ninhos N1 a N3 se referem aos termiteiros *Microcerotermes*

Figura 2.11. Colmeias com Partamona seridoensis encontradas em meliponários (a, b)......73

CAPÍTULO 3

Figura 3.1. Distribuição geográfica da abelha *Partamona seridoensis* segundo Pedro e Camargo (2003) e localização dos municípios de Patu e Pau dos Ferros/RN......92

Figura 3.12. Mapa térmico dos diferentes termiteiros com ninhos de *Partamona seridoensis* na estação chuvosa do ano, com temperaturas médias diárias de 27,40°C......109

Figura 3.15. Regressões lineares entre a amplitute térmica ambiental (°C) e as amplitudes térmicas nas diferentes compartimentalizações nos ninhos de *Partamona seridoensis* colonizando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*..

CAPÍTULO 4

Figura 4.1. Disposição vertical	dos módulos: fundo,	, melgueira, ninho	e tampa para criação de
abelhas Partamona seridoensis	em caixas racionais.		

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

CAPÍTULO 2

 Tabela 2.1. Medidas gerais e específicas de ninhos de abelhas de Partamona seridoensis

 inseridos em cupinzeiros das espécies Constrictotermes cyphergaster e Microcerotermes

 indistinctus

 58

Tabela 2.2. Valor de ρ (coeficiente de Pearson) e R² (ajustado) para modelos com variável dependente volume do termiteiro (VT) e suas variáveis independentes altura do termiteiro (AT), largura do termiteiro (LT), altura do ninho (AN) e largura do ninho (LN)......60

Tabela 2.4. Valores da correlação de Pearson das principais variáveis estruturais internas e externas de ninhos de *Partamona seridoensis*. Sendo altura do termiteiro (AT), largura do termiteiro (LT), espessura do substrato lateral (ESL), espessura do substrato superior (ESS), espessura do substrato lateral inferior (ESI), altura do ninho (AN) e largura do ninho (LN)..64

CAPÍTULO 3

Tabela 3.9. Temperaturas médias diárias registradas em ninhos de *P. seridoensis* habitando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*......107

I INTRODUÇÃO	19
II OBJETIVOS	21
II.I Geral	21
II.II Específicos	21
CAPÍTULO I	
1 AVALIAÇÃO DE TERMITEIROS ARBORÍCOLAS: QUAL O MELHOR	MÉTODO
PARA O DIMENSIONAMENTO EM CAMPO?	24
1.1 INTRODUÇÃO	25
1.2 MATERIAL E MÉTODOS	27
1.2.1 Locais de coleta e análise dos ninhos	27
1.2.2 Modelagem 3D dos termiteiros	28
1.2.3 Estrutura da gaiola de metal	29
1.2.4 Tomada de dados dos eixos X,Y,Z	29
1.2.5 Volume e área dos ninhos modelados em 3D (MOD)	
1.2.6 Cálculo dos volumes e áreas dos ninhos	31
1.2.7 Ninhos com formatos elipsoidais (ELIP)	
1.2.8 Ninhos subdivididos em calotas esféricas e cilindros (CICE	
1.2.9 Análise dos dados	
1.3 RESULTADOS	
1.3.1 Volumes	
1.3.2 Areas	
1.3.3 Modelos de correção para dados de campo	
1.3.4 Espècies de cupins e o dimensionamento de seus termiteiros	
1.4 DISCUSSAO DEEEDÊNCIAS	4/
REPERENCIAS	
CAPÍTULO 2	
2 ARQUITETURA DO NINHO DA ABELHA SEM FERRÃO Partamona seridoe	nsis Pedro
& Camargo 2003 (Hymenoptera: Apidae: Meliponini)	52
2.1 INTRODUÇÃO	53
2.2 MATERIAIS E MÉTODOS	55
2.3 RESULTADOS	58
2.3.1 Arquitetura geral	58
2.3.1.1 Local de nidificação	58
2.3.1.2 Dimensionamento dos termiteiros e seus substratos	
2.3.1.3 Entrada dos ninhos	60
2.3.1.4 Dimensionamento do ninho de <i>P. seridoensis</i>	
2.3.1.5 Estruturas do ninho de <i>P. seridoensis</i>	65
2.3.1.5.1 Batume	65
2.3.1.5.2 Potes de alimento	
2.3.1.5.3 Area de cria e estruturas acessorias	
2.3.2. Ninnos de abeinas em cupinzeiros de diferentes especies de termitas	
2.3.2.1 volumetria externa dos diferentes tipos de ninnos	
2.5.2.2 Caracterização e dimensionamento dos diferentes substratos	08 20
2.3.2.5 Difficilisionamento dos infilios de F. sertadensis	09
2.3.2.4 Alta de Allinello	
2.4 DISCUSSÃO	

SUMÁRIO

2.5 Conclusões REFERÊNCIAS	81 81
CAPÍTULO 3 3 CARACTERIZAÇÃO TÉRMICA DE NINHOS DE Partamona seridoensis (Api Meliponini) EM TERMITEIROS ARBORÍCOLAS (Microcerotermes indistino	idae, <i>ctus</i> ,
Constrictotermes cyphergaster) NA CAATINGA.	87
3.1 INTRODUCÃO	88
3.2 MATERIAL E MÉTODOS	91
3.2.1 Locais de coleta e estudo	91
3.2.2 Coleta de dados	92
3 2 3 Análise dos dados	94
3 3 RESULTADOS	96
3 3 1 Temperaturas em termiteiros não colonizados por abelhas	96
3 3 1 1 Temperaturas médias diárias	96
3 3 1 2 Influência da temperatura ambiental sobre as temperaturas médias diárias	n09
termiteiros	90
3 3 1 3 Amplitudes térmicas diárias	101
3 3 1 4 Influência das variações da temperatura ambiental sobre as amplitudes térm	icas
diárias nos termiteiros	103
3 3 2 Temperaturas em ninhos de abelhas colonizando termiteiros	105
3 3 2 1 Posição dos sensores	105
3 3 2 2 Temperaturas médias diárias	105
3.3.2.2 Influência da temperatura ambiental sobre as temperaturas médias diárias	100
ninhos das abelhas colonizando termiteiros	100
3 3 1 4 Amplitudes térmicas diárias em ninhos das abelhas colonizando termiteiros	112
3 3 1 5 Influência da variação térmica ambiental sobre a amplitude térmica diária	em
ninhos das abelhas colonizando termiteiros	11Λ
3 A DISCUSSÃO	115
3 4 1 Condições térmicas em termiteiros não habitados nor abelhas	116
3.4.2 Condições térmicas em ninhos de p. Seridoensis habitando termiteiros arborío	nlas
5.4.2 Condições termicas em minos de p. Sendoensis naorando termiteiros arborit	110
3/3 Augl a melhor tipo de substrato?	12/
REFERÊNCIAS	124
CAPÍTILO 4	123
4 MODELO DE COLMEIA RACIONAL PARA ABELHAS TERMITÓFIL	
(Hymenoptera: Apidae: Meliponini)	132
4 1 INTRODUCÃO	133
4 ? Uma colmeia racional para <i>P</i> seridoensis	136
4.2 Cina conneia racional para 7 : servacensis	136
4.2.1 Caracterização dos minos de $1.$ ser averas sistemas a colmeia	136
4.2.2.1 Conneta	130
4.2.2.1 Os modulos. 4.2.2.1 A base e a tampa	137
4 2 2 1 2 A melgueira e o módulo de cria	130
4 2 3 Fficácia da colmeja racional na criação de P. saridoansis – dados preliminares	141
4.3 CONCLUSÃO	1/2
T.J CONCLUSAC	1/1
III CONSIDER A CÕES FINAIS	1/17
$\Delta P \hat{F} N D I C F \Delta = Resultados dos Testes t do Capítulo 3$	1/10
m Endred m - Resultation dos resident do Capítulo 5	147

I INTRODUÇÃO

Os hábitos de nidificação dos insetos sociais são ao mesmo tempo amplamente diversificados e altamente específicos, onde as estratégias de formação das colônias se relacionam com diversos fatores como o tamanho e número dos indivíduos, dimensionamento da colônia e comportamento de nidificação (DYER; SEELEY, 1991). Independentemente do nível de socialidade, as abelhas podem nidificar em ocos de árvores, fendas entre rochas, sob o solo, orifícios feitos por outros animais e em ninhos de outros insetos, como formigas ou cupins (BATISTA et al., 2003; ROUBIK, 1983, 2006). Os ninhos atuam na proteção frente às intempéries ambientais, muitas vezes adversos ao pleno desenvolvimento da colônia, além de servirem como barreira face aos ataques de inimigos naturais, região de armazenamento de alimento e área de desenvolvimento da cria (MICHENER, 1964; WITTMANN, 1989; CARVALHO 2014). Mesmo que as colônias de abelhas sejam consideradas um superorganismo com a capacidade da heterotermia (MORITZ; SOUTHWICK, 2012), suas crias são consideradas extremamente estenotérmicas e são amplamente dependentes do microclima no interior do ninho (DAVIS, 2015). A regulação desse microclima pode se dar por meio de mecanismos ativos ou passivos, em que a regulação ativa ocorre quando as abelhas exercem influência direta sobre aquecimento ou arrefecimento do microclima. Já as colônias sob regulação passiva dependem da escolha do local do ninho, de suas características arquitetônicas, da estrutura geral do ninho e dos diferentes tipos de substratos circundantes (JONES; OLDROYD, 2007). É neste contexto de termorregulação passiva que se enquadram as abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini), que não controlam a temperatura do ninho com tanta precisão quanto as abelhas melíferas (Apidae, Apini) (ZUCCHI; SAKAGAMI, 1972). Essa característica de controle parcial da temperatura do ninho pode ser reflexo da estabilidade climática de longo prazo nas regiões geográficas de distribuição destas abelhas (MARES et al., 1985; ENGELS et al., 1995), como, por exemplo, na zona semiárida brasileira que abrange a Caatinga.

O bioma Caatinga possui características de seca extrema, variação supra-anual média de 827 mm de pluviosidade e temperaturas máximas que podem superar os 36 °C ao longo do ano (IDEMA 2008). Essas características ambientais severas podem causar uma maior perturbação para as abelhas, uma vez que os esforços termorregulatórios custam tempo e recursos que poderiam ser utilizados no desenvolvimento da colônia (BRASIL, 2013). Apesar de suas condições severas, a Caatinga apresenta uma surpreendente diversidade de ambientes, proporcionados por um mosaico de tipos de vegetação, em geral caducifólia, xerófila e, por

vezes, espinhosa, variando com o mosaico de solos e a disponibilidade de água (VELLOSO et al, 2002). Mesmo com uma vasta gama de ambientes a riqueza de abelhas encontradas na Caatinga é baixa quando comparada com outros biomas. No entanto, há várias espécies exclusivas de abelhas sem ferrão (MARTINS, 2002), como a *Partamona seridoensis*, que nidifica em termiteiros arborícolas de *Constrictotermes cyphergaster* (LORENZON et al., 1999; BARRETO; CASTRO, 2007) e de *Microcerotermes* spp. (OLIVEIRA, 2016).

A abelha *P. seridoensis* pode ser considerada uma espécie termitófila obrigatória uma vez que é exclusivamente encontrada em ninhos de cupins (KISTNER, 1969; 1990). Estes cupinzeiros são muitas vezes estruturas notáveis, que incluem características complexas para controlar a temperatura dentro de suas câmaras (JONES; OLDROYD, 2007). Dentre essas características, as habilidades arquitetônicas de construir paredes mais finas ou mais espessas auxiliam na retenção ou dissipação do calor no interior dos ninhos, uma vez que há influência direta da superfície de contato com o meio externo (KORB; LINSENMAIR, 1999). Além disso, as abelhas também podem aproveitar a ventilação do ninho de cupins feita por uma emaranhada rede de túneis que permitem não só a regulação térmica, mas também a troca de gases, principalmente o gás carbônico (KORB, 2003). Sendo assim, este estudo teve como objetivos (1) fazer um estudo sobre metodologias de volumetria utilizadas em campo, (2) descrever aspectos gerais dos ninhos, (3) elucidar características microclimáticas de *P. seridoenses* nidificadas em cupinzeiros e (4) oferecer um novo tipo de colmeia específica para abelhas termitófilas.

II OBJETIVOS

II.I Geral

Investigar as abelhas termitófilas *Partamona seridoensis* e sua nidificação em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* em uma área de Caatinga no nordeste brasileiro.

II.II Específicos

- Determinar qual metodologia de volumetria de termiteiros reproduz dados mais próximos da realidade em campo quando comparados à modelagem 3D.
- Apresentar equações matemáticas de ajuste, afim de estimar o volume e área superficial de ninhos de insetos sociais.
- Descrever os aspectos gerais dos ninhos de abelhas *P. seridoensis*.
- Fornecer informações arquitetônicas dos ninhos de *P. seridoensis*, que poderão prover informações cruciais para o manejo e conservação desta espécie.
- Avaliar as diferenças na acessibilidade dos termiteiros, associadas aos mecanismos de defesa e materiais de construção.
- Verificar diferenças na estrutura arquitetônica dos ninhos de *P. seridoensis* nos ninhos de *C. cyphergaster* e *M. indistinctus*.
- Investigar a possível vantagem térmica para *P. seridoensis* de nidificar em termiteiros de *M. indistinctus* ou *C. cyphergaster* em uma área de Caatinga no nordeste brasileiro.
- Identificar o isolamento térmico provido pelos termiteiros.
- Identificar o possível efeito adicional de mecanismos ativos de termorregulação ativa pelas abelhas sobre a temperatura em seus ninhos.
- Apresentar um modelo detalhado de uma colmeia racional desenvolvida, exclusivamente, para espécies termitófilas de abelhas sem ferrão.

REFERÊNCIAS

BARRETO, L.S; CASTRO, M.S. Ecologia de nidificação de abelhas do gênero *Partamona* (Hymenoptera: Apidae). **Biota Neotropica**, 7: 1-6. 2007.

BATISTA, M. A.; RAMALHO, M.; SOARES, A. E. E. Nesting sites and abundance of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) in heterogeneous habitats of the Atlantic rain forest, Bahia, Brazil. **Lundiana**, v. 4, n. 1, p. 19-23, 2003.

BRASIL, D. F.; GUIMARAES, M. O.; BARBOSA FILHO, J. A. D.; FREITAS, B. M. Internal ambience of bee colonies submitted to strengthening management by adding broods. **Engenharia Agrícola.**, vol.33, n.5. 2013.

CAMARGO, J. M.F.; PEDRO, S. R. M. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) -bionomia e biogeografia. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, n. 3, p. 311-372, 2003.

CARVALHO, A. T.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Register of a New Nidification Substrate for *Melipona subnitida* Ducke (Hymenoptera, Apidae, Meliponini); Termitaria of the Arboreal Nesting Termite *Constrictotermes cyphergaster* Silvestri (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 61, n. 4, p. 428-434, 2014.

DAVIS, M. E. Metabolic Rate of Honeybees at the Hive Entrance. 2015 NCUR, 2015.

DYER, F. C.; Seeley, T. D. Nesting behavior and the evolution of worker tempo in four honey bee species. **Ecology**: v. 72, n. 1, p. 156-170. 1991.

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. **Studies On Neotropical Fauna And Environment**, v. 30, n. 4, p. 193-205, 1995.

INSTITUTO DE DESENVOLVIMENTO ECONÔMICO E MEIO AMBIENTE – IDEMA. **Perfil do seu Município: Pau dos Ferros**. 2008. Diponível em: <http://adcon.rn.gov.br/ACERVO/idema/DOC/DOC0000000013919.PDF>. Acesso em novembro de 2019.

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

KISTNER, D. H. The biology of termitophiles. Biology Of Termites, vol 1 (1969): 525-557.

KISTNER D.H. 1990. The integration of foreign insects into termite societies or why do termites tolerate foreign insects in their societies? **Sociobiology** 17: 191-215.

KORB, J. Thermoregulation and ventilation of termite mounds. Naturwissenschaften 90, 212–219. 2003.

KORB, J.; LINSENMAIR, K. (1999). The architecture of termite mounds: a result of a tradeoff between thermoregulation and gas exchange? **Behavior Ecology**. 10, 312–316.

LORENZON, M.C.; BANDEIRA, A.; AQUINO, H.; MARACAJÁ-FILHO, N. Relationship between *Partamona* (HYM., APIDAE) and *Constrictotermes* (ISOP., TERMITIDAE) in the semiarid region of the Paraíba state, Brazil. **Revista Nordestina de Biologia**, 13(1/2): 61-68. 1999.

MARES, M. A., MICHAEL R. W; THOMAS E. L. JR. The Brazilian Caatinga in South American zoogeography: tropical mammals in a dry region. **Journal of Biogeography**. 57-69. 1985.

MARTINS, C. F. Diversity of the bee fauna of the Brazilian Caatinga. **Pollinating Bees–The Conservation Link Between Agriculture and Nature, Ministry of Environment, Brasília**, p. 131-134, 2002.

MICHENER, C. D. Evolution of the nests of bees. **Integrative and Comparative Biology** 4.2. 227-239. 1964

MORITZ, R.; SOUTHWICK. E. E. Bees as superorganisms: an evolutionary reality. Springer Science & Business Media, 2012.

OLIVEIRA, T. F. F. N.; SILVA, L. L.; HRNCIR, M. Opportunistic Occupation of Nests of *Microcerotermes* spp. Silvestri (Termitidae, Termitinae) by *Partamona seridoensis* Camargo & Pedro (Apidae, Meliponini) in the Brazilian Tropical Dry Forest. **Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 731-734. 2016.

OLIVEIRA, T. F. F. N. Um estranho no ninho: A relação entre uma espécie de abelha sem ferrão termitófila obrigatória (*Partamona seridoensis*) e cupins no semiárido do Rio Grande do Norte. UFERSA (**Dissertação**), 26p. 2015.

RODAL, M.J.N.; MELO, A.L.L. Levantamento preliminar das espécies lenhosas da Caatinga de Pernambuco. In: **Anais** I Workshop Geral Programa Plantas do Nordeste. Kew: Royal Botanical Garden, 53–62. 1999.

ROUBIK, D. W. Stingless bee nesting biology. Apidologie, v. 37, n. 2, p. 124, 2006.

ROUBIK, D. W. Nest and colony characteristics of stingless bees from Panama (Hymenoptera: Apidae). Journal of the Kansas Entomological Society: 327-355. 1983.

SAMPAIO, E. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. **Seasonally dry tropical forests**, p. 35-63, 1995.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. **Ecorregiões proposta para o bioma caatinga**. 1. ed. Recife PE: Associação Plantas do Nordeste; Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil, 2002. p. 76.

WITTMANN, D. Nest architecture, nest site preferences and distribution of *Plebeia wittmanni* (Moure & Camargo, 1989) in Rio Grande do Sul, Brazil (Apidae: Meliponinae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 24, n. 1, p. 17-23, 1989.

ZUCCHI, R.; SAKAGAMI, S. F. Capacidade termoreguladora em Trigona spinipes e em algumas outras espécies de abelhas sem ferrão (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). Livro em Homenagem a Warwik Estevan Kerr. (eds C. Cruz-Landim, NJ Hebling, E. Lello & CS Takahashi), p. 301-309, 1972.

CAPÍTULO 1

RESUMO - A maioria dos dimensionamentos de termiteiros arborícolas em campo é realizada como se estes estivessem sob formas geométricas primárias perfeitas, o que pode provocar disparidades nos dados obtidos e erros de interpretação. Sendo assim, este estudo buscou avaliar qual metodologia de campo reproduz mais adequadamente condições mais próximas à realidade quando comparadas à modelagem tridimensional. Além disso, equações matemáticas de ajuste foram apresentadas para corrigir medições de volume e área superficial de ninhos de insetos sociais arborícolas. Para a realização das modelagens tridimensionais utilizou-se vinte termiteiros (dez de Microcerotermes indistinctus e dez de Constrictotermes cyphergaster), com arquiteturas diversas, mas com formatos próximos ao elipsoidal. As modelagens 3D se deram através de representação aramada e por superfícies limitantes, provenientes de uma nuvem de pontos oriundos de um sistema de vértices tridimensionais. Os cálculos de volume e área superficial de cada cupinzeiro foram realizados com uso de algoritmos internos do programa Datamine Studio3. Estes dados foram confrontados com metodologias tradicionais de dimensionamento de cupinzeiros que consideram o formato geométrico aproximado para a execução dos cálculos, neste caso, termiteiros com formatos elipsoidais e delimitados através do sistema de Geometria Sólida Construtiva. Os resultados demonstraram, de maneira geral, que os volumes observados pela metodologia elipsoidal e da compartimentalização dos sólidos foram respectivamente, em média, 25,6% e 8,6% maiores que a modelagem 3D. Para a obtenção das áreas superficiais, observou-se que os valores obtidos pelo método elipsoidal foram maiores 7%, em média, quando comparados aos valores obtidos pela modelagem 3D. Já a metodologia da compartimentalização apresentou uma superestimação média de 19,5%. Isto demonstra que ambas as metodologias de dimensionamento podem ser utilizadas, porém para o volume, a metodologia da compartimentalização é mais similar à realidade, diferentemente da medição da área externa em que o uso da metodologia elipsoidal produz resultados mais próximos do modelo 3D. Portanto as equações de ajuste obtidas podem oferecer uma relação funcional entre as variáveis dependentes e a independente, evidenciando que os modelos ajustados podem explicar a variabilidade dos valores volumétricos e de superfícies dos ninhos. Com os modelos de ajuste seria mais viável a escolha da metodologia elipsoidal, sendo referência para a tomada de dados utilizados para o dimensionamento de ninhos de insetos sociais arborícolas, uma vez que as coletas das medidas dos semieixos utilizada para os cálculos são mais simples de serem obtidas em campo.

Palavras-chave: Modelagem 3D. Princípio de Cavalieri. Elipsoidal. Wireframes.

1.1 INTRODUÇÃO

As colônias dos insetos sociais como abelhas, vespas, formigas e cupins, são resultado de decisões coletivas sincronizadas, formando uma das mais complexas estruturas da natureza (PERNA; THERAULAZ, 2017). Entre estes insetos os cupins, que estão distribuídos em cerca de 2.516 espécies e agrupados em 290 gêneros (CONSTANTINO, 2018). Os cupins são amplamente responsáveis pela construção de seus ninhos, porém existem espécies que se aproveitam dos cupinzeiros já formados para se desenvolver (SHELLMAN-REEVE, 1997). Os termiteiros possuem uma vasta gama de constituições e formatos, sendo subterrâneos, epígeos ou arborícolas, e encontrados em todos os continentes, exceto na Antártica, possuindo diversas arquiteturas que podem variar de simples montes de terra a construções em forma de catedral com vários metros de altura (CLAGGETT, 2018). Os termiteiros funcionam como verdadeiras fortalezas, protegendo as colônias das intempéries, inimigos naturais, patógenos e parasitas, além de controlar o microclima interno, o que permite o estoque de alimentos, principalmente em termiteiros situados em áreas com riscos de inundações, incêndios ou sujeitos a restrições de forrageamento (KORB, 2010; FULLER et al., 2011).

A grande maioria dos ninhos de cupins são construídos no solo. Até mesmo os termiteiros arborícolas iniciam sob uma fase subterrânea, migrando posteriormente uma pequena colônia para um local definitivo nas árvores (NOIROT; DARLINGTON, 2000; THORNE; HAVERTY, 2000). Mesmo que este despertar no subsolo não seja obrigatório, uma vez que existem relatos de que alguns ninhos arborícolas sejam um estágio final, essa mudança pode ser característica do ciclo de vida da espécie ou em resposta a algum distúrbio, como por exemplo em florestas inundáveis. (VASCONCELLOS et al., 2007; BEZERRA-GUSMÃO et al., 2009).

Nas árvores, os ninhos poderão ser construídos com materiais exógenos e inertes, como poeira, barro, areia ou madeira, onde a coesão destes particulados se dá, principalmente, pelo incremento de material biocimentante, como secreções glandulares, saliva ou material fecal dos cupins (EMERSON, 1938; WOOD, 1988; NOIROT; DARLINGTON, 2000). A utilização de diferentes proporções destes materiais permite características exclusivas de porosidade, densidade e rigidez ideais para as câmaras reais, áreas de crescimento de fungos, áreas de cria, paredes ou revestimentos (HOLT; LEAPGE, 2000; OBERST et al., 2016). O emprego desses materiais fomenta o crescimento contínuo do ninho e permite o estabelecimento de colônias maiores e mais populosas que, consequentemente, se desenvolverão de forma mais harmônica com ambiente (COUTO et al., 2012).

Pesquisas relacionadas à biogenia dos insetos sociais, em particular os cupins, permitem afirmar diversas hipóteses, dentre elas, as relações ecológicas que podem ser analisadas a partir do dimensionamento dos ninhos, como a densidade populacional (POTER; HAWKINS, 2001; KORB, 2010), crescimento e multiplicação das colônias (JEYASINGH; FULLER, 2004; BUSCHINI et al., 2008), taxas de respiração e consumo energético (MURADIAN; JAFFE 1999; JOSENS; SOKI, 2010), coabitantes (CRISTALDO et al., 2012) e controle da temperatura interna dos ninhos (KADOCHOVÁ; FROUZ, 2013).

A maioria dos dimensionamentos realizados em campo para termiteiros arborícolas, são realizados como se os ninhos estivessem sob formas geométricas primárias perfeitas, como cilindros, calotas esféricas (CRISTALDO et al., 2012) ou elipsoides (THORNE, 1980), o que pode provocar disparidades nos dados obtidos e erros de interpretação dos resultados. Mesmo sabendo-se que essas metodologias mais simples são passíveis de erros, ainda são utilizadas, sendo umas das formas mais viáveis de dimensionamento de ninhos de cupins em campo. Metodologias que abordam ninhos situados no estrato arbóreo, demandam uma maior facilidade metodológica para seus dimensionamentos. Os resultados provenientes destas metodologias utilizadas em campo são fundamentais e podem vir a servir como base de dados para o processamento digital dos modelos tridimensionais em laboratório.

É neste sentido que a utilização de modelagem 3D busca preencher lacunas, uma vez que engloba as irregularidades arquitetônicas da superfície dos ninhos (Figura 1.1), representando com maior acurácia sua estrutura externa (LADLEY; BULLOCK, 2004). A forma mais comum de representar estes modelos 3D é através de um Sistema de Referência do Objeto, que vai definir o modelo geométrico tridimensional através de uma malha de polígonos fechados, dando forma e tamanho aos objetos por meio da utilização do Sistema de Referência do Universo, que é composto por três eixos ortogonais entre si (X, Y, Z) e uma origem em comum (0, 0, 0) (IKEUCHI, 2001; MANSSOUR; COHEN, 2006). As imagens em três dimensões, portanto, são geradas a partir de uma vasta gama de medidas lineares como comprimento, largura e altura dos objetos modelados, que mesmo sem um detalhamento profundo são extremamente úteis quando se busca valores de volume, massa e centro de gravidade mais próximos à realidade (HENDERSON, 1999; HAYASAKI; CAPELLO SOUSA, 2006). Figura 1.1. Termiteiro arborícola de *Microcerotermes indistinctus* com arquitetura externa irregular coletado em um meliponário localizado em Patu/RN.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Como os ninhos de insetos sociais arborícolas possuem irregularidades tanto na forma quanto no relevo e a mensuração de seus volumes ou áreas, a partir de formas geométrica perfeitas, pode causar resultados imprecisos, este estudo buscou investigar qual metodologia de campo reproduz dados mais próximos da realidade quando comparados à modelagem 3D, apresentando equações matemáticas de ajuste, a fim de estimar o volume e área superficial de ninhos de insetos sociais.

1.2 MATERIAL E MÉTODOS

1.2.1 Locais de coleta e de estudo dos ninhos

Para a realização das modelagens tridimensionais utilizou-se dez termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* (ninhos de detrito) e dez de *Constrictotermes cyphergaster* (ninhos de barro), exemplares arborícolas com arquiteturas diversas, mas com formato elipsoidal em sua maioria. Estes ninhos foram coletados no período de abril a junho de 2018 em Patu/RN, Brasil (6°08'45"S e 37°37'38"W, 611m). Os ninhos foram removidos de seus locais de origem, em que todo o excesso de troncos ou ramos foi podado ou retirado com cautela, mesmo assim, podiam apresentar protuberâncias vegetais remanescentes, resultando em uma superfície irregular, comum dos termiteiros. Os termiteiros foram transportados

cuidadosamente até a cidade de Pau dos Ferros/RN (6°08'18" S e 38°12'04"W, 221m) para que fossem submetidos à modelagem tridimensional. A modelagem tridimensional permitiu que os excessos desses galhos ou troncos fossem removidos digitalmente, uma vez que fora coletado apenas os dados do relevo dos ninhos, independente de seus anexos. Esta coleta seletiva dos dados de superfície dos ninhos, garantiu que apenas o dimensionamento útil dos termiteiro fosse calculado, resultando em um modelamento acurado de cada ninho. Evitou-se, na coleta e no transporte, a perda da massa do substrato dos ninhos, inalterando o volume original dos termiteiros.

Todo o processo de identificação das espécies deste estudo foi baseado em literatura especializada, levando-se em conta características morfológicas únicas dos ninhos e dos indivíduos (CONSTANTINO, 1999; PEDRO; CAMARGO, 2003).

1.2.2 Modelagem 3D dos termiteiros

Para a modelagem tridimensional dos ninhos utilizou-se o software Datamine Studio3, que mesmo sendo um programa voltado ao setor de mineração continha as especificações adequadas ao modelamento dos termiteiros. Com uma capacidade de fornecer um software de visualização livre que permita a interação flexível do cliente com o modelo 3D, o Datamine Studio3 permitiu que a interpretação dos dados fosse concisa, pois possui uma alta capacidade de interpolação de superfícies, que aplica regras lógicas permitindo que as leis de superposição sejam executadas, criando superfícies de *wireframe*, além de calcular áreas superficiais e volumes automaticamente (BAJC & NEWTON, 2005).

O desenho tridimensional final da superfície dos termiteiros (Figura 1.2d) se deu através da união de duas técnicas: representação aramada (*wireframe*) (Figura 1.2b) e representação por superfícies limitantes (Figura 1.2c). A primeira consiste na delimitação de seu interior através das bordas do objeto, sendo visualizado pelo conjunto de arestas e vértices formados, já a segunda gera o sólido através do agrupamento destas superfícies que o limitam, o que pode ser usado para envolver todo e qualquer tipo de objeto, neste caso, os termiteiros (IGARASHI et al., 2007). Este método considera as irregularidades e imperfeições do relevo dos termiteiros, fazendo que com o que as medições de volume e área sejam as mais próximas da realidade (Figura 1.2).

Figura 1.2. Processo construtivo dos modelos 3D dos termiteiros. A figura 1.2a representa a inserção do cupinzeiro na estrutura de metal para que as coordenadas do plano cartesiano X, Y e Z fossem coletadas. A figura 1.2b mostra a estrutura aramada proveniente da nuvem de pontos captados no processo anterior. A figura 1.2c representa a interconecção entre os *wireframes* através da Triangulação de Delaunay. Figura 1.2d mostra o resultado final da modelagem tridimensional do cupinzeiro avaliado.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

1.2.3 Estrutura da gaiola de metal

Para que a modelagem 3D fosse possível, utilizou-se a técnica de coleta direta dos vértices no espaço (geometria), obtendo-se o objeto 3D a partir de medidas lineares dos ninhos. Para isto, construiu-se uma estrutura metálica composta de doze peças de cantoneiras de alumínio com 50 cm de comprimento e 1,0 mm de espessura. A extensão total de cada peça foi perfurada com o auxílio de um perfurador de papel, onde cada furo distava aproximadamente 1,5 cm um do outro (Figura 1.2a). As peças de alumínio perfuradas permitiram que a estrutura fosse montada em formato cúbico e ajustada de acordo com o tamanho de cada ninho. Essa estrutura foi fixada sobre uma bancada de madeira permitindo maior conforto ergonômico para a tomada dos dados.

1.2.4 Tomada de dados dos eixos X,Y,Z

Os dados para a representação aramada (*wireframes*) foram provenientes de uma nuvem de pontos oriundos de um sistema de vértices tridimensionais (X, Y, Z), ou seja, possuíam largura, altura e profundidade. Para a coleta dessa nuvem de pontos, primeiramente

a estrutura metálica tinham suas hastes fixadas à 90° entre todos os planos cartesianos. O comprimento interno das hastes era medido para que os vértices iniciais (X0, Y0, Z0) e finais (XFinal, YFinal, ZFinal) fossem definidos, servindo como base para que os eixos tivessem sempre a mesma extensão nos seus respectivos planos cartesianos paralelos (Figura 1.2a), permitindo que a tomada de dados pudesse ser realizada 360° em torno dos ninhos. Só após esses procedimentos o ninho a ser estudado era alocado dentro da estrutura e fixado às hastes metálicas com auxílio de cordões inflexíveis, evitando assim a movimentação do ninho devido a rajadas de vento ou oscilações devido ao manuseio do equipamento, o que poderia acarretar em medições equivocadas. Após a fixação do ninho à estrutura, marcadores (pregos) eram inseridos no topo, na base e também de maneira que formassem linhas horizontais paralelas ao eixo X abrangendo todo o relevo do ninho (Figura 1.2b). As coordenadas X, Y, Z para cada ponto foram formadas pela distância da origem do plano (X0, Y0, Z0) até o marcador, sendo suas projeções respectivas aos eixos X (largura), Y (altura) e Z (profundidade) em centímetros (Figura 1.2a). Cada ninho apresentou diferentes números de linhas ou marcadores, uma vez que estes foram inseridos nos locais mais relevantes do relevo, como elevações ou reentrâncias salientes. Portanto, quanto mais simples os termiteiros menos linhas e consequentemente menos marcadores, sendo essa marcação variável para qualquer tipo de ninho. Todas as linhas e marcadores tiveram suas coordenadas cartesianas tabuladas em Microsoft Excel e levadas a processamento. Estes pontos cartesianos foram a base de dados utilizada para os dimensionamentos de área e volume dos termiteiros.

1.2.5 Volume e área dos ninhos modelados em 3D (MOD)

Após a construção dos *wireframes* o software Datamine Studio3 permitiu que fosse criado a representação por superfícies limitantes, que uniu todas as linhas de contorno formando o desenho final do objeto, através de uma malha de triângulos a partir dos pontos tridimensionais coletados, para isso, o software utilizou a Triangulação de Delaunay, que permitiu criar malhas trianguladas únicas e otimizadas para determinados conjuntos de pontos do plano cartesiano (HENRIQUE, et at., 2009). Após a finalização da modelagem, o volume e área de cada ninho foi calculado através de algoritmos internos do programa, que aqui chamaremos de Metodologia Modelagem 3D (MOD).

1.2.6 Cálculo dos volumes e áreas dos ninhos

Diversas são as metodologias utilizadas para estimar o volume e área externa dos ninhos de insetos naturais, em sua maioria, levam em conta o formato geométrico aproximado para a execução dos cálculos. Os ninhos das espécies aqui estudadas possuíam características estruturais semelhantes, ou seja, eram em sua maioria caracterizados sob formato de elipsoides. Porém alguns ninhos podem ter formatos distintos o que levaria os pesquisadores a dimensionar através de outras estratégias, como por exemplo através do princípio de Cavalieri, que considera sólidos irregulares como a soma de objetos de geometria simples, por exemplo: calotas esféricas no topo e na base, com corpo formado por cilindros sobrepostos (CRISTALDO et al., 2012; DESOUZA et. al., 2016). Neste trabalho comparou-se o Método de Modelagem 3D (MOD) com o sistema de Geometria Sólida Construtiva (CSG), que segundo Igarashi et al., (2007), é a combinação de sólidos preexistentes, ou primitivos, por meio de operações booleanas a fim de construir outros objetos sólidos.

1.2.7 Ninhos com formatos elipsoidais (ELIP)

Para o cálculo do volume neste formato, todos os vinte ninhos foram tratados como se estivesse sob formato elipsoidal e suas volumetrias foram calculadas a partir da fórmula:

$$V = \frac{\pi}{6} ABC$$

Onde A, B, e C são os comprimentos dos eixos do elipsoide, correspondendo respectivamente aos maiores valores para largura, altura e profundidade de cada termiteiro (Figura 1.3).

Figura 1.3. Visão frontal (a) e visão transversal (b) de um termiteiro modelado tridimensionalmente, indicando os respectivos eixos cartesianos (A, B, C) utilizados para os dimensionamentos.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Para o cálculo da área dos termiteiros, baseando-se no formato geométrico primário elipsoidal, utilizou-se a seguinte fórmula:

$$S \approx 4 \pi \frac{\sqrt[p]{a^{\rho}b^{\rho} + a^{\rho}c^{\rho} + b^{\rho}c^{\rho}}}{3}$$

Onde *a*, *b*, e *c* são os semieixos do elipsoide, correspondentes à metade dos maiores valores para largura, altura e profundidade (A=2a, B=2b e C=2c) de cada termiteiro, sendo $\rho \approx 1.6075$.

1.2.8 Ninhos subdivididos em calotas esféricas e cilindros (CICE)

Neste caso os termiteiros foram tratados como se não possuíssem um formato geométrico primário e os cálculos dos volumes e das áreas se deram através da compartimentalização de sua estrutura física, como utilizado por Cristaldo et al., (2012). Toda a subdivisão do termiteiros foi realizada considerando o topo e a base de cada um dos ninhos como calotas esféricas, sendo o restante do corpo subdivididos em cilindros, esta metodologia foi nomeada de metodologia CICE (cilindros e calotas esféricas).

Cada um dos vinte ninhos possuía sua própria quantidade de cilindros (variaram de cinco a nove) uma vez que a compartimentalização seria devido à sua complexidade, ou seja,

ninhos mais disformes seriam mais subdivididos e consequentemente teriam uma maior quantidade de cilindros.

Os dados para inclusão nas fórmulas matemáticas foram provenientes das coordenadas capturadas nos planos cartesianos. A altura da calota esférica superior (*hcs*) vieram da diferença entre a coordenada Y mais alta do ninho (YTopoP) e a média dos valores do eixo Y da linha (*wireframe*) subsequente, neste caso a Linha 1 (L1) (Figura 1.4), o valor de *hcs* foi obtido por meio da fórmula:

$$hcs = YTopoP - \frac{YL1P1 + YL1P2 + YL1P3 + \dots + YL1Pn}{n}$$

Onde:

hcs: altura da calota esférica superiorYTopoP: valor da coordenada Y no ponto mais elevado do ninhoYL1P1: valor da coordenada Y no ponto 1 da linha 1YL1Pn: valor da coordenada Y no ponto *n* da linha 1

Figura 1.4. Modelo genérico de uma calota esférica superior dos ninhos, indicando o ponto do topo (Topo) e os respectivos pontos que fazem parte de sua base (L1P1 a L1Pn).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Já o valor do raio da base da calota esférica superior (*rcs*) veio da média dos comprimentos dos eixos X e Z do primeiro *wireframe* (L1P1; L2P2; ...; L1Pn) (Figura 1.4). Esses comprimentos (XL1 e ZL1) foram provenientes da diferença entre os maiores (Xb; Zb) e menores valores (Xs; Zs) das coordenadas horizontais da primeira linha, ou seja:

$$XL1 = Xb - Xs$$
$$ZL1 = Zb - Zs$$

Para obter o rcs, utilizou-se a seguinte equação:

$$rcs = \frac{XL1 + ZL1}{4}$$

De posse dessas duas variáveis (*hcs* e *rcs*), pôde-se então encontrar o volume da calota esférica superior (*vcs*) por meio da fórmula matemática:

$$vcs = \frac{\pi}{6} hcs \left(3rcs^2 + hcs^2\right)$$

O dimensionamento da área externa da calota esférica superior (*Scs*) foi baseado na fórmula que desconsidera sua área da base, uma vez que esta não está aparente, já que também faz parte do cilindro subsequente. O cálculo da área da calota esférica superior sem a base se deu segundo a fórmula:

$$Scs = \pi \left(rcs^2 + hcs^2 \right)$$

A lógica para o cálculo do volume e área da calota inferior segue a mesma, mudandose apenas que a altura da calota esférica inferior (*hci*) proveio da diferença entre a coordenada Y mais baixa do ninho (YBaseP) e a média dos valores de Y advindas da última linha (YLmP1; YLmP2; ...; YLmPn), demonstrada na equação:

$$hci = YBaseP - \frac{YLmP1 + YLmP2 + YLmP3 + \dots + YL1Pn}{n}$$

Onde:

hci: altura da calota esférica inferior

YBaseP: valor da coordenada Y no ponto mais inferior do ninho

YLmP1: valor da coordenada Y no ponto 1 da última linha

YLmPn: valor da coordenada Y no ponto *n* da última linha

O valor do raio da base da calota esférica inferior (*rci*) veio da média dos comprimentos dos eixos X e Z do último *wireframe* (LmP1; LmP2; ...; LmPn) (Figura 1.5).

Esses comprimentos (XLm e ZLm) foram provenientes da diferença entre os maiores (Xmb; Zmb) e menores valores (Xms; Zms) das coordenadas horizontais da última linha, ou seja:

$$XLm = Xmb - Xms$$

 $ZLm = Zmb - Zms$

Figura 1.5. Modelo genérico da calota esférica inferior do termiteiro, indicando o ponto da base (Base) e os respectivos pontos que fazem parte de sua base (LmP1 a LmPn).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Para encontrar o rci deveu-se, portanto, resolver a seguinte equação:

$$rci = \frac{XLm + ZLm}{4}$$

De posse dessas duas variáveis (*hci* e *rci*), pôde-se então encontrar o volume da calota esférica inferior (*vci*) também através da fórmula matemática:

$$vci = \frac{\pi}{6} hci \left(3rci^2 + hci^2\right)$$

O dimensionamento da área externa da calota esférica inferior (*Sci*) foi baseado na fórmula que não utiliza sua área da base, uma vez que esta não era visível e não contemplava a área externa da calota esférica. O cálculo da área da calota esférica inferior sem a área da base se deu segundo a equação abaixo:

$$Sci = \pi \left(rci^2 + hci^2 \right)$$

Na metodologia CICE, a calota esférica foi a forma primitiva utilizada para representar o topo e a base dos termiteiros, já o corpo foi subdivido em seções cilíndricas. O cálculo do volume dos cilindros que compõem o corpo dos ninhos foi dado da seguinte forma: primeiro calculou-se a altura compreendida entre as linhas que subdividem os cilindros. Para isto foi realizada médias de altura para todas as linhas, onde a altura de cada cilindro (hc1, hc2, ..., hcm) era calculada subtraindo-se a média dos valores da coordenada Y da linha superior menos a média dos valores da coordenada Y linha inferior (Figura 1.6), por exemplo, a altura do primeiro cilindro foi dada pela média das alturas da linha 1 (L1) e da média das alturas da linha 2 (L2), assim seguindo sucessivamente até a última linha (Lm). A expressão matemática que revelou a altura do primeiro cilindro (hc1) é a seguinte:



Figura 1.6. Modelo genérico do primeiro cilindro, indicnado os pontos de seu topo (L1P1 a L1Pn) e de sua base (L2P1 a L2Pn).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Sendo dessa fórmula alterada apenas os valores das linhas subsequentes, repetindo-se quantas vezes fossem necessárias até o cálculo da altura do último cilindro (L2 e L3; L3 e L4; ...; Lm-1 e Lm).

Já o cálculo dos raios dos cilindros (*rc1*, *rc2*, ..., *rcm*) se deu a partir da média dos comprimentos dos eixos X e Z de *wireframes* (linhas) que se sucediam (Figura 1.6). Esses comprimentos foram provenientes da diferença entre os maiores (Xb; Zb) e menores valores (Xs; Zs) das coordenadas horizontais em cada uma das duas linhas sucessivas, por exemplo podemos descrever como se deu o cálculo do raio do primeiro cilindro segundo as fórmulas abaixo, devendo-se utilizar a mesma técnica para os demais cilindros que possam haver no corpo dos ninhos.
$$XL1 = Xb1 - Xs1$$
$$ZL1 = Zb1 - Zs1$$
$$XL2 = Xb2 - Xs2$$
$$ZL2 = Zb2 - Zs2$$

Para encontrar o rc1, neste caso, deve-se, portanto, resolver a seguinte equação:

$$rc1 = \frac{\frac{XL1+ZL1}{2} + \frac{XL2+ZL2}{2}}{2}$$

Onde:

Rc1 é o valor do raio do cilindro 1; Xb1 é o maior valor de X na linha 1; Xs1 é o menor valor de X na linha 1; Zb1 é o maior valor de Z na linha 1; Zs1 é o menor valor de Z na linha 1; Xb2 é o maior valor de X na linha 2; Xs2 é o menor valor de X na linha 2; Zb2 é o maior valor de Z na linha 2; Zs2 é o menor valor de Z na linha 2; XL1 é o valor do comprimento de X na linha 1; ZL1 é o valor do comprimento de Z na linha 2 e ZL2 é o valor do comprimento de Z na linha 2.

Com a obtenção dos dados de altura (hc) e raio (rc) para cada cilindro pôde-se então calcular volumes dos cilindros (vc) através da fórmula abaixo:

$$vc = \pi rc^2hc$$

De posse dos volumes das calotas esféricas superior (*vci*) e inferior (*vcs*), além de seus cilindros, pôde-se então fazer a totalização do volume do termiteiro através da soma de todos os seus valores conforme a expressão abaixo:

$$VT = vcs + vci + vc1 + vc2 + \dots + vcm$$

Onde:

VT = Volume total

Vcs = Volume da calota esférica superior

Vci = volume da calota esférica inferior

Vc1 = Volume do cilindro 1

Vcm = Volume do último cilindro

Para encontrar o valor das áreas externas dos cilindros utilizou-se de toda a base de dados calculados para os volumes, como alturas e raios das respectivas formas geométricas, uma vez que a compartimentalização dos ninhos se deu da mesma forma. Porém para o cálculo das áreas externas destes cilindros, tomou-se a precaução necessária para que não se calculasse dados em ambiguidade. As áreas da base de formas geométricas vizinhas deveriam ser subtraídas, uma vez que ambas fazem parte de uma subdivisão dos termiteiros, por exemplo, a área externa do primeiro cilindro foi subtraída da base da calota esférica superior e de uma de suas bases, executando a mesma lógica matemática para os cilindros que se sucediam. Portanto a área externa dos cilindros (*Sec*) pode ser calculada segunda a equação abaixo:

 $Sec = (Sc1 - Sbces - Sbc1) + (Sc2 - Scb1 - Sbc2) + \dots + (Scm - Sbc(m - 1) - Sbcei)$

Onde:

Sec = área externa dos cilindros; Sc1 = área do cilindro 1; Sbces = área da base da calota esférica superior; Sbc1 = área da base do cilindro 1; Sc2 = área do cilindro 2; Sbc2 = área da base do cilindro 2; Scm = área do último cilindro; Sbc(m-1) = área da base do cilindro anterior; Sbcei = área da base da calota esférica inferior.

Após o cálculo de todas as áreas externas dos cilindros, foi feita o somatório da área geral (*ST*) a partir da fórmula abaixo:

$$ST = Scs + Sci + Sec$$

Onde:

ST = Area total do termiteiro

Scs = área externa da calota esférica superior

Sci = área externa da calota esférica inferior

Sec = área externa dos cilindros

1.2.9 Análise dos dados

Os dados foram submetidos inicialmente a estatística descritiva básica para verificar a normalidade. Em seguida, caso houvesse necessidade os dados eram corrigidos para que se atingisse a normalidade, logo após era realizado o teste F, através da análise de variância de uma via com medidas repetidas (One Way RM ANOVA) para verificar a existência de diferenças significativas entre as médias dos dados. As análises referentes a existência de diferenças significativas entre as variações de volumes e áreas das diferentes metodologias foram realizadas através da análise de variância por meio de teste de comparação de médias, utilizando-se o teste de Tukey a 5% de significância. Este mesmo teste estatístico foi executado para examinar se as médias dos volumes e áreas diferem estatisticamente quando se comparam os ninhos das diferentes espécies de cupins estudadas. Para descobrir se há diferença estatística entre as médias dos dimensionamentos (área e volume) para as diferentes espécies estudadas (Microcerotermes indistinctus e Constrictotermes cyphergaster) e as metodologias de medição, foi realizado o teste-t para duas amostras. A hipótese de que os coeficientes de regressão (β) e as elevações das linhas de regressão (\hat{Y}) não diferem estatisticamente foi avaliada pelo teste-t (ZAR, 2010). Já a possível relação existente entre as metodologias para cálculos dos dimensionamentos e suas respectivas equações foram verificadas através de análise de regressão linear, onde em todas as análises de regressão as forças da relação foram dadas pelo valor do R² ajustado, os testes estatísticos foram realizados utilizando os softwares SigmaPlot 12.0 (SysTat Software, Estados Unidos) e Minitab 18.1 (Minitab, Inc., Estados Unidos).

1.3 RESULTADOS

1.3.1 Volumes

A análise de variância revelou que a metodologia utilizada para estimar o volume dos ninhos arborícolas influenciou significativamente o valor estimado [One Way RM ANOVA; F(3)=62,589; p<0,001]. O teste de comparações múltiplas mostrou que os volumes provenientes de todas as metodologias diferiram estatisticamente entre si, onde os resultados sugerem que o volume obtido a partir de CICE ficou mais próximo em relação a modelagem 3D do que os obtidos por ELIP (P<0,05). De maneira geral, valores observados pelos

tratamentos ELIP (elipsoide) e CICE (cilindros e calotas esféricas) foram respectivamente, em média, 25,6% e 8,6% maiores que a modelagem 3D (MOD) (Figura 1.7).

Figura 1.7. Volumes dos termiteiros em litros calculados sob as diferentes metodologias estudadas. Os ninhos "Cc" correspondem aos ninhos da espécie *Constrictotermes cyphergaster* e "Mi" para os ninhos da espécie *Microcerotermes indistinctus*. MOD indica a modelagem tridimensional, ELIP os cálculos com elipsoides e CICE os cálculos utilizando a compartimentalização dos cupinzeiros.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Observou-se que os resultados provenientes da metodologia que envolvia a subdivisão do ninho em cilindros e calotas esféricas (CICE), foi a que mais aproximou-se dos modelos 3D (MOD), com R²(aj) igual a 97,3% [(F(1,19)=680,9; p<0,001; R²(aj)=0,973], quando comparada a metodologia que utilizou formatos elipsoidais (ELIP), R²(aj) igual a 93,0% [(F(1,19)=254,8; p<0,001; R²(aj)=0,930]. Ambas as metodologias utilizadas em campo indicaram uma alta correlação com a variável independente, ou seja, os dados provenientes de MOD (Figuras 1.8a e 1.8b).

Figura 1.8. Regressões lineares entre os volumes calculados sob diferentes metodologias de volumetria. A Figura 1.8a demonstra a relação existente entre os volumes, em litros, dos diferentes tipos de cupinzeiros medidos através de elipsoides (ELIP) e confrontados com os volumes, em litros, do modelo 3D (MOD). A Figura 1.8b apresenta a relação existente entre os volumes, em litros, dos diferentes tipos de cupinzeiros através da metodologia de compartimentalização (CICE) e os volumes, em litros, calculados através da modelagem tridimensional (MOD).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Não houve diferença significativa (P>0,05) entre as inclinações das linhas de regressão (β) em nenhuma das interações analisadas, mostrando um paralelismo entre todas as retas (Tabela 1.1). As interações entre os modelos 3D (MOD) e os demais modelos (ELIP e CICE)

também não apresentaram diferenças significativas entre as distâncias (\hat{Y}) das linhas de regressão na interação entre todos os ninhos e os termiteiro de cada espécie. Em todas as metodologias analisadas houve diferença significativa quando se avaliou a distância entre as retas oriundas de todos os ninhos com a reta de referência. Já para a metodologia CICE, que ao contrário de ELIP, indicou que não há diferenças entre as verificações interespécies.

Tabela 1.1. Valores dos coeficientes angulares (β) e das distâncias entre as linhas de regressão (\hat{Y}) entre as metodologias volumétricas observadas. Onde MOD representa a metodologia da modelagem tridimensional, ELIP a metodologia elipsoidal e a CICE é referente à metodologia de compartimentalização dos cupinzeiros.

	P-Valor				
Regressão(Volume)	MOD x ELIP		MOD x CICE		
	(Ŷ)	(β)	(Ŷ)	(β)	
Ambas espécies x C. cyphergaster	0,216	0,954	0,664	0,305	
Ambas espécies x M. indistinctus	0,201	0,981	0,685	0,527	
Ambas espécies x Reta de Referência	0,000*	0,456	0,048*	0,433	
C. cyphergaster x M. indistinctus	0,028*	0,939	0,483	0,163	
C. cyphergaster x Reta de Referência	0,004*	0,601	0,022*	0,602	
M. indistinctus x Reta de Referência	0,000*	0,387	0,080	0,208	

Números seguidos por asterisco (*) apresentaram interação significativa. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

1.3.2 Áreas

A análise de variância desta variável mostrou que há efeito do fator metodologia sobre as áreas calculadas [One Way RM ANOVA; F(3) = 95,502; p<0,001]. O teste de comparações múltiplas (Tukey 5%) também apontou que os valores provenientes das diferentes metodologias diferiram entre si (P<0,05). (Figuras 1.9a e 1.9b). Figura 1.9. Regressões lineares entre as áreas superficiais calculadas entre as diferentes metodologias de dimensionamento. A Figura 1.9a demonstra a relação existente entre as áreas superficiais calculadas, em cm², dos diferentes tipos de cupinzeiros medidos por elipsoides (ELIP) e confrontados os dados obtidos, em cm², por meio do modelo tridimensional (MOD). A Figura 1.9b apresenta a relação existente entre as áreas superficiais, em cm², dos diferentes tipos de cupinzeiros através da metodologia de compartimentalização (CICE) e a modelagem tridimensional (MOD).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Após a execução dos cálculos para a obtenção das áreas, observou-se que os valores obtidos pelo método elipsoidal (ELIP) foram maiores 7%, em média, quando comparados aos valores obtidos por MOD. Já a metodologia CICE apresentou valores 19,5% superestimados, em média, quando confrontados com os as áreas obtidas por MOD (Figura 1.10).

Figura 1.10. Área superficial dos termiteiros em cm² calculados sob as diferentes metodologias estudadas. Os ninhos "Cc" correspondem aos ninhos da espécie *Constrictotermes cyphergaster* e "Mi" para os ninhos da espécie *Microcerotermes indistinctus*. MOD indica a modelagem tridimensional, ELIP os cálculos com elipsoides e CICE os cálculos utilizando a compartimentalização dos cupinzeiros.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Bem como a volumetria dos termiteiros, os cálculos da área externa para todas as metodologias resultaram em elevados coeficientes de determinação, apresentando assim uma explicação das variáveis dependentes (ELIP e CICE) pela variável independente (MOD), o que evidenciou que o modelo ajustado poderia explicar a variabilidade do valor das áreas externas.

Assim como foi encontrado para volume, as interações entre MOD, ELIP e CICE não apresentaram diferenças entre as elevações (\hat{Y}) das linhas de regressão na interação entre a área superficial e os termiteiro de cada espécie (Tabela 1.2). Porém, diferente do que foi obtido para as análises do volume, as áreas apresentaram diferenças em alguns dos coeficientes de regressão, o que demonstra que algumas das linhas estão se interceptando em vez de permanecer paralelas. A metodologia CICE, neste caso, não poderia ser utilizada para qualquer ninho de inseto social arborícola, já que o coeficiente de regressão para a interação entre as espécies unidas e a linha de referência possui diferença significativa. Já a metodologia ELIP apresentou uma elevação diferente, mas um coeficiente de regressão semelhante, indicando um paralelismo quanto à metodologia MOD. Ao contrário do que foi observado para os volumes, as metodologias para a medição da área externa dos ninhos não diferiram estatisticamente quando se analisou entre si os ninhos das diferentes espécies de cupins.

Tabela 1.2. Valores dos coeficientes angulares (β) e das distâncias entre as linhas de regressão (\hat{Y}) entre as metodologias de dimensionamento das áreas superficiais observadas. Onde MOD representa a metodologia da modelagem tridimensional, ELIP a metodologia elipsoidal e a CICE é referente à metodologia de compartimentalização dos cupinzeiros.

	P-Valor				
Regressão (Área)	MOD	x ELIP	MOD x CICE		
	(Ŷ)	(β)	(Ŷ)	(β)	
Ambas espécies x C. cyphergaster	0,644	0,486	0,544	0,160	
Ambas espécies x M. indistinctus	0,633	0,608	0,650	0,485	
Ambas espécies x Reta de Referência	0,015*	0,094	0,000*	0,0370*	
C. cyphergaster x M. indistinctus	0,428	0,312	0,385	0,078	
C. cyphergaster x Reta de Referência	0,015*	0,690	0,000*	0,000*	
M. indistinctus x Reta de Referência	0,020*	0,038*	0,000*	0,404	

Números seguidos por asterisco (*) apresentaram interação significativa. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

1.3.3 Modelos de correção para dados de campo

Os dimensionamentos (volume e área) realizados sob formas primárias perfeitas poderiam ser corrigidas através das equações matemáticas de ajuste.

Os volumes seriam corrigidos apor meio da fórmula:

$$ELIP = 3,740 + 1,062MOD$$

Já os resultados para o cálculo da área externa dos termiteiros poderiam ser ajustados pela equação:

$$ELIP = 654,7 + 0,9041MOD$$

Onde: ELIP: Valor do dimensionamento elipsoidal MOD: Valor do dimensionamento tridimensional

1.3.4 Espécies de cupins e o dimensionamento de seus termiteiros

Quando comparados, as médias dos volumes e das áreas dos ninhos das espécies estudadas não diferiram estatisticamente entre si (P>0,05), ou seja, não há efeito correlacionado entre o tamanho dos termiteiro e as espécies de cupins estudados nas diversas metodologias analisadas (Figuras 1.11 e 1.12).

Figura 1.11. Volumes médios dos termiteiros calculados, em litros, sob as diferentes metodologias. Sendo MOD a modelagem tridimensional, ELIP os cálculos com elipsoides e CICE os cálculos utilizando a compartimentalização dos cupinzeiros, os cupinzeiros de barro são de *Constrictotermes cyphergaster* e de detrito *Microcerotermes indistinctus*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Figura 1.12. Áreas superficiais médias dos termiteiros calculados, em cm², sob as diferentes metodologias. Sendo MOD a modelagem tridimensional, ELIP os cálculos com elipsoides e CICE os cálculos utilizando a compartimentalização dos cupinzeiros, os cupinzeiros de barro são de *Constrictotermes cyphergaster* e de detrito *Microcerotermes indistinctus*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

1.4 DISCUSSÃO

A subdivisão dos ninhos em wireframes permitiu um maior detalhamento das estruturas e, consequentemente, maior precisão nos cálculos dos volumes e das áreas totais (PALM, 1998). Podendo esse tipo de metodologia ser utilizada para a concepção de ninhos em laboratório através de impressoras 3D (MUELLER et al., 2014), o que permitiria a confecção de ninhos artificiais viabilizando estudos mais aprofundados sobre quaisquer relações ecológicas, como: a relação entre a densidade populacional e o tamanho dos termiteiros, em que diversos estudos revelam que o crescimento físico da colônia é proporcional ao tamanho da população, ou seja, quanto maior o ninho maior será a sua biomassa (KORB, 2010; POTER; HAWKINS, 2001). Pesquisas relacionadas a taxas de crescimento, sobrevivência e reprodução das colônias, também levam em conta o dimensionamento das colônias em suas análises e resultados (JEYASINGH; FULLER, 2004; BUSCHINI et al., 2008). As taxas de respiração e consumo energético das colônias são dependentes dos tamanhos dos termiteiros, sendo diretamente regulados pela necessidade de trocas gasosas e por fatores limitantes diversos (JOSENS; SOKI, 2010; MURADIAN; JAFFE, 1999). A termorregulação dos ninhos dos insetos sociais depende diretamente do formato e volume do substrato, uma vez que o centro de calor se movimenta de acordo com seu desenvolvimento estrutural (KADOCHOVÁ; FROUZ, 2013). Pesquisas sobre coabitação mostram uma correlação positiva não linear entre o tamanho do termiteiro, a riqueza e abundância dos coabitantes em ninhos de cupins (CRISTALDO et al., 2012). Até mesmo para se estimar a idade geológica de termiteiros utiliza-se dados volumétricos dos ninhos (JOUQUET et al., 2015).

Diferindo estatisticamente tanto para o volume quanto para a área superficial, as metodologias de dimensionamento também apresentaram taxas de correlação distintas. Além disso, todas as metodologias de campo analisadas resultaram em dados superestimados quando comparadas aos modelos tridimensionais. Já os resultados encontrados para todas as metodologias mantêm uma tendência quase idêntica nos dados, visto que os valores para R²(aj) são próximos a 1, mostrando que os dados reais e modelados possuíram uma tendência independente bastante linear.

Para as medidas de volume, a metodologia CICE demonstra que a diferença entre os dados de campo e MOD tendem a diminuir à medida que os termiteiros aumentam de tamanho, diferentemente da metodologia ELIP que apresenta valores mais aproximados da realidade quando executada sobre ninhos de menor porte, ficando mais distante de dados reais à medida que os ninhos aumentam de tamanho. Portanto, há uma correlação positiva, que tende a ser mais forte à medida que os ninhos ficam maiores para CICE, o que não é observado para a metodologia ELIP (Figuras 1.8a e 1.8b).

Mesmo que a metodologia CICE ($R^2(aj) = 97,3\%$), apresente valores de volume mais próximos à realidade quando comparados à metodologia ELIP ($R^2(aj) = 93,0\%$), ambas indicaram uma correlação elevada com o modelo tridimensional (MOD). Ainda que CICE possua um menor desvio absoluto de regressão, um outro fator mais preponderante poderia induzir o pesquisador em campo preferir a metodologia ELIP a tomada de dados. A metodologia CICE exige um maior tempo de coleta de dados, podendo estar sujeita a interpretações subjetivas como, a medida ou quantificação dos cilindros que fazem parte dos ninhos, além de uma maior dificuldade de calcular duas calotas esféricas distintas para cada extremo dos ninhos. Portanto, em campo, seria mais eficiente a escolha da metodologia elipsoidal (ELIP), sendo referência para a tomada de dados utilizados para o dimensionamento de ninhos de insetos sociais arborícolas (JOSENS; SOKI, 2010), uma vez que as coletas das medidas dos semieixos utilizadas para os cálculos são mais simples de serem executadas.

Da mesma maneira quanto ao cálculo dos volumes, a escolha da metodologia de cálculo de área externa que utiliza a forma primária elipsoidal é a mais viável em campo, uma

vez que necessita de apenas três dimensionamentos, utilizando a equação ajustada de modelo linear para prever MOD a partir de um valor de ELIP. Diferentemente das metodologias volumétricas, os valores observados para CICE se distanciam de MOD à medida que aumenta o tamanho dos ninhos, já ELIP apresenta valores mais próximos à realidade (MOD) para termiteiros com maior área superficial.

Estas metodologias (volume e área) podem ser comparadas a quaisquer outras que utilizem formatos elipsoidais ou que compartimentalize os ninhos, uma vez que captura a estrutura física total dos ninhos. Isso permite que diferentes constituintes de sua superfície, como troncos, galhos ou pedras, possam ser removidos digitalmente oferecendo assim uma maior flexibilidade ao pesquisador, permitindo que ele faça as devidas subtrações destes anexos a *posteriori*. As equações de ajuste obtidas, podem oferecer, portanto uma relação funcional, entre as variáveis dependentes (ELIP e CICE) e a independente (MOD), evidenciando que os modelos ajustados podem explica a variabilidade dos valores volumétricos e de superfícies dos ninhos.

A falta de diferença significativa das linhas de regressão interespécies da metodologia CICE, aponta que a utilização do princípio de Cavalieri, para volume, apresenta valores mais verossímeis quando comparados a ELIP, desta forma, os resultados obtidos a partir deste princípio de compartimentalização tentem a aproximar-se dos valores encontrados na realidade (ODACI et al., 2003).

As constantes das equações de regressão que não diferiram estatisticamente indicaram que suas linhas não têm declives nem altitudes distintas e estimaram a mesma regressão, podendo ser expressa usando-se um mesmo coeficiente de regressão e interceptação-Y (ZAR, 2010). Isto poderia indicar que o modelo elipsoidal de ajuste pode ser utilizado para a correção dos resultados de volume e área obtidos em campo.

REFERÊNCIAS

BAJC, A. F., & NEWTON, M. J. 3D modelling of quaternary deposits in waterloo region, ontario; a case study using Datamine Studio software®. In Workshop Extended Abstracts: Three-Dimensional Geologic Mapping for Groundwater Applications: October, V. 15. 2005.

BEZERRA-GUSMAO, M. A. et al. Polycalic nest systems and levels of aggression of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in the Semi-Arid region of Brazil. **Sociobiology**, v. 53, n. 1, p. 101, 2009.

BUSCHINI, M. L. T.; ABUABARA, M. A. P.; PETRERE-JR, M. Mathematical models for Isoptera (Insecta) mound growth. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 3, p. 529-533, 2008.

CLAGGETT, N. et al. Termite Mounds: Bioinspired Examination of the Role of Material and Environment in Multifunctional Structural Forms. **Journal of Structural Engineering**, v. 144, n. 7, p. 02518001, 2018.

CONSTANTINO, R. Estimating Global Termite Species Richness Using Extrapolation. **Sociobiology**, v. 65, n. 1, p. 10-14, 2018.

COUTO, A. A. V. O., ARRUDA, A. R., SILVA, J. S., VEGA, E. S. F., MOURA, C. C. M., MUNIZ, S. L., & ALBUQUERQUE, A. C. Parameters that influence the establishment and volume of *Microcerotermes exiguus* and *Nasutitermes corniger* nests in an Atlantic forest fragment in Northeastern Brazil (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v. 59, p. 903–910. 2012.

CRISTALDO, P. F. et al. Termitarium volume as a determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). **Insectes Sociaux**, v. 59, n. 4, p. 541-548, 2012.

DESOUZA, O. G. et al., Allometric scaling of patrolling rate and nest volume in *Constrictotermes cyphergaster* termites: Hints on the settlement of inquilines. **Plos One**, v. 11, n. 1, p. e0147594, 2016.

EMERSON, A. E. Termite nests—a study of the phylogeny of behavior. **Ecological Monographs**, v.8, n. 2, p. 247-284. 1938.

FULLER, C.A., POSTAVA-DAVIGNON, M.A., WEST, A., ROSENGAUS, R.B. Environmental conditions and their impact on immunocompetence and pathogen susceptibility of the Caribbean termite Nasutitermes acajutlae. **Ecological Entomology**. v. 36, p. 459–470. 2011.

HAYASAKI, C. L.; CAPELLO SOUSA, E. A. Modelagem de estruturas ósseas e próteses através do Método dos Elementos Finitos. **Simpósio em Engenharia de Produção-Simpep**, v. 13, p. 1-12. 2006.

HENDERSON, D. M. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. **Paleobiology**, v. 25, n. 1, p. 88-106. 1999.

HENRIQUE, E., OLIVEIRA, S. B., FRUCHTING, A., BONIATTI, J. H.; OLIVEIRA, G. D. (2009, August). Aplicação conjunta dos métodos eletromagnéticos aéreo (VTEM) e de furo na pesquisa de níquel sulfetado em Goiás. In **11th International Congress of the Brazilian Geophysical Society & EXPOGEF**, Salvador, Bahia, Brazil, 24-28 August (pp. 1090-1096). Society of Exploration Geophysicists and Brazilian Geophysical Society. 2009.

HOLT, J. A.; LEPAGE, M. Termites and soil properties. In: **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Springer, Dordrecht, 2000. p. 389-407.

IGARASHI, T. et al. Teddy: a sketching interface for 3D freeform design. In: Acm siggraph 2007 courses. ACM, 2007. p. 21.

IKEUCHI, K. Modeling from reality. In **Proceedings Third International Conference on 3-D Digital Imaging and Modeling** (pp. 117-124). IEEE. 2001.

JEYASINGH, P. D.; FULLER, C. A. Habitat-specific life-history variation in the Caribbean termite Nasutitermes acajutlae (Isoptera: Termitidae). **Ecological Entomology**, v. 29, n. 5, p. 606-613, 2004.

JOUQUET, P. et al. Influence of soil type on the properties of termite mound nests in Southern India. **Applied Soil Ecology**, v. 96, p. 282-287, 2015.

JOSENS, G.; SOKI, K. Relation between termite numbers and the size of their mounds. **Insectes Sociaux**, v. 57, n. 3, p. 303-316, 2010.

KADOCHOVÁ, Š; FROUZ, J. Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on red wood ants (Formica rufa group). F1000Research, v. 2, 2013.

KORB, J. Termite mound architecture, from function to construction. In: **Biology of termites: a modern synthesis**. Springer, Dordrecht, 2010. p. 349-373.

LADLEY, D.; BULLOCK, S. Logistic constraints on 3d termite construction. In: **International Workshop on Ant Colony Optimization and Swarm Intelligence**. Springer, Berlin, Heidelberg, 2004. p. 178-189.

MANSSOUR, I. H.; COHEN, M. Introdução à computação gráfica. **RITA**, v.13, n.2, p. 43-68. 2006.

MUELLER, S. et al. WirePrint: 3D printed previews for fast prototyping. In: **Proceedings of the 27th annual ACM symposium on User interface software and technology**. ACM, 2014. p. 273-280.

MURADIAN, R.; ISSA, S.; JAFFE, K. Energy consumption of termite colonies of *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Termitidae). **Physiology & Behavior**, v. 66, n. 5, p. 731-735, 1999.

NOIROT, C.; DARLINGTON, J. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Springer, Dordrecht, 2000. p. 121-139.

OBERST, S.; LAI, C.S.; EVANS, T. A. Termites utilise clay to build structural supports and so increase foraging resources. **Scientific Reports**, v. 6, p. 20990, 2016.

ODACI, E. et al. Rapid estimation of the vertebral body volume: a combination of the Cavalieri principle and computed tomography images. **European Journal Of Radiology**, v. 48, n. 3, p. 316-326, 2003.

PALM, C. S. **Method and apparatus for creation of three-dimensional wire frames**. U.S. Patent n. 5,742,291, 21 abr. 1998.

PERNA, A; THERAULAZ, G. When social behaviour is moulded in clay: on growth and form of social insect nests. **Journal of Experimental Biology**, v. 220, n. 1, p. 83-91, 2017.

PORTER, E. E.; HAWKINS, B. A. Latitudinal gradients in colony size for social insects: termites and ants show different patterns. **The American Naturalist**, v. 157, n. 1, p. 97-106, 2001.

SHELLMAN-REEVE, JANET S. The spectrum of eusociality in termites. The evolution of social behavior in insects and arachnids, p. 52-93, 1997.

THORNE, B. L. Differences in nest architecture between the neotropical arboreal termites, *Nasutitermes corniger* and *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Termitidae). **Psyche**, v. 87, n. 3-4, p. 235-244, 1980.

THORNE, B. L.; HAVERTY, M. I. Nest growth and survivorship in three species of neotropical Nasutitermes (Isoptera: Termitidae). **Environmental Entomology**, v. 29, n. 2, p. 256-264, 2000.

VASCONCELLOS, A. et al. Biomass and population structure of *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri) (Isoptera: Termitidae) in the dry forest of Caatinga, Northeastern Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 36, n. 5, p. 693-698, 2007.

WOOD, T. G. Termites and the soil environment. **Biology And Fertility Of Soils**, v. 6, n. 3, p. 228-236, 1988.

ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**., (5th edn) (Pearson Prentice-Hall: Upper Saddle River, NJ). 2010.

CAPÍTULO 2

2 ARQUITETURA DO NINHO DA ABELHA SEM FERRÃO *Partamona seridoensis* Pedro & Camargo 2003 (Hymenoptera: Apidae: Meliponini)

RESUMO - Partamona seridoensis é uma espécie de abelha sem ferrão termitófila obrigatória, uma vez que é exclusivamente encontrada em cupinzeiros, sejam eles ativos ou não. As descrições dos aspectos arquitetônicos internos dos cupinzeiros são difíceis de serem realizados uma vez que o acesso a suas estruturas só é possível com a destruição parcial ou total do substrato. O objetivo deste trabalho foi descrever os aspectos gerais dos ninhos de P. seridoensis, além de avaliar existência de semelhanças estruturais desta nidificação no interior de termiteiros de duas espécies de cupins. Para realizar as análises descritivas dos ninhos foram utilizados nove ninhos recém-abandonados pelas abelhas alojados em termiteiros arborícolas. Três termiteiros eram de Microcerotermes indistinctus e seis de Constrictotermes cyphergaster. Além dos dimensionamentos das estruturas internas e do envoltório do ninho, o número de favos e de células de crias e quantidade de potes de alimento também foram avaliados. Os cupinzeiros de C. cyphergaster eram mais volumosos e feitos basicamente de particulados de areia/barro, já os ninhos de M. indistinctus uma maior concentração de resinas de madeiras em sua composição, apresentando um aspecto cartonado. Todos os ninhos de P. seridoensis mostraram as seguintes características: entrada, câmara vestibular, depósitos de cera, batume, pilares de sustentação dos discos, invólucro, potes de alimento e área de cria. Essas características e o volume dos ninhos foram semelhantes nos dois tipos de cupinzeiros, mostrando que a nidificação pelas abelhas não se distingue devido ao tipo de substrato. Outra característica encontrada foi que todos os nove ninhos de P. seridoensis estavam localizados na parte central dos termiteiros, provavelmente devido às melhores condições microclimáticas que este local propicia, como menor flutuação de temperatura e umidade quando comparado à zona periférica dos cupinzeiros. Os aspectos gerais e arquitetônicos dos ninhos de P. seridoensis possuem suas particularidades, mas de maneira geral são semelhantes a outras espécies termitófilas obrigatórias do gênero Partamona. Os diferentes tipos de cupinzeiros estudados possuem valores para algumas variáveis arquitetônicas distintos, porém ambas suportam ninhos de P. seridoensis com dimensões semelhantes. As mensurações apresentadas neste trabalho podem vir a contribuir para futuras análises filogenéticas, fornecendo detalhes arquitetônicos, que poderão prover informações cruciais para o manejo e conservação desta espécie de abelha.

Palavras-chave: Nidificação. Estruturas internas. Substratos circundantes. Termiteiros.

2.1 INTRODUÇÃO

As abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini), ou meliponíneos, possuem aproximadamente 516 espécies descritas e distribuídas principalmente na região Neotropical (ROUBIK et al., 2018). Todas as espécies desse grupo de abelhas eussociais estabelecem colônias perenes dentro de ninhos, que fornecem um microclima relativamente estável e permitem o acúmulo de alimento ao longo do ano, tornando o desenvolvimento dessas abelhas ininterrupto, mesmo que estejam estabelecidas sob condições ambientais adversas (ENGELS et al., 1995; KAJOBE, 2013; MAIA-SILVA et al., 2015).

Os meliponíneos são conhecidos pela diversidade de substratos utilizados na construção de seus ninhos, como troncos de árvores, sob a superfície do solo, fendas em rochas, orifícios feitos por outros animais e até mesmo podem habitar ninhos de cupins (ROUBIK, 2006). Dentre as principais funções dos ninhos estão a defesa e a termorregulação da colônia, sendo a primeira referente à nidificação em estruturas muito resistentes e difíceis de serem penetradas por predadores ou parasitas e a segunda relativa às características isolantes dos diferentes substratos utilizados (SEIDELMANN, 1999; MICHENER, 2013). Os ninhos das abelhas sem ferrão possuem uma compartimentalização comum à maioria das espécies, porém existem diversos arranjos para as células de cria e locais de armazenamento de alimento (ROUBIK, 2006). Ligada ao meio externo pelo tubo de entrada, a estrutura mais importante dos ninhos é a câmara de cria, que normalmente encontra-se na parte central e usualmente é revestida por um invólucro multilaminar cercado por potes de alimentos. Todas essas estruturas são protegidas por uma camada de batume, que serve como mecanismo físico de defesa contra predadores e proteção a fatores climáticos desfavoráveis (VILLAS-BÔAS, 2012; MICHENER, 2013). Essa subdivisão varia de acordo com a idade de estabelecimento do ninho, a genética da abelha e a influência do microambiente, que inclui predadores, parasitas, simbiontes e os fatores abióticos (ROUBIK, 2006).

Um tipo de substrato utilizado por meliponíneos para nidificação são os termiteiros, cujo uso se dá provavelmente devido às características estruturais e termoisolantes (KORB, 2010; CAPÍTULO 3). Diversas espécies de abelhas já foram descritas nidificando termiteiros (CAMARGO; PEDRO, 2003; CARRIJO et al., 2012; BARBOSA et al, 2013; CARVALHO et al., 2014), dentre elas, a *Partamona seridoensis* Pedro & Camargo 2003, popularmente conhecida como "cupira". Esta abelha, conhecida por sua defensividade, possui uma relação obrigatória com os termiteiros, dependendo destes para completar seu ciclo de vida e o pleno desenvolvimento da colônia (CAMARGO; PEDRO, 2003). Esta espécie de abelha termitófila

sensu stricto, endêmicas do bioma Caatinga, constrói ninhos com uma estrutura de entrada com câmaras vestibulares, galerias, câmara de cria e câmara de alimento (CAMARGO; PEDRO, 2003; MIRANDA et al., 2017).

Na Caatinga, a nidificação de P. seridoensis ocorre principalmente em ninhos arborícolas de Constrictotermes cyphergaster (Silvestri 1901), porém já foram encontradas em termiteiros de Microcerotermes Silvestri 1901 (OLIVEIRA et al., 2016). Esta ocupação dos ninhos de diferentes espécies de cupim por P. seridoensis pode estar relacionada à disponibilidade dos termiteiros no ambiente ou mesmo à escolha oportunista por termiteiros ocupados por espécies menos defensivas (OLIVEIRA et al., 2016). *Microcerotermes* spp. ocorrem exclusivamente em ambientes de Caatinga com menores níveis de antropização, enquanto que C. cyphergaster também é encontrada em áreas perturbadas com remanescentes da vegetação nativa (VASCONCELLOS et al., 2010; VIANA JUNIOR et al., 2014). Os mecanismos de defesa também diferem entre os dois gêneros. Os soldados de Microcerotermes spp. (Termitinae) utilizam um mecanismo considerado pouco eficiente, mordendo e perfurando os invasores com suas mandíbulas (PRESTWICH, 1984). Já os soldados de Constrictotermes spp. (Nasutitermitinae) liberam secreções pegajosas pela glândula frontal, que imobilizam rapidamente seus oponentes (PRESTWICH, 1984). Adicionalmente, C. cyphergaster e Microcerotermes spp. utilizam materiais diferentes na construção dos seus ninhos. Enquanto C. cyphergaster constrói seus termiteiros com partículas de solo e barro misturado com saliva (EMERSON, 1938; BEZERRA-GUSMÃO et al., 2011), Microcerotermes spp. utilizam adicionalmente material vegetal para construir ninhos cartonados rígidos (CONSTANTINO, 1999). Atualmente, P. seridoensis pode ser encontrada em muitas regiões do semiárido brasileiro, entretanto, a riqueza e a ocorrência das abelhas sem ferrão vem declinando principalmente devido a ações antrópicas e à consequente alteração dos habitats e fragmentação dos locais propícios à nidificação, o que compromete diretamente a sobrevivência e multiplicação das colônias (MMA, 2002).

Mesmo que a diagnose morfológica do gênero *Partamona* seja amplamente descrita (PEDRO; CAMARGO, 2003), estudos sobre as estruturas físicas internas dos ninhos de abelhas *P. seridoensis* são escassos (CAMARGO; PEDRO, 2003; LORENZON, 1999; MIRANDA et al., 2017), comprometendo o entendimento sobre a arquitetura, biologia de seus ninhos e sua inclusão em projetos com meliponicultura (ALMEIDA SOUZA et al., 2007). Além disso, um conhecimento mais amplo sobre estas abelhas poderia incrementar os serviços de polinização tanto da flora nativa quanto de culturas agrícolas nas regiões semiáridas do Nordeste, abrangendo o tripé da sustentabilidade por meio da meliponicultura,

sendo socialmente justo, economicamente viável e ambientalmente sustentável. Assim sendo, novas descobertas sobre a estrutura física interna dos ninhos destas abelhas poderiam dar mais detalhes sobre a biologia desta abelha e de muitas outras espécies de abelhas sem ferrão, contribuindo para a conservação e um aperfeiçoamento das práticas de manejo quando necessárias (ROLDÃO-SBORDONI et al., 2018). Sendo assim, o objetivo deste estudo foi descrever os aspectos gerais dos ninhos de *P. seridoensis*, fornecendo detalhes arquitetônicos, que poderão prover informações cruciais para o manejo e conservação desta espécie. Adicionalmente foi avaliado se as diferenças na acessibilidade dos termiteiros, associadas aos mecanismos de defesa e materiais de construção, resultam em diferenças na estrutura arquitetônica das nidificações de *P. seridoensis* em cupinzeiros de *C. cyphergaster* e *M. indistinctus*.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

Para a descrição da arquitetura geral de ninhos de *P. seridoensis* foram avaliados nove ninhos recém-abandonados pelas abelhas alojados em termiteiros arborícolas. Os nove ninhos de *P. seridoensis* estavam situados em termiteiros naturais de categoria arborícola, sendo três deles inseridos em cupinzeiros de *Microcerotermes indistinctus* Mathews, 1977 denominados respectivamente de N1, N2 e N3; e seis estabelecidos em cupinzeiros da espécie *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901), enumerados de N4 a N9. Os termiteiros (inabitados por colônias de abelhas e cupins) foram coletados entre abril e junho de 2018 em meliponários localizados em Patu, Rio Grande do Norte, Brasil, e transferidos para um meliponário localizado na cidade de Pau dos Ferros, Rio Grande do Norte, Brasil (6°08'18" S e 38°12'04"W, 221m). Para alcançar o núcleo dos cupinzeiros, onde os ninhos das abelhas estavam inseridos, foram utilizadas ferramentas como martelo, machado, facas e formões de diversos tamanhos, uma vez que as estruturas mais internas dos cupinzeiros são muito resistentes e de difícil acesso. Finas camadas do substrato foram removidas cautelosamente, tomando-se os devidos cuidados para evitar a destruição ou desfiguração de suas estruturas internas.

A descrição de algumas características gerais dos termiteiros e a morfologia dos ninhos de *P. seridoensis* seguiu as metodologias apresentadas por Camargo (1970), Wille e Michener (1973) e Camargo e Pedro (2003). Para a caracterização dos ninhos de cupins e das abelhas foram mensuradas a altura, a largura e o volume, além das medidas das espessuras do substrato de nidificação (espessura superior, inferior e lateral) estimadas pelas distâncias entre

a superfície do termiteiro e o ninho das abelhas (Figura 2.1). A espessura do substrato lateral foi a média entre os maiores valores de ambos os lados do termiteiro, considerando o plano cartesiano em que foi cortado.

Para todos os termiteiros e ninhos de *P. seridoensis* foram considerados o formato geométrico de um elipsoide de revolução, cujo eixo equatorial é considerado menor que o eixo polar, tendo o cálculo dos volumes dos termiteiros (VT) e dos ninhos de *P. seridoensis* (VN) dado pela da fórmula:

$$V = \frac{4}{3}\pi a^2 c$$

Onde V = volume em litros; a = eixo menor e c = eixo maior.

Para a aproximação do volume real dos termiteiros (V_{corr}), os volumes dos elipsoides foram corrigidos seguindo a fórmula (CAPÍTULO 1):

$$V_{corr} = 3,740 + 1,062 V$$

Figura 2.1. Representação de um ninho de *Partamona seridoensis* no interior de um termiteiro: altura do termiteiro (AT), largura do termiteiro (LT), altura do ninho (AN), largura do ninho (LN), espessura do substrato lateral (ESL), espessura do substrato superior (ESS) e espessura do substrato inferior (ESI).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Além do dimensionamento dos termiteiros e dos ninhos de P. seridoensis foram avaliadas características arquitetônicas dos ninhos das abelhas por meio de observações diretas: a morfologia e o formato geométrico das entradas dos ninhos; o invólucro e seu peso; a altura da área de cria; o número, o diâmetro e o peso dos favos de cria; o número e o peso dos pilares entre os favos de cria; a distância entre os favos de cria; o número de células de cria; o diâmetro e o volume das células de cria; o número de potes de alimento e suas respectivas medidas (altura, diâmetro e volume). Para a mensuração dos favos de cria, altura e diâmetro dos potes de alimento, células de cria e pilares foi utilizado um paquímetro. A altura da área de cria compreende a medição que vai do topo do primeiro favo de cria à base do último favo. Para determinação dos volumes dos potes de mel foi utilizada uma seringa graduada. Já os pesos dos favos de cria, pilares, potes de alimento e invólucro foram tomados por meio de balança analítica. O número médio de células de cria/cm² de favo de cria foi obtido segundo a metodologia de Aidar (1995). Para a aferição das medidas das células de cria, foram utilizadas 20 células vazias escolhidas aleatoriamente em cada ninho. Utilizou-se apenas células vazias uma vez que a maioria dos ninhos observados não possuíam alvéolos operculados. Para a realização das análises referentes ao alimento utilizou-se 10 potes vazios de cada ninho, uma vez que não havia qualquer alimento em seus interiores. Além desses dados sobre a arquitetura dos ninhos de P. seridoensis foi estimada a população média das colônias quando os ninhos foram abandonados. A população de abelhas adultas foi estimada de acordo com Ihering (1930), por meio da relação (x+x/2), onde x representa o número total de células de crias no ninho.

Todos os dados foram submetidos a análises descritivas para tomada dos valores médios, desvios-padrão e faixa de variação dos valores. Quando necessário, os dados foram corrigidos para que se aproximassem de uma distribuição normal. Para avaliar possíveis diferenças estatísticas (P < 0,05) entre os ninhos de *P. seridoensis* encontrados em termiteiros de *M. indistinctus* e *C. cyphergaster* utilizou-se o teste-*t*. Além disso, para aferir o grau de interação entre as principais variáveis arquitetônicas estudadas utilizou-se a correlação de Pearson. Para identificar quaisquer tipos de dependência entre os volumes externos e internos dos ninhos utilizou-se regressão linear simples. Para todas as tabulações, análises e cálculos foram utilizados os programas computacionais Microsoft Excel, SigmaPlot e Minitab.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Arquitetura geral

2.3.1.1 Local de nidificação

Todos os nove ninhos estudados possuíam nidificação de abelhas *Partamona seridoensis* inseridas em cupinzeiros da espécie *Constrictotermes cyphergaster* ou *Microcerotermes indistinctus*. A coleta dos ninhos se deu em meliponários da região de Patu/RN, não sendo possível observar se as nidificações das abelhas foram realizadas em cavidades pré-existentes ou se foram realizadas pelas próprias abelhas. Na Tabela 2.1 estão apresentadas as informações sobre os valores médios, mínimos e máximos das estruturas arquitetônicas, populacionais e alimentar dos nove ninhos avaliados e de cada espécie separadamente.

Tabela 2.1. Medidas gerais e específicas de ninhos de abelhas de *Partamona seridoensis* inseridos em cupinzeiros das espécies *Constrictotermes cyphergaster* e *Microcerotermes indistinctus*.

	Valor r	nédio	M. indistinctus		C. cyphergaster		n
Variável	Média ± SD	Variação	Média ± SD	Variação	Média ± SD	Variação	P
Volume do termiteiro (L)	$21,8 \pm 11,4$	8,4 - 46,8	12,4 ± 3,7	8,4-15,6	$26,5 \pm 11,1$	15,1-46,8	0,076
Altura do termiteiro (cm)	$46,2\pm7,2$	37 - 58	$41,7\pm5,5$	38,0-48,0	$48,5\pm7,3$	37,0-58,0	0,199
Largura do termiteiro (cm)	$32{,}6\pm5{,}1$	25 - 42	$27,8\pm2,6$	25,0-30,0	$35{,}0\pm4{,}2$	29,0-42,0	0,033*
Espessura lateral do substrato (cm)	$10,7\pm3,7$	5,5 - 14	$6,2\pm0,8$	$5,\!5-7,\!0$	$12{,}9\pm1{,}7$	9,5 – 14,0	0,034*
Espessura superior do substrato (cm)	$10,\!6\pm4,\!3$	1,8 - 17	$7,9\pm5,4$	$1,\!8-12,\!0$	$12,0\pm3,\!4$	7,0-17,0	0,198
Espessura inferior do substrato (cm)	$14,3\pm9,1$	2,6 - 30	$6,5\pm4,2$	2,6 - 11,0	$18,2\pm8,4$	9,0-30,0	0,062
Volume do ninho de abelhas (L)	$1,\!6\pm0,\!3$	1,1 - 2,1	$1,7\pm0,2$	1,5 - 1,9	$1{,}5\pm0{,}4$	1,1-2,1	0,488
Altura do ninho de abelhas (cm)	$17{,}9\pm2{,}7$	14 - 22	$19,8\pm1,3$	18,5 – 21,0	$17,\!0\pm2,\!8$	14,0-22,0	0,142
Largura do ninho de abelhas (cm)	$13,1\pm1,6$	11 - 16	$12,\!8\pm0,\!8$	12,0 - 13,5	$13,2\pm1,9$	11,0 - 16,0	0,788
Favos de cria (und)	$7{,}7\pm2{,}4$	3 - 11	$7,7\pm1,2$	$7,\!0-9,\!0$	$7{,}7\pm2{,}9$	3,0-11,0	1
Pilares entre os favos de cria (und)	$9,6\pm 2$	6 - 12	$9,0\pm1,0$	8,0-10,0,0	$9{,}8\pm2{,}4$	6,0 – 12,0	0,592
Células de cria (und)	851 ± 400	232 - 1390	$957,0\pm376,0$	714,0-1390,0	$798,0\pm435,0$	232,0-1322,0	0,609
Células de cria por disco (und)	$109,2\pm38,7$	70,6 - 198,6	$128,\!6\pm61,\!2$	85,1 - 198,6	$99,5\pm23,7$	70,6 - 132,2	0,32
Área de cria (cm ²)	$114,\!6\pm54,\!6$	30 - 191,2	$127,0\pm43,7$	99,9 - 177,4	$108,\!4\pm62,\!1$	30,0 - 191,2	0,661
Altura da área de cria (cm)	$9{,}0\pm3{,}0$	2,5 - 12	$7,8 \pm 1,6$	6,4 - 9,5	$11,\!2\pm0,\!8$	10,1 - 12,0	0,146
Distância entre favos de cria (mm)	$4{,}7\pm0{,}4$	4,2 - 5,5	$3,1 \pm 2,3$	0,5 - 4,5	$4,8\pm0,5$	4,2 - 5,5	0,259
Diâmetro dos favos de cria (cm)	$4,3\pm0,5$	3,4 - 4,8	$4,3\pm0,\!6$	3,7 - 4,8	$4,3\pm0,5$	3,4 - 4,7	0,927
Células de cria por cm ² (und)	$7{,}5\pm0{,}4$	6,9 - 8,1	$7{,}5\pm0{,}5$	6,9 - 7,8	$7{,}5\pm0{,}4$	6,9 - 8,1	0,974
Potes de alimento (und)	$39,3\pm16,5$	23 - 64	$41,7\pm16,\!9$	23,0-56,0	$38,2\pm17,7$	23,0-64,0	0,75

Peso dos potes de alimento (g)	$22,7\pm13,7$	8,5 - 53,8	$28,0\pm23,3$	8,5 - 53,8	$20,0\pm7,6$	13,1 - 34,2	0,445
Peso do invólucro (g)	$7,2 \pm 3,4$	1 - 11,9	$6{,}6\pm5{,}5$	1,0 - 11,9	$7{,}5\pm2{,}6$	4,5 - 10,3	0,741
Peso dos pilares (g)	$2,3 \pm 1,4$	0,2 - 4,2	$1,6 \pm 1,3$	0,2 - 2,8	$2{,}7\pm1{,}4$	0,7 - 4,2	0,308
Peso das células de cria (g)	$7,5 \pm 3,7$	1,9 - 13,1	$7,8\pm4,\!6$	4,4 - 13,1	$7{,}3\pm3{,}7$	1,9 - 12,1	0,847
População estimada (und)	$1276,0\pm599,0$	348 - 2085	$1435,0 \pm 564,0$	1071,0-2085,0	$1197,0\pm652,0$	348,0 - 1983,0	0,609
Altura das células de cria (mm)	$4,5\pm0,1$	4,3 - 4,7	$4,5\pm0,\!2$	4,3 - 4,6	$4,5\pm0,1$	4,4 - 4,7	0,598
Diâmetro das células de cria (mm)	$4,5\pm0,1$	4,3 - 4,7	$4,5\pm0,\!2$	4,3 - 4,6	$4,5\pm0,1$	4,4 - 4,7	0,598
Altura dos potes de alimento (cm)	$1,6\pm0,1$	1,4 - 1,7	$1,5 \pm 0,2$	1,4 - 1,7	$1{,}6\pm0{,}1$	1,5 - 1,7	0,227
Diâmetro dos potes de alimento (cm)	$1,3\pm0,1$	1,2 - 1,4	$1,3\pm0,1$	1,2 - 1,4	$1,3\pm0,1$	1,3 - 1,4	0,516
Volume dos potes de alimento (ml)	$0,8\pm0,1$	0,7 - 1,1	$0,8 \pm 0,1$	0,7 - 0,8	$0,9\pm0,1$	0,7 - 1,1	0,361

Valores de P que contenham "*" indicam diferença significativa entre os valores médios das variáveis analisadas nas diferentes espécies de termiteiros avaliadas (P < 0.05). Usou-se Teste-t para verificação de diferença entre os valores médios. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

2.3.1.2 Dimensionamento dos termiteiros e seus substratos

Os dois tipos de substratos utilizados pelas abelhas *P. seridoensis* foram visualmente diferentes para as duas espécies de térmitas. Os substratos dos cupinzeiros de *C. cyphergaster*, utilizados neste estudo, eram basicamente feitos de particulados de areia/barro, já os termiteiros de *M. indistinctus* uma maior concentração de resinas de madeiras, apresentando um aspecto cartonado. Ambos os substratos tinham seus componentes unificados com material biocimentante que se apresentava mais compactado à medida que se aproximava do centro dos cupinzeiros (Figura 2.2).

Figura 2.2. Substratos avaliados em cupinzeiros de *Constrictotermes cyphergaster* (a, b) e de *Microcerotermes indistinctus* (c, d). Os destaques em vermelho representam a entrada dos ninhos de *Partamona seridoensis*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019).

As espessuras médias dos substratos superior, inferior e lateral que circundavam a área interna dos ninhos foram de respectivamente $10,6 \pm 4,3$; $14,3 \pm 9$, e $10,7 \pm 3,7$ cm. Como esperado, a interação entre os volumes dos termiteiros e suas respectivas alturas e larguras foram significativas e proporcionais (Tabela 2.2). Somente a interação entre o volume do termiteiro e a altura do ninho de abelhas foi significativa e inversamente proporcional (Tabela 2.2).

Tabela 2.2. Valor de ρ (coeficiente de Pearson) e R² (ajustado) para modelos com variável dependente volume do termiteiro (VT) e suas variáveis independentes altura do termiteiro (AT), largura do termiteiro (LT), altura do ninho (AN) e largura do ninho (LN).

Variáveis	ρ	<i>R</i> ² (aj)
AT	0,826*	0,637*
LT	0,937*	0,861*
AN	-0,831*	0,647*
LN	0,439	0,077

Números seguidos por asterisco (*) apresentaram interação significativa. Fonte: Elaboração do Autor (2019).

Mesmo que as variáveis independentes AT, LT e AN pareçam as mais necessárias para prever o volume total do termiteiro (P < 0.05), os resultados deixam clara a discrepância da variável largura do termiteiro (LT) em relação às outras (Tabela 2.2). Para o cálculo do volume, a largura do termiteiro foi a que mais se apresentou significativa (P < 0.001), sendo seu modelo 86,1% capaz de prever o volume total (LT = 23,501 + 0.418VT).

2.3.1.3 Entrada dos ninhos

Para ambas as espécies de térmitas, as características de entrada para os ninhos tiveram as mesmas especificidades, variando apenas quanto ao final da rampa de decolagem. O revestimento interior das estruturas de entrada era composto por uma fina camada de um material aglomerado à base de resina e material oriundo do próprio cupinzeiro, com diferentes tons de cinza ou marrom, dependendo da cor do substrato.

As formas geométricas das entradas dos nove ninhos obedeciam a um desenho básico de um triângulo, aproximadamente equilátero, de cantos e lados arredondados, tendo dimensionamentos que variaram de 2,0 a 3,5 cm de altura por 2,0 a 3,0 cm de largura. Sempre se localizando na parte inferior do termiteiro, não apresentavam estrias longitudinais na entrada em nenhum dos ninhos. Em ambas as espécies se observou uma variação quanto à presença de rebordos ou margem crenulada, possuindo a borda da concha levemente inclinada para cima ou com diversas quinas ao final da rampa de decolagem. O formato da entrada para o interior de todos os ninhos era em forma côncava, com a rampa de voo inferior plana e inclinada em direção ao orifício de entrada. Em nenhum dos ninhos constatou-se a presença de alvéolos nem de ornamentação radicular em formato de radículas anastomosadas ao redor do rebordo (Figuras 2.3a e 2.3b).

Figura 2.3. Entradas dos ninhos de *Partamona seridoensis* destacadas em ninhos de *Constrictotermes cyphergaster* e *Microcerotermes indistinctus* respectivamente. E, em destaque, a presença de diversas quinas ao final da rampa de decolagem (gradação em mm).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Justapostos ao orifício de entrada, os termiteiros apresentavam estruturas semelhantes a câmaras vestibulares para os nove ninhos de *P. seridoensis*, possuindo cores semelhantes ao do substrato, formando um emaranhado de canais que se bifurcavam e recombinavam em vários pontos. Em ambos os tipos de termiteiros, essas câmaras, construídas pelas abelhas, situavam-se na parte inferior e sempre iniciavam antes dos depósitos de resinas, preenchendo principalmente as cavidades mais próximas da área de alimento. Essas câmaras davam acesso ao interior do ninho por meio de galerias formadas por placas compactadas, formadas de um material resistente composto por geoprópolis, cerume e material inerte do próprio substrato (Figura 2.4).

...Invólucro ...Área de cria ...Vestíbulo ...Substrato Potes de alimento Câmara vestibular Orifício de entrada

Figura 2.4. Descrição geral de um ninho de *Partamona seridoensis* em termiteiro de *Constrictotermes cyphergaster*.

Fonte: Elaboração do Autor (2019)

2.3.1.4 Dimensionamento do ninho de P. seridoensis

As estruturas interiores dos ninhos de *P. seridoensis* possuíam diversos formatos, alguns mais regulares e sem invaginações e outros com reentrâncias suaves ou bruscas. Os nove ninhos analisados estavam sempre situados na parte central dos termiteiros. As medições das alturas e larguras das cavidades onde os ninhos se estabeleceram eram de $17,9 \pm 2,7$ e $13,1 \pm$ 1,6 cm, respectivamente e o volume médio dos ninhos de *P. seridoensis* de 1,6 ± 0,3 litros. Diferentemente das análises realizadas para termiteiros, a maioria das variáveis dependentes não apresentaram interações significativas quanto à volumetria dos ninhos, sendo a largura do ninho a única variável que apresentou tal significância (Tabela 2.3).

Tabela 2.3. Valores de P e R² (ajustado) para modelos com variável dependente volume do ninho (VN) e suas variáveis independentes: altura do termiteiro (AT), largura do termiteiro (LT), espessura do substrato lateral (ESL), espessura do substrato superior (ESS), espessura do substrato lateral inferior (ESI), altura do ninho (AN) e largura do ninho (LN).

Variáveis	Р	<i>R</i> ² (aj)
AT	0,671	0,000
LT	0,326	0,014
ESL	0,554	0,000
ESS	0,135	0,188
ESI	0,906	0,000
AN	0,855	0,000
LN	0,010	0,584*

Números seguidos por asterisco (*) apresentaram interação significativa. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Os valores da Tabela 2.3 mostram que o volume dos ninhos de abelhas *P. seridoensis* podem ser explicados apenas através de sua largura (LN), indicando que apenas esta variável pode prever, com 58,4% de acerto, seu volume (LN = 6,747 + 4,055 * VN). Além disso não houve interação significativa entre os volumes dos termiteiros (VT) e dos ninhos (VN) (P > 0,05), mostrando apenas uma correlação inversamente proporcional, mas não significativa entre estas duas variáveis (P = 0,716; ρ = -0,142). Portanto, a predição do volume dos ninhos dessas abelhas não foi possível utilizando-se de variáveis externas como altura ou largura do termiteiro, mas a volumetria através da largura do ninho pode ser uma estratégia em situações de campo ou quando não seria possível abrir todo o termiteiro. Ambos os modelos de volumetria indicaram que as larguras do termiteiro e dos ninhos (LT e LN), foram as variáveis mais importantes e que podem ser utilizadas de maneira complementar tanto para a volumetria do termiteiro quanto do ninho (VT e VN).

As variáveis oriundas dos dimensionamentos foram correlacionadas para verificar a relevância e a proporcionalidade entre elas, a Tabela 2.4 abaixo apresenta os valores da correlação de Pearson para essas variáveis.

Tabela 2.4. Valores da correlação de Pearson das principais variáveis estruturais internas e externas de ninhos de *Partamona seridoensis*. Sendo altura do termiteiro (AT), largura do termiteiro (LT), espessura do substrato lateral (ESL), espessura do substrato superior (ESS), espessura do substrato lateral inferior (ESI), altura do ninho (AN) e largura do ninho (LN).

	AT	LT	ESL	ESS	ESI	AN
LT	0,623					
ESL	0,516	0,889*				
ESS	0,170	0,150	0,191			
ESI	0,555	0,800*	0,923*	0,308		
AN	-0,582	-0,859*	-0,902*	-0,330	-0,815*	
LN	0,559	0,243	0,348	0,620	0,449	-0,528

Números seguidos por asterisco (*) apresentaram correlação significativa. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Diversas correlações entre as variáveis estruturais mostraram-se relevantes, porém segundo a Tabela 2.4, as variáveis espessura superior do substrato (ESS), largura do ninho das abelhas (LN) e altura do termiteiro (AT) não apresentaram correlação para nenhum dos outros dimensionamentos. As demais variáveis se inter-relacionaram, uma vez que a correlação entre elas foi considerada significativa (P < 0,05) (Figura 2.5). Já quanto à proporcionalidade verificou-se que apenas a altura do ninho das abelhas (AN) é inversamente proporcional a todas as outras medições, mostrando que quanto maior a altura da cavidade interna onde se instalam os ninhos de *P. seridoensis*, mais achatado é o ninho, tendendo a uma forma oblonga. Ou seja, quanto mais vai crescendo o ninho das abelhas as estruturas circundantes vão reduzindo.

Figura 2.5. Inter-relação entre as variáveis AN, ESL, ESI e LT. Onde estão representados a espessura do substrato lateral (ESL), espessura do substrato lateral inferior (ESI), altura do ninho (AN) e largura do ninho (LN).



2.3.1.5 Estruturas do ninho de P. seridoensis

Na maioria dos ninhos, os locais onde haviam os favos de cria e os potes de alimento não eram separados por nenhum tipo de estrutura ou parede, porém houve casos de separação parcial destes locais, provavelmente causados por galhos ou ramos. Todos ninhos apresentavam as mesmas estruturas internas, com batume, potes de alimento, invólucro e área de cria.

2.3.1.5.1 Batume

O batume era composto basicamente por uma mistura de cerúmen e material inerte do próprio substrato. As placas de batume eram difíceis de serem contadas com exatidão devido principalmente ao formato irregular e sua interconectividade entre camadas, porém sempre existia alguma placa ou camada de placas ao redor do invólucro com espessuras que variavam de 0,5 a 1,5 mm. O batume e o invólucro tiveram seus materiais fundidos principalmente nos locais de conexão com o substrato por meio de colunas e conectivos, mostrando-se completamente distintos quanto à coloração e textura (Figura 2.6).

Figura 2.6. Região onde existia uma fusão entre o batume (cinza) e o invólucro (marromclaro) em ninho de *Partamona seridoensis*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

As placas de batume de todos os ninhos apresentaram aspecto de ressecamento, continham espaçamentos que permitiam o acesso aos espaços interlaminares, suas galerias

anastomosadas possuíam aberturas para a comunicação direta com a área vestibular (Figura 2.7).



Figura 2.7. Placa de batume interligada ao vestíbulo em ninho de Partamona seridoensis.

2.3.1.5.2 Potes de alimento

Os nove ninhos de *P. seridoensis* estavam inseridos sob orientação vertical, e os potes de alimento sempre estavam posicionados abaixo em relação aos favos de crias. Os potes de alimentos estavam todos abertos e vazios. De cor marrom-avermelhado e com formatos quase exclusivamente ovalar, potes tinham em média 1,6 \pm 0,1 cm de altura por 1,3 \pm 0,1 cm de diâmetro, com volume aproximado de 0,8 \pm 0,1 ml/pote. Com um número médio de 39,3 \pm 16,5 unidades e peso médio total de 22,7 \pm 13,7 g por ninho.

2.3.1.5.3 Área de cria e estruturas acessórias

Ocupando mais da metade do ninho, sempre localizada centralizada em relação aos cupinzeiros e acima dos potes de alimento, a área de cria era recoberta por finas lamelas cerosas sobrepostas de cor amarelo-amarronzada, variando de 1 a 6, e com uma distância de até 1,0 cm entre elas. A presença de invólucro foi notada em todos os ninhos, porém percebeu-se que colônias com uma menor quantidade de células de cria apresentavam um

Fonte: Elaboração do Autor (2019)

invólucro com uma maior quantidade de camadas revestindo a região de ninho propriamente dita.

Esta região era sustentada por pilares permanentes compostos de resina e cera que transpassavam toda a sua extensão e fixavam-se nas paredes internas do ninho, dando suporte estrutural principalmente ao invólucro e aos favos de cria. A organização espacial dos discos contendo cria e do invólucro estava sempre alinhado ao tamanho e a regularidade da arquitetura interna dos ninhos.

O interior dos ninhos de *P. seridoensis* apresentava diversos tipos de pilares, que para cada função estrutural havia uma composição de materiais diferentes. Os conectivos responsáveis por fixar todo ninho, ou seja, ligavam o batume, o invólucro e os favos de cria, eram compostos por resinas e materiais inertes do próprio termiteiro, formando uma estrutura sólida e rígida com diferentes formas e tamanhos. Os pilares que ligavam e sustentavam os potes de alimento ao interior do ninho eram compostos por material quase predominantemente ceroso, sem forma e com comprimentos variáveis. Já os favos de cria dos nove ninhos eram sustentados por em média $9,6 \pm 2,0$ pilares, pesando cerca de $2,3 \pm 1,4$ g. Os pilares tinham cerca de 2,0 mm de espessura e ligavam quase sempre todos os favos de cria no centro e na periferia. Observou-se que sempre que havia favos de crias recém construídos, a primeira célula estava conectada a um pilar permanente, então outras células iam sendo anexadas ao disco até que fosse completado. Além disso, provavelmente à medida que as crias iam nascendo as células eram removidas, mas as colunas permaneciam nos seus locais de origem, ajudando na orientação horizontal dos discos.

A altura da área de cria recoberta pelo invólucro tinha em média 9,0 \pm 3,0 cm de comprimento. O invólucro recobria em média 7,7 \pm 2,4 favos de cria a uma distância de cerca de 4,7 \pm 0,42 mm entre eles. Em média, os favos de cria eram regulares dispostos horizontalmente com aproximadamente 4,3 \pm 0,5 cm de diâmetro, comportando células com 4,5 \pm 0,1 mm de altura por 4,5 \pm 0,1 mm de diâmetro. Cada disco tinha em média 109,2 \pm 38,7 células de cria, totalizando cerca de 851 \pm 400 células de cria por ninho. A área total de cria era de 114 \pm 54, 6 cm², resultando em uma média de 7,5 \pm 0,4 células de cria/cm². Estes dimensionamentos levaram a estimar a população ativa antes do abandono das colônias pelas abelhas, onde os ninhos de *P. seridoensis* teriam cerca de 1276 \pm 599 indivíduos por colônia.

2.3.2. Ninhos de abelhas em cupinzeiros de diferentes espécies

2.3.2.1 Volumetria externa dos diferentes tipos de ninhos

Os dimensionamentos realizados nos nove termiteiros resultaram em alturas e larguras médias, respectivamente, para *M. indistinctus* de 41,7 \pm 5,5 e 27,8 \pm 2,6 cm. Para os ninhos de *C. cyphergaster* as alturas e larguras foram, respectivamente, 48,5 \pm 7,3 e 35 \pm 4,2 cm. Todos os formatos geométricos externos dos ninhos foram considerados como elipsoides, permitindo o cálculo do volume total médio de 20,5 \pm 7,2 l para *M. indistinctus* e 38,4 \pm 16,3 l para os termiteiros de *C. cyphergaster*. A largura dos termiteiros (LT) mostrou diferença significativa entre as espécies, sendo os da espécie *C. cyphergaster* considerados mais largos.

2.3.2.2 Caracterização e dimensionamento dos substratos

Todos os seis ninhos da espécie *C. cyphergaster* eram construídos predominantemente de material arenoso/argiloso, constituídos por estruturas frágeis e de maior dimensão que se fragmentavam com facilidade no seu exterior, mas que iam ficando cada vez mais resistentes e estreitos à medida que se aproximavam do núcleo do ninho. Já os três termiteiros de *M. indistinctus* eram compostos principalmente de material cartonado, que, apesar de ser mais leve que o substrato de cupinzeiros de *C. cyphergaster*, possuía menor fragmentação e ofereceu maior resistência para sua remoção, principalmente nas regiões centrais onde localizavam-se os ninhos de *P. seridoensis*.

Perceptivelmente menores e mais duros em seus interiores, quando comparados ao termiteiros de *C. cyphergaster*, os ninhos de *M. indistinctus* também possuíam galerias mais estreitas e mais compartimentalizados, onde as espessuras médias das paredes lateral, superior e inferior dos substratos que circundavam a área do ninho de *P. seridoensis* eram respectivamente $12,9 \pm 1,7$ cm; $12 \pm 3,4$ cm e $18,2 \pm 8,4$ cm para C. *cyphergaster*, e $6,2 \pm 0,8$ cm; $7,9 \pm 5,4$ cm e $6,5 \pm 4,2$ cm para *M. indistinctus*. A lateral foi a única dentre as três variáveis relacionadas ao substrato que variou significativamente entre os termiteiros das espécies avaliadas, assim como na LT a ESL também foi maior em cupinzeiros de *C. cyphergaster*. Além disso, foi visto que LT e ESL se correlacionam (Tabela 2.4) e são significativamente importantes para explicar as volumetrias dos termiteiros (Tabela 2.2) e dos ninhos (Tabela 2.3).

2.3.2.3 Dimensionamento dos ninhos de Partamona seridoensis

As alturas e largura médias dos ninhos de *P. seridoensis* foram, respectivamente, $19,8 \pm 1,3$ cm e $12,8 \pm 0,8$ cm em termiteiros de *M. indistinctus* e $17 \pm 2,8$ cm e $13,2 \pm 1,9$ cm em *C. cyphergaster*. Já os volumes dos ninhos das abelhas foram de $1,7 \pm 0,2$ l em termiteiros de *M. indistinctus* e $1,5 \pm 0,4$ l em termiteiros de *C. cyphergaster*. Nenhuma das variáveis supracitadas apresentou diferença estatística significativa entre as espécies, mostrando uma vez mais que não há distinção quanto ao dimensionamento dos ninhos de *P. seridoensis* nas espécies de termiteiros analisadas.

Quando se analisou se havia interação significativa entre os volumes dos termiteiros e dos ninhos, verificou-se que não havia qualquer tipo de interação. Porém, quando esta análise recai para os diferentes tipos de termiteiros se verificou que cupinzeiros de *M. indistinctus* possui interação significativa entre essas duas variáveis confrontadas (N = 3; R²aj = 0,989; P = 0,048; $\rho = -0,997$), diferente dos termiteiros de *C. cyphergaster*, que não apresentaram significância nas interações entre VT e VN (N = 6; R²aj = 0,000; P = 0,836; $\rho = 0,11$). Estes resultados também demonstram que o volume dos ninhos inseridos em *M. indistinctus* possuem valor inversamente proporcional ao volume dos termiteiros, como no resultado obtido para os dois tipos de cupinzeiros.

2.3.2.4 Área de Alimento

Com um total de 41,7 \pm 16,9 potes por ninho, seu peso total médio foi de 28 \pm 23,3 g para ninhos em termiteiros de *M. indistinctus*. Já os ninhos em termiteiros de *C. cyphergaster* tinham 38,2 \pm 17,7 potes de alimento e seu peso total médio foi de 20 \pm 7,6 g, não diferindo estatisticamente entre as espécies nestas variáveis analisadas.

De cor marrom-avermelhado e com formatos quase exclusivamente ovalar, os potes tinham em média $1,5 \pm 0,2$ cm de altura por $1,3 \pm 0,1$ cm de largura, onde cada pote tinha em média um volume de cerca de $0,83 \pm 0,1$ ml para ninhos em termiteiros de *M. indistinctus*. Para ninhos em termiteiros de *C. cyphergaster*, os valores médios de altura, diâmetro e volume dos potes de alimento foram, respectivamente, $1,6 \pm 0,1$ cm, $1,3 \pm 0,1$ cm e $0,9 \pm 0,1$ ml.

Quando se analisou se haviam diferenças entre alturas dos potes inseridos nos diferentes tipos de cupinzeiros, verificou-se que não haviam distinções significativas entre os valores, porém para as variáveis diâmetro e volume algumas diferenças foram observadas tanto inter quanto intraespécies (Figuras 2.8a, 2.8b e 2.8c).

Figura 2.8. Variação das alturas, diâmetros e dos volumes dos potes de alimento em ninhos de *Partamona seridoensis*. Ninhos N1 a N3 se referem aos termiteiros *Microcerotermes indistinctus*, e N4 a N9 aos termiteiros de *Constrictotermes cyphergaster*. A Figura 2.10a representa a altura média dos potes de alimento em centímetros. A Figura 2.10b mostra o diâmetro médio dos potes de alimento em milímetros. A Figura 2.10c representa o volume médio dos potes de alimento em milímetros.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

2.3.2.5 Área de cria nos diferentes termiteiros

Ocupando mais da metade do ninho e sempre se localizando na parte central do termiteiro, a área de cria era circundada por finas lamelas cerosas (invólucro), sendo sobrepostas e variando de 1 a 6, distantes até 1,0 cm entre elas para ambas as espécies de cupinzeiros, com peso médio totais de $6,6 \pm 5,5$ g para os ninhos situados em termiteiros de *M. indistinctus* e 7,5 \pm 2,6 g para os ninhos em termiteiros de *C. cyphergaster*. A altura da área de cria recoberta pelo invólucro, sempre de cor amarelo-amarronzada, tinha em média 7.8 ± 1.6 cm de comprimento para os ninhos de *P. seridoensis* localizados em termiteiros de *M. indistinctus* e $11,2 \pm 0,8$ cm para ninhos em cupinzeiros de *C. cyphergaster*. O invólucro recobria em média 7,7 \pm 1,2 favos de cria que distavam cerca de 3,1 \pm 2,3 mm entre eles nos ninhos em termiteiros de M. indistinctus. Já nos ninhos em termiteiros de C. cyphergaster tinham cerca de 7,7 \pm 2,9 favos de cria que distavam cerca de 4,8 \pm 0,5 mm entre eles, não havendo diferença significativa entre as espécies. Os favos de cria eram regulares dispostos horizontalmente e tinham respectivamente para ninhos nos termiteiros de M. indistinctus e C. *cyphergaster* $4,3 \pm 0,6$ cm e $4,3 \pm 0,5$ cm de diâmetro, comportando células com $4,5 \pm 0,2$ mm e 4.5 ± 0.1 mm de altura por 4.5 ± 0.2 mm e 4.5 ± 0.1 mm de diâmetro, além de peso médio da área de cria de 7,8 \pm 4,6 g e 7,3 \pm 3,7 g. Foram encontradas diferenças estatísticas (P <0,05) nas alturas e diâmetros das células de cria entre as colônias de P. seridoensis (Figura 2.9a e 2.9b). Porém essa diferença não era relacionada ao termiteiro onde os ninhos das abelhas eram inseridos. Apenas um dos favos de cria apresentou célula real que tinham aproximadamente o dobro do tamanho das células de operárias (Figura 2.10), este disco pertencia a um termiteiro de C. cyphergaster.

Figura 2.9. Variação da altura e diâmetro das células de cria em ninhos abandonados de *P. seridoensis*. Ninhos N1 a N3 se referem aos termiteiros de *Microcerotermes indistinctus*, e N4 a N9 aos termiteiros de *Constrictotermes cyphergaster*. A Figura 2.11a representa a altura média das células de cria em milímetros. A Figura 2.11b mostra o diâmetro médio das células de cria em milímetros.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Cada disco com cria dos ninhos em termiteiros de *M. indistinctus* tinha em média $128,6 \pm 61,2$ células, totalizando cerca de 957 ± 376 células de cria por ninho, $127 \pm 43,7$ cm² de área total de cria ou $7,5 \pm 0,5$ células de cria/cm². Para os ninhos em cupinzeiros de *C. cyphergaster* os valores respectivos para células de cria por disco, células de cria, área de cria e células de cria por cm² foram: $99,5 \pm 23,7$; 798 ± 435 ; $108,4 \pm 62,1$ e $7,5 \pm 0,4$; nenhuma das variáveis foi significativamente diferente.
Figura 2.10. Célula real destacada de um favo de cria localizado na parte superior de um ninho de *Partamona seridoensis*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

2.4 DISCUSSÃO

A utilização de ninhos recém-abandonados e intactos, permitiu que as observações fossem realizadas com maior detalhamento, uma vez que não havia a interferência de milhares de abelhas defensivas. Além disso, a descrição da composição interna dos ninhos só seria possível com a destruição parcial, porém irreversível de sua estrutura inviabilizando sua preservação ou reutilização. Já o detalhamento das estruturas internas utilizando ninhos artificiais de meliponicultores locais seria impraticável, devido principalmente à utilização de cortiços, potes de argila ou caixas de papelão despadronizadas, o que poderia acarretar descrições irreais e resultados equivocados (Figura 2.11).

Figura 2.11. Colmeias com Partamona seridoensis encontradas em meliponários (a, b).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Todos os nove ninhos de *P. seridoensis* estudados encontravam-se localizados na parte central dos termiteiros, provavelmente devido às condições microclimáticas mais adequadas que este local propicia, como menor flutuação de temperatura e umidade quando comparado à zona periférica dos cupinzeiros (LORENZON et al., 1999, CAPÍTULO 3). Estes espaços centrais provavelmente já existiam antes do início da nidificação pelas abelhas, uma vez que os meliponíneos utilizam de espaços preexistentes para iniciar a construção de seus ninhos (ROUBIK, 1989). Mesmo que suas corbículas permitam o transporte de material escavado, *P. seridoensis* não possui estruturas morfológicas capazes de escavar esses substratos, provavelmente aproveitando os ocos formados pelo periquito *Aratinga cactorum*, ave considerada endêmica da Caatinga e que também nidifica em cupinzeiros (BARRETO; CASTRO, 2007).

Os dimensionamentos de todos os termiteiros que abrigavam ninhos de P. seridoensis mostraram uma inconstância quanto aos seus volumes, variando de 8,4 a 15,6 litros (média de 12,4 \pm 3,7 litros) para termiteiros de *M. indistinctus* e de 15,1 a 46,8 litros (média de 26,5 \pm 11,1 litros) para termiteiros de C. cyphergaster. Fernandes et al. (2017) também dimensionaram cupinzeiros de C. cyphergaster que abrigavam essas abelhas e encontraram termiteiros com volumes que variaram entre 33,8 e 233 litros, com média 98.2 \pm 45.88 litros. Estes valores encontrados por Fernandes et al. (2017) pode ser devido ao fato da sua pesquisa ter sido feito com ninhos encontrados em campo, já os nove cupinzeiros aqui estudados podem ter tido um menor dimensionamento devido ao fato de serem cupinzeiros extraídos e movidos de sua localização natural pelos meliponicultores, portanto seria mais viável para estas pessoas movimentar cupinzeiros de 26,5 litros do que os que apresentariam cerca de 100 litros, sendo a representividade referente a ninhos que poderiam ser usados em meliponários. A literatura não apresenta um volume de cupinzeiro limitante que ofereça para essas abelhas segurança contra inimigos naturais ou fatores abióticos. Porém este estudo mostrou que termiteiros de C. cyphergaster e M. indistinctus são capazes de abrigar ninhos de P. seridoensis a partir de 15,1 e 8,4 litros, respectivamente.

Sabendo que abelhas do gênero *Partamona* podem nidificar em ocos preexistentes em termiteiros e que as dimensões desses ocos podem ser um fator limitante para o desenvolvimento das colônias (CAMARGO; PEDRO, 2003; FERNANDES et al., 2017), observou-se neste estudo que a altura do ninho é um dos principais fatores a ser considerado. Esta variável exercia influência inversamente proporcional a diversos fatores dimensionais, como a largura do termiteiro, espessura do substrato lateral e espessura do substrato inferior dos cupinzeiros. Portanto, as abelhas podem preferir ocos com alturas menores, já que esta

variável interfere nas dimensões do substrato circundante, influenciando de maneira direta a termorregulação passiva no interior dos ninhos.

Diversas características relacionadas ao desenvolvimento das colônias de abelhas inseridas em termiteiros, como o controle da temperatura interna, podem ser estimadas através de seu dimensionamento externo (KADOCHOVÁ; FROUZ, 2013). Portanto, o volume do cupinzeiro é uma variável capaz de presumir diversas informações a respeito do cupinzeiro, como a estreita relação entre o volume dos termiteiros e o desenvolvimento da colônia (CRISTALDO et al., 2012), densidade populacional (POTER; HAWKINS, 2001; KORB, 2010), crescimento e multiplicação das colônias (JEYASINGH; FULLER, 2004; BUSCHINI et al., 2008), taxas de respiração e consumo energético (MURADIAN et al., 1999; JOSENS; SOKI, 2010), coabitantes em ninhos de cupins (CRISTALDO et al., 2012) e controle da temperatura interna dos ninhos (KADOCHOVÁ; FROUZ, 2013). Além disso, pode-se realizar a estimativa de parâmetros internos em ninhos de insetos sociais a partir de elementos externos, sendo um excelente recurso para análises realizadas em campo (BONABEAU, 1998), uma vez que a falta de ferramentas adequadas para a verificação, a inacessibilidade dos ninhos ou mesmo alta agressividade do hospedeiro podem ser fatores que desencorajam ou impedem a exploração do interior de ninhos de insetos sociais.

As diferenças entre os tamanhos encontrados entre as espécies de térmitas vão ao encontro de outros estudos que também dimensionaram cupinzeiros, corroborando a afirmação de que os ninhos de *M. indistinctus* são menores que os ninhos de *C. cyphergaster* (BARCA et al., 2018; FERNANDES et al., 2017; VASCONCELLOS et al., 2007; MOURA et al., 2006). Ninhos de abelhas em termiteiros de *M. indistinctus* poderiam se beneficiar do menor dimensionamento deste, por meio da maior dureza e compactação do substrato, principalmente, na região central (NOIROT; DARLINGTON, 2000), o que pode proporcionar a mesma eficiência frente a inimigos naturais e fatores abióticos adversos quando comparados a ninhos maiores de outras espécies. Além disto, nidificar em termiteiros mais compactos pode ser uma vantagem para as abelhas, já que necessitam escavar menos material e, portanto, economizando energia para obter condições microclimáticas semelhantes à de termiteiros maiores. Isto pode ser observado por meio da maioria das variáveis utilizadas para dimensionar os ninhos, pois tinham valores menores em termiteiros de *M. indistinctus* e até mesmo estatisticamente diferentes quando se comparam com largura do cupinzeiro e espessura lateral do substrato.

Mesmo que abelhas *Partamona* prefiram cavidades feitas pelo periquito *Aratinga* cactorum em termiteiros, este comportamento ainda necessita de mais investigações

(BARRETO; CASTRO, 2007; MIRANDA et al., 2015; FERNANDES et al., 2017). Além de provável preferência por cavidades pré-existentes, os fatores estruturais dos termiteiros podem, portanto, ser também considerados na escolha do local de nidificação pela *P. seridoensis*. As abelhas, uma vez estabelecidas no interior dos termiteiros, mantiveram o mesmo padrão para todas as variáveis arquitetônicas e populacionais, ou seja, a espécie de cupim escolhida para a nidificação parece não ter influenciado no estabelecimento e desenvolvimento de colônias de *P. seridoensis*.

Todas as características intrínsecas ao gênero *Partamona* também foram observadas como, por exemplo, a estrutura de entrada para os ninhos. Os materiais que compunham a entrada eram basicamente resinosos e biocimentados a uma menor proporção de material inerte proveniente do próprio substrato (CAMARGO, 1980). Por construírem ninhos solitários, *P. seridoensis* não precisa ornamentar ou construir sua entrada com materiais contrastantes, não sendo inteiramente notável em relação ao substrato. Além disso, as entradas dos ninhos são fruto do comportamento e podem sofrer variações intraespecíficas (CAMARGO; PEDRO, 2003). Neste caso, a presença de quinas ao final do rebordo da entrada foi facultativa, podendo sua função ser mais voltada ao voo que a ornamentação ou diferenciação entre colônias.

Outra característica observada foram os tipos de substrato. Por ser termitófila obrigatória, na Caatinga, *P. seridoensis* já foi encontrada em cupinzeiros de *Constrictotermes cyphergaster, Microcerotermes indistinctus* e *M. strunckii* (LORENZON et al., 1999; CAMARGO; PEDRO 2003; BARRETO; CASTRO, 2007; OLIVEIRA, 2016; FERNANDES et al., 2017). Os substratos utilizados nos termiteiros podem ter proporções distintas de barro, areia ou madeira, onde a coesão destes particulados se dá, principalmente, pelo incremento de material biocimentante como secreções glandulares, saliva ou material fecal dos cupins (EMERSON, 1938; WOOD, 1988; NOIROT; DARLINGTON, 2000).

Sendo físicas as principais diferenças observadas, mais especificamente, quando se trata de percepção visual, diversas poderiam ser as proporções de material orgânico, particulados de solo e derivados de produtos salivares ou fecais (HOLT; LEPAGE, 2000). Todos os seis ninhos de *C. cyphergaster* eram construídos predominantemente de material arenoso/argiloso, constituídos por estruturas frágeis e de maior dimensão que se fragmentavam com facilidade no seu exterior, mas que iam ficando cada vez mais resistentes e estreitos à medida que se aproximavam do núcleo do ninho, provavelmente uma estratégia utilizada para proteger a área de crias (NOIROT; DARLINGTON, 2000). Características estruturais semelhantes também foram observadas por Cristaldo e coautores (2012), que as

identificaram como paredes e redes de túneis descontinuadas. As proporções de materiais fecais e exógenos não seguiram um padrão, sendo visivelmente distintos em tonalidades e densidades, provavelmente pela oferta desses materiais no momento da formação da parte arbórea do ninho, já que alguns cupins são capazes de cavar até o subsolo da região para encontrar argila quando esta está indisponível na superfície (NOIROT; DARLINGTON, 2000).

Os três termiteiros de *M. indistinctus* eram compostos principalmente de material cartonado, que nada mais é que a união de materiais provenientes de resíduos vegetais macerados com alto grau de lignina, partículas do solo e um biocimentante composto por material rico em saliva ou fezes misturadas a elementos orgânicos do solo (BIGNELL; EGGLETON, 2000). Características que apontam uma defesa estática contra os inimigos naturais que venham a atacar seus ninhos, ou como um importante fator utilizado na regulação do microclima (NOIROT; DARLINGTON, 2000).

O processo de nidificação em termiteiros também pode se dar por alargamentos das áreas previamente vazias ou através da escavação de suas próprias cavidades nos termiteiros (WILLE; MICHENER, 1973). Os resultados deste estudo demonstraram que os substratos cartonados tiveram, em média, menos da metade da espessura lateral quando comparados aos ninhos compostos por material argiloso/arenoso. Os volumes dos dois tipos de termiteiros também acompanharam essa variação. Mesmo que os termiteiros abrigassem ninhos de *P. seridoensis* com volumes semelhantes, a quantidade de material escavado para a nidificação e estabelecimento da colônia não são influenciadas pelo tipo de substrato.

A câmara vestibular, estrutura ligada à entrada dos ninhos, é definida como uma larga câmara que antecede a câmara de crias (KERR et al. 1967; CAMARGO 1970, 1980). Esta câmara é preenchida por estruturas semelhantes a radículas anastomosadas, construídas principalmente com terra e resinas. As câmaras vestibulares davam acesso ao interior do ninho por meio de galerias formadas por placas compactadas. Essas galerias poderiam ser facilmente fechadas por poucas guardas, incrementando as linhas de defesas contra potenciais predadores (WITTMANN, 1989).

Outra característica observada é que havia sempre um espaço entre o substrato e o invólucro, o que poderia permitir uma maior eficiência na troca de gases (ROUBIK, 2006), ou até mesmo auxiliar no controle de temperatura da área de cria, uma vez que a orientação vertical dos ninhos e o posicionamento da área de crias sempre na parte superior permitiam manter o ar aquecido nessas câmaras durante os períodos mais frios do dia (HÖCHERL et al., 2016). Estrutura semelhante pode ser observada no estudo a publicação de Camargo e Pedro

(2003), onde é esquematizado o interior de um ninho de *P. combinata*, localizado em um termiteiro arbóreo de *M. cf. strunki* (Figura 2.12).

Figura 2.12. Espaço entre o substrato e o invólucro em um ninho de *Partamona seridoensis*, fotomontagem adaptada de Camargo e Pedro (2003).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Antes de chegar ao interior dos ninhos propriamente dito havia sempre uma camada de batume, esta possui algumas funções já descritas em outros estudos como: defesa, impermeabilização, troca de gases e separação ou isolamento físico entre espécies termitófilas que vivem no mesmo cupinzeiro (ROUBIK, 2006; LORENZON et al., 1999). A pequena espessura de seu batume pode ser devido ao fato dos ninhos de *P. seridoensis* não ser totalmente exposto como outras espécies de abelhas que precisariam de uma maior proteção contra predadores e agentes da natureza (MICHENER, 2000). Diversas espécies do gênero *Partamona* que também nidificam em termiteiros possuem espessuras semelhantes às encontradas neste estudo (CAMARGO; PEDRO, 2003), além de outras como a *Paratrigona mynnecophila* que nidifica em ninhos de formigas *Camponotus senex* ou as abelhas *Trichotrigona extranea* que tinham ninho anexo ao da abelha *Frieseomelitta paranigra* (LAROCA; ALMEIDA, 1989; CAMARGO; PEDRO, 2007), mostrando assim que as espessuras observadas em ambos os tipos de termiteiros aqui estudados eram suficientes para proteger contra quaisquer invasões das respectivas espécies de térmitas hospedeiras. O batume possuía placas mais compactadas na região superior e menos contínuas na região

inferior, para respectivamente uma provável proteção contra a incidência direta dos fatore abióticos e uma ligação com a câmara vestibular (VILLAS-BÔAS, 2012).

Ligados ao batume, os pilares davam suporte e estabilizavam os favos de cria e os potes de alimento no interior dos ninhos. O formato destes pisares é semelhante aos dos ninhos de *P. cupira* descrito por Wille e Michener (1973), mostrando que a origem de novas células de cria sempre iniciam ao redor de pilares permanentes (Figura 2.13).

Figura 2.13. Vista lateral e esquema representando a visão superior dos pilares nos favos de cria em ninho de *Partamona seridoensis*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

O interior dos ninhos de *P. seridoensis*, principalmente, a área de crias era protegida pelo invólucro. O invólucro foi caracterizado como uma estrutura de composição cerosa que revestiu somente a região de cria, mas existem casos em que a construção dessa estrutura em algumas espécies de meliponíneos é facultativa, podendo-se até mesmo encontrar ninhos sem nenhum tipo de invólucro em seu interior (KERR et al., 1967). Tem por funções principais proteger as crias e manter a temperatura ideal (WILLE, 1983; CAMARGO; WITTMANN, 1989; ENGELS et al., 1995; BARBOSA et al., 2013). Além disso, é possível que os espaços formados entre as camadas do invólucro sirvam para o descanso de abelhas adultas (WILLE; MICHENER, 1973).

A presença de invólucro foi notada em todos os ninhos estudados. Porém percebeu-se que colônias com menor quantidade de favos e células de cria, com consequente menor população adulta estimada, apresentavam maior quantidade de camadas revestindo os favos de cria, provavelmente devido à quantidade de camadas de invólucro que varia de acordo com o tamanho da colônia (ROUBIK, 1979). Além disso, a maior quantidade de lâminas de invólucro poderia ser mais eficiente quanto a retenção de calor e termorregulação em colônias mais fracas, já que um menor número de abelhas adultas não seria capaz de termorregular de forma ativa a área de cria (ROUBIK, 2006, ROLDÃO-SBORDONI et al., 2019).

Alguns estudos sugerem que a presença ou não do invólucro está relacionada ao ambiente ou o substrato ao qual os ninhos estavam inseridos, onde locais com temperaturas ideais para o desenvolvimento inibiriam a construção dos invólucros, levantando-se a hipótese que os hospedeiros seriam responsáveis pela termorregulação da área de cria das abelhas (CAMARGO,1970). Como havia sempre a presença de invólucro no interior dos ninhos, pode-se supor que os hospedeiros não interferiam na termorregulação nas crias de *P. seridoensis*, que provavelmente usam esse tipo de substrato para a nidificação devido à adequada capacidade isolante (KORB; LINSENMAIR, 1999).

Valores dos dimensionamentos dessa região neste estudo são próximos quando comparados aos resultados encontrados por Lorenzon e coautores (1999), que mensuraram câmaras de cria e alimento com 21 cm de altura e 12 cm de largura em ninhos de *C. cyphergaster*.

Foi verificada diferença estatística entre as colônias nas variáveis altura e diâmetro das células de cria. Isso se deve, pois, a diagnose morfológica das abelhas construtoras de células pode sofrer variações no próprio ninho, ou seja, as abelhas operárias de *P. seridoensis* por não serem exatamente iguais, podem vir a construir células padronizadas, mas que tenham pequenas variações assimétricas (PEDRO; CAMARGO, 2003). Essa pequena variação entre as abelhas não torna a colônia menos eficiente já que as abelhas sem ferrão, de maneira geral, possuem sistemas de recrutamento derivados mais complexos e uma menor variação intra-ninho quando comparadas a outras espécies que possuem comportamentos mais simples (WADDINGTON et al., 1986).

Os parâmetros populacionais apontam que mesmo com uma menor altura da área de cria, os ninhos inseridos em termiteiros da espécie *M. indistinctus* tendem a ter uma maior quantidade de células e consequentemente uma maior população estimada, mesmo que essas variáveis não se diferenciem estatisticamente. Em ambas as espécies de termiteiros os ninhos de *P. seridoensis* apresentaram os mesmos diâmetros e quantidades favos de cria, porém, as nidificações em termiteiros da espécie *M. indistinctus* mostraram uma maior uniformidade nos quantitativos de discos por ninho.

2.5 Conclusões

Os aspectos gerais e arquitetônicos dos ninhos de abelhas *Partamona seridoensis* de maneira geral se apresentam conforme outras espécies termitófilas obrigatórias do gênero *Partamona*.

As espécies de termiteiros estudados possuem variações estruturais, porém ambas suportam ninhos de *P. seridoensis* com dimensões e arquiteturas semelhantes.

As mensurações apresentadas neste trabalho podem vir a contribuir para futuras análises filogenéticas, provendo maiores informações a respeito da biologia e estrutura interna dos ninhos destas abelhas.

REFERÊNCIAS

AIDAR, D.S. Multiplicação artificial e manejo de colônias de *Melipona quadrifasciata* Lep. (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Tese de Doutorado**. Universidade Federal de Viçosa.Viçosa. 85 p. 1995.

ALMEIDA SOUZA, B., OLIVEIRA ALVES, R. M., LOPES DE CARVALHO, C. A., Diagnóstico da arquitetura de ninho de *Oxytrigona tataira* (Smith, 1863) (Hymenoptera: Meliponinae). **Biota Neotropica** [en linea] 2007.

BARBOSA, F. M. et al. Nest architecture of the stingless bee *Geotrigona subterranea* (Friese,1901) (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Biota Neotrop**., Campinas, v. 13, n. 1, p. 147-152, Mar. 2013.

BARCA, R.R.B.; LUCENA, E.F.; VASCONCELLOS, A. Nest Population Structure and Wood Litter Consumption by *Microcerotermes indistinctus* (Isoptera) in a Seasonally Dry Tropical Forest, Northeastern Brazil. **Insects** 2018, 9, 97.

BARRETO, L. S.; CASTRO, M. S. Ecology of nesting of bees of the genus *Partamona* in caatinga, Milagres, Bahia. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 1, p. 0-0, 2007.

BEZERRA-GUSMÃO M. A.; BARBOSA J. R. C.; BARBOSA M. R. V.; BANDEIRA A. G.; SAMPAIO E. V. S. B. Are nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) important in the C cycle in the driest area of semiarid caatinga in northeast Brazil? **Applied Soil Ecology** 47: 1–5. 2011.

BIGNELL, D. E.; EGGLETON, P. Termites in Ecosystems. Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology, 363–387. (2000) doi:10.1007/978-94-017-3223-9_17

BONABEAU, E. Social insect colonies as complex adaptive systems. **Ecosystems**, v. 1, n. 5, p. 437-443, 1998.

BUSCHINI, M. L. T.; ABUABARA, M. A. P.; PETRERE-JR, M. Mathematical models for Isoptera (Insecta) mound growth. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 3, p. 529-533, 2008. CAMARGO, J. M. F; PEDRO, S. R. M. Notes on the bionomy of *Trichotrigona extranea* Camargo & Moure (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 51, n. 1, p. 72-81, 2007.

CAMARGO, J. M. F.; PEDRO, S. R. M. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) -bionomia e biogeografia. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, n. 3, p. 311-372, 2003.

CAMARGO, J. M. F. Ninhos e biologia de algumas espécies de Meliponideos (Hymenoptera: Apidae) de regiao de Porto Velho, Territorio de Rondonia, Brasil. **Rev. Biol. Trop.**, v. 16, n. 2, p. 207, 1970.

CAMARGO, J. M. F. 1980. O grupo Partamona (Partamona) testacea (Klug): suas espécies, distribuição e diferenciação geográfica (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera). Acta Amazônica 10(4), supl., 175 p.

CAMARGO, J. M. F.; WITTMANN, D. Nest architecture and distribution of the primitive stingless bee, *Mourella caerulea* (hymenoptera, apidae, meliponinae): Evidence for the origin of plebeia (s. lat.) on the gondwana continent, **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 24:4, 213-229. 1989.

CARVALHO, A. T.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Register of a New Nidification Substrate for *Melipona subnitida* Ducke (Hymenoptera, Apidae, Meliponini); Termitaria of the Arboreal Nesting Termite *Constrictotermes cyphergaster* Silvestri (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 61, n. 4, p. 428-434, 2014.

CARRIJO, T. F.; GONÇALVES, R. B.; SANTOS, R. G. Review of bees as guests in termite nests, with a new record of the communal bee, *Gaesochira obscura* (Smith, 1879) (Hymenoptera, Apidae), in nests of *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (Isoptera, Termitidae, Apicotermitinae). **Insectes Sociaux**, v. 59, n. 2, p. 141-149, 2012.

CONSTANTINO, R. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 40: 387-448. 1999.

CRISTALDO, P. F. et al. Termitarium volume as a determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). **Insectes sociaux**, v. 59, n. 4, p. 541-548, 2012.

EMERSON, A. E. Termite nests—a study of the phylogeny of behavior. **Ecological Monographs**, *8*(2), 247-284. 1938.

ENGELS, W., ROSENKRANZ, P. & ENGELS, E. Thermo-regulation in the nest of the Neotropical stingless bee *Scaptotrigona postica* and a hypothesis on the evolution of temperature homeostasis in highly eusocial bees. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, 30: 193-205. 1995. doi: 10.1080/01650529509360958.

FERNANDES, C. R. M. et al. Nesting substrate characteristics of *Partamona seridoensis* Pedro & Camargo (Hymenoptera: Apidae) in areas of dry forest in Brazil. **Sociobiology**, v. 64, n. 1, p. 26-32, 2017.

HÖCHERL, N.; KENNEDY, S.; TAUTZ, J. Nest thermoregulation of the paper wasp. *Polistes dominula*. Journal of thermal biology, v. 60, p. 171-179, 2016.

HOLT, J. A.; LEPAGE, M. Termites and soil properties. In: **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Springer, Dordrecht, 2000. p. 389-407.

IHERING, H. von. **Biologia das abelhas melliferas do Brasil**. Bol. Agr. da Secr. Agr. Do Est. São Paulo, 31: 435-506, 649-714. 1930.

JEYASINGH, P. D.; FULLER, C. A. Habitat-specific life-history variation in the Caribbean termite *Nasutitermes acajutlae* (Isoptera: Termitidae). **Ecological Entomology**, v. 29, n. 5, p. 606-613, 2004.

JOSENS, Guy; SOKI, K. Relation between termite numbers and the size of their mounds. **Insectes Sociaux**, v. 57, n. 3, p. 303-316, 2010.

KADOCHOVÁ, Š.; FROUZ, J. Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on red wood ants (Formica rufa group). **F1000Research**, *2*. 2013.

KAJOBE, Robert. Important bee plants for African and other stingless bees. In: **Pot-honey**. Springer, New York, NY, 2013. p. 315-335.

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

KORB, Judith. Termite mound architecture, from function to construction. In: **Biology of termites: a modern synthesis**. Springer, Dordrecht, 2010. p. 349-373.

KORB, J.; LINSENMAIR, K. E. The architecture of termite mounds: a result of a trade-off between thermoregulation and gas exchange?. **Behavioral Ecology**, v. 10, n. 3, p. 312-316, 1999.

LAROCA, S.; ALMEIDA, M. C. Coexistência entre abelhas sem ferrão e formigas: ninho de *Paratrigona myrmecophila* (Apidae) construído em ninho de *Camponotus senex* (Formicidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 6, n. 4, p. 671-680, 1989.

LORENZON, M. C. A.; A. G. BANDEIRA; H. M. AQUINO & N. MARACAJÁ-FILHO. Relationship between *Partamona* (Hym., Apidae) and *Constrictotermes* (Isop., Termitidae) in the semiarid region of Paraíba state, Brazil. **Revista Nordestina de Biologia 13**(1/2): 61-68. 1999.

MAIA-SILVA, Camila et al. Survival strategies of stingless bees (*Melipona subnitida*) in an unpredictable environment, the Brazilian tropical dry forest. **Apidologie**, v. 46, n. 5, p. 631-643, 2015.

MICHENER, Charles D. The meliponini. In: **Pot-honey**. Springer, New York, NY, 2013. p. 3-17.

MICHENER, C.D. The bees of the world. Cambridge: University Press, 913 p. 2000.

MIRANDA, E. A. et al. Pleistocene climate changes shaped the population structure of *Partamona seridoensis* (Apidae, Meliponini), an endemic stingless bee from the Neotropical dry forest. **Plos One**, v. 12, n. 4, p. e0175725, 2017.

MIRANDA, E. A. et al. Natural history and biogeography of *Partamona rustica*, an endemic bee in dry forests of Brazil. **Insectes Sociaux**, v. 62, n. 3, p. 255-263, 2015.

MMA. 2002. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

MOURA, F. M. S. et al. Seasonality in foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of northeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v. 53, n. 4, p. 472-479, 2006.

MURADIAN, Roldan; ISSA, Solange; JAFFE, Klaus. Energy consumption of termite colonies of *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Termitidae). **Physiology & Behavior**, v. 66, n. 5, p. 731-735, 1999.

NOIROT, C.; DARLINGTON, J. P. E. C. Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence. **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**, 121–139. 2000. doi:10.1007/978-94-017-3223-9_6

OLIVEIRA, T. F. F. N.; DA SILVA, L. L.; HRNCIR, M. Opportunistic Occupation of Nests of *Microcerotermes* spp. Silvestri (Termitidae, Termitinae) by *Partamona seridoensis* Camargo & Pedro (Apidae, Meliponini) in the Brazilian Tropical Dry Forest. **Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 731-734, 2016.

OLIVEIRA, Thiago Felipe Fonseca Nunes de. Um estranho no ninho: a relação entre uma espécie de abelha sem ferrão termitófila obrigatória *Partamona seridoensis* e cupins nosemiárido do Rio Grande do Norte. **Dissertação de Mestrado** - Mossoró, 2015. 26f: il.

PEDRO, S. R. M; CAMARGO, J. M. F. Meliponini neotropicais: o gênero Partamona Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, p. 1-117, 2003.

PORTER, E. E.; HAWKINS, B. A. Latitudinal gradients in colony size for social insects: termites and ants show different patterns. **The American Naturalist**, v. 157, n. 1, p. 97-106, 2001.

PRESTWICH, G.M. Defense mechanisms of termites. **Annual Review of Entomology**, 29: 201-232. doi: 10.1146/annurev.en.29.010184.001221. 1984.

ROUBIK, D. W. Nest and colony characteristics of stingless bees from French Guiana (Hymenoptera: Apidae). Journal of the Kansas entomological Society, p. 443-470, 1979.

ROUBIK, D.W. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press, Cambridge. 1989.

ROUBIK, David W. Stingless bee nesting biology. Apidologie, v. 37, n. 2, p. 124-143, 2006.

ROUBIK, D. W. et al. The pollination of cultivated plants: A compendium for practitioners. Vol1. Italy, Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2018.

ROLDÃO-SBORDONI, Y. S.; NASCIMENTO, F. S.; MATEUS, S. Estimating colonies of *Plebeia droryana* (Friese, 1900) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini): adults, brood and nest structure. **Sociobiology**, v. 65, n. 2, p. 280-284, 2018.

ROLDÃO-SBORDONI, Yara S. et al. Scientific Note: Warming Nurses, a New Worker Role Recorded for the First Time in Stingless Bees. **Journal of Economic Entomology**, v. 112, n. 3, p. 1485-1488, 2019.

SEIDELMANN, K. The function of the vestibulum in nests of a solitary stem-nesting bee, *Osmia rufa* (L.). **Apidologie**, v. 30, n. 1, p. 19-29, 1999.

VASCONCELLOS, A. et al. Biomass and population structure of *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri) (Isoptera: Termitidae) in the dry forest of Caatinga, Northeastern Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 36, n. 5, p. 693-698, 2007.

VASCONCELLOS, A., BANDEIRA, A.G., MOURA, F.M.S., ARAÚJO, V.F.P., GUSMÃO, M.A.B.; CONSTANTINO, R. Termite assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. **Journal of Arid Environments**, 74: 298-302. doi: 10.1016/j.jaridenv.2009.07.007. 2010.

VIANA JUNIOR, A.B., SOUZA, V.B., REIS, Y.T; MARQUES COSTA, A.P. Termite assemblages in dry tropical forests of Northeastern Brazil: Are termites bioindicators of environmental disturbances? **Sociobiology**, 61: 324-331. doi: 10.13102 /sociobiology.v61i3.324-331. 2014.

VILLAS-BÔAS, J., **Manual Tecnológico: Mel de Abelhas sem Ferrão**. Brasília – DF. Instituto Sociedade, População e Natureza (ISPN). Brasil, 2012. 96 p.; il. - (Série Manual Tecnológico), ISBN: 978-85-63288-08-0.

WADDINGTON, K. D.; HERBST, L. H.; ROUBIK, D. W. Relationship between recruitment systems of stingless bees and within-nest worker size variation. Journal of the Kansas Entomological Society, p. 95-102, 1986.

WITTMANN, D. Nest architecture, nest site preferences and distribution of *Plebeia* wittmanni (Moure & Camargo, 1989) in Rio Grande do Sul, Brazil (Apidae: Meliponinae). Studies on Neotropical Fauna and Environment, v. 24, n. 1, p. 17-23, 1989.

WILLE, A.; MICHENER, C. D. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae). **Revista De Biologia Tropical**, 1973.

WILLE, A. Biology of the stingless bees. Ann. Rev. Entomol. 28: 41-64. 1983.

WOOD, T. G. Termites and the soil environment. **Biology And Fertility Of Soils**, v. 6, n. 3, p. 228-236, 1988.

CAPÍTULO 3

3 CARACTERIZAÇÃO TÉRMICA DE NINHOS DE *Partamona seridoensis* (Apidae, Meliponini) EM TERMITEIROS ARBORÍCOLAS NA CAATINGA.

RESUMO - Uma das características das abelhas sociais é a construção de ninhos, que são resultado da ação cooperativa dos membros da colônia, servindo, entre outros, como barreira face às intempéries. Espécies termitófilas, como a abelha sem ferrão Partamona seridoensis, nidificam em cupinzeiros, provavelmente devido às suas propriedades térmicas, já que abelhas sem ferrão tem, em geral, uma termorregulação ativa pouco eficiente. O presente estudo teve como objetivo investigar a possível vantagem térmica para P. seridoensis de nidificar em termiteiros de Microcerotermes indistinctus ou Constrictotermes cyphergaster em uma área de Caatinga. Também buscou identificar (1) o isolamento térmico providenciado pelos termiteiros e (2) o possível efeito adicional de mecanismos de termorregulação ativa sobre a temperatura dentro dos ninhos. Para a coleta de dados foram utilizados vinte termiteiros arborícolas, sendo dez habitados apenas por colônias de P. seridoensis e dez sem nenhum inquilino. Os dados foram coletados entre de fevereiro e outubro de 2018. Os registros de temperatura ocorreram a cada cinco minutos por meio de sensores de temperatura conectados a data loggers. Nos cupinzeiros que possuíam ninhos de abelhas os sensores foram inseridos no substrato, região do invólucro, área de cria e alimento; nos cupinzeiros inativos os sensores estavam inseridos nas profundidades de 5, 10, 15 e 20 cm. Adicionalmente foi registrada a temperatura ambiente por uma estação meteorológica automática situada a cerca de 10 metros dos ninhos. As temperaturas e as amplitudes médias diárias na área de crias foram de 30 e 4,0 °C respectivamente. Mesmo que termiteiros de C. cyphergaster, tivessem características térmicas desejadas como a termoestabilidade, os cupinzeiros de M. indistinctus foram considerados melhores para P. seridoensis, uma vez que o microclima dentro da estrutura dependeu menos da temperatura ambiente sendo, portanto, mais termoisolantes. As temperaturas na área de crias ninhos das abelhas foram mais altas no período chuvoso do que no seco, provavelmente por causa do aumento da população de abelhas no interior dos ninhos em consequência do aumento da oferta de alimento nessa estação do ano. No período seco, onde há uma diminuição no número de operárias mobilizadas para regular a temperatura, o que resulta em uma termorregulação menos eficiente, porém menos requerida, já que uma menor oferta de alimento acarreta em uma menor quantidade de crias para manter e, assim, aumentando a dependência da temperatura ambiental. A escolha do tipo de cupinzeiro mais adequado a ser utilizado na nidificação de P. seridoensis pode se dar por conta do tipo de substrato termoisolante, mas outros fatores também podem influenciar, como: a agressividade do hospedeiro, cavidade pré-existente ou mesmo a antropização do ambiente onde está inserida a colônia.

Palavras-chave: Termorregulação. Cupinzeiros, Nidificação. Fatores ambientais.

3.1 INTRODUÇÃO

Uma das características de insetos sociais é a construção de ninhos, que são resultado da ação coletiva dos membros da colônia (WILLE; MICHENER, 1973; THERAULAZ et al., 1998; HÖLLDOBLER; WILSON, 2009). Além de servirem como barreira face aos ataques de inimigos naturais, local de armazenamento de alimento e área de desenvolvimento da cria, os ninhos atuam na proteção frente aos fatores ambientais, muitas vezes adversos ao desenvolvimento bem-sucedido da colônia (MICHENER, 1964; WILSON, 1971; JONES; OLDROYD, 2006). Mesmo que os indivíduos adultos frequentemente suportem grandes amplitudes térmicas, as larvas e pupas são consideradas extremamente estenotérmicas e tornam-se amplamente dependentes de um microclima estável no interior do ninho (MARDAN; KEVAN, 2002; JONES; OLDROYD, 2006; MACÍAS-MACÍAS et al., 2011a; KOVAC et al., 2014).

Os insetos sociais alcançam a homeostase climática dentro dos seus ninhos, necessária para o desenvolvimento de sua prole, através de mecanismos termorregulatórios ativos ou passivos (HEINRICH, 1993). A regulação ativa do ninho ocorre quando os indivíduos em seu interior influenciam o microclima sob gasto de energia, seja para aquecimento em dias mais frios ou arrefecimento nos períodos mais quentes. Para aquecer ativamente a colônia, as abelhas adultas vibram seus músculos torácicos gerando calor (HEINRICH; ESCH, 1994; ROLDÃO-SBORDONI et al., 2019); outro mecanismo desenvolvido pelas abelhas é aquecerse diretamente sob o sol, retornando em seguida para o interior do ninho, o que aumenta diretamente a temperatura no interior da colônia (NIEH; SÁNCHEZ, 2005). Não só abelhas forrageiras geram calor no interior dos ninhos, mas também abelhas adultas jovens, larvas e pupas podem aquecer o microambiente através da geração de calor metabólico (SAKAGAMI; YAMANE, 1984; ROUBIK; PERALTA, 1983; ROLDÃO-SBORDONI et al., 2019). Já o arrefecimento ativo ocorre através do bater das asas para promover uma ventilação forçada no interior do ninho (KERR et al., 1967; VOLLET-NETO et al., 2011), além de resfriarem seu microclima através da aspersão de gotículas de água ao redor do ninho e dos alvéolos que contenham crias, que juntamente com a ventilação forçada conseguem resfriar o interior do ninho (LINDAUER, 1954; NICOLSON, 2009). Já as colônias sob regulação passiva de temperatura são altamente dependentes da escolha do local do ninho, das características arquitetônicas, da estrutura geral do ninho e dos diferentes tipos de substratos circundantes (JONES; OLDROYD, 2006).

Entre os insetos sociais, um grupo interessante para estudar os mecanismos passivos de termorregulação é o das abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini). Este grupo de abelhas altamente eussociais, que abrange mais que 500 espécies descritas, é restrito às regiões tropicais e subtropicais da Terra (MICHENER, 1974, 2013). Estas abelhas, ao contrário das espécies do gênero Apis (Apidae, Apini), não controlam a temperatura interna de seus ninhos de maneira eficiente (JONES; OLDROYD, 2006). Esta característica termorregulatória pode ser reflexo da maior estabilidade ambiental e da baixa amplitude térmica ao longo do ano nas zonas tropicais e subtropicais onde estão inseridas (AYOADE, 1986; ENGELS et al., 1995; ARAÚJO, 2011; RIOS; DO VALE, 2015). O tipo e a espessura do material que envolve o ninho bem como a arquitetura de seu interior ajudam a reter ou dispersar o calor em volta da área de cria (ROBIK; PERALTA, 1983; MACÍAS-MACÍAS et al., 2011b). Mesmo que a maior parte da termorregulação seja passiva, as abelhas sem ferrão também possuem algumas estratégias complementares utilizadas para regular o microclima em seus ninhos, como por exemplo, mecanismos de fechamento e abertura do invólucro; utilização de poucas aberturas que impedem o intercâmbio de ar entre os meios externo e interno; além da presença de "abelhas incubadoras" que apresentam temperatura superior quando comparada às demais (ROUBIK; PERALTA, 1983; JONES; OLDROYD, 2006; SUNG et al., 2008; ROLDÃO-SBORDONI et al., 2019).

Parte fundamental da termorregulação passiva em abelhas sem ferrão é a escolha do substrato ideal para a nidificação (JONES; OLDROYD, 2006). Dependendo da espécie, os meliponíneos fazem seus ninhos dentro de ocos de árvores, em fendas entre rochas, sob o solo, em orifícios feitos por outros animais e dentro de ninhos de formigas ou cupins (ROUBIK, 1983, 2006; BATISTA et al., 2003; CAMARGO; PEDRO, 2003; CARVALHO et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2016). Entre estes substratos, os cupinzeiros são estruturas comumente construídas com materiais inertes e exógenos, como barro, areia ou madeira, onde a coesão destes particulados se dá, principalmente, pelo incremento de material biocimentante como secreções glandulares, saliva ou material fecal dos próprios cupins (EMERSON, 1938; WOOD, 1988; NOIROT; DARLINGTON, 2000). Os cupinzeiros também são amplamente conhecidos por fornecer morada e estabilidade térmica a diversas espécies animais como insetos, aves, répteis e mamíferos (DECHMANN et al., 2004; CARVALHO et al., 2014). A termoneutralidade no interior dos cupinzeiros é alcançada principalmente por sua estrutura física, sendo esse equilíbrio térmico fundamental para prevenir grandes flutuações de temperatura (LÜSCHER, 1961; KORB; LINSENMAYER, 2000a). Uma alta amplitude térmica seria antagônica à sobrevivência de fungos, fundamentais para degradar celulose, hemicelulose, lignina e lignocelulose, bases da alimentação dos cupins, além de melhorarem a palatabilidade dos substratos consumidos ou mesmo produzindo compostos repelentes ou atrativos aos cupins (KÖNIG, 2006, NOBRE et al., 2010). Nos diferentes tipos de termiteiros, a variação da espessura da parede, o *design* da superfície, as estruturas projetadas, a orientação dos ninhos e a própria geração de calor metabólico dos cupins ajudam na manutenção de uma temperatura estável dentro dos ninhos (LÜSCHER, 1961; KORB; LINSENMAYER, 2000a, 2000b; JONES e OLDROYD, 2006). Essa geração de calor metabólico aumenta as concentrações de gases tóxicos no interior dos termiteiros, que são expelidos através dos diferentes gradientes térmicos que permitem as trocas gasosas sem que haja perda de calor (KORB, 2003).

Enquanto algumas espécies de abelhas sem ferrão habitam termiteiros de maneira facultativa, outras são termitófilas obrigatórias (ROUBIK, 2006; CARVALHO et al., 2014), entre estas, a *Partamona seridoensis* Pedro & Camargo 2003, que foi encontrada em ninhos das espécies de cupins *Constrictotermes cyphergaster*, *Microcerotermes indistinctus* e *M. strunckii* (LORENZON et al., 1999; CAMARGO; PEDRO 2003; BARRETO; CASTRO, 2007; OLIVEIRA et al., 2016; FERNANDES et al., 2017). Essa espécie de abelha sem ferrão é endêmica do bioma Caatinga na região semiárida no nordeste brasileiro (CAMARGO; PEDRO, 2003).

Caracterizada por possuir baixos níveis de pluviosidade, variando entre 250 e 800 mm, concentradas nos meses de fevereiro a maio, a Caatinga apresenta vegetação xerofítica arbórea ou arbustiva e destaca-se por apresentar uma grande variedade de fisionomias e de espécies endêmicas (MMA 2002; PRADO, 2003). Essa região possui temperaturas médias absolutas máximas raramente superiores a 40 °C (LEAL et al., 2003), porém há previsão de um aumento da temperatura ambiental nas próximas décadas (ALENCAR LIMA et al., 2010; MARENGO et al., 2017). Neste bioma já foram catalogadas cerca de 187 espécies de abelhas (ZANELLA; MARTINS, 2003), dentre elas as abelhas sociais, que apresentam pico máximo populacional na estação chuvosa e mínimo na estação seca, ficando as atividades da colônia, neste período, restritas às ações obrigatórias (MARTINS, 1994; MAIA-SILVA et al., 2015; HRNCIR et al., 2019). Mesmo com uma alta diversidade, este bioma apresenta um baixo número de espécies de abelhas por gênero, associado principalmente à carência de locais para nidificação e às condições de extrema aridez (ZANELLA; MARTINS, 2003; HRNCIR et al., 2019). Devido às altas temperaturas do ambiente as abelhas sem ferrão dependem mais das características estruturais dos ninhos do que de respostas comportamentais ou fisiológicas para conservar ou dissipar o calor no interior da colônia, uma vez que possuem termorregulação ativa reduzida, o que provoca uma elevada correlação entre a temperatura interna dos ninhos e o ambiente externo (SAKAGAMI, 1982; FERREIRA et. al., 2017).

Dada a capacidade reduzida da maioria das abelhas sem ferrão de controlar a temperatura dentro dos ninhos de forma ativa (ZUCCHI; SAKAGAMI, 1972; ROUBIK; PERALTA; 1983; JONES; OLDROYD, 2006; FERREIRA et. al., 2017) e a consequente necessidade de nidificar em lugares que providenciam um isolamento térmico adequado, é possível que as espécies termitófilas (KISTNER, 1969) escolham cupinzeiros como substrato de nidificação devido as suas propriedades térmicas (DECHMANN et al., 2004; CARVALHO et al., 2014). O presente estudo teve como objetivo investigar a possível vantagem térmica para *P. seridoensis* em nidificar em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* ou *Constrictotermes cyphergaster*, além de tentar identificar (1) o isolamento térmico providenciado pelos termiteiros e (2) o possível efeito adicional de mecanismos ativos de termorregulação pelas abelhas sobre a temperatura dentro dos ninhos.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Locais de coleta e estudo

Para a coleta de dados foram utilizados vinte termiteiros arborícolas extraídos de seus locais naturais, sendo dez da espécie Constrictotermes cyphergaster (Silvestri, 1901) e dez da espécie Microcerotermes indistinctus Mathews 1977, onde cinco cupinzeiros de cada espécie de térmitas habitados por colônias de Partamona seridoensis Pedro & Camargo 2003 e cinco de cada espécie sem ninhos de abelhas. Todos os vinte cupinzeiros não possuíam sinais de atividade de cupins em seus interiores. Os cupinzeiros foram coletados no período de abril a junho de 2018 em Patu/RN, Brasil (6°08'45" S e 37°37'38" W, 611 m). O clima tropical chuvoso na região apresenta temperaturas médias de 28,1 °C (temperaturas mínimas e máximas: 21,0 °C e 36 °C) e uma umidade relativa do ar próxima a 66 %. Os termiteiros foram transportados cuidadosamente até a cidade de Pau dos Ferros/RN (6°08'18" S e 38°12'04" W, 221 m) (Figura 3.1). Este município, mesmo possuindo clima quente e semiárido, apresenta valores de umidade relativa do ar e temperaturas próximos aos da cidade de Patu, resultando em condições climáticas semelhantes (IDEMA, 2008). O bioma em ambos os municípios é a Caatinga hiperxerófita; sua vegetação é predominantemente formada por plantas adaptadas ao clima semiárido, possuindo baixa similaridade florística e grande número de espécies únicas e endêmicas (FERNANDES; QUEIROZ, 2018), que variam da arbustiva à arbórea, sendo geralmente caducifólias, xerófilas e, por vezes, espinhosas, alternando de acordo com o mosaico de solos e a disponibilidade hídrica (VELLOSO et al., 2002; MAIA-SILVA et al., 2012).

Figura 3.1. Distribuição geográfica da abelha *Partamona seridoensis* segundo Pedro e Camargo (2003) e localização dos municípios de Patu e Pau dos Ferros/RN.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

3.2.2 Coleta de dados

Os dados foram coletados em duas fases experimentais, de 03 de fevereiro a 21 de abril de 2018 (estação chuvosa) e entre 28 de julho a 10 de outubro (estação seca) do mesmo ano. Em cada fase experimental foi avaliada a temperatura em: (1) ninhos de C. *cyphergaster* habitados apenas por *P. seridoensis*; (2) termiteiros de *M. indistinctus* habitados exclusivamente por *P. seridoensis*; (3) cupinzeiros de *C. cyphergaster* sem a presença de cupins ou abelhas; (4) ninhos de *M. indistinctus* também sem a presença de cupins ou abelhas. Foram feitas cinco repetições em cada estação do ano. Em cada repetição foram registradas as temperaturas simultaneamente em um ninho de cada grupo experimental por dez dias consecutivos. Os ninhos habitados por colônias de *P. seridoensis* foram analisados através da coleta das temperaturas em diferentes partes estruturais: no substrato (termiteiro em volta dos ninhos desabitados tiveram suas temperaturas internas capturadas em quatro diferentes profundidades: 5 cm, 10 cm, 15 cm e 20 cm. Os registros de temperatura ocorreram a cada cinco minutos (288 registros diários por grupo experimental) através de sensores de

temperatura (TMC50, Onset Computer Corporation, Estados Unidos) conectados a *data loggers* (HOBO U12-008, Onset Computer Corporation, Estados Unidos). Para o posicionamento exato dos sensores nos locais acima indicados foram feitos furos de 0,8 cm de diâmetro nos termiteiros onde foi introduzida uma câmera sonda endoscópica que mostrava exatamente a profundidade e posição ao qual os sensores de temperatura deveriam ser inseridos e fixados (Figura 3.2). As perfurações foram seladas com o próprio substrato, evitando-se assim a interferência do meio externo na coleta de dados do interior dos termiteiros (Figura 3.3). Adicionalmente às temperaturas dentro dos ninhos foram registradas a temperatura ambiental geral (TA geral) através de uma estação meteorológica (RX3000, Onset Computer Corporation, Estados Unidos) a cerca de 10 metros dos ninhos estudados e a temperatura ambiental perto da superfície dos termiteiros (TA local) através de *data loggers* UA-002 StowAway (Onset Computer Corporation, Estados Unidos) (Figura 3.3).

Figura 3.2. Regiões dos ninhos de *Partamona seridoensis* onde foram inseridos os sensores de temperatura através de câmera sonda. Região do invólucro (2A), região de crias (2B) e visão geral de como estavam os sensores no interior dos ninhos (2C).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Figura 3.3. Termiteiro de *Microcerotermes indistinctus* com sensores de temperatura inseridos em diferentes profundidades (5, 10, 15 e 20 cm) acoplados a um *data logger*, além de um sensor periférico que registrou a temperatura ambiental local.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

3.2.3 Análise dos dados

Os dados de temperatura armazenados pelos *data loggers* foram exportados para o software Microsoft ® Office Excel ® (Microsoft, Estados Unidos). Foram calculadas a temperatura média diária e a amplitude térmica diária (amplitude térmica = temperatura máxima - temperatura mínima) para cada ponto de registro (N total por ponto e fase experimental = 10 dias × 5 repetições = 50). Para ilustrar as diferentes camadas térmicas no interior dos termiteiros habitados ou não por *P. seridoensis* foram elaborados mapas de calor através do software Surfer 14.0 (GoldenSoftware, Estados Unidos).

Todos os dados foram submetidos inicialmente a análises descritivas básicas e testes de normalidade. Algumas das variáveis apresentaram comportamento não normal, mesmos assim foram submetidas a análises do tipo paramétricas, já que se enquadravam sob a égide do Teorema do Limite Central. Este teorema assegura que em amostras suficientemente grandes (maior que 30), as médias de todas as amostras possíveis estarão distribuídas simetricamente em torno da média populacional, aproximando-se satisfatoriamente de uma distribuição normal, sendo independentemente do tipo de distribuição de probabilidade subjacente aos dados (ALMEIDA, 2019). Os testes paramétricos realizados neste estudo são

suficientemente robustos mesmo para dados que apresentaram distribuição não normal, já que a utilização de testes não paramétricos, apesar de serem tradicionais para dados não normais, podem não ser considerada a melhor estratégia de análise (MARÔCO, 2018). Além disso foi verificado se os erros padrão das amostras eram menores que os desvios padrão, já que este mede a variabilidade das médias amostrais em relação à média populacional (ALMEIDA, 2019). O eixo do erro padrão menor que o desvio padrão traz, portanto, uma distribuição normal e um intervalo de confiança mais estreito (ZAR, 2010).

Para identificar possíveis diferenças estatísticas nas temperaturas médias diárias e nas amplitudes térmicas diárias entre as fases experimentais (variável independente 1, dois níveis: estação chuvosa, estação seca), entre os tipos de termiteiro (variável independente 2, dois níveis: *C. cyphergaster*, *M. indistinctus*) e entre os pontos de registro (variável independente 3, cinco níveis; grupos experimentais 1 e 2: temperatura ambiental local, substrato, invólucro, área de alimento, área de cria; grupos experimentais 2 e 3: temperatura ambiental local, sensores a 5, 10, 15 e 20 cm de profundidade) foram feitas Modelos Lineares Geralizados (*General Linear Models*; comparação entre pares: Teste de Tukey) utilizando a temperatura ambiental geral como covariável. Através desses modelos foram feitas comparações estatísticas entre os grupos experimentais 1 e 2 (termiteiros de *M. indistinctus* e *C. cyphergaster* com ninhos de abelhas) e entre os grupos experimentais 3 e 4 (termiteiros de *M. indistinctus* e *C. cyphergaster* sem ninhos de abelhas). Dada a falta de correspondência direta entre os sensores nos termiteiros com e sem abelhas, os tratamentos com e sem ninhos de *P. seridoensis* não foram comparados.

A possível influência da temperatura ambiental sobre o microclima dentro dos termiteiros e na sua periferia (temperatura média diária, amplitude térmica diária) foi investigada através de análises de regressão linear (força da relação indicada pelo valor do R^2 aj). Valores de inclinação das linhas de regressão (β) maiores do que 1,0 indicam um aumento do efeito da temperatura ambiental sobre a temperatura dentro do ninho com o aumento da temperatura ambiental. Já valores $\beta < 1,0$ indicam uma diminuição do efeito da temperatura ambiental. Já valores $\beta < 1,0$ indicam uma diminuição do efeito da temperatura ambiental. Para determinar se as temperaturas médias diárias na região do alimento e as na área de cria em ninhos de *P. seridoensis* dependem de forma semelhante da temperatura ambiental, as linhas de regressão (alimento, cria) foram comparadas entre as espécies de cupim e fases experimentais. A hipótese de que os coeficientes de regressão (β) e as elevações das linhas de regressão (\hat{Y}) não diferem estatisticamente foi testada através de testes-*t* (ZAR, 2010). Os testes estatísticos foram realizados utilizando os softwares Minitab 18 (Minitab,

Inc., United States), SigmaPlot 12.0 (Systat Software, Estados Unidos), SPSS (IBM Inc., United States) e Statistica 7.0 (StatSoft Inc., United States). O nível α para determinar diferenças significativas foi $P \leq 0.05$. No texto e nas tabelas os valores médios são representados como média aritmética \pm desvio padrão.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Temperaturas em termiteiros não colonizados por abelhas

3.3.1.1 Temperaturas médias diárias

As temperaturas médias diárias dentro dos termiteiros de *C. cyphergaster* e *M. indistinctus* não habitados variavam significativamente ao longo do estudo. Segundo o modelo linear generalizado (GLM), as explicações mais prováveis para essas variações foram diferenças intraespecíficas (tamanho do efeito, $\eta^2 = 73\%$) e as variações na temperatura ambiental ($\eta^2 = 71\%$). Já os efeitos da estação do ano ($\eta^2 = 61\%$) e da posição do sensor ($\eta^2 = 48\%$), apesar de serem significativos, foram menores (Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Modelo Linear Generalizado (GLM) e as variações na temperatura média diária em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* não colonizados por abelhas.

Modelo Linear Geral	F	df	η^2
Modelo total	812,0 ***	20	94,3
Ordenada na origem	1,0 ^{ns}	1	0,1
Temperatura ambiental geral	2344,0 ***	1	70,5
Espécie de térmita	2644,1***	1	73,0
Posição do sensor	226,0 ***	4	48,0
Estação do ano	1555,8 ***	1	61,4
Espécie × Sensor × Estação	110,8 ***	4	31,2

^{ns} P > 0,05; *** P < 0,001; df, graus de liberdade; η^2 , tamanho do efeito (%). Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Foi observado um efeito significativo da interação entre a espécie de térmita, posição do sensor e estação do ano (Figura 3.4; Tabelas 3.1-3.2). Na estação seca, a temperatura diária média não mostrou diferenças entre as diferentes posições dos sensores ou as espécies de térmitas (com exceção do sensor a 5 cm nos termiteiros de *M. indistinctus*). Já na estação chuvosa, as temperaturas diárias médias nos termiteiros de *M. indistinctus* foram

significativamente inferiores às temperaturas diárias médias medidas em *C. cyphergaster* (Figura 3.4; Tabela 3.2). Nessa fase experimental, as temperaturas nos termiteiros de *C. cyphergaster* foram parecidos às temperaturas na estação seca e mostraram uma leve queda com aumento da profundidade (Figura 3.4; Tabela 3.2). Já em *M. indistinctus* as temperaturas médias diárias na estação chuvosa foram significativamente inferiores às temperaturas medidas na estação seca (Figura 3.4; Tabela 3.2). Nessa espécie também as temperaturas próximas à superfície foram mais altas do que às mais próximos ao centro do termiteiro (Figura 3.4; Tabela 3.2).

Tabela 3.2. Temperaturas médias diárias observadas em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* sem a presença de abelhas.

	Posição do sensor				
Grupo experimental	TA local	5 cm	10 cm	15 cm	20 cm
C. cyphergaster (seco)	$29,0\pm0,5^{abc}$	$29,1\pm0,5^{\rm a}$	$29,0\pm0,5^{ab}$	$29,0\pm0,5^{abc}$	$28{,}9\pm0{,}5^{abc}$
C. cyphergaster (chuvoso)	$28,\!6\pm1,\!6^{abcd}$	$28,6 \pm 1,\! 6^{abcd}$	$28,\!4\pm1,\!4^{cd}$	$28,2\pm1,3^{\rm d}$	$28,2\pm1,5^{\rm d}$
M. indistinctus (seco)	29,0 \pm 0,6 ^{ab}	$26{,}9\pm0{,}7^{e}$	$28,7\pm0,7^{abcd}$	$28,\!4\pm0,\!6^{d}$	$28,5\pm0,7^{bcd}$
M. indistinctus (chuvoso)	$\textbf{28,6} \pm \textbf{1,6}^{abcd}$	$23,\!4\pm2,\!8^{\text{g}}$	$24,3\pm1,9^{\rm f}$	$21{,}6\pm2{,}2^{\rm h}$	$22,\!9\pm2,\!4^{\rm g}$

Letras sobescritas diferentes indicam diferença significativa entre os valores (Teste Tukey, P < 0.05); TA local, temperatura ambiental próximo à superfície do termiteiro. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Figura 3.4. Efeito da interação entre espécie de térmita, posição do sensor e estação do ano sobre as temperaturas médias diárias (°C) em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* sem a presença de abelhas.



As figuras abaixo ilustram os mapas de calor nos diferentes tipos de termiteiros sem ninhos de abelhas nas estações seca e chuvosa do ano (Figuras 3.5-3.6). Em ambas as figuras fica evidente que os termiteiros de *M. indistinctus* possuíam uma variação térmica mais acentuada ao longo de toda sua extensão quando comparados aos cupinzeiros de *C. cyphergaster*. Tanto no período seco do ano (Figura 3.5) quanto no período chuvoso (Figura 3.6) o interior dos ninhos de *M. indistinctus* possuíram temperaturas menores do que a temperatura ambiente. Já os cupinzeiros de *C. cyphergaster*, no período seco, apresentaram temperaturas um pouco mais amenas do que as do ambiente, tendo temperaturas mais altas do que o ambiente no período chuvoso.

Figura 3.5. Mapa térmico dos diferentes termiteiros sem ninhos de *Partamona seridoensis* na estação seca do ano, onde a temperatura média diária do ambiente para o período foi de 29,1 °C. As linhas demonstram as diferentes profundidades observadas em cm.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Figura 3.6. Mapa térmico dos diferentes termiteiros sem ninhos de *Partamona seridoensis* na estação chuvosa do ano, onde a temperatura média diária do ambiente para o período foi de 27,4 °C. As linhas demonstram as diferentes profundidades observadas em cm.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

3.3.1.2 Influência da temperatura ambiental sobre as temperaturas médias diárias nos termiteiros

Em ambas as estações do ano, a temperatura ambiental (TA geral) influenciou significativamente a temperatura dentro dos termiteiros de *C. cyphergaster* e *M. indistinctus* (Figura 3.7). Na estação seca, entre 73 a 74 % da variação da temperatura média diária nos termiteiros foram explicados pela variação na temperatura ambiental (*C. cyphergaster*: R^2 aj média = 0,74; *M. indistinctus*: R^2 aj média = 0,73). Já na estação chuvosa, a temperatura ambiental exerceu uma influência maior sobre as temperaturas diárias médias em ninhos de *C. cyphergaster* (R^2 aj média = 0,86) do que em ninhos de *M. indistinctus* (R^2 aj média = 0,62) (Figura 3.7).

Figura 3.7. Regressões lineares entre a temperatura ambiental (°C) e as temperaturas observadas nas diferentes profundidades (°C) em termiteiros *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* sem a presença de abelhas.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Em ninhos de *C. cyphergaster*, as inclinações das linhas de regressão (β) foram menores do que 1,0 (estação seca: $\beta_{média} = 0,69$; estação chuvosa: $\beta_{média} = 0,87$), o que indica uma redução do efeito da temperatura ambiental sobre a temperatura dentro do ninho conforme aumenta a temperatura ambiental. Essa atenuação do efeito foi mais acentuada na estação seca do que na estação chuvosa (Figura 3.7; Tabela 3.3). Já nos ninhos de *M. indistinctus*, as inclinações das linhas de regressão foram próximas a 1,0 (estação seca: $\beta_{média} = 0,94$; estação chuvosa: $\beta_{média} = 1,18$), apontando a uma influência semelhante da temperatura ambiental sobre a temperatura dos ninhos em todas as faixas térmicas (Figura 3.7; Tabela 3.3).

Tabela 3.3. Influência da temperatura ambiental sobre a temperatura em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* sem a presença de abelhas e cupins. As linhas de regressão com a fórmula geral: $TS = \hat{Y} + \beta TA$, onde TS = temperatura média diária medida em determinado ponto, $\hat{Y} =$ elevação da linha de regressão, $\beta =$ inclinação da linha de regressão, TA = temperatura ambiental média diária.

	Profundidade do sensor				
	5cm	10cm	15cm	20cm	
C. cyphergaster (Seco)	10,3 + 0,67 TA	9,4 + 0,70 TA	10,4 + 0,67 TA	9,32 + 0,70 TA	
C. cyphergaster (Chuvoso)	-0,1 + 0,98 TA	3,9 + 0,86 TA	5,9 + 0,78 TA	3,59 + 0,87 TA	
M. indistinctus (Seco)	-0,2 + 0,96 TA	2,62 + 0,93 TA	4,5 + 0,85 TA	-0,7 + 1,03 TA	
M. indistinctus (Chuvoso)	-16,5 + 1,43 TA	-4,3 + 1,02 TA	-10,1 + 1,13 TA	-9,6 + 1,15 TA	
 Fonto: Flaboração do Autor (?	2010)				

Fonte: Elaboração do Autor (2019)

A comparação das linhas de regressão (testes-*t*) não revelou diferenças significativas entre as inclinações (Apêndice A), mostrando que houve uma constância entre a influência do meio externo sobre o meio interno dos diferentes tipos termiteiros vazios.

3.3.1.3 Amplitudes térmicas diárias

Fator importante com respeito à homeostase térmica em ninhos de insetos sociais é a estabilidade diária da temperatura. Durante o estudo, a temperatura do ambiente (TA geral) tinha uma amplitude diária média de 11,8 °C. A amplitude térmica em ninhos de *C. cyphergaster* e *M. indistinctus* mostrou variações significativas ao longo do estudo (Tabela 3.5). Essas variações foram atribuídas principalmente à posição do sensor dentro dos termiteiros ($\eta^2 = 78\%$) e a diferenças entre as espécies ($\eta^2 = 41\%$). Além disso foram observados efeitos significativos da variação na temperatura ambiental ($\eta^2 = 39\%$) e, mesmo de forma reduzida, da estação do ano ($\eta^2 = 4\%$) sobre a variação na amplitude térmica nos ninhos (Tabela 3.4).

Modelo Linear Geral	F	df	η^2
Modelo total	338,2 ***	20	87,4
Ordenada na origem	2,1 ^{ns}	1	0,2
Temperatura ambiental geral	617,8 ***	1	38,7
Espécie de térmita	671,7 ***	1	40,7
Posição do sensor	890,0 ***	4	78,4
Estação do ano	41,8 ***	1	4,1
Espécie × Sensor × Estação	18,7 ***	4	7,1

Tabela 3.4. Modelo Linear Geralizado (GLM) e as variações na amplitude térmica diária em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* não colonizados por abelhas.

^{ns} P > 0.05; *** P < 0.001; df, graus de liberdade; η^2 , tamanho do efeito (%). Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Em geral, a temperatura ao longo do dia estava mais estável (menor amplitude térmica) nos ninhos de *M indistinctus* (amplitude térmica diária média = 4,1 °C) do que nos ninhos de *C. cyphergaster* (amplitude térmica diária média = 5,7 °C) (Figura 3.8; Tabela 3.5). Um efeito significativo da interação entre espécie de térmita, posição do sensor e estação do ano (Figura 3.8; Tabelas 3.4-3.5) mostra menores variações nas amplitudes térmicas principalmente na parte mais internas dos termiteiros na estação chuvosa. Já durante a estação seca ocorreram picos de variação em profundidades distintas nos dois tipos de cupinzeiro, onde no cupinzeiro da espécie *C. cyphergaster* houve um pico de variação na profundidade 10 cm, diferentemente do termiteiro da espécie *M. indistinctus* que apresentou um pico na profundidade de 15 cm (Figura 3.8, Tabela 3.5).

Tabela 3.5. Amplitudes térmicas diárias observadas em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* sem a presença de abelhas.

	Posição do sensor				
Grupo experimental	TA local	5 cm	10 cm	15 cm	20 cm
C. cyphergaster (seco)	$9,5\pm1,0^{a}$	$5{,}6\pm0{,}8^{\rm ef}$	$7,0\pm0,9^{d}$	$5{,}6\pm0{,}7^{\text{efg}}$	$5{,}7\pm1{,}1^{efg}$
C. cyphergaster (chuvoso)	$8,8\pm1,9^{bc}$	$6,2\pm1,3^{e}$	$5{,}3\pm1{,}0^{\rm fg}$	$5,1\pm1,0^{\mathrm{g}}$	$5,2\pm1,5^{\text{g}}$
M. indistinctus (seco)	$9,3\pm1,\!4^{ab}$	$3,5\pm1,1^{\mathrm{i}}$	$3{,}9\pm1{,}0^{\rm hi}$	$5{,}7\pm0{,}9^{efg}$	$3{,}9\pm1{,}0^{\rm hi}$
M. indistinctus (chuvoso)	$8,4 \pm 1,6^{c}$	$4,\!4\pm1,\!0^{\rm h}$	$3,7\pm0,8^{\rm i}$	$3,8\pm0,7^{\rm hi}$	$3,7\pm0,7^{\rm i}$

Letras sobescritas diferentes indicam diferença significativa entre os valores (Teste Tukey, P < 0.05); TA local, temperatura ambiental próximo à superfície do termiteiro. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Figura 3.8. Efeito da interação entre espécie de térmita, posição do sensor e estação do ano sobre as amplitudes térmicas diárias (°C) em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* sem a presença de abelhas.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

3.3.1.4 Influência das variações da temperatura ambiental sobre as amplitudes térmicas diárias nos termiteiros

As amplitudes térmicas diárias medidas nos termiteiros mostraram uma dependência significativa das variações diárias da temperatura ambiental (Figura 3.9). As mais afetadas pelas variações térmicas ambientais foram as amplitudes térmicas nos ninhos de *C. cyphergaster* até uma profundidade de 15 cm (R^2 aj = 62-76%) durante a estação chuvosa (Figura 3.9; Tabela 3.6). Em ninhos de *M. indistinctus* foram observadas dependências superiores a 50% em 5 cm de profundidade (estação chuvosa) e em 15 cm (estação seca) (Figura 3.9). Em geral, a influência das variações ambientais sobre as amplitudes térmicas nos termiteiros foi menor durante a estação seca do que durante a estação chuvosa (Figura 3.9).

Figura 3.9. Regressões lineares entre a amplitude térmica ambiental (°C) e as amplitudes térmicas observadas nas diferentes profundidades (°C) em termiteiros *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* sem a presença de abelhas.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

As inclinações das linhas de regressão (β) foram inferiores à 1,0, apontando a uma diminuição do efeito ambiental sobre a amplitude térmica nos termiteiros com o aumento da variação térmica no ambiente (Tabela 3.6). A cada grau de acréscimo da variação térmica ambiental, a amplitude térmica nos termiteiros aumentou entre 0,2 a 0,7 °C (Tabela 3.6). Em termiteiros de *C. cyphergaster*, essa atenuação do efeito foi mais acentuada na estação seca do que na estação chuvosa, mas o contrário foi observado em *M. indistinctus* (*C. cyphergaster*; estação seca: $\beta_{média} = 0,30$; estação seca: $\beta_{média} = 0,55$; *M. indistinctus*; estação seca: $\beta_{média} = 0,45$; estação seca: $\beta_{média} = 0,26$).

Tabela 3.6. Influência da variação da temperatura ambiental sobre a amplitude térmica em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* sem a presença de abelhas. As linhas de regressão com a fórmula geral: $TS = \hat{Y} + \beta TA$, onde TS = temperatura média diária medida em determinado ponto, $\hat{Y} =$ elevação da linha de regressão, β = inclinação da linha de regressão, TA = temperatura ambiental média diária.

	Profundidade do sensor (cm)				
	5 cm	10 cm	15 cm	20 cm	
C. cyphergaster (Seco)	2,2 + 0,33 TA	2,2 + 0,42 TA	2,7 + 0,27 TA	4,2 + 0,17 TA	
C. cyphergaster (Chuvoso)	-1,2 + 0,65 TA	-0,7 + 0,51 TA	-0,3 + 0,46 TA	-1,6 + 0,59 TA	
M. indistinctus (Seco)	-1,6 + 0,43 TA	-1,4 + 0,44 TA	-0,45 + 0,51 TA	0,8 + 0,40 TA	
M. indistinctus (Chuvoso)	-0,9 + 0,45 TA	1,0 + 0,19 TA	1,3 + 0,17 TA	0,7 + 0,22 TA	
	2010)				

Fonte: Elaboração do Autor (2019)

3.3.2 Temperaturas em ninhos de abelhas colonizando termiteiros

3.3.2.1 Posição dos sensores

Ao contrário dos termiteiros não colonizados por abelhas, os sensores de temperatura inseridos nos termiteiros habitados não tinham profundidade pré-definida devido às diferenças na localização das estruturas de interesse (região do alimento, invólucro e área de cria dos ninhos das abelhas). As profundidades médias dos sensores e suas variações podem ser vistas na tabela 3.7.

Tabela 3.7. Profundidade dos sensores de temperatura nos termiteiros habitados por colônias de *Partamona seridoensis*. Dadas são as profundidades médias e as profundidades mínimas e máximas (entre parênteses) de cada sensor (valores em cm).

	Posição do sensor				
	Substrato	Região do alimento	Invólucro	Área de cria	
C. cyphergaster (Seco)	16,1 (13-20)	13,6 (8-22)	12,6 (11-15)	16,6 (13-19)	
C. cyphergaster (Chuvoso)	14,9 (11-20)	13,3 (7-20)	10,9 (7-21)	14,6 (10-21)	
M. indistinctus (Seco)	10,8 (7-14)	13,6 (12-17)	12,1 (8-17)	14,5 (8-22)	
M. indistinctus (Chuvoso)	10,4 (7-13)	11,9 (8-19)	8,1 (7-11)	12,8 (7-18)	

Fonte: Elaboração do Autor (2019)

3.3.2.2 Temperaturas médias diárias

Variações significativas nas temperaturas registradas nos ninhos de P. seridoensis ao longo do estudo (Tabela 3.8). Essas variações foram atribuídas principalmente a variações na temperatura ambiental ($\eta^2 = 73\%$) e à posição do sensor ($\eta^2 = 34\%$). Não houve influência significativa da espécie de termiteiro ($\eta^2 = 0,2\%$) ou da estação do ano ($\eta^2 = 0,2\%$) sobre os resultados (Tabela 3.8).

Tabela 3.8. Modelo Linear Geralizado (GLM) e as variações na temperatura média diária em ninhos de *P. seridoensis* dentro de termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*.

Modelo Linear Geral	F	df	η^2
Modelo total	247,4 ***	20	83,5
Ordenada na origem	322,4 ***	1	24,8
Temperatura ambiental geral	2691,7 ***	1	73,3
Espécie de térmita	2,3 ^{ns}	1	0,2
Posição do sensor	124,1 ***	4	33,6
Estação do ano	1,8 ***	1	0,2
Espécie × Sensor × Estação	10,4 ***	4	4,1

^{ns} P > 0,05; ^{***} P < 0,001; df, graus de liberdade; η^2 , tamanho do efeito (%). Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Houve um efeito significativo da interação entre espécie de termiteiro, posição do sensor e estação do ano (Figura 3.10; Tabelas 3.8-3.9). Enquanto na estação seca a temperatura no substrato (material do termiteiro) foi parecida à temperatura ambiental perto da superfície dos termiteiros, os termiteiros eram mais quentes do que o ambiente circundante na estação chuvosa (Figura 3.10; Tabela 3.9). Também dentro dos ninhos de *P. seridoensis* as temperaturas médias diárias variavam mais durante a estação chuvosa do que durante a estação seca (Figura 3.10; Tabela 3.9). Na estação seca foram registradas temperaturas médias diárias parecidas à temperatura ambiental local, com exceção da temperatura na área de cria nos ninhos das abelhas em termiteiros de *C. cyphergaster* e da temperatura do invólucro nos ninhos das abelhas em termiteiros de *M. indistinctus*. Já na estação chuvosa, a temperatura na área de cria dos ninhos de *P. seridoensis* nos termiteiros de ambas as espécies de térmita eram significativamente mais elevadas do que as outras partes dos ninhos (região do alimento, invólucro), que tinham temperaturas parecidas à temperatura do substrato de nidificação (Figura 3.10; Tabela 3.9). Exceção foram as temperaturas médias diárias na região do alimento dos ninhos das abelhas em termiteiros de contras partes dos ninhos (região do alimento, invólucro), que tinham temperaturas parecidas à temperatura do substrato de nidificação do alimento dos ninhos das abelhas em termiteiros de seturas parecidas à temperatura do substrato de nidificação do alimento dos ninhos das abelhas em termiteiros de região foram as temperaturas médias diárias na região do alimento dos ninhos das abelhas em termiteiros de metermiteiros de *M. indistinctus*, que foram

significativamente maiores do que as temperaturas registradas no substrato e invólucro, mas menores do que as temperaturas na área de cria (Figura 3.10; Tabela 3.9).

Tabela 3.9. Temperaturas médias diárias registradas em ninhos de Partamona seridoensishabitando termiteiros de Microcerotermes indistinctus e Constrictotermes cyphergaster.

	Posição do sensor				
Grupo experimental	TA local (°C)	Substrato (°C)	Alimento (°C)	Invólucro (°C)	Área de cria (°C)
C. cyphergaster (seco)	$29,2\pm0,6^{de}$	$29{,}4\pm0{,}8^{de}$	$29,3\pm0,5^{de}$	$29,3\pm0,7^{de}$	$29,8\pm0,8^{bc}$
C. cyphergaster (chuvoso)	$28{,}5\pm1{,}7^{\rm f}$	$29,2\pm1,5^{de}$	$29{,}5\pm1{,}5^{cde}$	$29,5\pm1,1^{cde}$	$30,7\pm1,2^{\mathrm{a}}$
M. indistinctus (seco)	$29,\!4\pm0,\!6^{\text{de}}$	$29{,}4\pm0{,}6^{de}$	$29{,}5\pm0{,}6^{cd}$	$29{,}8\pm0{,}7^{bc}$	$29,2\pm0,\!6^{de}$
M. indistinctus (chuvoso)	$28{,}6\pm1{,}6^{\rm f}$	$29,1\pm1,3^{\rm e}$	$30,1 \pm 1,3^{b}$	$29,2\pm1,1^{\text{de}}$	$30,6 \pm 1,2^{a}$

Letras sobescritas diferentes indicam diferença significativa entre os valores (Teste Tukey, P < 0.05); TA local, temperatura ambiental próximo à superfície do termiteiro. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Figura 3.10. Efeito da interação entre espécie de térmita, posição do sensor e estação do ano sobre as temperaturas médias diárias em ninhos de *Partamona seridoensis* habitando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

As figuras abaixo ilustram os mapas de calor nos diferentes tipos de termiteiros com ninhos de *P. seridoensis* nas estações seca e chuvosa do ano, com suas distribuições de temperaturas nas respectivas compartimentalizações (Figuras 3.11-3.12). Em ambas as estações do ano, as regiões centrais dos ninhos das abelhas (invólucro e/ou área de cria) tinham as temperaturas medias diárias mais elevadas. Os ninhos de *P. seridoensis* nos termiteiros de *C. cyphergaster* apresentaram as temperaturas médias diárias mais altas concentradas na região de cria, diferente dos termiteiros de *M. indistinctus* onde havia uma distribuição mais homogênea da temperatura na região central do ninho, que, além dos favos de cria, envolveu também a região com os potes de alimento. No período seco do ano (Figura 3.11) a região de crias de *P. seridoensis* nos termiteiros da espécie *M. indistinctus* apresentouse mais arrefecida do que o invólucro, já nos termiteiros de *C. cyphergaster* foi observada uma concentração de calor nesta mesma região. No período chuvoso (Figura 3.12), há um incremento de calor em todas as compartimentalizações, principalmente na região de cria dos ninhos de *P. seridoensis*.

Figura 3.11. Mapa térmico dos diferentes termiteiros com ninhos de *Partamona seridoensis* na estação seca do ano, com temperaturas médias diárias de 29,1 °C.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)


Figura 3.12. Mapa térmico dos diferentes termiteiros com ninhos de *Partamona seridoensis* na estação chuvosa do ano, com temperaturas médias diárias de 27,40°C.

Fonte: Elaboração do Autor (2019)

3.3.2.3 Influência da temperatura ambiental sobre as temperaturas médias diárias nos ninhos das abelhas colonizando termiteiros

As temperaturas médias diárias registradas nos ninhos de *P. seridoensis* (região de alimento, invólucro, área de cria) mostraram uma elevada dependência da temperatura ambiental (em termiteiros de *C. cyphergaster*; estação seca: R^2 aj _{média} = 78,9%; estação chuvosa: R^2 aj _{média} = 77,3%; em termiteiros de *M. indistinctus*; estação seca: R^2 aj _{média} = 71,2%; estação chuvosa: R^2 aj _{média} = 62,4%). Em geral, essa dependência foi maior na estação seca do que na estação chuvosa. Além disso, a temperatura ambiental exerceu uma influência maior sobre as temperaturas nos ninhos das abelhas quando colonizando termiteiros de *C. cyphergaster* do que em termiteiros de *M. indistinctus* (Figura 3.13).

Figura 3.13. Regressões lineares entre a temperatura ambiental (°C) e as temperaturas nas diferentes compartimentalizações nos ninhos de *Partamona seridoensis* colonizando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Com exceção da interação entre temperatura ambiental e temperatura na área de cria de *P. seridoensis* em termiteiros de *C. cyphergaster*, as inclinações das linhas de regressão (β) foram inferiores à 1,0, apontando a uma diminuição do efeito do ambiente sobre as temperaturas médias diárias nos ninhos das abelhas com o aumento da temperatura ambiental (Tabela 3.10). Essa atenuação do efeito foi mais acentuada na estação chuvosa do que na estação seca. Enquanto que na estação seca a temperatura média diária dentro dos ninhos das abelhas aumentou por volta de 0,9 °C a cada 1,0 °C de acréscimo da temperatura ambiental, esse aumento foi apenas entre 0,6 a 0,7 °C na estação chuvosa (em termiteiros de *C. cyphergaster*; estação seca: $\beta_{média} = 0,94$; estação seca: $\beta_{média} = 0,72$; em termiteiros de *M. indistinctus*; estação seca: $\beta_{média} = 0,86$; estação seca: $\beta_{média} = 0,61$). Os ambientes internos com maior atenuação do efeito da temperatura ambiental foram as áreas centrais dos ninhos das abelhas (invólucro + área de cria) com exceção dos ninhos em termiteiros de *C. cyphergaster* durante a estação seca, onde a temperatura na região central aumento por volta de 1,0 °C a cada grau de acréscimo da temperatura ambiental (Tabela 3.10).

Tabela 3.10. Influência da temperatura ambiental sobre a temperatura média diária nos ninhos de *Partamona seridoensis* colonizando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*. Dadas são as linhas de regressão com a fórmula geral: $TS = \hat{Y} + \beta TA$, onde TS = temperatura média diária medida em determinado ponto, $\hat{Y} =$ elevação da linha de regressão, $\beta =$ inclinação da linha de regressão, TA = temperatura ambiental média diária.

	Profundidade do sensor				
	Substrato	Região de alimento	Invólucro	Área de cria	
C. cyphergaster (Seco)	9,4 + 0,71 TA	9,5 + 0,71 TA	-0,03 + 1,0 TA	-1,1 + 1,1 TA	
C. cyphergaster (Chuvoso)	5,1 + 0,86 TA	4,9 + 0,88 TA	11,9 + 0,62 TA	11,6 + 0,67 TA	
M. indistinctus (Seco)	6,7 + 0,80 TA	3,5 + 0,92 TA	6,0 + 0,84 TA	5,9 + 0,83 TA	
M. indistinctus (Chuvoso)	10,8 + 0,65 TA	11,0 + 0,67 TA	11,4 + 0,63 TA	15,6 + 0,52 TA	
Fonte: Elaboração do Autor (2019)					

Principalmente na estação chuvosa, as temperaturas médias diárias nos ninhos de P. seridoensis registradas em compartimentos distintas foram influenciadas pela temperatura ambiental de formas diferentes (diferenças significativas entre valores β ; Apêndice A). Nessa fase experimental, o efeito da temperatura ambiental sobre a temperatura na região dos alimentos foi mais atenuado (valor β menor) em ninhos habitando termiteiros de M. *indistinctus* do que em ninhos habitando termiteiros de C. cyphergaster (Teste-t: t = 2,48, P =0,038). Em ninhos de P. seridoensis colonizando ninhos de C. cyphergaster, adicionalmente, a atenuação do efeito ambiental sobre a temperatura na área de cria foi maior comparada aos efeitos sobre a temperatura dos outros compartimentos avaliados (substrato de nidificação, Teste-t: t = 2,47, P = 0,039; região de alimento, Teste-t: t = 2,57, P = 0,033; invólucro, Testet: t = 2,52; P = 0,035) e ao efeito sobre a temperatura na área de cria na estação seca (Teste-t: t = -3,0, P = 0,016). Além disso, a temperatura diária média na região do alimento nos ninhos das abelhas dentro de termiteiros de M. indistinctus aumentou 0,92 °C a cada 1,0 °C de incremento da temperatura ambiental na estação seca, mas apenas 0,67 °C na estação chuvosa. Essa diferença na atenuação do efeito ambiental também foi estatisticamente significativa (Teste-*t*: t = -2,75, P = 0,025). Durante a estação seca a temperatura ambiental influenciou de forma semelhante as temperaturas diárias médias registradas nos ninhos das abelhas em ambos os tipos de termiteiro (Testes-t: P > 0.05; Apêndice A). Nos ninhos de P. seridoensis habitando termiteiros de M. indistinctus também não havia diferenças na atenuação do efeito ambiental sobre as temperaturas registradas nos compartimentos diferentes na estação chuvosa (Testes-*t*: P > 0.05; Apêndice A).

3.3.1.4 Amplitudes térmicas diárias em ninhos das abelhas colonizando termiteiros

Foi observada uma variação significativa das amplitudes térmicas diárias nos ninhos de *P. seridoensis* ao longo do estudo, atribuída principalmente à estação do ano ($\eta^2 = 86,1\%$) e a variações diárias da temperatura ambiental ($\eta^2 = 34,5\%$). Houve efeitos significativos, porém menores, também do tipo de termiteiro ($\eta^2 = 4,3\%$) e da posição do sensor ($\eta^2 = 3,7\%$) (Tabela 3.11).

Tabela 3.11. Modelo Linear Geralizado (GLM) e as variações na amplitude térmica diária em ninhos de *Partamona seridoensis* habitando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*.

Modelo Linear Geral	F	df	η^2
Modelo total	401,9 ***	20	89,1
Ordenada na origem	14,6 ***	1	1,5
Temperatura ambiental geral	514,7 ***	1	34,5
Espécie de térmita	43,8 ***	1	4,3
Posição do sensor	37,1 ***	4	3,7
Estação do ano	1515,0 ***	1	86,1
$Espécie \times Sensor \times Estação$	2,7 ***	4	1,1

* P < 0.05; *** P < 0.001; df, graus de liberdade; η^2 , tamanho do efeito (%). Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Em geral, a amplitude térmica diária média registrada nos ninhos das abelhas era maior na estação seca do que na estação chuvosa e maior em ninhos habitando termiteiros de *C. cyphergaster* do que em ninhos dentro de termiteiros de *M. indistinctus* (*C. cyphergaster*, estação seca: amplitude média = 4,6 °C, estação chuvosa: amplitude média = 4,2 °C; *M. indistinctus*, estação seca: amplitude média = 4,0 °C, estação chuvosa: amplitude média = 3,9 °C). Porém essas diferenças não foram significativas para a maioria das comparações entre compartimentos (Figura 3.14; Tabela 3.12).

	Posição do sensor				
Grupo experimental	TA local	Substrato	Região do Alimento	Invólucro	Área de cria
C. cyphergaster (seco)	$9,5\pm1,0^{\mathrm{a}}$	$4,9 \pm 1,4^{c}$	$4,\!4\pm0,\!7^{cde}$	4,8 ±0,7 °	$4,\!4\pm0,\!7^{cde}$
C. cyphergaster (chuvoso)	$8,2\pm1,6^{b}$	$4,3\pm0,8^{cde}$	$4,1\pm0,7^{\text{def}}$	$4,5\pm0,8^{cd}$	$4,0\pm0,7^{def}$
M. indistinctus (seco)	$9{,}8\pm1{,}5^{\mathrm{a}}$	$3{,}9\pm1{,}1^{\text{def}}$	$3{,}7\pm0{,}9^{\rm f}$	$3,9\pm1,0^{def}$	$4,4\pm0,8^{cde}$
M. indistinctus (chuvoso)	$8,2\pm1,5^{\mathrm{b}}$	$4,0\pm0,7^{\text{def}}$	$3{,}9\pm0{,}7^{\text{ef}}$	$3,9\pm0,6^{def}$	$3{,}9\pm0{,}6^{def}$

Tabela 3.12. Amplitudes térmicas diárias registradas em ninhos de Partamona seridoensishabitando termiteiros de Microcerotermes indistinctus e Constrictotermes cyphergaster.

Letras sobescritas diferentes indicam diferença significativa entre os valores (Teste Tukey, P < 0.05); TA local, temperatura ambiental próximo à superfície do termiteiro. Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Figura 3.14. Efeito da interação entre espécie de térmita, posição do sensor e estação do ano sobre as amplitudes térmicas diárias em ninhos de *Partamona seridoensis* habitando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

3.3.1.5 Influência da variação térmica ambiental sobre a amplitude térmica diária em ninhos das abelhas colonizando termiteiros

Em geral, a amplitude térmica diária registrada nos diferentes compartimentos dos ninhos de *P. seridoensis* mostrou uma dependência significativa da variação térmica diária do ambiente externo. Apenas a amplitude térmica na área de cria nos ninhos habitando termiteiros de *C. cyphergaster* foi independente de flutuações na temperatura ambiental durante a estação chuvosa (Figura 3.15). Nos ninhos habitando termiteiros de *C. cyphergaster*, a influência ambiental foi maior na estação seca do que na estação chuvosa, mas o contrário foi observado em ninhos de *P. seridoensis* dentro de termiteiros de *M. indistinctus* (em termiteiros de *C. cyphergaster*; estação seca: R^2 aj média = 30,1%; estação chuvosa: R^2 aj média = 24,2%; em termiteiros de *M. indistinctus*; estação seca: R^2 aj média = 17,1%; estação chuvosa: R^2 aj média = 53,2%) (Figura 3.15).

Figura 3.15. Regressões lineares entre a amplitute térmica ambiental (°C) e as amplitudes térmicas nas diferentes compartimentalizações nos ninhos de *Partamona seridoensis* colonizando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Todas as inclinações das linhas de regressão (β) eram inferiores do que 1,0 (Tabela 3.13) apontando a uma atenuação do efeito ambiental sobre a amplitude térmica intranidal com um aumento da variação térmica externa. Foi observado um aumento da amplitude térmica nos ninhos das abelhas e no substrato de nidificação entre 0,1 a 0,6 °C a cada grau célsius de incremento da variação térmica do ambiente externo (em termiteiros de *C. cyphergaster*; estação seca: $\beta_{média} = 0,35$; estação seca: $\beta_{média} = 0,22$; em termiteiros de *M. indistinctus*; estação seca: $\beta_{média} = 0,30$; estação seca: $\beta_{média} = 0,30$) (Tabela 3.13).

Tabela 3.13. Influência da variação térmica diária do ambiente externo sobre a amplitude térmica diária nos ninhos de *Partamona seridoensis* colonizando termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster*. Dadas são as linhas de regressão com a fórmula geral: $TS = \hat{Y} + \beta TA$, onde TS = temperatura média diária medida em determinado ponto, $\hat{Y} =$ elevação da linha de regressão, $\beta =$ inclinação da linha de regressão, TA = temperatura ambiental média diária.

	Profundidade do sensor			
	Substrato	Região de alimento	Invólucro	Área de cria
C. cyphergaster (Seco)	-1,9 + 0,55 TA	1,7 + 0,25 TA	0,9 + 0,33 TA	1,5 + 0,26 TA
C. cyphergaster (Chuvoso)	0,9 + 0,27 TA	1,5 + 0,19 TA	0,5 + 0,33 TA	2,6 + 0,07 TA ^{ns}
M. indistinctus (Seco)	0,2 + 0,32 TA	0,5 + 0,28 TA	1,0 + 0,27 TA	1,0 + 0,30 TA
M. indistinctus (Chuvoso)	0,12 + 0,32 TA	0,4 + 0,29 TA	0,2 + 0,30 TA	21,1 + 0,22 TA
^{ns} $P > 0,05$. Fonte: Elaboração do Autor (2019)				

3.4 DISCUSSÃO

O presente estudo teve como objetivo determinar, se a nidificação em termiteiros arborícolas tem alguma vantagem térmica para colônias de *P. seridoensis*. Essa espécie de abelha sem ferrão é endêmica da Caatinga (PEDRO; CAMARGO, 2003), bioma no nordeste do Brasil caracterizado por temperaturas ambientais médias próximas a 30 °C e os índices de radiação o ano todo (VASCONCELLOS et al. 2010a, ANDRADE et al. 2017). As condições ambientais extremas desse bioma exigem das colônias de abelhas eussociais uma termorregulação eficiente para manter a cria em condições térmicas ideais para seu desenvolvimento. Dada sua reduzida capacidade de termorregulação ativa, as abelhas sem ferrão dependem principalmente de mecanismos termorregulaçõos passivos incluindo o isolamento térmico fornecido pelo substrato de nidificação (JONES; OLDROYD, 2006). Neste estudo foram determinadas as características térmicas de termiteiros arborícolas de *C*.

cyphergaster e *M. indistinctus*, ambos tipos utilizados por *P. seridoensis* como substrato de nidificação (OLIVEIRA et al., 2016; FERNANDES et al., 2017; CAPÍTULO 2). Foi identificado que os termiteiros de *C. cyphergaster* não habitados pelas abelhas são mais termoestáveis ao longo do ano, porém os termiteiros de *M. indistinctus* mostram um isolamento térmico mais eficiente. Sob a presença de *P. seridoensis*, as temperaturas dentro de ambos os tipos de termiteiros foram mais elevadas do que em termiteiros sem abelhas, principalmente na região da cria durante a estação chuvosa, o que aponta a mecanismos ativos de termorregulação ativa pelas colônias de abelhas.

3.4.1 Condições térmicas em termiteiros não habitados por abelhas

Foram encontradas diferenças entre os dois tipos de termiteiros com respeito à estabilidade térmica ao longo do ano e ao isolamento térmico. Em ninhos de *M. indistinctus* observamos uma queda significativa das temperaturas médias diárias por até 7 °C na época chuvosa, mas não na estação seca. Já as temperaturas médias diárias de cupinzeiros de *C. cyphergaster* não apresentaram diferenças significativas comparadas ao meio externo em ambas as épocas do ano. Dadas a variação pequena nas temperaturas ambientais médias entre as estações chuvosa e seca na Caatinga (ANDRADE et al. 2017) e a elevada influência ambiental sobre o microclima nos termiteiros de *C. cyphergaster*, a situação térmica nesses cupinzeiros se mostrou estável ao longo do ano com temperaturas médias diárias variando entre variando entre 28 a 29 °C. As temperaturas médias diárias dentro dos termiteiros de *M. indistinctus* também dependiam da temperatura ambiental, porém em menor grau (valores R^2 aj menores), apontando a um isolamento térmico mais eficiente desse tipo de termiteiro. Essa elevada eficiência termoisolante dos ninhos de *M. indistinctus* foi corroborada pelas reduzidas amplitudes térmicas diárias comparadas às registradas nos ninhos de *C. cyphergaster*.

As diferenças térmicas analisadas entre os tipos de cupinzeiros podem ser associadas aos tipos de materiais utilizados e suas estruturas arquitetônicas distintas (JONES; OLDROYD, 2006). Os cupinzeiros do gênero *Microcerotermes* são construídos com material cartonado mais compacto e estratificado (NOIROT; DARLINGTON, 2000). Essa maior estratificação pode permitir maiores espaços vazios entre as camadas mais externas e o ninho interior e proporcionar um arrefecimento mais eficiente no interior dos termiteiros (KORB; LINSENMAYER, 2000b). Já cupinzeiros do gênero *Constrictotermes* são feitos com material terroso que, em geral, possuem um menor volume útil quando comparado a ninhos cartonados, sendo, portanto, mais densos (HERVIER et al., 2001). Estes cupinzeiros são compostos basicamente por solo umedecido e saliva, e sua cor varia de acordo com o tipo de solo onde estão inseridos (BEZERRA-GUSMÃO, 2008). A parte central de cupinzeiros da espécie *C. cyphergaster* possui uma coloração de tom mais escuro, graças à maior deposição de material excretado pelos construtores (MATHEWS, 1977). Esse material fecal cresce à medida que o volume dos termiteiros aumenta, sendo constituído também por materiais à base de celulose (NASCIMENTO, 2019; BERZERRA-GUSMÃO, 2008; BEZERRA-GUSMÃO et al., 2011). Estas características estruturais tornam os termiteiros da espécie *C. cyphergaster* mais termoestáveis quando comparados aos cupinzeiros de *M. indistinctus*.

Para este trabalho foram estudados termiteiros desabitados e que não possuíam ninhos de abelhas *P. seridoensis* em seus interiores. Eles foram utilizados tendo como o princípio de que a variação da temperatura em seus interiores não é muito diferente de cupinzeiros habitados. Diversos trabalhos que estudaram as interações entre termiteiros e o meio ambiente encontraram resultados semelhantes, muito embora as espécies estudadas variassem de subterrâneas às arborícolas. Em estudos realizados em termiteiros de constituição predominantemente arenosa/argilosa, como é o caso dos termiteiros da espécie *C. cyphergaster*, Korb e Linsenmair (2000a) verificaram que as temperaturas médias no interior de cupinzeiros de *Macrotermes bellicosus* foram semelhantes entre exemplares habitados e desabitados, provavelmente devido às características estruturais dos termiteiros. Sendo assim os estudos em cupinzeiros inativos pode servir de base comparativa aos termiteiros que possuem ninhos de abelhas ativas nos seus interiores.

Avaliando a temperatura no interior de termiteiros da espécie *Eutermes exitiosus*, Holdaway e Gay (1948) observaram que estes termiteiros epígeos são formados por uma mistura de material terroso e madeira parcialmente digerida, semelhante aos materiais construtivos das espécies aqui analisadas. Além disto, estes autores afirmam que a variação térmica nos cupinzeiros é causada pela maior concentração de umidade nos materiais que os compõe. Isto vem ao encontro dos resultados aqui observados, principalmente para termiteiros de *M. indistinctus*, que apresentaram uma maior variação entre os meios interno e externo justamente no período chuvoso do ano. O fator umidade para esta espécie foi suficiente clara para responder à variação de temperatura já que a regulação desta temperatura evoluiria através uma homeostase da umidade dentro do cupinzeiro (EMERSON, 1956). Holdaway e Gay (1948) também relataram que as construções concêntricas dos termiteiros e sua grande quantidade de espaços aéreos e cavidades sem saída, são áreas de baixa condutividade térmica, em que grandes mudanças de temperatura ocorrem de forma relativamente lenta. Esta menor condutividade térmica pode explicar o fato de termiteiros mais volumosos tenham uma menor flutuação de temperatura nos seus interiores, justamente pela sua arquitetura interna que possui cavidades e espaços aéreos maiores quando comparados a termiteiros de *M. indistinctus* (CAPÍTULO 2). Portanto, além das estruturas internas, os volumes dos cupinzeiros também podem agir de forma a proteger fisicamente contra os agentes da natureza, que é o caso dos termiteiros de *C. cyphergaster* (CAPÍTULO 2; NDLOVU; PÉREZ-RODRÍGUEZ, 2018).

As diferenças entre as temperaturas médias observadas, principalmente para termiteiros de *M. indistinctus* na época chuvosa (Tabela 3.2), são um indicativo de que esses cupinzeiros inativos são mais eficientes no isolamento térmico em temperaturas ambientais mais baixas, sendo também mais constantes em profundidades superiores a 20 cm, como é o caso dos cupinzeiros de *C. cyphergaster* (OMO, 1977). Da mesma forma, Lee e Wood (1971) consideraram que além de fornecer abrigo ideal para o desenvolvimento das colônias de cupins, as regiões mais centrais dos cupinzeiros são mais estáveis e isolam a região de crias das variações de temperatura do ambiente externo. São também nestas regiões mais centrais dos cupinzeiros, onde são encontradas com mais frequência os ninhos de abelhas *P. seridoensis* (CAPÍTULO 2).

As condições térmicas dos termiteiros inativos são mais influenciadas pelo ambiente (WOOD, 1988), com o auxílio de estruturas arquitetônicas que funcionam retendo ou dispersando calor (KORB 2003; THERAULAZ 1998). Porém, como visto nos resultados do estudo presente, os efeitos do ambiente variaram de acordo com a estação do ano. Principalmente para termiteiros de *C. cyphergaster* onde foi interessante notar que sua temperatura interna na estação chuvosa do ano foi mais alta do que a do ambiente (Figura 3.6), provavelmente devido a um efeito "guarda-chuva" que a cobertura, onde os cupinzeiros estavam localizados, forneceu, criando um micro-habitat de aquecimento, protegendo os termiteiros de fatores ambientais diretos, como a chuva e os ventos (NAMPA, 2019), além de provavelmente ser devido às propriedades de isolamento que a estrutura do cupinzeiro fornece naturalmente, atuando como um amortecedor gradual contra as temperaturas ambientes (WOOD, 1988).

Os organismos adaptados às regiões com maior estabilidade térmica, como as zonas tropicais, não toleram grande variações de temperatura (SOMERO, 2010). Como visto nos resultados, as temperaturas médias diárias nos termiteiros de *M. indistinctus* mostraram uma maior variação quando comparados aos cupinzeiros de *C. cyphergaster*, principalmente no

período chuvoso. A geração de calor metabólico nestes cupinzeiros, quando ativos, poderia compensar esta grande variação de temperatura nas camadas mais profundas, onde ficariam respectivamente as áreas de cria e alimento dos cupins (KORB; LINSENMAYER, 2000a). A falta deste calor metabólico pode ser a resposta às baixas temperaturas no interior dos termiteiros cartonados no período chuvoso, uma vez que são mais termoisolantes não permitindo o aquecimento de seu interior através da temperatura do ambiente. Diversos estudos apontam para um efeito tampão dos substratos frente às variações do ambiente, que pode auxiliar na manutenção da temperatura no interior dos termiteiros, mas que são auxiliados pela geração de calor metabólico nos seus interiores (HOLDAWAY; GAY,1948; GREAVES, 1964; BRISTOW: HOLT, 1987; LEPONCE et al., 1995; FULLER; POSTAVA-DAVIGNON, 2014).

3.4.2 Condições térmicas em ninhos de P. seridoensis habitando termiteiros arborícolas

Os ninhos de *P. seridoensis* inseridos em termiteiros de *M. indistinctus* e *C. cyphergaster* estavam localizados na região central destes termiteiros (CAPÍTULO 2), com a área de cria localizada, em média, a uma profundidade de 13 cm e 17 cm em cupinzeiros cartonados e de areia/argila respectivamente (CAPÍTULO 2). A temperatura média diária na área de cria nos ninhos de *P. seridoensis* foi de aproximadamente 30 °C em ambas as estações do ano, superando significativamente as temperaturas ambientais pelo menos na estação chuvosa (Tabela 3.9). Nas profundidades equivalentes nos cupinzeiros sem abelhas (profundidades de 10, 15 e 20 cm) foram registradas temperaturas médias diárias entre 21,6 °C a 29,0 °C (Tabela 3.2). Apesar da influência significativa da temperatura ambiental sobre as temperaturas registradas nos ninhos das abelhas, essa influência era menor comparada à sobre os termiteiros não habitados (menores valores R^2 aj). Além disso, foi observada uma atenuação desse impacto ambiental com o aumento da temperatura externa, principalmente na estação chuvosa, nos ninhos de *P. seridoensis*. Todas essas observações apontam a algum tipo de termorregulação ativa no interior dos ninhos das abelhas sem ferrão (Figuras 3.16).

Em ninhos de *M. indistinctus* as abelhas deveriam termorregular de maneira mais intensiva principalmente no período chuvoso, uma vez que a região propícia para a área de cria (entre 10 e 20 cm de profundidade) teve por volta dos 23°C nos termiteiros não colonizados por *P. seridoensis*. Já no período seco, a temperatura média nessa mesma profundidade foi por volta dos 29,5 °C, exigindo, portanto, um menor esforço termorregulatório por parte das abelhas (Figura 3.16). Os resultados referentes às

temperaturas médias para os cupinzeiros da espécie *C. cyphergaster* apontam um menor esforço termorregulatório em ambas as estações do ano, onde no período chuvoso a região de crias teve por volta dos 28 °C, valores próximos ao do período seco que ficou na casa dos 29 °C (Figura 3.16). Porém ambas as espécies de cupinzeiros possuíram características isolantes únicas, onde, os cupinzeiros cartonados tiveram um maior poder isolante no período chuvoso e de retenção do calor no período seco. Diferentemente dos termiteiros de areia/argila que possuíram a característica de terem uma maior homogeneidade de calor ao longo do substrato, sendo seu isolamento térmico explicado devido ao maior volume, que acarreta consequentemente em uma menor condutibilidade térmica. Mesmo que haja diferenças entre os tipos de substratos, em ambos os cupinzeiros as abelhas conseguiram termorregular a área de cria de maneira satisfatória, alcançando temperaturas médias similares nas duas estações do ano.

Figura 3.16. Mapa térmico comparativo das temperaturas nas diferentes compartimentalizações e profundidades de ninhos de abelhas *Partamona seridoensis* e termiteiros das espécies *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* no período seco (a) e no período chuvoso (b) do ano. As temperaturas médias do ambiente nas estações seca e chuvosa foram respectivamente 29,1 °C e 27,4 °C.







Fonte: Elaboração do Autor (2019)

A maior produção de calor na parte central dos ninhos de P. seridoensis na estação chuvosa possivelmente foi resultado de um aumento na produção de cria e, consequentemente, na população dos indivíduos adultos nessa época do ano devido ao aumento na oferta de alimento no ambiente (MAIA-SILVA et al., 2015, 2016; HRNCIR et al., 2019). Com o aumento de larvas e pupas em desenvolvimento, há uma atividade metabólica maior na região da cria, resultando em um aumento da temperatura próximos aos favos (FREE; SIMPSON, 1963; PETZ et al., 2004; ROLDÃO, 2011; DANTAS, 2014). O aumento da população adulta, por outro lado, resulta em uma disponibilidade de mais indivíduos para atividades termorregulatórias, tais como o aquecimento ativo da cria (ROLDÃO-SBORDONI et al., 2019). A retenção do calor adicional é proporcionada pelo invólucro de composição cerosa com várias camadas. Este invólucro, mostrou-se eficiente na retenção do calor principalmente no período chuvoso do ano, época com as menores médias de temperatura do ambiente e que se não fossem bloqueadas seriam prejudiciais ao pleno desenvolvimento das colônias (ROUBIK; PERALTA, 1983). A diferença entre os valores médios registrados entre região do invólucro e da área de cria foi significativamente diferente em ambas as estações do ano (Tabela 3.9), onde o invólucro funcionou como uma barreira térmica, permitindo que as temperaturas na região de crias fossem semelhantes durante todo o período experimental. Caso não houvesse equilíbrio térmico nesta região as colônias poderiam vir a morrer, uma vez que temperaturas fora da faixa térmica ideal afetariam negativamente o desenvolvimento dos indivíduos em formação (JONES; OLDROYD, 2006).

Em geral, as abelhas sem ferrão não são tão eficientes na regulação do microambiente do ninho quanto abelhas do gênero *Apis*, e, assim, dependem de um maior grau do clima ambiental onde nidificam, neste caso o clima semiárido (KRONENBERG; HELLER, 1982; BRASIL, 2013; JONES; OLDROYD, 2006; DANTAS et al., 2016). Por serem nativas de uma região com uma elevada temperatura ambiental, as abelhas *P. seridoensis* provavelmente tiveram um maior esforço na regulação da temperatura interna nos períodos mais frios do ano, já que os resultados demonstraram que a influência do ambiente externo foi menor na estação chuvosa, principalmente em ninhos inseridos em termiteiros da espécie *M. indistinctus* (Tabela 3.10).

A fim de estimar a eficiência termorregulatória dos substratos, foram considerados dois critérios (CHOWN; NICHOLSON, 2004): (1) Uma termorregulação perfeita implica em uma temperatura interna independente da externa; (2) Quanto mais dependente a temperatura interna da externa, menor a capacidade termorregulatória. Estimado pelos coeficientes de regressão (R^2 aj) e pelas inclinações das linhas de regressão (β), a influência da temperatura

ambiental sobre as temperaturas nos ninhos das abelhas era maior em termiteiros de *C. cyphergaster* do que em cupinzeiros de *M. indistinctus* em ambas as estações do ano. Na época chuvosa, para cada grau que aumenta no ambiente externo a temperatura na área de cria em cupinzeiros de *C. cyphergaster* aumentaria 0,7 °C, contra 0,5 °C em termiteiros de *M. indistinctus*. Já na época seca, o aumento para cada grau do meio externo seria respectivamente de 1,1 °C e 0,8 °C nas áreas de cria de cupinzeiros das espécies *C. cyphergaster* e *M. indistinctus*. Sendo assim, a nidificação exclusiva em termiteiros da espécie de *C. cyphergaster* exigiria um ambiente mais quente ou uma maior termorregulação ativa por parte das abelhas, acarretando em perdas energéticas úteis que poderiam ser utilizadas para outros fins, como coleta de recursos florais ou a melhoria e ampliação da estrutura dos ninhos.

Ao analisar a influência do clima sobre os diferentes tipos de cupinzeiros, demonstrouse que termiteiros da espécie *M. indistinctus* foram menos afetados pelo clima, mostrando assim que abelhas *P. seridoensis* teriam um maior gasto energético para alcançar temperaturas ideais, porém um menor custo de energia para manter a homeostase neste tipo de cupinzeiro. Já abelhas nidificadas em cupinzeiros de *C. cyphergaster* teriam um menor esforço termorregulatório para alcançar níveis ótimos de temperatura, mas teriam que utilizar mecanismos ativos de termorregulação com maior frequência, uma vez que o substrato circundante sofre uma maior influência do meio externo. Isto provavelmente se deveu aos diferentes tipos de materiais encontrados nas suas composições, influenciando nos fatores que retém ou dispersam o calor, como a absorção de água, densidade e porosidade dos materiais ou mesmo suas características construtivas, que podem incluir, por exemplo, túneis para a ventilação do ar ou exaustão do calor interno. Cada uma dessas variáveis atua de forma direta sobre os cupins, que como as abelhas, possuem cutículas finas sensíveis ao ressecamento e grandes flutuações de temperatura, portanto os termiteiros devem ser construídos de tal forma que promovam condições homeostáticas ideais no interior dos seus ninhos (KORB, 2010).

Os dados apresentados mostraram que houve uma menor influência da temperatura externa na região de crias no período chuvoso em termiteiros de *M. indistinctus*. Isto pôde ser devido a fatores como uma maior quantidade de lamelas de invólucro; camadas mais grossas de batume ou mesmo uma regulação ativa de temperatura mais acentuada, já que termiteiros vazios desta espécie de cupins apresentaram temperaturas internas mais baixas quando comparadas aos termiteiros de *C. cyphergaster*. Outra característica que aponta para uma menor atividade termorregulatória das abelhas em cupinzeiros de *M. indistinctus* seria a estrutura arquitetônica, já que cupinzeiros desta espécie possuem uma parede de substrato

mais delgada quando comparadas a termiteiros de *C. cyphergaster*, tendo, portanto, uma barreira física isolante mais eficiente frente ao ambiente externo (CAPÍTULO 2).

Ao observar as amplitudes térmicas em termiteiros povoados por abelhas *P. seridoensis* (Tabela 3.12), notou-se que não houve diferença estatística entre os diferentes tratamentos. Isto pode ser devido ao fato das abelhas arquitetarem mecanismos passivos para se proteger das variações térmicas do meio. Estes mecanismos podem ser, por exemplo, o aumento da quantidade de lamelas no período chuvoso ou a remoção de tais camadas no período seco, colaborando respectivamente para a retenção e liberação do calor metabólico produzido pelos indivíduos adultos ou os mais jovens. Visto que termiteiros de *M. indistinctus* são mais termoisolantes e que não houve diferença estatística entre as amplitudes da área de cria de ambos os tipos de termiteiros (Tabela 3.12), pode se dizer que houve um provável maior esforço termorregulatório por parte das abelhas nidificadas em *C. cyphergaster*. Isto indica que a mesma espécie de abelha sofreu influências distintas do ambiente devido à mudança do substrato circundante. Outros trabalhos também observaram o mesmo tipo de comportamento, o que indica que existem materiais isolantes mais efetivos que tendem a diminuir a pressão seletiva no controle da temperatura (SUNG et al, 2008; GREVES, 1964; FERREIRA, 2014).

A influência da temperatura ambiental na amplitude térmica dos ninhos de *P*. *seridoensis* inseridos em termiteiros de *C. cyphergaster* não foi significativa apenas na área de cria no período chuvoso (Tabela 3.12). Isto pode ser explicado provavelmente devido a um maior poder tampão deste tipo de substrato, que bloqueia a influência da variação de temperatura do meio externo perante o interior dos ninhos. Já a significância observada nos ninhos de *M. indistinctus* no período chuvoso pode ser explicado pela provável maior absorção e retenção de umidade em sua estrutura, fazendo com que a temperatura haja de forma mais contundente sobre o substrato circundante do ninho, já que a água possui um elevado calor específico influenciando a amplitude térmica para este tipo de termiteiro.

Mesmo que a faixa de variação térmica seja semelhante entre os tipos de cupinzeiros, houve uma diferença estatística mais ampla entre as temperaturas observadas nas diferentes estações do ano (Tabela 3.9). Os valores de temperatura observados no período seco foram menores quando comparados ao chuvoso. Essa reduzida variação diária na temperatura no período chuvoso provavelmente é causada por um acréscimo da população de abelhas no interior dos ninhos, onde os diversos indivíduos produzem calor metabólico, e consequentemente incrementam a temperatura média no interior dos ninhos. Este aumento populacional é causa de uma maior oferta de recursos florais e consequentemente uma maior taxa de postura da rainha (MAIA-SILVA et al., 2015, 2016). Já no período seco há uma

menor oferta de alimento, o que causa um declínio progressivo na população adulta, ficando as abelhas, portanto, restritas às atividades obrigatórias da colônia, diminuindo o número de indivíduos, o calor metabólico e consequentemente a temperatura na região de crias na colônia. Além disso, há uma diminuição no número de operárias mobilizadas para regular a temperatura, o que resulta em uma termorregulação menos eficiente, porém menos requerida, já que uma menor oferta de alimento acarreta em uma menor quantidade de crias para manter e, assim, aumentando a dependência da temperatura ambiental (HRNCIR et al., 2019).

Portanto a nidificação em cupinzeiros pode ser considerada uma vantagem evolutiva já que bloquearam com maior sucesso as temperaturas elevadas do meio, comprovando assim que as abelhas *P. seridoensis*, obrigatoriamente termitófilas e endêmica do bioma caatinga, estão perfeitamente adaptadas as temperaturas ambientais elevadas do clima semiárido (PEDRO; CAMARGO, 2003; FERREIRA et al., 2017; MIRANDA et al., 2017). Outras espécies de abelhas provavelmente também se aproveitam das características termoisolantes dos cupinzeiros (KORB, 2000a; 2003; 2010), já que cerca de 50 espécies de abelhas (solitárias e sociais) já foram encontradas nidificando em termiteiros dos gêneros *Nasutitermes, Microcerotermes, Constrictotermes* etc. (CARRIJO et al., 2012; CARVALHO et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2016).

3.4.3 Qual o melhor tipo de substrato?

A escolha do melhor tipo de cupinzeiro a ser utilizado na nidificação de abelhas *P. seridoensis* pode se dar por conta do tipo de substrato termoisolante, mas também por outros fatores, como a agressividade do hospedeiro, cavidade pré-existente ou mesmo a antropização do ambiente onde está inserida a abelha, tudo dependerá do contexto ao qual a nova nidificação se dará. Na Caatinga cupinzeiros de ambas as espécies ocorrem naturalmente, porém os que se alimentam de madeira (*M. indistinctus*) são mais afetados pela ação antropogênica, como por exemplo corte da vegetação nativa, queimadas e plantação de pastagem de animais domésticos, além das variações climáticas sazonais. Esta espécie de cupim é indicador biológico da qualidade ambiental nas áreas da Caatinga, enquanto *C. cyphergaster* ocorre também em ambientes mais degradadas (VIANA-JUNIOR et a.,2014; VASCONCELLOS et al., 2010b). Portanto, hoje em dia, possivelmente, a nidificação em termiteiros ocorre mais em *C. cyphergaster* do que em *M. indistinctus* dada o aumento da degradação ambiental.

Em questões térmicas, os cupinzeiros da espécie *M. indistinctus* se apresentam melhores para abelhas sem ferrão, uma vez que são mais termoisolantes quando comparados aos termiteiros de *C. cyphergaster*, mesmo que este também tenha características térmicas relevantes como a termoestabilidade. A ocupação pelas abelhas ocorre preferencialmente em cavidades pré-existentes, inclusive em cupinzeiros que possuam ocos com um dimensionamento adequado (CAPÍTULO 2; OLIVEIRA, 2015; BARRETO; CASTRO, 2007). Além disso, a defensividade dos cupins também podem ser um dos fatores que auxiliam no sucesso da nidificação, onde cupins da espécie *C. cyphergaster* exibem um comportamento mais agressiva frente as abelhas através de mordidas e esguicho de veneno, já os cupins da espécie *M. indistinctus*, praticamente não exibem comportamento agressivo (OLIVEIRA, 2015; NOIROT; DARLINGTON, 2000).

Levando em consideração os tipos de material utilizados os substratos dos cupinzeiros de *C. cyphergaster*, são basicamente feitos de particulados de areia/barro, já os termiteiros de *M. indistinctus* possuem uma menor proporção de areia/barro em sua composição, tendo uma maior concentração de resinas de madeiras em sua composição, apresentando um aspecto cartonado. Além disso caso seja necessário escavar alguma das paredes internas dos termiteiros, os cartonados são menos trabalhosos uma vez que são menos volumosos, fazendo com que haja um menor gasto energético (CAPÍTULO 2).

REFERÊNCIAS

ALENCAR LIMA, R. A. F., MENEZES, H. E. A., & DE BRITO, J. I. B. Diagnóstico De Tendência De Mudanças Na Temperatura Do Ar No Nordeste Setentrional. **Revista** Caatinga, 23(2). 2010.

ALMEIDA, C. O. Ensaios: Da amostra ao teorema do limite central Um pouco dos fundamentos e uma aplicação prática – Cruz das Almas, BA : Embrapa Mandioca e Fruticultura, 2019. 40 p. il.; (Documentos/ Embrapa Mandioca e Fruticultura, ISSN 1809-4996.233).

ANDRADE, E.M., AQUINO, D.N., CHAVES, L.C.G., LOPES, F.B. Water as capital and its uses in the Caatinga. In: SILVA, J.M.C., LEAL, I.R., TABARELLI, M. (Eds.) Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 281–302.

ARAÚJO, S. D. A Região Semiárida do Nordeste do Brasil; Questões Ambientais e possibilidades de Uso Sustentável dos Recursos. **Rios Eletrônica–Revista Científica da FASETE**. *Ano*, *5*. 2011.

AYOADE, J. O. Introdução à climatologia para os trópicos. São Paulo: Difel, 1986. BARRETO, L. S; CASTRO, M. S. de. Ecologia de nidificação de abelhas do gênero *Partamona* (Hymenoptera: Apidae) na caatinga, Milagres, Bahia. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 1, p. 87-92, 2007.

BATISTA, M. A.; RAMALHO, M.; SOARES, A. E. E. Nesting sites and abundance of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) in heterogeneous habitats of the Atlantic rain forest, Bahia, Brazil. **Lundiana**, v. 4, n. 1, p. 19-23, 2003.

BEZERRA-GUSMÃO MA, História natural de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Isoptera; Termitidae) em uma área de caatinga do cariri paraibano, no nordeste do Brasil. **Thesis Ph.D**., Universidade Federal da Paraíba. 2008.

BEZERRA-GUSMÃO, Maria A. et al. Are nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) important in the C cycle in the driest area of semiarid caatinga in northeast Brazil? **Applied Soil Ecology**, [s.l.], v. 47, n. 1, p.1-5, jan. 2011.

BRASIL, D. de F. et al. Internal ambience of bee colonies submitted to strengthening management by adding broods. **Engenharia Agrícola**, v. 33, n. 5, p. 902-909, 2013.

BRISTOW, K.L. & HOLT, J.A. Can termites create local energy sinks to regulate mound temperature? **Journal of Thermal Biology**, 12, 19–21. 1987.

CARRIJO, T. F.; GONÇALVES, R. B.; SANTOS, R. G. Review of bees as guests in termite nests, with a new record of the communal bee, *Gaesochira obscura* (Smith, 1879)(Hymenoptera, Apidae), in nests of *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (Isoptera, Termitidae, Apicotermitinae). **Insectes Sociaux**, v. 59, n. 2, p. 141-149, 2012.

CARVALHO, A.T.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. Register of a new nidification substrate for *Melipona subnitida* Ducke (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): the arboreal nest of the termite *Constrictotermes cyphergaster* Silvestri (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Sociobiology**, 61: 428-434. (2014). doi: 10.13102/sociobiology.v61i4.428-434

CAMARGO, J. M. F; PEDRO, S. R. M. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona Schwarz*, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) -bionomia e biogeografia. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, n. 3, p. 311-372, 2003.

CHOWN, S. L.; NICHOLSON, S. W. Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns. Oxford University Press, New York. 243pp. 2004.

DANTAS, M. R. T. et al. Thermogenesis in stingless bees: an approach with emphasis on brood's thermal contribution. **Journal of Animal Behaviour and Biometeorology**, v. 4, n. 4, p. 101-108, 2016.

DANTAS, M.R.T. Thermogenesis and distribution of heat by brood of stingless bees and its relation to the stage of development in semi-arid environment. 2014. 67 f. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal) - Universidade Federal Rural do Semi-Árido, Mossoró, 2014.

DECHMANN, D. K. N; KALKO, E. K.V; KERTH, G. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits. **Evolutionary Ecology Research**, v. 6, n. 7, p. 1037-1050, 2004.

EMERSON, A. E. Regenerate Behavior and Social Homeostasis of Termites. **Ecology**, *37*(2), 248–258. 1956. doi:10.2307/1933137

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. **Studies on Neotropical fauna and Environment**, *30*(4), 193-205. 1995.

EMERSON, A. E. Termite nests—a study of the phylogeny of behavior. **Ecological Monographs**, *8*(2), 247-284. 1938.

FERNANDES, M.F.; QUEIROZ, L.P.d. Vegetação e flora da Caatinga. **Ciência e Cultura** 2018, 70, 51–56.

FERNANDES, C. R. M. et al. Nesting substrate characteristics of *Partamona seridoensis* Pedro & Camargo (Hymenoptera: Apidae) in areas of dry forest in Brazil. **Sociobiology**, v. 64, n. 1, p. 26-32, 2017.

FERREIRA, N. da S. 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.

FERREIRA, N. DA S.; TEIXEIRA-SOUZA, V. H. DA S.; SÁ FILHO, G. F.; MAIA-SILVA, CAMILA; HRNCIR, M.: Como a abelha jandaíra consegue sobreviver no calor da Caatinga? IN: HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. A abelha jandaíra: no passado, presente e no futuro. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 149-154.

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

FULLER, C. A., & POSTAVA-DAVIGNON, M. Termites like it hot and humid: the ability of arboreal tropical termites to mediate their nest environment against ambient conditions. **Ecological Entomology**, *39*(2), *253–262*. 2014. doi:10.1111/een.12094

GREAVES, P.J.M. Temperature studies of termite colonies in living trees. Australian Journal of Zoology, 12, 250–262. 1964.

HEINRICH, B; ESCH, H. Thermoregulation in bees. American Scientist, v. 82, n. 2, p. 164-170, 1994.

HEINRICH, B. Social thermoregulation. In: **The Hot-Blooded Insects**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 447-509. 1993.

HERVIER, B. et al. Etude des structures internes des nids de termites par analyse d'image. In: Actes Colloq Insectes Soc. 2001. p. 45-49.

HOLDAWAY, F. G.; GAY, F. J. Temperature studies of the habitat of *Eutermes exitiosus* with special reference to the temperatures within the mound. **Australian Journal of Biological Sciences**, v. 1, n. 4, p. 464-494, 1948.

HÖLLDOBLER B, WILSON E. O. The super-organism – the beauty, elegance, and strangeness of insect societies. W. W. Norton & Company Inc., New York. 2009.

HRNCIR, M.; MAIA-SILVA, C.; TEIXEIRA-SOUZA, V. H. S.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Stingless bees and their adaptations to extreme environments. **Journal of Comparative Physiology** A, v. 205, p. 415-426, 2019.

INSTITUTO DE DEFESA DO MEIO AMBIENTE (IDEMA). Instituto de desenvolvimento sustentável e meio ambiente do Rio Grande do Norte. **Perfil do Município – Pau dos Ferros**. Natal, 2008.

JONES, J.; OLDROYD, B. Nest Thermoregulation in Social Insects. Advances in Insect Physiology. 33. 153-191. 10.1016/S0065-2806(06)33003-2. 2006.

KERR, W. E.; SAKAGAMI, S. F.; ZUCCHI, R.; PORTUGAL-ARAÚJO, V. D.; CAMARGO, J. D. Observações sobre a arquitetura dos ninhos e comportamento de algumas espécies de abelhas sem ferrão das vizinhanças de Manaus, Amazonas (Hymenoptera, Apoidea). In **Atas do Simpósio sobre a biota Amazônica** (Vol. 5, pp. 255-309). Rio de Janeiro: Conselho Nacional de Pesquisas. 1967.

KISTNER, D. H. The biology of termitophiles. Biology Of Termites 1 (1969): 525-557.

KÖNIG, H. Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates. Springer Science & Business Media, 2006.

KORB, J.; LINSENMAYER, K. E. Thermoregulation of termite mounds: what role does ambient temperature and metabolism of the colony play? **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 357-363, 2000a.

KORB, J. LINSENMAYER, K. E. Ventilation of termite mounds: new results require a new model. **Behavioral Ecology**, v. 11, p. 486-494, 2000b.

KORB, J. Thermoregulation and ventilation of termite mounds. **Naturwissenschaften**, *90*(5), 212-219. 2003.

KORB, J. Termite mound architecture, from function to construction. In: **Biology of termites: a modern synthesis**. Springer, Dordrecht, 2010. p. 349-373.

KOVAC, H., KÄFER, H.; STABENTHEINER, A.; COSTA, C. Metabolism and upper thermal limits of *Apis mellifera carnica* and *A. m. ligustica*. **Apidologie**, *45*(6), 664-677. 2014.

KRONENBERG, F.; HELLER, H. C. Colonial thermoregulation in honey bees (Apis mellifera). Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology, v. 148, n. 1, p. 65-76, 1982.

LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; DA SILVA, J. M. C. **Ecologia e conservação da Caatinga**. Editora Universitária UFPE, 2003. 804p.

LEE, K. E., and WOOD, T. G. '**Termites and Soils**.' (Academic Press, Inc.: London and New York. 251p. 1971.

LEPONCE, M.; ROISIN, Y.; PASTEELS, J. M. Environmental influences on the arboreal nesting termite community in New Guinean coconut plantations. **Environmental Entomology**, v. 24, n. 6, p. 1442-1452, 1995.

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

LORENZON, M.C.; BANDEIRA, A.; AQUINO, H. & MARACAJÁ-FILHO, N. Relationship between *Partamona* (HYM., APIDAE) and *Constrictotermes* (ISOP., TERMITIDAE) in the semiarid region of the Paraíba state, Brazil. **Revista Nordestina de Biologia**, 13(1/2): 61-68. 1999.

LÜSCHER, M. Air-conditioned termite nests. **Scientific American**, v. 205, p. 138-145, 1961. MACÍAS-MACÍAS, J. O., QUEZADA-EUÁN, 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**, *42*(6), 679-689. 2011a.

MACÍAS-MACÍAS, J. O.; QUEZADA-EUÁN, J. J.; GONZÁLEZ, J. M. T. Effect of lodging type on the internal temperature and humidity of colonies of *Melipona colimana* (Hymenoptera: Meliponini) from a Mexican temperate zone. **Journal of Apicultural Research**, v. 50, n. 3, p. 235-241, 2011b.

MAIA-SILVA, C.; SILVA, C.I. da; HRNCIR, M.; QUEIROZ, R.T. de; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. **Guia de plantas visitadas por abelhas na Caatinga**. Fortaleza: Fundação Brasil Cidadão, 2012. 98p.

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

MAIA-SILVA, C.; HRNCIR, M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; SCHORKOPF, D.L.P. Stingless bees (*Melipona subnitida*) adjust brood production rather than foraging activity in response to changes in pollen stores. **Journal of Comparative Physiology** A, v. 202, p. 723-732, 2016.

MARDAN, M.; KEVAN, P. G. Critical temperatures for survival of brood and adult workers of the giant honeybee, *Apis dorsata* (Hymenoptera: Apidae). **Apidologie**, *33*(3), 295-302. 2002.

MARENGO, J. A.; TORRES, R. R.; ALVES, L. M. Drought in Northeast Brazil—past, present, and future. **Theoretical and Applied Climatology**, v. 129, p. 1189-1200, 2017.

MARTINS, C. F. Comunidade de abelhas (Hym., Apoidea) da caatinga e do cerrado com elementos de campo rupestre do estado da Bahia, Brasil. **Revista Nordestina de Biologia**, *9*(2), 225-257. 1994.

MARÔCO, J.. Análise Estatística com o SPSS Statistics.: 7^a edição. ReportNumber, Lda, 2018.

MATHEWS, A. G. A. **Studies on termites from the Mato Grosso state**, Brazil. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1977, 267 p.

MICHENER, C. D. The Meliponini. Pot-Honey. Springer New York, 2013. 3-17.

MICHENER, C. D. The social behavior of the bees: a comparative study (Vol. 73, No. 87379). Harvard University Press. 1974.

MICHENER, C. D. Evolution of the nests of bees. **Integrative and Comparative Biology** 4.2: 227-239. 1964.

MIRANDA, E. A. et al. Pleistocene climate changes shaped the population structure of *Partamona seridoensis* (Apidae, Meliponini), an endemic stingless bee from the Neotropical dry forest. **Plos One**, v. 12, n. 4, p. e0175725, 2017.

MMA - Ministério do Meio Ambiente. **Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga.** Universidade Federal de Pernambuco/Fundação de Apoio ao desenvolvimento da conservação do Brasil. Fundação Biodiversidade. Brasília, Embrapa Semi-árido. 2002.

NAMPA, Gosego. Mutualistic association between Num-num (*Carissa bispinosa*) and mounds of Snouted harvester termites (*Trinervitermes trinervoides*) in a semi-arid savanna. 2019. Tese de Doutorado. University of the Free State.

NDLOVU M. and Pérez-Rodriguez A.D. Temperature fluctuations inside savanna térmite mounds: do size and plant shade matter? **Journal of Thermal Biology** 74: 23–28. 2018.

NASCIMENTO, C. C.. Variação da riqueza de fungos em ninhos de diferentes tamanhos de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Termitidae). 38 p. 2019.

NICOLSON, S. W. Water homeostasis in bees, with the emphasis on sociality. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. 3, p. 429-434, 2009.

NIEH, J. C.; SÁNCHEZ, D. Effect of food quality, distance and height on thoracic temperature in the stingless bee *Melipona panamica*. Journal of Experimental Biology, v. 208, n. 20, p. 3933-3943, 2005.

NOBRE, T.; ROULAND-LEFÈVRE, C.; AANEN, D. K. Comparative biology of fungus cultivation in termites and ants. In: **Biology of Termites: a modern synthesis**. Springer, Dordrecht, 2010. p. 193-210.

NOIROT, C.; DARLINGTON, J. P. E. C. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Springer, Dordrecht, 2000. p. 121-139.

OLIVEIRA, T. F. F. N., DA SILVA, L. L., & HRNCIR, M. Opportunistic Occupation of Nests of Microcerotermes spp. Silvestri (Termitidae, Termitinae) by Partamona seridoensis Camargo & Pedro (Apidae, Meliponini) in the Brazilian Tropical Dry Forest. **Sociobiology**, 63(1), 731-734. 2016.

OLIVEIRA, T. F. F. N. Um estranho no ninho: a relação entre uma espécie de abelha sem ferrão termitófila obrigatória *Partamona seridoensis* e cupins nosemiárido do Rio Grande do Norte / Thiago Felipe Fonseca Nunes de Oliveira. - Mossoró, 2015. 26f: il.

OMO, M. S. L. Temperature Studies of the Mounds and Environment of *Amitermes evuncifer* Silvestri (Isoptera: Termitidae). **Australian Journal of Zoology**, v. 25, n. 4, p. 711-719, 1977.

PEDRO, S. R. M.; CAMARGO, J. M. F. Meliponini neotropicais: o gênero Partamona Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae). **Rev. Bras. Entomol.**, São Paulo, v. 47, supl. 1, p. 1-117, 2003. http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262003000500001.

PRADO, D.E. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, R.I.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. da. **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003. 823p.

PETZ, M.; STABENTHEINER, A.; CRAILSHEIM, K. Respiration of individual honeybee larvae in relation to age and ambient temperature. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 174, p. 511-518, 2004.

RIOS, I. Q.; DO VALE, R. D. M. C. Análise morfométrica e NDVI como subsídio para o estudo do processo de degradação dos solos na bacia hidrográfica do rio Vaza-Barris-Ba. **Anais XVII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto** - SBSR, João Pessoa-PB, Brasil, 25 a 29 de abril de2015, INPE. 2015.

ROLDÃO-SBORDONI, Y. S. et al. Scientific Note: Warming Nurses, a New Worker Role Recorded for the First Time in Stingless Bees. **Journal Of Economic Entomology**, v. 112, n. 3, p. 1485-1488, 2019.

ROLDÃO, Y.S. Termorregulação colonial e a influência da temperatura no desenvolvimento da cria em abelhas sem ferrão, *Melipona scutellaris* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). 2011. 90 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Faculdade de Filosoia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2011.

ROUBIK, D. W. Stingless bee nesting biology. Apidologie, v. 37, n. 2, p. 124, 2006.

ROUBIK, D. W. Nest and colony characteristics of stingless bees from Panama (Hymenoptera: Apidae). Journal of the Kansas Entomological Society (1983): 327-355.

ROUBIK, David W.; PERALTA, Francisco Javier Aquilera. Thermodynamics in nests of two Melipona species in Brasil. Acta Amazonica, v. 13, n. 2, p. 453-466, 1983.

SAKAGAMI, S.F; YAMANE, S. Notes on the taxonomy and nest architecture of the Taiwanese stingless bee *Trigona (Lepidotrigona) ventralis hoozana*. Bulletin of the Faculty of Education, Ibaraki University (Natural Sciences), 33, 37–48. 1984.

SAKAGAMI, S. F. Stingless bees. In: HERMANN, H. R. (Ed.). Social Insects. New York: Academic, v. 3, 1982. p. 361-423

SOMERO, G. N. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. **Journal of Experimental Biology**, v. 213, n. 6, p. 912-920, 2010.

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.

THERAULAZ, G.; BONABEAU, E.; DENEUBOURG, J. L. The origin of nest complexity in social insects. **Complexity**, 3(6), 15-25. 1998.

VASCONCELLOS, A., ANDREAZZE, R., ALMEIDA, A.M., ARAUJO, H.F.P., OLIVEIRA, E.S., OLIVEIRA, U. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n. 3, p. 47-476. 2010a.

VASCONCELLOS, A. et al. Termite assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 2, p. 298-302, 2010b.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. **Ecorregiões proposta para o bioma caatinga**. 1. ed. Recife PE: Associação Plantas do Nordeste; Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil, 2002. p. 76.

VIANA-JUNIOR, A. B. et al. Termite assemblages in dry tropical forests of Northeastern Brazil: Are termites bioindicators of environmental disturbances?. **Sociobiology**, v. 61, n. 3, p. 324-331, 2014.

VOLLET-NETO, A.; MENEZES, C.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Brood production increases when artificial heating is provided to colonies of stingless bees. **Journal of Apicultural Research**, v. 50, n. 3, p. 242-247, 2011.

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

WILSON E. O. The insect societies. Belknap Press, Harvard. 1971.

WOOD, T. G. Termites and the soil environment. **Biology And Fertility Of Soils**, v. 6, n. 3, p. 228-236, 1988.

ZANELLA, F. C. V., & MARTINS, C. F. Abelhas da Caatinga: biogeografia, ecologia e conservação. **Ecologia E Conservação Da Caatinga**, 75-134. 2003.

ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**, (5th edn) (Pearson Prentice-Hall: Upper Saddle River, NJ). 2010.

ZUCCHI, R.; SAKAGAMI, S.F. Capacidade termo-reguladora em *Trigona spinipes* e em algumas outras espécies de abelhas sem ferrão. (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *In* Cruz-Landim, C. *et al* (eds). **Homenagem a Warwick E Kerr**. Rio Claro, SP: 301-309 p. 1972.

CAPÍTULO 4

4 MODELO DE COLMEIA RACIONAL PARA ABELHAS TERMITÓFILAS

(Hymenoptera: Apidae: Meliponini)

RESUMO - A meliponicultura é uma atividade praticada nas Américas desde a época pré-Colombiana, e não exige uma única forma padronizada para manejar as abelhas. Devido à sua termitofilia obrigatória, o projeto arquitetônico de colmeias racionais para a abelha sem ferrão Partamona seridoensis é um caso especial. Este trabalho visou apresentar um modelo detalhado de uma colmeia racional voltada exclusivamente para espécies termitófilas de abelhas sem ferrão. Para a confecção das colmeias utilizou-se a inserção do substrato natural como a grande diferença estrutural, buscando projetar uma colmeia racional com uma ambiência interna similar à encontrada no interior dos cupinzeiros. A colmeia foi dividida em quatro módulos: base, tampa, ninho e melgueira, sendo a união destes módulos a simulação um termiteiro completo. Os módulos base e tampa tinham as seguintes dimensões: 40 cm de largura, 40 cm de comprimento e 10 cm de altura e seus interiores foram totalmente preenchidos com o substrato semelhante ao do ninho a ser transferido. O módulo que se localizava acima da base era a melgueira, este posicionamento foi contrário quando se considerou diversas colmeias que utilizam o padrão INPA. O compartimento interno da área de alimento, com as dimensões de $12 \text{ cm} \times 12 \text{ cm} \times 10 \text{ cm}$, foi conectado ao ambiente externo através de um tubo de PVC com 6 mm de diâmetro e 16 cm de comprimento para simular o tubo de acesso ao ninho. O módulo de cria seguiu as mesmas dimensões da melgueira, porém, ao contrário do Modelo INPA, sem abertura de entrada. Para testar a eficácia da nova colmeia racional para a criação de P. seridoensis, um ninho dessa espécie de abelha sem ferrão, originalmente nidificando em um termiteiro da espécie Constrictotermes cyphergaster, foi transferido para os respectivos módulos, tomando-se os devidos cuidados para que o posicionamento da área de cria e dos potes de alimento estivessem corretamente dispostos. Para a confirmação da postura e emergência de novos indivíduos na colônia, foi realizada a contagem de células de crias que estavam nos favos mais superficiais através de fotografias tiradas uma vez por semana, sendo o período experimental de seis semanas consecutivas. Observou-se aumento na quantidade de células de cria presentes no decorrer de seis semanas de observações. Observações preliminares em P. seridoensis indicam que essas abelhas se habituaram rapidamente ao modelo de colmeia racional desenvolvido, o que permite melhor manejo e consequente multiplicação das colônias.

Palavras-chave: Colmeia racional. Meliponicultura. Evolução populacional. Termitofilia.

4.1 INTRODUÇÃO

A meliponicultura é praticada nas Américas desde a época pré-Colombiana, onde civilizações como a Maia ou Kayapós tinham a tradição de explorar economicamente abelhas sem ferrão, visando principalmente a produção de mel e cera utilizados na alimentação, produção de bebidas ferramentas ou até mesmo rituais religiosos (POSEY; CAMARGO, 1985; CRANE, 1999; CAMARGO, 2013; KOEDAM, 2019). No Brasil, a criação de abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponini) é uma atividade agroecológica emergente, e vem ganhando destaque nos últimos anos na região do Nordeste brasileiro (NOGUEIRA NETO, 1953, 1997; BRUENING, 2006; SILVA; PAZ, 2012; MAIA et al., 2017). Essa atividade rural complementar tem como principais produtos o mel e colônias povoadas por abelhas sem ferrão. Na região semiárida brasileira, mesmo possuindo entraves como fatores ambientais adversos e ação antrópica, como o desmatamento, esta atividade pode ser considerada rentável através do uso de técnicas de manejo como, a alimentação suplementar e multiplicação artificial de colônias (MAIA et al., 2017). Atualmente a exploração econômica da meliponicultura ainda é praticada de forma artesanal, sendo sua prática voltada quase que exclusivamente ao consumo do mel como um terapêutico medicinal, mesmo que este produto tenha outras qualidades únicas como: sabor, cor, acidez, umidade, açúcares redutores, textura, teor de cinzas, mineralogia, aspectos nutricionais e microbiológicos (ALVES, 2011; DELIZA; VIT, 2013; FUENMAYOR, 2013; SILVA; PINHEIRO, 2017). Estas características estão relacionadas exclusivamente a espécie de abelha, a estrutura da paisagem, dos fatores ambientais, do manejo e da florada utilizada para a produção do mel (VENTURIERI, 2008a, COSTA et al., 2017; NETO et. al., 2017; KOFFLER et al., 2017).

Mudanças de paradigma vêm acontecendo ao longo dos anos, já que no passado os meliponicultores eram taxados até mesmo de criminosos por manejarem espécies silvestres, sendo suas produções consideradas clandestinas e nunca contabilizadas nas estatísticas oficiais (TENUTTI, 2015). Atualmente, existem legislações específicas relacionadas à segurança jurídica para a produção e a comercialização dos produtos, como por exemplo a lei Nº 10.479 de 30 de janeiro de 2019, que dispõe sobre a criação, o comércio e o transporte de abelhas sem ferrão (meliponíneos) no estado do Rio Grande do Norte. São medidas que podem impulsionar a cadeia produtiva da meliponicultura nordestina, que mesmo inserida em um bioma inóspito para a maioria das espécies animais e vegetais, é responsável por cerca de 30% da exportação nacional de mel da abelha *Apis mellifera* (GONÇALVES et al., 2010), mostrando que há potencialidade para a prática da meliponicultura. Isto aponta para uma

enorme capacidade de crescimento desta atividade, já que os méis das abelhas nativas possuem melhor preço no mercado, uma vez que é um produto diferenciado, orgânico e muito raro quando comparados ao mel oriundo de colônias de abelhas africanizadas (VENTURIERI, 2008a).

Diferentes técnicas podem ser utilizadas para o manejo das abelhas, todas elas incluem regras básicas para o processo produtivo como captura de enxames da natureza, divisão e manejo das colônias, colheita e comercialização dos produtos meliponícolas (NOGUEIRA-NETO, 1997; VENTURIERI, 2008b). O sucesso da meliponicultura se deve às sucessivas melhorias das práticas de manejo além das aqui citadas, como a escolha de espécies de abelhas mais adaptadas e a padronização de colmeias. Essa técnica leva em consideração a região original de ocorrência da espécie de abelha e seus atributos ecológicos, o que pode evitar prejuízos econômicos via introdução de pragas ou doenças oriundas de espécies exóticas (CARVALHO-ZILSE, et al., 2012; WITTER; NUNES-SILVA, 2014). Já a padronização das colmeias para abelhas sem ferrão evoluiu no Brasil para três tipos principais, (1) a colmeia Nordestina, (2) a colmeia racional Paulo Nogueira-Neto (modelo PNN) e (3) o modelo do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (modelo INPA), todas com suas particularidades e distribuídas em diversas variações de dimensionamentos. Estas variações seguem a diagnose morfológica da espécie a ser utilizada, bem como suas respectivas necessidades termorregulatórias.

A colmeia do tipo Nordestina é basicamente constituída por uma caixa comprida de madeira, possuindo uma divisão menor contendo a cria e uma divisão maior destinada a conter a maior parte dos potes de alimento. Suas dimensões variam de acordo com a espécie a ser utilizada, partindo de 40 até 90 cm de comprimento; 7 a 19 cm de largura e de 9 até 20 cm de altura (CARVALHO; CARVALHO, 2017). A colmeia proveniente dos estudos de Paulo Nogueira-Neto (modelo PNN) também tem formato retangular, porém é composta por gavetas superpostas. A gaveta superior possui uma abertura quadrada em seu piso que possibilita abrigar o conjunto de favos de cria que partiu da gaveta inferior, o que permite uma divisão mais rápida e menos estressante às colônias (NOGUEIRA-NETO, 1997). A colmeia modelo INPA segue as arquiteturas naturais dos ninhos e tem sido amplamente difundida, uma vez que já apresentou resultados expressivos em diversos projetos para a criação de abelhas sem ferrão (VENTURIERI et al., 2003; VENTURIERI, 2004; VILLAS-BÔAS, 2012; WITTER; NUNES-SILVA, 2014). Este modelo atende a todos requisitos necessários ao desenvolvimento das colônias, uma vez que engloba as áreas de cria (ninho), alimento (melgueira), entrada do ninho, túnel de ingresso e um espaço interno adequado para a

construção do batume e invólucro pelas abelhas (VENTURIERI, 2004; CARVALHO-ZILSE et al. 2012; MICHENER, 2013). Essas colmeias são geralmente quadradas e compostas por cinco módulos, organizados em forma vertical, divididos em tampa, melgueira, sobreninho, ninho e lixeira, que permitem um melhor desenvolvimento através de técnicas manejo mais adequadas para as colônias (VENTURIERI et al., 2003; CARVALHO-ZILSE et al. 2012)

A escolha da colmeia mais ajustada para cada espécie de abelha sem ferrão é fundamental para o sucesso da meliponicultura regional. Essa atividade sustentável tinha sido realizada de forma artesanal por várias décadas e forneceu uma renda adicional para as comunidades rurais (MAIA et al., 2015). No estado do Rio Grande do Norte esse cenário mudou com a Lei nº 10.479, do dia 30 de janeiro de 2019. Essa nova lei indica espécies de meliponíneos do estado aptas a terem seu mel comercializado, entre estas *Partamona seridoensis*, uma espécie de abelhas sem ferrão endêmicas do bioma Caatinga.

Até hoje as colônias de *P. seridoensis* são encontradas apenas em ninhos arborícolas de cupins, o que sugere uma termitofilia obrigatória (PEDRO; CAMARGO, 2003; BARRETO; CASTRO, 2007; OLIVEIRA et al., 2016; FERNANDES et al., 2017). Os ninhos dessas abelhas são subdivididos em uma área de cria sobreposta ao compartimento com os potes de alimento (CAPÍTULO 2), se enquadrando perfeitamente em colmeias que seguem o modelo INPA. Este modelo de colmeia seria perfeito para a criação racional desta espécie de abelha caso não fosse por uma característica fundamental, a termitofilia obrigatória (PEDRO; CAMARGO, 2003). Outra lacuna que ficaria aberta quanto a utilização destas colmeias seria a provável insuficiência termorregulatória, uma vez que abelhas da espécie P. seridoensis exigem um ambiente relativamente estável e isolado termicamente do meio externo (CAPÍTULO 3). Este isolamento fornecido pelos termiteiros naturais poderia ser inserido no modelo INPA, permitindo que a abelha P. seridoensis seja explorada comercialmente de forma sustentável. A união entre o habitat exclusivo e o tipo de colmeia racional ideal faz com que a P. seridoensis seja um caso especial de projeto arquitetônico. Assim, buscando atingir os requerimentos exigidos por tal tipo de nidificação como uma robusta defesa estática contra inimigos naturais e uma termorregulação eficiente (NOIROT; DARLINGTON, 2000), este trabalho visou apresentar um modelo detalhado de uma colmeia racional voltada exclusivamente para espécies termitófilas de abelhas sem ferrão, como é o caso da Partamona seridoensis.

4.2. Uma colmeia racional para Partamona seridoensis

4.2.1 Caracterização dos ninhos de Partamona seridoensis

Para a elaboração de colmeias racionais é primordial conhecer a arquitetura interna dos ninhos naturais, já que podem existir diversos tipos de compartimentalização. Colônias de *P. seridoensis* já foram encontradas nidificando em termiteiros *de Constrictotermes cyphergaster, Microcerotermes indistinctus* e *Microcerotermes strunckii* principalmente no bioma Caatinga (LORENZON et al., 1999; CAMARGO; PEDRO 2003; PEDRO; CAMARGO, 2003; BARRETO; CASTRO, 2007; OLIVEIRA et al., 2016; FERNANDES et al., 2017).

Os ninhos naturais são divididos basicamente em dois compartimentos principais, o primeiro, na região inferior, engloba a entrada, a câmara vestibular, corredor de acesso ao ninho e câmara de alimento; já o segundo compartimento, localizado na região superior, contém os favos de cria envolvidos pelo invólucro (CAPÍTULO 2). De maneira geral os termiteiros que abrigam ninhos de abelhas *P. seridoensis*, são arborícolas e de formato geométrico próximo ao elipsoide, seus dimensionamentos externos para altura e largura podem variar significativamente entre as espécies de cupinzeiros, porém para o embasamento da descrição dos ninhos deste estudo os valores médios para altura e largura dos cupinzeiros foram de $46,2 \pm 7,2$ e $32,6 \pm 5,1$ cm respectivamente, permitindo o cálculo do volume médio dos termiteiros em $21,8 \pm 11,4$ litros (CAPÍTULO 1; CAPÍTULO 2). As espessuras médias dos substratos superior, inferior e lateral que circundavam a área interna dos ninhos foram de respectivamente $10,6 \pm 4,3$; $14,3 \pm 9$, e $10,7 \pm 3,7$ cm, já as cavidades onde os ninhos de abelhas estavam estabelecidos tiveram em média $1,6 \pm 0,3$ litros, onde seus dimensionamentos médios foram de $17,9 \pm 2,7$ cm de altura por $13,1 \pm 1,6$ cm de largura (CAPÍTULO 2).

4.2.2 A colmeia

O projeto de colmeia modulada INPA se encaixa na subdivisão das estruturas internas dos ninhos *P. seridoensis*, sendo a escolhida para compor a concepção estrutural básica com alguns ajustes no reposicionamento dos módulos e nas dimensões padrão. Além disso, sabendo-se que os substratos dos termiteiros atuam como um isolante térmico (KORB, 2010;

HEINRICH,1993; CAPITULO 3), este trabalho buscou projetar uma colmeia racional com uma ambiência interna similar à encontrada no interior dos cupinzeiros, tendo a inserção do substrato natural como a grande diferença estrutural.

A colmeia foi dividida em quatro módulos: base, tampa, ninho e melgueira, sendo a união destes módulos a simulação de um termiteiro completo (Figura 4.1). A primeira grande alteração que foi realizada em relação ao Modelo INPA foi a inversão no posicionamento dos módulos ninho e melgueira em relação ao padrão INPA, já que os ninhos de *P. seridoensis* apresentaram um *layout* diferente, ou seja, com o alimento (mel e pólen) sempre localizados na parte de baixo e as crias (ninho) localizadas na parte superior. A base e a tampa da colmeia, tiveram muito mais do que uma função de suporte ou fechamento respectivamente, passando a compor o conjunto responsável pelo isolamento térmico (Figura 4.1).

Figura 4.7. Disposição vertical dos módulos da colmeia: fundo, melgueira, ninho e tampa para criação de abelhas *Partamona seridoensis* em caixas racionais.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

4.2.2.1 Os módulos

4.2.2.1.1 A base e a tampa

Os módulos base e tampa tinham as seguintes dimensões: 40 cm de largura, 40 cm de comprimento e 10 cm de altura (Figura 4.2). A espessura de todas as madeiras utilizadas na confecção da colmeia tinha 2,0 cm. Estes dimensionamentos levaram em conta os valores médios da largura dos termiteiros e das espessuras superiores e inferiores dos substratos de

nove ninhos estudados, sendo três inseridos em *Microcerotermes indistinctus* Mathews 1977 e seis em cupinzeiros *Constrictotermes cyphergaster* Silvestri 1901 (CAPÍTULO 2).

Figura 4.28. Vista superior e lateral do dimensionamento dos módulos de fundo e tampa da colmeia voltada a criação de abelhas termitófilas.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Ambos os módulos tinham seus interiores totalmente preenchidos com o substrato semelhante ao do ninho a ser transferido (Figuras 4.3a, 4.3b e 4.3c), que, neste caso, foi o substrato triturado de um termiteiro de *C. cyphergaster* inativo e sem presença de ninhos de abelhas em seu interior. Após o preenchimento os módulos eram vedados com madeira compensada 40 cm \times 40 cm com espessura de 15 mm.

Figura 4.39. Estrutura interna e fechamento das partes superior e inferior da colmeia racional, voltada a criação de abelhas termitófilas mostrando que o material isolante era composto pelo próprio substrato dos termiteiros.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

4.2.2.1.2 A melgueira e o módulo de cria

O módulo que se localizava acima da base era a melgueira. Este posicionamento é contrário quando se considera diversas colmeias que utilizam o padrão INPA (VILLAS-BÔAS, WITTER; NUNES-SILVA, 2014, VENTURIERI, 2008b). A arquitetura deste módulo foi remodelada quando comparados com o Modelo INPA (LEÃO et al., 2016), porém com área interna semelhante. Os dimensionamentos internos da melgueira estão detalhados nas Figuras 4.4a, 4.4b e 4.4c e foram baseados nas medidas médias da espessura externa, na largura do substrato que os envolveram e nos dimensionamentos internos (largura e comprimento interno) de nove ninhos de P. seridoensis estudados (CAPÍTULO 2). O compartimento interno com 12 cm \times 12 cm \times 10 cm (comprimento \times largura \times altura) foi projetado para receber os potes de mel e pólen. O compartimento circundante foi preenchido com substrato triturado de um termiteiro de C. cyphergaster. A parte inferior desse módulo foi vedada com madeira compensada (veja acima). Como conexão entre a área de alimento e o ambiente externo foi inserido um tubo de PVC com 6 mm de diâmetro e 16 cm de comprimento para simular o tubo de acesso ao ninho, servindo também como barreira física contra inimigos naturais, já que nesse tubo ficam à postos as abelhas-guarda. Na saída externa desse tubo de PVC foi acoplado um cubo de madeira com 8 cm de lado (Figura 4.1) e duas aberturas redondas de 3 cm de diâmetro, uma na parte superior e outra na parte frontal do cubo, seguindo a mesma funcionalidade dos alimentadores Modelo Roso (ROSO, 2018). Na abertura da parte frontal foi acoplada uma garrafa do tipo PET de 500 ml cortada (Figura 4.1), que serve de entrada e proteção contra predadores. Já na abertura da parte superior foi inserido um tubete de 100 ml com tampa do tipo PET que serve de alimentador externo. Para que as abelhas tenham acesso ao alimento a tampa do tubete contém dois furos de 2 mm de diâmetro, o que permite que o líquido fosse coletado pelas abelhas sem que ele derramasse.

Figura 4.410. Módulo de entrada e deposição dos potes de alimento, com destaque para o tubo de passagem em cano de PVC de 6 mm, além de abertura de entrada sob modelo Roso (adaptado).



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

O módulo de cria seguiu as mesmas dimensões da melgueira, porém, ao contrário do Modelo INPA, sem abertura de entrada. Outra modificação foi a inserção de uma tela de aço (com aberturas de 6mm) para dividir os dois módulos (cria e alimento), permitindo a troca de módulos caso seja necessário, sem que haja um rompimento das camadas inter-módulos (Figuras 4.5a, 4.5b e 4.5c). A parte inferior do módulo de cria e a parte superior da melgueira foram vedadas com madeira compensada recortada (Figura 4.5c) para permitir a passagem de abelhas entre os módulos. Já a parte superior do módulo de cria foi vedada inteiramente com madeira compensada.





Fonte: Elaboração do Autor (2019)

Bem como a melgueira, os dimensionamentos aqui apresentados são oriundos de valores médios encontrados para a região de ninho de nove ninhos de abelhas *P. seridoensis* analisadas. Os valores da região interna deste módulo são diferentes daqueles propostos por Andrade e Silva (2016), que estimaram as seguintes dimensões para a *P. seridoensis* seguindo o Modelo INPA: melgueira inferior: $14 \times 14 \times 4$ cm; ninho e sobreninho: $14 \times 14 \times 7$ cm; melgueira superior: $10 \times 10 \times 2$ cm; e tampa: $18 \times 18 \times 2$ cm. Dessa forma, este novo modelo de colmeia racional, especializado para abelhas sem ferrão termitófilas, tentou aproximar-se ao máximo dos parâmetros biológicos naturais. Diferentes espécies de abelhas criadas em ninhos específicos podem resultar em claros avanços na criação, como a melhoria no manejo e maior eficiência no desenvolvimento das colônias (QUEZADA-EUÁN; GONZALEZ-ACERETO, 1994).

4.2.3 Eficácia da colmeia racional na criação de *Partamona seridoensis* – dados preliminares

Para testar a eficácia da nova colmeia racional para a criação de P. seridoensis, uma colônia dessa espécie de abelha sem ferrão, originalmente nidificando em um termiteiro da espécie C. cyphergaster, foi transferido para os respectivos módulos, tomando-se os devidos cuidados para que o posicionamento da área de cria e dos potes de alimento estivessem corretamente dispostos. A área de cria foi extraída por completo do ninho natural juntamente com seu invólucro, onde provavelmente a rainha estava inclusa entre os favos de cria, e foi colocada cautelosamente no módulo de ninho da colmeia racional. As abelhas jovens e as operárias adultas que não voaram foram capturadas com um sugador e colocadas no interior da colmeia, buscando a menor perda de indivíduos possível. Os potes de alimento foram retirados do termiteiro e colocado no módulo de alimento da colmeia, tendo-se a precaução de não os romper ou recolocá-los de forma aleatória, seguindo o mesmo posicionamento ao qual estavam no ninho natural. Alimentação proteica (extrato de soja) e energética (xarope de água com açúcar) suplementar foram adicionadas em alimentadores. Após feito o posicionamento final dos módulos da colmeia, foi verificado que as abelhas campeiras conseguiam adentrar na colmeia, uma vez que a disposição das estruturas e a altura da entrada eram semelhantes ao do ninho natural, o que permitiu a localização do ninho pelas abelhas que voltavam do campo.

Uma semana após a transferência do ninho de *P. seridoensis* para a caixa racional notou-se a construção de novos favos de cria e a postura pela rainha, caracterizando o sucesso da transferência. Para a confirmação da postura e emergência de novos indivíduos na colônia

foi realizado a contagem de células de crias que estavam nos discos mais superficiais. A colônia foi fotografada uma vez por semana, sendo o período experimental de seis semanas consecutivas (14 de setembro de 2019 a 19 de outubro de 2019), as imagens do interior dos ninhos foram capturadas sempre no início da tarde. As fotografias, ao contrário da visualização *in loco*, tinham o objetivo de facilitar o acompanhamento da evolução populacional, visto que a abertura e exposição da colmeia por um longo intervalo de tempo poderia influenciar no desenvolvimento das larvas. Esse método, portanto, serviu para que a investigação tivesse o menor impacto possível sobre a colônia. Para realizar o acompanhamento, fez-se uso do software Paint.net e Mousotron, utilizando suas ferramentas para auxiliar na contagem das células fotografadas. A Figura 4.6 indica uma evolução positiva na quantidade de células de cria presentes no decorrer das seis semanas de observações.





Fonte: Elaboração do Autor (2019)

A queda observada na quantidade de células contabilizadas na semana 3 foi devido às contabilizações que sempre foram realizadas nos discos superficiais, ou seja, pode ser que os novos favos de crias estivessem sendo construídos na parte mais inferior dos ninhos, impossibilitando sua contabilização, uma vez que as abelhas sem ferrão, ao contrário de abelhas do gênero *Apis*, destroem e reconstroem as células de crias em um outro disco, que neste caso em discos mais próximos à base da colmeia (KOEDAM, 2017) (Figura 4.7a – 4.7f).

Mesmo que sejam resultados preliminares já apontam para a potencialidade desta nova caixa no sucesso de criação racional de espécies de abelhas sem ferrão que nidificam em termiteiros, sendo mais uma opção a ser utilizada pelos meliponicultores que desejam adicionar estas espécies em seus meliponários.

Figura 4.7. Evolução populacional em uma caixa racional de *Partamona seridoensis* com um ninho em pleno desenvolvimento, apresentando favos de crias recém-criados e favos de cria com células próximas à emergência de novos indivíduos.



Fonte: Elaboração do Autor (2019)

4.3 CONCLUSÃO

Colmeias racionais concebidas através de informações sobre ninhos naturais podem auxiliar na valorização e no sucesso da inserção desta espécie na meliponicultura. Observações preliminares em *P. seridoensis* indicam que essas abelhas se habituaram rapidamente ao modelo de colmeia racional desenvolvido, o que permite um melhor manejo e consequente multiplicação e conservação das colônias desta espécie. Outras pesquisas devem ser efetuadas para verificar se a ambiência e o comportamento térmico no interior de caixas racionais são semelhantes aos observados nos ninhos naturais.

REFERÊNCIAS

ALVES, T. T. L. et al. Caracterização físico-química e avaliação microbiológica de méis de abelhas nativas do nordeste brasileiro. **Revista Verde**, v. 6, n. 3, p. 91-97, 2011.

ANDRADE, MARCOS A. P.; SILVA, MAISE. Criação de abelhas sem ferrão no bioma caatinga IN: **Anais dos Encontros sobre os Benefícios das Abelhas na Agricultura** / Organizado por Fabiana Oliveira da Silva e Sidnei Tavares dos Reis. INCT-IN-TREE/ Laboratório de Polinização e - LAPA – Nossa Senhora da Glória - SE, 2016. 108p.

BARRETO, L. S.; CASTRO, M. S. de. Ecologia de nidificação de abelhas do gênero Partamona (Hymenoptera: Apidae) na caatinga, Milagres, Bahia. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 1, p. 87-92, 2007.

BRUENING, H. Abelha jandaíra. 3. ed. Natal: SEBRAE, 2006. 138 p.

CAMARGO, J. M. F. Historical biogeography of the Meliponini (Hymenoptera, Apidae, Apinae) of the Neotropical region. In: **Pot-Honey**. Springer, New York, NY, 2013. p. 19-34.

CAMARGO, J. M.F; PEDRO, S. R. M. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae)-bionomia e biogeografia. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, n. 3, p. 311-372, 2003.

CARVALHO-ZILSE, G. A. et al. Meliponicultura na Amazônia. Manaus, 2012. 50 p.

CARVALHO, F. C. E CARVALHO, S. Colmeia nordestina. IN: HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. A abelha jandaíra: no passado, presente e no futuro. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 149-154.

COSTA, C. C. A., SILVA, C. I., MAIA-SILVA, C., LIMÃO, A. A. C. E IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Origem botânica do mel da Jandaíra em áreas de Caatinga nativa do Rio Grande do Norte. IN: HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. A **abelha jandaíra: no passado, presente e no futuro**. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 161-166.

CRANE, E. The world history of beekeeping and honey hunting. New York: Routledge. 1999. 682 p.

DELIZA, R.; VIT, P. Sensory evaluation of stingless bee pot-honey. In: **Pot-Honey**. Springer, New York, NY, 2013. p. 349-361.

FERNANDES, C. R. M. et al. Nesting substrate characteristics of *Partamona seridoensis* Pedro & Camargo (Hymenoptera: Apidae) in areas of dry forest in Brazil. **Sociobiology**, v. 64, n. 1, p. 26-32, 2017.

FUENMAYOR, C. A. et al. Honey of Colombian stingless bees: nutritional characteristics and physicochemical quality indicators. In: **Pot-Honey**. Springer, New York, NY, 2013. p. 383-394.

GONÇALVES, L. S. et al. A expansão da apicultura e da tecnologia apícola no nordeste brasileiro, com especial destaque para o Rio Grande do Norte. **Mensagem Doce**, v. 105, p. 7-15, 2010.

HEINRICH, B. Social thermoregulation. In: **The Hot-Blooded Insects**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 447-509. 1993.

KOEDAM, D. From managing bees to scheduling life via day signs: the log hive as a window for communication in pre-hispanic maya society. **Ethnoscientia**, v. 4, n. 1, 2019.

KOEDAM, D. Ninhos e biologia geral: comparando as abelhas africanizadas e as abelhas sem ferrão. IN: HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. A abelha jandaíra: no passado, presente e no futuro. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 29-39.

KOFFLER, S., MENEZES, C., MENEZES, P., KLEINERT, A. de M. P., IMPERATRIZ-FONSECA, V; L., POPE, N. e JAFFÉ, R. Efeitos do clima e do manejo sobre a produção de mel pela jandaíra: o que podemos aprender com a meliponicultura de Mossoró, Rio Grande do
Norte?. IN: HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. A abelha jandaíra: no passado, presente e no futuro. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 175-182.

KORB, J. Termite mound architecture, from function to construction. In: **Biology of termites: a modern synthesis**. Springer, Dordrecht, 2010. p. 349-373.

LEÃO, K. et al. Colony Development and Management of the Stingless Bee *Scaptotrigona aff. postica* (Apidae: Meliponini) Using Different Hive Models. Embrapa Amazônia Oriental-**Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 2016.

LORENZON, M. C., BANDEIRA, A., AQUINO, H. & MARACAJÁ-FILHO, N. Relationship between *Partamona* (HYM., APIDAE) and *Constrictotermes* (ISOP., TERMITIDAE) in the semiarid region of the Paraíba state, Brazil. **Revta. Nordest. Biol**. 13(1/2):61-68. 1999.

MAIA, U. M; JAFFÉ, R.; CARVALHO, A. T. E IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. **Perfil da meliponicultura potiguar**. IN: HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. A abelha jandaíra: no passado, presente e no futuro. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 141-148.

MAIA, U. M.; JAFFÉ, R.; CARVALHO, A. T.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Meliponicultura no Rio Grande do Norte. **Revista Brasileira de Medicina Veterinária**, v. 37, n. 4, pp. 327-333, 2015.

MICHENER, C. D. The meliponini. In: **Pot-honey**. Springer, New York, NY, 2013. p. 3-17.

NETO, C. A. L. F., PINHEIRO, C de G. M. da E., TAMBOSI, L. R., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. e JAFFÉ, R. Como a estrutura da paisagem pode afetar a qualidade do mel da abelha jandaíra no semiárido brasileiro?. IN: HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. A abelha jandaíra: no passado, presente e no futuro. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 167-174.

NOGUEIRA NETO, P. Criação de abelhas indígenas sem ferrão (Meliponinae). 1953

NOGUEIRA NETO, P. Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão. Nogueirapis, 1997.

NOIROT, C.; DARLINGTON, J. PEC. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Springer, Dordrecht, 2000. p. 121-139.

OLIVEIRA, T. F. F. N., SILVA, L. L., & HRNCIR, M. Opportunistic Occupation of Nests of *Microcerotermes* spp. Silvestri (Termitidae, Termitinae) by *Partamona seridoensis* Camargo & Pedro (Apidae, Meliponini) in the Brazilian Tropical Dry Forest. **Sociobiology**, 63(1), 731-734. 2016.

PEDRO, S. R. M; CAMARGO, J. M. F. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, p. 1-117, 2003.

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

QUEZADA-EUAN, J. J. G.; GONZALEZ-ACERETO, J. A preliminary study on the development of colonies of Melipona beecheii in traditional and rational hives. **Journal of Apicultural Research**, v. 33, n. 3, p. 167-170, 1994.

ROSO, V. M. Alimentador modelo Roso para abelhas nativas sem ferrão. **Mensagem Doce**, São Paulo, v. julho, n. 147, 2018.

SILVA, W. P.; PAZ, J. R. L. Abelhas sem ferrão: muito mais do que uma importância econômica. **Natureza On Line**, v. 10, n. 3, p. 146-152, 2012.

SILVA, J. B. A. e PINHEIRO, C. de G. M. da E. O mel de jandaíra: caracterização físicoquímica. IN: HRNCIR, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. **A abelha jandaíra: no passado, presente e no futuro**. Mossoró: EdUFERSA, 2017. p. 157-160. TENUTTI, E. Meliponicultura: contribuições para o resgate e manejo da abelha indígena *Melipona bicolor schencki* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). 58 f.: **Monografia**. 2015.

VENTURIERI, G. C., Criação de abelhas indígenas sem ferrão / Giorgio Cristino Venturieri. - 2. ed. rev. atual. - Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2008a.

VENTURIERI, G. C. Caixa para a criação de uruçu-amarela *Melipona flavolineata* Friese, 1900. Embrapa Amazônia Oriental-Comunicado Técnico (INFOTECA-E), 2008 b.

VENTURIERI, G. C. Criação de abelhas indígenas sem ferrão. Belém: EMBRAPA, 2004. 60p.

VENTURIERI, G. C.; RAIOL, V. F. O.; PEREIRA, C. A. B. Avaliação da introdução da criação racional de Melipona fasciculata (Apidae: Meliponina), entre os agricultores familiares de Bragança-PA, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 3, n. 2, p. 1-7, 2003.

VILLAS-BÔAS, J. **Manual tecnológico mel de abelhas sem ferrão** (96 pp.). Brasília: Instituto Sociedade, População e Natureza, 2012.

WITTER, S.; NUNES-SILVA, P. Manual de boas práticas para o manejo e conservação de

abelhas nativas (meliponíneos). Porto Alegre: Fundação Zoobotânica do Rio Grande do

Sul, 2014.

III CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo base realizado trouxe maiores elucidações sobre a abelha *Partamona seridoensis*, endêmica do bioma Caatinga e com grande relevância aos meliponicultores ainda era cercada por lacunas de informações ainda não estabelecidas. Sendo assim esta tese buscou responder a alguns questionamentos, como: descobrir qual metodologia de campo reproduz dados mais próximos da realidade quando comparados à modelagem 3D, apresentando equações matemáticas de ajuste, afim de estimar o volume e área superficial de ninhos de insetos sociais; descrever os aspectos gerais dos ninhos de abelhas *P. seridoensis*, fornecendo informações arquitetônicas, que poderão prover informações cruciais para o manejo e conservação desta espécie; investigar a possível vantagem térmica para *P. seridoensis* de nidificar em termiteiros de *Microcerotermes indistinctus* ou *Constrictotermes cyphergaster*, além de tentar identificar (1) o isolamento térmico providenciado pelos termiteiros e (2) o possível efeito adicional de mecanismos ativos de termorregulação pelas abelhas sobre a temperatura dentro dos ninhos; e por fim, apresentar um modelo detalhado de uma colmeia racional voltada exclusivamente para espécies termitófilas de abelhas sem ferrão, como é o caso da *Partamona seridoensis*.

Concluiu-se que a metodologia para o dimensionamento dos termiteiros através de formas compartimentalizadas é a que mais se aproxima dos valores reais, porém a metodologia para dimensionamentos de formatos elipsoidais é mais viável de ser executada em campo, já que as coletas das medidas dos semieixos são mais simples de serem realizadas. Ambas as metodologias empregadas podem ser corrigidas através de modelos tridimensionais, apresentando valores próximos à realidade.

A arquitetura geral de ninhos de *P. seridoensis* inseridos em cupinzeiros de *Microcerotermes indistinctus* e *Constrictotermes cyphergaster* foi similar em ambos os casos, sendo semelhante a outras espécies termitófilas obrigatórias do gênero *Partamona*. Algumas poucas diferenças foram encontradas na nidificação nos dois tipos de termiteiros, entre elas o dimensionamento total dos cupinzeiros, o substrato circundante e a espessura do substrato que envolve o ninho da abelha. As mensurações apresentadas neste trabalho servirão de alicerce para estudos avançados futuros, permitindo que maiores informações a respeito da biologia e estrutura interna dos ninhos destas abelhas sejam conhecidas.

A possível vantagem térmica para *P. seridoensis* nidificar em termiteiros de *M. indistinctus* ou *C. cyphergaster* em uma área de Caatinga pode ser por conta do tipo de substrato circundante, mas também por outros fatores, como: a agressividade do hospedeiro,

cavidade pré-existente ou mesmo a antropização do ambiente onde está inserida a abelha. O isolamento térmico de cupinzeiros da espécie *M. indistinctus* foi considerado melhor para abelhas *P. seridoensis*, uma vez que exigiram menos da temperatura ambiente, sendo mais termoisolantes quando comparados aos termiteiros de *C. cyphergaster*. O possível efeito adicional de mecanismos de termorregulação ativa pelas abelhas sobre a temperatura dentro dos ninhos pode ser resultado da ação do ambiente, uma vez que os valores de temperatura observados no período seco foram menores quando comparados ao chuvoso, causada provavelmente por um acréscimo da população de abelhas no interior dos ninhos. O oposto pode ser explicado para o período seco, onde há uma diminuição no número de operárias mobilizadas para regular a temperatura, o que resulta em uma termorregulação menos eficiente, aumentando a dependência da temperatura ambiental.

O modelo da colmeia racional voltada exclusivamente para espécies termitófilas de abelhas sem ferrão produzida, teve por base as informações colhidas ao longo deste estudo, onde os dimensionamentos e posicionamento das estruturas buscaram respeitar as condições naturais dos ninhos de *P. seridoensis*. Os resultados preliminares indicaram que as abelhas se habituaram ao modelo de colmeia proposto, uma vez que houve uma evolução positiva na quantidade de células de cria na região de cria. Sendo assim este modelo poderia ser aproveitado pelos meliponicultores para que aproveitem ao máximo dos produtos elaborados por estas abelhas, sem que haja o comprometimento na evolução ou do desenvolvimento das colônias.

APÊNDICE A - Resultados dos Testes-t do Capítulo 3

Resultados dos Testes-t (gl = 8) realizados dos coeficientes angulares das linhas de regressão (β) com correção de Bonferroni (P < 0,025) entre termiteiros sem ninhos de abelhas. A Interação 1 é respectiva à comparação entre termiteiros de *C. cyphergaster* (chuvoso) X *M. indistinctus* (chuvoso); Interação 2 equivale a comparação entre termiteiros de *C. cyphergaster* (chuvoso) X *C. cyphergaster* (seco); a Interação 3 é respectiva a interação entre cupinzeiros de *M. indistinctus* (chuvoso) X *M. indistinctus* (seco), sendo a Interação 4 respectiva à comparação entre os cupinzeiros de *C. cyphergaster* (seco) X *M. indistinctus* (seco) X *M. indistinctus* (seco).

Sensor 5cm	Mean	Mean	t voluo	n	Std.Dev.	Std.Dev.	р
	Group 1	Group 2	t-value	р	Group 1	Group 2	Levene
Interação 1	0,879	0,856	0,084	0,935	0,275	0,569	0,054
Interação 2	0,879	0,692	0,906	0,391	0,275	0,371	0,703
Interação 3	0,856	0,414	1,060	0,320	0,569	0,738	0,824
Interação 4	0,692	0,414	0,754	0,472	0,371	0,738	0,281
Sensor 10cm	l						
Interação 1	0,751	0,597	0,724	0,490	0,278	0,385	0,456
Interação 2	0,751	0,706	0,249	0,810	0,278	0,301	0,970
Interação 3	0,597	0,552	0,143	0,890	0,385	0,599	0,513
Interação 4	0,706	0,552	0,512	0,622	0,301	0,599	0,283
Sensor 15cm	l						
Interação 1	0,696	0,539	0,739	0,481	0,213	0,425	0,365
Interação 2	0,696	0,694	0,013	0,990	0,213	0,404	0,362
Interação 3	0,539	0,574	-0,125	0,904	0,425	0,450	0,905
Interação 4	0,694	0,574	0,443	0,670	0,404	0,450	0,866
Sensor 20cm	l						
Interação 1	0,712	0,549	0,730	0,486	0,250	0,435	0,480
Interação 2	0,712	0,652	0,273	0,792	0,250	0,429	0,502
Interação 3	0,549	0,490	0,171	0,869	0,435	0,640	0,504
Interação 4	0,652	0,490	0,470	0,651	0,429	0,640	0,488

Resultados dos testes-t (gl = 8) realizados das elevações das linhas de regressão (\hat{Y}) com correção de Bonferroni (P < 0,025) entre termiteiros sem ninhos de abelhas. A Interação 1 é respectiva à comparação entre termiteiros de *C. cyphergaster* (chuvoso) X *M. indistinctus* (chuvoso); Interação 2 equivale a comparação entre termiteiros de *C. cyphergaster* (chuvoso) X *C. cyphergaster* (seco); a Interação 3 é respectiva a interação entre cupinzeiros de *M. indistinctus* (chuvoso) X *M. indistinctus* (seco), sendo a Interação 4 respectiva à comparação entre os cupinzeiros de *C. cyphergaster* (seco) X *M. indistinctus* (seco).

Sensor 5cm	Mean	Mean	. 1		Std.Dev.	Std.Dev.	р
	Group 1	Group 2	t-value	р	Group 1	Group 2	Levene
Interação 1	3,402	-1,356	0,625	0,549	7,450	15,298	0,125
Interação 2	3,402	9,822	-1,093	0,306	7,450	10,817	0,616
Interação 3	-1,356	15,863	-1,437	0,189	15,298	22,004	0,618
Interação 4	9,822	15,863	-0,551	0,597	10,817	22,004	0,266
Sensor 10cm							
Interação 1	6,797	6,835	-0,007	0,995	7,560	10,387	0,581
Interação 2	6,797	9,371	-0,496	0,634	7,560	8,816	0,851
Interação 3	6,835	13,631	-0,738	0,482	10,387	17,772	0,385
Interação 4	9,371	13,631	-0,480	0,644	8,816	17,772	0,268
Sensor 15cm							
Interação 1	8,103	5,726	0,407	0,695	5,767	11,713	0,349
Interação 2	8,103	9,721	-0,277	0,789	5,767	11,739	0,323
Interação 3	5,726	12,588	-0,863	0,413	11,713	13,384	0,804
Interação 4	9,721	12,588	-0,360	0,728	11,739	13,384	0,824
Sensor 20cm							
Interação 1	7,648	6,728	0,152	0,883	6,585	11,865	0,458
Interação 2	7,648	10,906	-0,514	0,621	6,585	12,540	0,426
Interação 3	6,728	15,207	-0,844	0,423	11,865	19,065	0,418
Interação 4	10,906	15,207	-0,421	0,685	12,540	19,065	0,462

Resultados dos Testes-t (gl = 8) realizados entre coeficientes angulares das linhas de regressão (β) com correção de Bonferroni (P < 0,025) nas diferentes profundidades de termiteiros sem ninhos de abelhas.

	Mean	Mean			Std.Dev.	Std.Dev.	р			
C. cyphergaster (chuvoso)	Group 1	Group 2	t-value	р	Group 1	Group 2	Levene			
5 cm x 10 cm	0,879	0,751	0,733	0,484	0,275	0,278	0,935			
5 cm x 15cm	0,879	0,696	1,176	0,273	0,275	0,213	0,567			
5 cm x 20 cm	0,879	0,712	1,005	0,344	0,275	0,250	0,996			
10 cm x 15 cm	0,751	0,696	0,350	0,736	0,278	0,213	0,662			
10 cm x 20 cm	0,751	0,712	0,232	0,822	0,278	0,250	0,927			
15 x 20 cm	0,696	0,712	-0,109	0,916	0,213	0,250	0,457			
M. indistinctus (chuvoso)										
5 cm x 10 cm	0,856	0,597	0,841	0,425	0,569	0,385	0,216			
5 cm x 15cm	0,856	0,539	0,997	0,348	0,569	0,425	0,282			
5 cm x 20 cm	0,856	0,549	0,959	0,366	0,569	0,435	0,313			
10 cm x 15 cm	0,597	0,539	0,227	0,826	0,385	0,425	0,987			
10 cm x 20 cm	0,597	0,549	0,187	0,856	0,385	0,435	0,944			
15 x 20 cm	0,539	0,549	-0,035	0,973	0,425	0,435	0,939			
C. cyphergaster (s	C. cyphergaster (seco)									
5 cm x 10 cm	0,692	0,706	-0,062	0,952	0,371	0,301	0,713			
5 cm x 15cm	0,692	0,694	-0,005	0,996	0,371	0,404	0,880			
5 cm x 20 cm	0,692	0,652	0,160	0,877	0,371	0,429	0,807			
10 cm x 15 cm	0,706	0,694	0,053	0,959	0,301	0,404	0,610			
10 cm x 20 cm	0,706	0,652	0,229	0,825	0,301	0,429	0,554			
15 x 20 cm	0,694	0,652	0,158	0,878	0,404	0,429	0,924			
M. indistinctus (seco)										
5 cm x 10 cm	0,414	0,552	-0,325	0,753	0,738	0,599	0,712			
5 cm x 15cm	0,414	0,574	-0,414	0,690	0,738	0,450	0,406			
5 cm x 20 cm	0,414	0,490	-0,174	0,866	0,738	0,640	0,803			
10 cm x 15 cm	0,552	0,574	-0,065	0,950	0,599	0,450	0,613			
10 cm x 20 cm	0,552	0,490	0,159	0,878	0,599	0,640	0,900			
15 x 20 cm	0,574	0,490	0,240	0,816	0,450	0,640	0,534			

Resultados dos Testes-t (gl = 8) realizados entre as elevações das linhas de regressão (\hat{Y}) com correção de Bonferroni (P < 0,025) nas diferentes profundidades de termiteiros sem ninhos de abelhas.

C. cyphergaster	Mean	Mean	. 1		Std.Dev.	Std.Dev.	р			
(chuvoso)	Group 1	Group 2	t-value	р	Group 1	Group 2	Levene			
5 cm x 10 cm	3,402	6,797	-0,715	0,495	7,450	7,560	0,926			
5 cm x 15cm	3,402	8,103	-1,116	0,297	7,450	5,767	0,591			
5 cm x 20 cm	3,402	7,648	-0,955	0,368	7,450	6,585	0,982			
10 cm x 15 cm	6,797	8,103	-0,307	0,767	7,560	5,767	0,696			
10 cm x 20 cm	6,797	7,648	-0,190	0,854	7,560	6,585	0,928			
15 x 20 cm	8,103	7,648	0,116	0,910	5,767	6,585	0,486			
M. indistinctus (chuvoso)										
5 cm x 10 cm	-1,356	6,835	-0,991	0,351	15,298	10,387	0,315			
5 cm x 15cm	-1,356	5,726	-0,822	0,435	15,298	11,713	0,419			
5 cm x 20 cm	-1,356	6,728	-0,934	0,378	15,298	11,865	0,446			
10 cm x 15 cm	6,835	5,726	0,158	0,878	10,387	11,713	0,891			
10 cm x 20 cm	6,835	6,728	0,015	0,988	10,387	11,865	0,842			
15 x 20 cm	5,726	6,728	-0,134	0,896	11,713	11,865	0,955			
C. cyphergaster (seco)										
5 cm x 10 cm	9,822	9,371	0,072	0,944	10,817	8,816	0,722			
5 cm x 15cm	9,822	9,721	0,014	0,989	10,817	11,739	0,886			
5 cm x 20 cm	9,822	10,906	-0,146	0,887	10,817	12,540	0,807			
10 cm x 15 cm	9,371	9,721	-0,053	0,959	8,816	11,739	0,623			
10 cm x 20 cm	9,371	10,906	-0,224	0,828	8,816	12,540	0,560			
15 x 20 cm	9,721	10,906	-0,154	0,881	11,739	12,540	0,917			
M. indistinctus (seco)										
5 cm x 10 cm	15,863	13,631	0,177	0,864	22,004	17,772	0,707			
5 cm x 15cm	15,863	12,588	0,284	0,783	22,004	13,384	0,403			
5 cm x 20 cm	15,863	15,207	0,050	0,961	22,004	19,065	0,804			
10 cm x 15 cm	13,631	12,588	0,105	0,919	17,772	13,384	0,612			
10 cm x 20 cm	13,631	15,207	-0,135	0,896	17,772	19,065	0,894			
15 x 20 cm	12,588	15,207	-0,251	0,808	13,384	19,065	0,528			

Resultados dos Testes-t (gl = 8) realizados dos coeficientes angulares das linhas de regressão (β) com correção de Bonferroni (P < 0,025) entre termiteiros sem ninhos de abelhas. A Interação 1 é respectiva à comparação entre termiteiros de *C. cyphergaster* (chuvoso) X *M. indistinctus* (chuvoso); Interação 2 equivale a comparação entre termiteiros de *C. cyphergaster* (chuvoso) X *C. cyphergaster* (seco); a Interação 3 é respectiva a interação entre cupinzeiros de *M. indistinctus* (chuvoso) X *M. indistinctus* (seco), sendo a Interação 4 respectiva à comparação entre os cupinzeiros de *C. cyphergaster* (seco) X *M. indistinctus* (seco) X *M. indistinctus* (seco).

	Mean	Mean			Std.Dev.	Std.Dev.	р
Substrato	Group 1	Group 2	t-value	р	Group 1	Group 2	Levene
Interação 1	0,607	0,605	0,017	0,987	0,172	0,230	0,348
Interação 2	0,607	0,547	0,382	0,712	0,172	0,308	0,211
Interação 3	0,605	0,667	-0,335	0,746	0,230	0,341	0,658
Interação 4	0,547	0,667	-0,582	0,576	0,308	0,341	0,993
Invólucro							
Interação 1	0,659	0,613	0,345	0,739	0,223	0,201	0,741
Interação 2	0,659	0,704	-0,330	0,750	0,223	0,205	0,674
Interação 3	0,613	0,643	-0,223	0,829	0,201	0,224	0,855
Interação 4	0,704	0,643	0,450	0,665	0,205	0,224	0,956
Alimento							
Interação 1	0,563	0,425	2,475	0,038*	0,099	0,077	0,684
Interação 2	0,563	0,683	-0,950	0,370	0,099	0,264	0,166
Interação 3	0,425	0,740	-2,751	0,025*	0,077	0,244	0,171
Interação 4	0,683	0,740	-0,355	0,732	0,264	0,244	0,843
Cria							
Interação 1	0,352	0,443	-0,973	0,359	0,155	0,142	0,771
Interação 2	0,352	0,679	-3,024	0,016*	0,155	0,185	0,893
Interação 3	0,443	0,719	-1,407	0,197	0,142	0,414	0,222
Interação 4	0,679	0,719	-0,197	0,848	0,185	0,414	0,300

Resultados dos Testes-t (gl = 8) realizados das elevações das linhas de regressão (\hat{Y}) com correção de Bonferroni (P < 0,025) entre termiteiros com ninhos de abelhas. A Interação 1 é respectiva à comparação entre termiteiros de *C. cyphergaster* (chuvoso) X *M. indistinctus* (chuvoso); Interação 2 equivale a comparação entre termiteiros de *C. cyphergaster* (chuvoso) X *C. cyphergaster* (seco); a Interação 3 é respectiva a interação entre cupinzeiros de *M. indistinctus* (chuvoso) X *M. indistinctus* (seco), sendo a Interação 4 respectiva à comparação entre os cupinzeiros de *C. cyphergaster* (seco) X *M. indistinctus* (seco).

	Mean	Mean	. 1		Std.Dev.	Std.Dev.	р
Substrato	Group 1	Group 2	t-value	р	Group 1	Group 2	Levene
Interação 1	11,778	11,714	0,018	0,986	4,621	6,490	0,279
Interação 2	11,778	14,028	-0,499	0,631	4,621	8,959	0,167
Interação 3	11,714	11,775	-0,010	0,992	6,490	12,056	0,413
Interação 4	14,028	11,775	0,335	0,746	8,959	12,056	0,714
Invólucro							
Interação 1	10,583	11,554	-0,261	0,801	6,185	5,578	0,717
Interação 2	10,583	9,479	0,282	0,785	6,185	6,171	0,806
Interação 3	11,554	11,850	-0,076	0,942	5,578	6,749	0,996
Interação 4	9,479	11,850	-0,580	0,578	6,171	6,749	0,977
Alimento							
Interação 1	13,363	17,796	-2,716	0,026*	2,238	2,882	0,774
Interação 2	13,363	10,154	0,879	0,405	2,238	7,856	0,112
Interação 3	17,796	8,770	2,635	0,030	2,882	7,096	0,238
Interação 4	10,154	8,770	0,292	0,778	7,856	7,096	0,801
Cria							
Interação 1	20,504	17,708	0,914	0,388	4,987	4,683	0,967
Interação 2	20,504	10,755	2,863	0,021*	4,987	5,753	0,932
Interação 3	17,708	9,136	1,473	0,179	4,683	12,138	0,271
Interação 4	10,755	9,136	0,270	0,794	5,753	12,138	0,323

Resultados dos Testes-t (gl = 8) realizados entre coeficientes angulares das linhas de regressão (β) com correção de Bonferroni (P < 0,025) nas diferentes profundidades de termiteiros com ninhos de abelhas.

C. cyphergaster	Mean	Mean	4 1		Std.Dev.	Std.Dev.	р			
(chuvoso)	Group 1	Group 2	t-value	р	Group 1	Group 2	Levene			
Substrato x Invólucro	0,607	0,659	-0,409	0,693	0,172	0,223	0,280			
Substrato x Alimento	0,607	0,563	0,496	0,633	0,172	0,099	0,509			
Substrato x Cria	0,607	0,352	2,467	0,039*	0,172	0,155	0,805			
Invólucro x Alimento	0,659	0,563	0,876	0,407	0,223	0,099	0,035			
Invólucro x Cria	0,659	0,352	2,528	0,035*	0,223	0,155	0,238			
Alimento x Cria	0,563	0,352	2,571	0,033*	0,099	0,155	0,194			
M. indistinctus (chuvo	M. indistinctus (chuvoso)									
Substrato x Invólucro	0,605	0,613	-0,054	0,958	0,230	0,201	0,829			
Substrato x Alimento	0,605	0,425	1,667	0,134	0,230	0,077	0,040			
Substrato x Cria	0,605	0,443	1,340	0,217	0,230	0,142	0,254			
Invólucro x Alimento	0,613	0,425	1,948	0,087	0,201	0,077	0,016			
Invólucro x Cria	0,613	0,443	1,534	0,163	0,201	0,142	0,225			
Alimento x Cria	0,425	0,443	-0,257	0,803	0,077	0,142	0,132			
C. cyphergaster (seco)										
Substrato x Invólucro	0,547	0,704	-0,946	0,372	0,308	0,205	0,418			
Substrato x Alimento	0,547	0,683	-0,749	0,475	0,308	0,264	0,659			
Substrato x Cria	0,547	0,679	-0,819	0,436	0,308	0,185	0,290			
Invólucro x Alimento	0,704	0,683	0,139	0,893	0,205	0,264	0,766			
Invólucro x Cria	0,704	0,679	0,202	0,845	0,205	0,185	0,701			
Alimento x Cria	0,683	0,679	0,029	0,977	0,264	0,185	0,563			
M. indistinctus (seco)										
Substrato x Invólucro	0,667	0,643	0,133	0,898	0,341	0,224	0,532			
Substrato x Alimento	0,667	0,740	-0,390	0,707	0,341	0,244	0,599			
Substrato x Cria	0,667	0,719	-0,217	0,834	0,341	0,414	0,773			
Invólucro x Alimento	0,643	0,740	-0,657	0,530	0,224	0,244	0,921			
Invólucro x Cria	0,643	0,719	-0,362	0,727	0,224	0,414	0,395			
Alimento x Cria	0,740	0,719	0,098	0,924	0,244	0,414	0,445			

Resultados dos Testes-t (gl = 8) realizados entre as elevações das linhas de regressão (\hat{Y}) com correção de Bonferroni (P < 0,025) nas diferentes profundidades de termiteiros sem ninhos de abelhas.

C. cyphergaster	Mean	Mean	t_valua	n	Std.Dev.	Std.Dev.	р		
(chuvoso)	Group 1	Group 2	t-value	Р	Group 1	Group 2	Levene		
Substrato x Invólucro	11,778	10,583	0,346	0,738	4,621	6,185	0,259		
Substrato x Alimento	11,778	13,363	-0,690	0,510	4,621	2,238	0,354		
Substrato x Cria	11,778	20,504	-2,870	0,021*	4,621	4,987	0,636		
Invólucro x Alimento	10,583	13,363	-0,945	0,372	6,185	2,238	0,016		
Invólucro x Cria	10,583	20,504	-2,792	0,023*	6,185	4,987	0,426		
Alimento x Cria	13,363	20,504	-2,921	0,019*	2,238	4,987	0,091		
M. indistinctus (chuvoso)									
Substrato x Invólucro	11,714	11,554	0,042	0,968	6,490	5,578	0,710		
Substrato x Alimento	11,714	17,796	-1,915	0,092	6,490	2,882	0,060		
Substrato x Cria	11,714	17,708	-1,675	0,133	6,490	4,683	0,384		
Invólucro x Alimento	11,554	17,796	-2,223	0,057	5,578	2,882	0,062		
Invólucro x Cria	11,554	17,708	-1,889	0,096	5,578	4,683	0,544		
Alimento x Cria	17,796	17,708	0,036	0,972	2,882	4,683	0,134		
C. cyphergaster (seco	C. cyphergaster (seco)								
Substrato x Invólucro	14,028	9,479	0,935	0,377	8,959	6,171	0,418		
Substrato x Alimento	14,028	10,154	0,727	0,488	8,959	7,856	0,676		
Substrato x Cria	14,028	10,755	0,687	0,511	8,959	5,753	0,317		
Invólucro x Alimento	9,479	10,154	-0,151	0,884	6,171	7,856	0,748		
Invólucro x Cria	9,479	10,755	-0,338	0,744	6,171	5,753	0,781		
Alimento x Cria	10,154	10,755	-0,138	0,894	7,856	5,753	0,595		
M. indistinctus (seco)									
Substrato x Invólucro	11,775	11,850	-0,012	0,991	12,056	6,749	0,367		
Substrato x Alimento	11,775	8,770	0,480	0,644	12,056	7,096	0,395		
Substrato x Cria	11,775	9,136	0,345	0,739	12,056	12,138	0,972		
Invólucro x Alimento	11,850	8,770	0,703	0,502	6,749	7,096	0,958		
Invólucro x Cria	11,850	9,136	0,437	0,674	6,749	12,138	0,406		
Alimento x Cria	8,770	9,136	-0,058	0,955	7,096	12,138	0,433		