



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOTECNIA

LETÍCIA FERREIRA PAIVA

**COMO O AUMENTO DE TEMPERATURA DEVIDO ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS
PODE COMPROMETER O SERVIÇO DE POLINIZAÇÃO DA ABELHA
MAMANGAVA *Xylocopa frontalis* NA CULTURA DO MARACUJÁ (*Passiflora* spp.)**

FORTALEZA

2023

LETÍCIA FERREIRA PAIVA

COMO O AUMENTO DE TEMPERATURA DEVIDO ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS
PODE COMPROMETER O SERVIÇO DE POLINIZAÇÃO DA ABELHA
MAMANGAVA *Xylocopa frontalis* NA CULTURA DO MARACUJÁ (*Passiflora* spp.)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Zootecnia. Área de concentração: Abelhas e Polinização.

Orientador: Prof. PhD. Breno Magalhães Freitas.

FORTALEZA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

P169c Paiva, Leticia Ferreira.

Como o aumento de temperatura devido às mudanças climáticas pode comprometer o serviço de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* na cultura do maracujá (*Passiflora* spp.) / Leticia Ferreira Paiva. – 2023.

55 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Fortaleza, 2023.

Orientação: Prof. Dr. Breno Magalhães Freitas.

1. Aquecimento global. 2. Eficiência de polinização. 3. Polinizadores. 4. Polinização agrícola. I. Título.

CDD 636.08

LETÍCIA FERREIRA PAIVA

COMO O AUMENTO DE TEMPERATURA DEVIDO ÀS MUDANÇAS CLIMÁTICAS
PODE COMPROMETER O SERVIÇO DE POLINIZAÇÃO DA ABELHA
MAMANGAVA *Xylocopa frontalis* NA CULTURA DO MARACUJÁ (*Passiflora* spp.)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Zootecnia. Área de concentração: Abelhas e Polinização.

Aprovada em: 27/07/2023.

BANCA EXAMINADORA

Prof. PhD. Breno Magalhães Freitas (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Luciano Pinheiro da Silva
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dr. Francisco Deoclécio Guerra Paulino
Universidade Federal do Ceará (UFC)

À minha família e aos meus amigos, por todo o suporte durante meu percurso.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

À minha mãe e ao meu irmão, que tanto me apoiaram e que estiveram comigo nos momentos mais difíceis.

À Universidade Federal do Ceará (UFC) e ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia (PPGZ), pela oportunidade de aprendizagem e realização do mestrado.

Ao Prof. PhD. Breno Magalhães Freitas, pela orientação, paciência e compreensão ao longo do mestrado. Aos demais participantes da banca examinadora, Prof. Dr. Luciano Pinheiro da Silva e Dr. Francisco Deoclécio Guerra Paulino, pelas importantes colaborações e sugestões.

Aos meus amigos, pelo suporte e amizade, em especial a Ester Freitas e Joel Vidal, que sempre acreditaram em mim. Agradeço também o apoio prestado por Eli Nojoza, Mariana Pinho e Thiago Guimarães.

Aos amigos do Setor de Abelhas, pela ajuda recebida durante os experimentos, em especial Epifânia Macedo, Vitória Muniz e Larysson Feitosa. Aos colegas que conheci durante o mestrado e que, de alguma forma, contribuíram para meu crescimento profissional.

Ao meu psicólogo, por todo o trabalho realizado durante as sessões de terapia.

A mim mesma, por não ter desistido.

“Todas as vitórias ocultam uma abdicação.”
(Simone de Beauvoir).

RESUMO

As abelhas são os polinizadores mais importantes para a maior parte das angiospermas, inclusive as espécies agrícolas. No entanto, o aumento das temperaturas médias globais pode comprometer a sobrevivência e eficiência de muitas espécies de abelhas como polinizadoras de plantas silvestres e cultivadas. Assim, o presente estudo teve por objetivo investigar como o aumento de temperatura devido às mudanças climáticas pode comprometer o serviço de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* na cultura do maracujá (*Passiflora* spp.). A pesquisa foi conduzida no sítio São José, em Maranguape, Ceará, em duas áreas contíguas de 0,5 ha, cada uma plantada com uma espécie de maracujá (*P. edulis* e *P. cincinnata*), e constou de três experimentos: (i) o efeito da temperatura corporal da abelha no forrageio de flores de maracujá sob diferentes condições de temperatura ambiente; (ii) a eficiência de polinização de *X. frontalis* ao forragear flores de maracujá sob condição de alta temperatura ambiente; e (iii) determinação das temperaturas crítica e letal de *X. frontalis*. Os resultados mostraram que as abelhas evitaram forragear nas flores de maracujá à medida que a temperatura do ambiente e delas próprias aumentava ao longo do dia, reduzindo significativamente ($p < 0,05$) o número e o tempo de visitas às flores nas horas mais quentes do dia, do período chuvoso (temperaturas amenas) ao período seco (temperaturas altas). Como resultado, houve déficit de polinização natural e foram observados valores de vingamento de fruto, peso dos frutos, peso da polpa e número de sementes abaixo do potencial de produção no período mais quente do ano. Finalmente, determinaram-se as temperaturas crítica ($42,2 \pm 1,31^\circ\text{C}$) e letal ($47,3 \pm 1,79^\circ\text{C}$) para *X. frontalis*. Assim, o estudo demonstrou que o aumento da temperatura média ambiente, principalmente nas horas do dia e no período do ano em que ela se aproximou ou passou da temperatura crítica de *X. frontalis*, afetou o comportamento de forrageio da abelha nas flores de maracujá, reduzindo sua eficiência como polinizadora da cultura. Isso foi especialmente notado em *P. edulis*, cujas flores abrem ao meio-dia e dispõem de poucas horas no período da tarde para serem polinizadas. Concluiu-se que o serviço de polinização de *X. frontalis* em *P. edulis* e *P. cincinnata* já se encontra comprometido nos momentos de temperaturas mais elevadas, e que possíveis aumentos ainda maiores da temperatura média ambiente devido às mudanças climáticas podem inviabilizar a polinização da cultura do maracujá por seu polinizador natural.

Palavras-chave: aquecimento global; eficiência de polinização; polinização agrícola; polinizadores; temperatura crítica; temperatura letal.

ABSTRACT

Bees are the most important pollinators for the majority of angiosperms, including agricultural species. However, the increase in average global temperatures could compromise the survival and efficiency of many bee species as pollinators of wild and cultivated plants. Therefore, the present study aimed to investigate how temperature increase due to climate change can affect the pollination service of the carpenter bee *Xylocopa frontalis* in passion fruit (*Passiflora* spp.) crops. The research was conducted at São José site, in Maranguape, Ceará, Brazil, in two adjacent areas of 0.5 ha, each planted with a species of passion fruit (*P. edulis* and *P. cincinnata*), and consisted of three experiments: (i) the effect of body temperature on the bee foraging behavior on passion fruit flowers under different ambient temperature conditions; (ii) the pollination efficiency of *X. frontalis* while foraging passion fruit flowers under high ambient temperature conditions; and (iii) determination of critical and lethal temperatures of *X. frontalis*. The results showed that the bees avoided foraging on passion fruit flowers as the temperature of the environment and of their own bodies increased throughout the day, significantly ($p < 0.05$) reducing the number and duration of flower visits in the hottest hours of the day, from the rainy season (mild temperatures) to the dry season (high temperatures). As a result, there was a deficit in natural pollination, and the values of fruit set, fruit weight, pulp weight and seed number were below the potential results during the hottest time of the year. Finally, the critical ($42.2 \pm 1.31^{\circ}\text{C}$) and lethal ($47.3 \pm 1.79^{\circ}\text{C}$) temperatures of *X. frontalis* were determined. Thus, the study demonstrated that the increase in average ambient temperature, especially during the hours of the day and periods of the year in which it approached or exceeded the critical temperature of *X. frontalis*, affected the bee's foraging behavior on passion fruit flowers, reducing its efficiency as a pollinator of the crop. This was particularly noticeable in *P. edulis*, whose flowers open at midday and have only a few hours in the afternoon for pollination. It was concluded that the pollination service of *X. frontalis* in *P. edulis* and *P. cincinnata* is already compromised during periods of higher temperatures, and further increases in average ambient temperature due to climate change could render the pollination of passion fruit by its natural pollinator unfeasible.

Keywords: global warming; pollination efficiency; agricultural pollination; pollinators; critical temperature; lethal temperature.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Mapa da Região Metropolitana de Fortaleza, com o município de Maranguape, onde a pesquisa foi realizada, destacado em azul claro 26
- Figura 2 – Abelha mamangava *Xylocopa frontalis* coletando néctar de flores de maracujá. (A) *X. frontalis* em *Passiflora edulis* (B) *X. frontalis* em *Passiflora cincinnata*. Maranguape, Ceará, 2021 27
- Figura 3 – Captação de imagens termográficas da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* visitando flor de maracujá (*Passiflora edulis*). Maranguape, Ceará, 2021 28
- Figura 4 – Imagens termográficas de *Xylocopa frontalis* visitando flores de duas espécies de maracujá (*Passiflora edulis* e *Passiflora cincinnata*) obtidas pelo relatório do software IR Reporter®. Maranguape, Ceará, 2021 29
- Figura 5 – Experimento de polinização em *Passiflora edulis*. (A) Posicionamento dos sacos respiráveis e (B) realização de polinização manual. Maranguape, Ceará, 2021 30
- Figura 6 – Abelhas *Xylocopa frontalis* em gaiolas utilizadas para contenção durante a determinação das temperaturas crítica e letal em estufa incubadora microprocessada, BOD. Fortaleza, Ceará, 2022 32
- Figura 7 – Intensidade e distribuição médias das visitas de *Xylocopa frontalis* às flores de *Passiflora* spp. ao longo das horas do dia durante as estações chuvosa e seca no sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021 35
- Figura 8 – Tempo de visitação de *Xylocopa frontalis* às flores de maracujá amarelo (*Passiflora edulis*) e maracujá da caatinga (*Passiflora cincinnata*) em função da temperatura corporal da abelha (temperatura torácica) nos períodos chuvoso e seco do ano, no Sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021 38
- Figura 9 – Frutos de maracujá da caatinga (*P. cincinnata*) e polpa de maracujá amarelo (*P. edulis*) produzidos por polinização manual e polinização livre pela abelha mamangava *Xylocopa frontalis*: frutos de *P. cincinnata* oriundos de polinização manual (A), e polinização livre (B); polpa retirada de fruto de *P. edulis* oriundo de polinização manual (C), polpa retirada de fruto de *P. edulis* resultando de polinização livre (D). Fortaleza, Ceará, 2021 39

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Número de visitas da abelha mamangava <i>Xylocopa frontalis</i> às flores dos maracujazeiros amarelo (<i>P. edulis</i>) e da caatinga (<i>P. cincinnata</i>) e temperaturas médias à sombra ao longo do dia nas estações chuvosa e seca no sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021	35
Tabela 2 – Número de visitas e tempo médio (segundos) gasto por visita da abelha mamangava <i>Xylocopa frontalis</i> às flores dos maracujazeiros amarelo (<i>P. edulis</i>) e da caatinga (<i>P. cincinnata</i>) ao longo do dia nas estações chuvosa e seca no sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021	36
Tabela 3 – Temperatura torácica da abelha mamangava <i>Xylocopa frontalis</i> em visita às flores dos maracujazeiros amarelo (<i>P. edulis</i>) e da caatinga (<i>P. cincinnata</i>) ao longo do dia nas estações chuvosa e seca no sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021	37
Tabela 4 – Vingamento de frutos, peso dos frutos, peso da polpa e número de sementes de frutos dos maracujazeiros amarelo (<i>P. edulis</i>) e da caatinga (<i>P. cincinnata</i>) em função de três tipos de polinização. Maranguape, Ceará, 2021	40
Tabela 5 – Temperaturas crítica e letal da abelha mamangava <i>Xylocopa frontalis</i> tomadas no Setor de Abelhas da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Ceará, 2022	40

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

IBGE	Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística
IPBES	Plataforma Intergovernamental sobre Biodiversidade e Serviços Ecossistêmicos
IPCC	Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima
IPECE	Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará
SSP	Caminho Socioeconômico Compartilhado

LISTA DE SÍMBOLOS

\$	Dólar
<	Menor que
>	Mayor que
%	Porcentagem
μ	Micro
®	Marca Registrada

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	OBJETIVOS	15
2.1	Objetivo geral	15
2.2	Objetivos específicos	15
3	REFERENCIAL TEÓRICO	16
3.1	Abelhas: uma visão geral	16
3.2	<i>Xylocopa</i> sp.	18
3.2.1	<i>Biologia floral e interação Xylocopa-maracujazeiro</i>	19
3.3	Termorregulação	21
3.4	Mudanças climáticas e declínio	23
3.5	Temperatura crítica e letal	24
4	MATERIAL E MÉTODOS	26
5	RESULTADOS	34
6	DISCUSSÃO	41
7	CONCLUSÃO	46
	REFERÊNCIAS	47
	APÊNDICE A – TEMPERATURAS AMBIENTE MÉDIAS À SOMBRA E AO SOL POR HORA DO DIA NO SÍTIO SÃO JOSÉ, MARANGUAPE, CEARÁ, 2021	55

1 INTRODUÇÃO

O aquecimento global é um fenômeno impulsionado pelas alterações nas concentrações de gases do efeito estufa na atmosfera, principalmente CO₂, sendo a atividade humana a principal responsável pela aceleração desse processo, o que amplificou as mudanças climáticas em todo o mundo. Esse fenômeno pode afetar a vida e as atividades produtivas em todo o planeta. Dentre os diversos setores suscetíveis, destaca-se o setor agrícola, visto que a produção suficiente e o fornecimento de alimentos se encontram em risco (Abbass *et al.*, 2022).

As mudanças climáticas modificam os padrões globais de alimentação, principalmente nos países em que a agricultura é parte integrante de sua economia e produtividade total. Atrelado a isso, elas também colocam em risco a integridade e a sobrevivência de muitas espécies, devido às variações nas faixas ideais de temperatura dessas espécies em algumas regiões. Com essas variações ocorrendo em ritmo acelerado, intensificasse, também, a possibilidade de modificações na biologia das plantas e animais, por conta de tais alterações no clima (Reusch; Wood, 2007). Por conseguinte, com o aquecimento global, a biologia floral das diferentes espécies de plantas pode estar se alterando. A mudança na biologia da fauna e da flora pode perturbar as relações ecológicas entre elas e levar à extinção e à perda da biodiversidade, isto é, o desaparecimento da variedade de genes, espécies e ecossistemas que formam a vida na Terra e nos fornecem vários serviços (Rands *et al.*, 2010).

As abelhas são os polinizadores mais importantes para a reprodução da maior parte das angiospermas (Klein *et al.*, 2020). Estipula-se que, aproximadamente, 75% das espécies vegetais cultivadas no mundo sejam polinizadas por alguma espécie de abelhas e que, dentro das atividades ecossistêmicas, estas também desempenham um relevante papel, à medida que uma grande parcela dos serviços de polinização prestados pelos agentes polinizadores ocorre em espécies vegetais silvestres (Potts *et al.*, 2016). Entretanto, os fatores climáticos exercem forte interferência sobre os polinizadores, não só na sua funcionalidade, mas em suas distribuições espaciais, e isso se torna extremamente relevante quando se considera as áreas que ainda serão ocupadas por esses animais no futuro próximo em face das mudanças climáticas (Giannini *et al.*, 2017; Settele; Bishop; Potts, 2016).

Dentre as espécies que podem ser fortemente afetadas frente a essas mudanças, destacam-se as abelhas de grande porte do gênero *Xylocopa*, que são polinizadores essenciais de plantas silvestres e cultivadas (Freitas; Silva; Bezerra *et al.* 2019; Klein *et al.* 2020; Muniz *et al.* 2019). Na agricultura, as abelhas mamangavas (*Xylocopa* sp.) desempenham papel fundamental na polinização de várias espécies vegetais cultivadas, especialmente aquelas com

flores grandes, tais como diversas espécies de maracujá (*Passiflora* spp.), urucum (*Bixa orellana*), pitaias (*Hylocereus* spp. e *Selenicereus* spp.), castanha do brasil (*Bertholletia excelsa*), dentre outras.

Na condição de principal agente polinizador dos maracujás, a importância das mamangavas é expressiva na cultura do maracujazeiro, uma vez que a quantidade de visitas às flores determina diretamente a lucratividade do cultivo. Isso ocorre porque caso haja flores não polinizadas, estas serão perdidas, ou, então, será preciso contratar mão-de-obra extra para realizar a polinização manual, o que aumenta os custos com a lavoura e diminui a margem de lucro (Freitas; Oliveira-Filho, 2001; Junqueira *et al.* 2013; Popak; Markwith, 2019).

Portanto, aumentos na temperatura média ambiental podem diminuir as áreas adequadas à sobrevivência das abelhas mamangava *Xylocopa frontalis*, comprometendo a polinização dos cultivos de maracujá (Bezerra *et al.*, 2019; Bezerra *et al.*, 2021). Nessa perspectiva, com o contexto atual de intensa degradação ambiental, é possível que essa redução possa acontecer de forma mais rápida e agressiva. A escassez de estudos sobre as faixas de temperatura específicas que essa espécie consegue suportar durante seu forrageio dificulta a elaboração de um plano de conservação para a preservação desses animais tão importantes para a agricultura e para o meio ambiente. Diante do exposto, com o presente trabalho, propôs-se estudar de que forma o aumento de temperatura devido às mudanças climáticas pode comprometer o serviço de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* na cultura do maracujá (*Passiflora* spp.).

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Investigar o efeito do aumento de temperatura ambiente no comportamento de forrageio da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* para estimar possíveis impactos das mudanças climáticas sobre o serviço de polinização dessas abelhas no cultivo do maracujá (*Passiflora* spp.).

2.2 Objetivos específicos

- Conhecer como diferentes condições de temperatura ambiente afetam a temperatura corporal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* e o seu comportamento de forrageio em flores da cultura do maracujá (*Passiflora* spp.);
- Mensurar a eficiência de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* ao forragear flores de maracujá (*Passiflora* spp.) sob condição de alta temperatura ambiente;
- Determinar as temperaturas crítica e letal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis*.

3 REFERENCIAL TEÓRICO

3.1 Abelhas: uma visão geral

Os polinizadores são apontados como um dos componentes essenciais para o funcionamento dos ecossistemas em geral (Costanza *et al.*, 1997; Freitas, 2009; Imperatriz-Fonseca *et al.*, 2012). Assim, estão estritamente ligados à qualidade de vida dos seres humanos, ao mesmo tempo que desempenham um importante papel na manutenção de ecossistemas saudáveis, influenciando tanto na reprodução de plantas selvagens quanto na produção agrícola e na segurança alimentar (Klein *et al.*, 2020; Potts *et al.*, 2016). Embora determinadas espécies de angiosperma sejam capazes de se reproduzirem sem o auxílio desses animais, já está estabelecido que a presença de polinizadores aumenta a quantidade e a qualidade dos frutos formados, gerando impactos econômicos (Klein *et al.*, 2007; Klein *et al.*, 2020). Além disso, os polinizadores aumentam a probabilidade da polinização cruzada, o que promove o intercâmbio de caracteres genéticos entre as plantas, conferindo-lhes uma maior capacidade de adaptação ao ambiente (Delaplane *et al.*, 2013; Free, 1993).

Dentre os agentes polinizadores, destacam-se os insetos, pela eficiência e abundância na natureza. Aproximadamente, cerca de 75% das culturas e 87,5% das plantas com flores dependem da polinização animal, sendo as abelhas reconhecidas como os principais agentes nesse processo (Klein *et al.*, 2007; Ollerton; Winfree; Tarrant, 2011). Atrelado a esses dados, há o valor econômico da polinização. A título de exemplo, no Brasil, oito tipos de culturas dependentes de polinizadores são responsáveis por US\$ 9,3 bilhões das exportações do país (Freitas; Imperatriz-Fonseca, 2004; Giannini *et al.*, 2015). Assim, a polinização animal afeta substancialmente os mercados globais de cultivo, com as culturas polinizadas por animais tendo, frequentemente, preços de venda mais elevados do que as culturas independentes de polinizadores.

A grande relevância das abelhas em meio aos demais animais polinizadores está associada à sua dependência pelos recursos florais durante todas as fases de sua vida. Por consequência, a polinização realizada por elas ocorre de maneira involuntária, mas constante, visto que necessitam, obrigatoriamente, visitar as flores para coletar recursos, tais como o néctar e o pólen (Cavalcante *et al.*, 2012; Silva *et al.*, 2013).

Além disso, no que se refere à reconstituição de florestas tropicais e à conservação de remanescentes, as abelhas podem ser agentes de fundamental importância, já que são capazes de atuar como bioindicadoras da qualidade ambiental (Palazuelos-Ballivián, 2008). Em

contrapartida, diversas espécies nativas encontram-se em processo de desaparecimento, provocado, principalmente, pela perda de habitats e pelo desmatamento de florestas nativas (Lopes; Ferreira; Santos, 2005).

Dentre as espécies de abelhas, as que se organizam em colônias sociais recebem bastante destaque, como é o caso de *Apis mellifera* e dos meliponíneos, que são conhecidos popularmente como abelhas sem ferrão. Não obstante, além das espécies sociais, também existem as abelhas solitárias, as quais não apresentam divisão de castas, ao passo que uma única fêmea constrói seu ninho sozinha, sem dividir essa tarefa com outra abelha. As fêmeas fundadoras não entram em contato com as suas crias, ou seja, não há uma sobreposição entre as gerações. Quando as abelhas emergem do ninho, já são adultas e podem coletar seus próprios recursos e construir os seus ninhos (Alves-dos-Santos; Melo; Rozen, 2002; Michener, 2007). Cerca de 85% das espécies de abelhas descritas são solitárias (Batra, 1984), sendo muitas dessas espécies pertencentes à família Apidae (Roig-Alsina; Michener, 1993). Representantes desta família podem voar longas distâncias nas matas tropicais em busca de espécies vegetais preferenciais (Roubik, 1993).

O comportamento solitário das abelhas é caracterizado pela independência da fêmea durante todo o processo de nidificação. Assim, depois de emergir e ser fecundada, ela procura um lugar para nidificar. Após ter escolhido o local específico, ela constrói o ninho, aprovisiona as células de cria, oviposita e, se necessário, realiza a defesa do ninho. Todas essas atividades são realizadas sem a cooperação de outras abelhas (Alves-dos-Santos; Melo; Rozen, 2002; Michener, 2007).

Entre as abelhas sociais e solitárias, existem aquelas que são parassociais, isto é, não apresentam ninhos com muitos indivíduos ou divisão de castas bem definidas. Porém, diferentemente das solitárias, elas não abandonam seus ninhos logo após sua construção. Em vista disso, ocorre sobreposição de gerações entre a fêmea reprodutiva e sua cria e, nesse processo, uma fêmea funda seu ninho sozinha, constrói as células, coloca os ovos, fecha as células e, por fim, permanece no ninho, aguardando a emergência de seus descendentes. A fêmea primordial, a fundadora, alimenta suas crias após o nascimento e, depois de um período, ela morre ou o abandona. Uma das filhas pode permanecer no ninho da mãe e construir novas células para suas crias ou procurar outros locais para a construção dos seus ninhos; o primeiro exemplo é como ocorre em espécies de abelhas do gênero *Xylocopa* (Camillo; Garófalo, 1989; Oliveira-Filho; Freitas, 2003).

3.2 *Xylocopa* spp.

O gênero *Xylocopa* Latreille, 1802, pertencente à família Apidae e tribo Xylocopini, ocorre principalmente nas regiões tropicais e subtropicais, sendo bastante diversificado em regiões áridas neotropicais. Menos de 10% das espécies são encontradas em zonas temperadas (Gerling; Velthuis; Hefetz, 1989; Michener, 2007; Silveira; Melo; Almeida, 2002). O gênero contém cerca de 750 espécies, e em torno de 56 destas são nativas do Brasil (Freitas; Silva; Bezerra, 2017; Moure; Urban; Melo, 2007).

É composto por abelhas robustas, com fêmeas apresentando coloração que varia de preto a azul, sendo que espécies do subgênero *Neoxylocopa* podem exibir forte dimorfismo sexual, no qual os machos apresentam tonalidade que varia de marrom a amarelado (Gerling; Velthuis; Hefetz, 1989). São popularmente conhecidas como mangangás, mamangavas, mamangabas ou abelhas carpinteiras (Freitas; Oliveira-Filho, 2001), devido ao seu comportamento de nidificarem em madeira morta. Uma exceção para esta ocorrência foi descrita somente no subgênero paleártico *Proxylocopa*, que faz seus ninhos no chão (Silveira; Melo; Almeida, 2002).

As espécies de *Xylocopa* costumam apresentar hábito solitário, indicado pela independência das fêmeas na construção e aprovisionamento de seus ninhos e pela ausência de trabalho cooperativo, ainda que as fêmeas permaneçam no ninho após a emergência da cria. Por mais que os ninhos sejam fundados solitariamente, após serem construídos, diferentes comportamentos de socialidade têm sido registrados em algumas espécies de *Xylocopa* (Camillo; Garófalo, 1989; Camillo; Garófalo; Muccillo, 1986; Gerling; Hermann, 1978; Gerling; Velthuis; Hefetz, 1989).

Dessa forma, as fêmeas iniciam a formação do ninho sozinhas, construindo galerias por meio da escavação da madeira. Posteriormente, aprovisionam a célula de cria com pólen e néctar, agregando-os de modo que formem uma massa. Isso é essencial, pois é essa massa de pólen e néctar que alimentará as larvas durante todo o seu desenvolvimento, que pode variar entre 45 e 65 dias. Depois que emergem, elas permanecem por cerca de 30 dias no ninho, sob os cuidados da mãe, que continua indo a campo coletar recursos alimentares (Freitas; Oliveira-Filho, 2001; Freitas; Silva; Bezerra, 2017). Enquanto a fundadora realiza voos para a coleta, a filha mais velha atua como guarda (Freitas; Oliveira-Filho, 2001; Silva *et al.*, 2014). Quando já maduras sexualmente, essas fêmeas jovens deixam o ninho, mas, em algumas situações, podem ocorrer associações, ou, até mesmo, a tomada do ninho pela filha mais velha (Freitas; Silva; Bezerra, 2017).

Comumente, as espécies apresentam bivoltismo, no qual duas gerações são produzidas por uma mesma fêmea por ano, mas há algumas que apresentam multivoltismo, podendo ter de quatro a cinco gerações por ano, sendo os ninhos regularmente reutilizados neste caso (Camillo; Garófalo, 1989; Sakagami; Laroca, 1971). Logo, em uma perspectiva mais ampla, as espécies constroem seus ninhos em material vegetal seco, morto ou apodrecido, perfurando-os ou utilizando cavidades preexistentes, podendo ser lineares ou ramificados (Camillo; Garófalo; Muccillo, 1986).

No que diz respeito aos seus hábitos alimentares, essas abelhas utilizam néctar e pólen como únicas fontes de alimento. Por apresentarem vida longa e ampla distribuição geográfica (Hurd; Moure, 1960), a maioria das *Xylocopa* é generalista, concentrando-se, porém, em alguns recursos mais produtivos (Silva *et al.*, 2014). Demonstram constância floral associada à abundância de certas espécies vegetais em uma dada hora do dia, período do ano ou local (Gerling; Velthuis; Hefetz, 1989). Entretanto, a distribuição e a abundância de substratos suscetíveis à nidificação de espécies de *Xylocopa* são fatores amplamente discutidos na literatura como limitantes à distribuição e ocorrência das espécies deste gênero, podendo ser mais importantes que a distribuição dessas abelhas do que fontes de pólen e néctar (Gerling; Velthuis; Hefetz, 1989; Hurd; Moure, 1960; Michener, 1974).

Consequentemente, a associação de espécies de *Xylocopa* com substratos de nidificação parece não estar relacionada às espécies vegetais de táxons afins, mas às restrições ambientais, como ocorrência e abundância dos substratos, ou às características destes (Gerling; Velthuis; Hefetz, 1989; Hurd; Moure, 1960). Desse modo, preferências associadas à dureza da madeira, seu estágio de conservação, características de comprimento e diâmetro dos galhos e troncos e abundância dos substratos são determinantes em sua utilização pelas abelhas (Oliveira-Filho; Freitas, 2003).

Destarte, em função de seu comportamento de forrageio e de suas características morfológicas, mais especificamente o seu tamanho, as mamangavas são capazes de polinizar flores de grande porte (Freitas; Oliveira-Filho, 2001). Entre as mais diversas culturas possíveis, a associação dessas abelhas com o maracujazeiro apresenta grande dependência.

3.2.1 Biologia floral e interação *Xylocopa*-maracujazeiro

O maracujazeiro é uma planta de clima tropical com ampla distribuição geográfica. No Brasil, existem cerca de 200 espécies do gênero *Passiflora* (Semir; Brown, 1975). Dentre essas espécies, encontram-se o maracujá amarelo (*Passiflora edulis* Sims. f. *flavicarpa* Deg.) e

o maracujá da caatinga (*Passiflora cincinnata* Mast.), que pertencem à família Passifloraceae, do gênero *Passiflora*, compreendendo trepadeiras de hastes cilíndricas ou quadrangulares. Eles apresentam flores grandes, isoladas, hermafroditas e autoincompatíveis, com simetria radial e estruturas reprodutivas posicionadas no centro da flor. O androceu é composto por cinco estames e o gineceu é formado por um ovário com muitos óvulos, além de três estiletos e três estigmas (Silva *et al.*, 2014; Siqueira *et al.*, 2009). A flor possui, em sua região central, um androginóforo colunar bem desenvolvido. Nele, estão dispostos o androceu e o gineceu. Seus nectários estão localizados na base da flor e o néctar é acumulado em uma câmara em forma de anel que circunda a base do androginóforo (Freitas; Oliveira-Filho, 2001).

Sendo uma planta que necessita de bastante luminosidade, o maracujazeiro pode florescer durante o ano inteiro em regiões onde a luminosidade ultrapassa até 11 horas por dia. Sua floração ocorre praticamente ao longo de todo o ano, podendo ser considerada uma fonte constante de néctar e pólen para as abelhas. Por outro lado, para o maracujazeiro, os serviços de polinização prestados pelas abelhas são essenciais, uma vez que os frutos são formados apenas após a polinização cruzada, ou seja, a transferência de grãos de pólen entre flores de plantas diferentes (Silva *et al.*, 2014).

No maracujá amarelo (*Passiflora edulis*), a abertura floral ocorre no início da tarde, por volta das 12 horas, enquanto no maracujá da caatinga (*Passiflora cincinnata*), ela acontece no início da manhã, por volta das 6 horas. Em relação à produção de néctar, um estudo prévio demonstrou que, na primeira espécie, o volume de néctar produzido é, em média, 100 μL , com 48% de concentração de açúcares (Siqueira *et al.*, 2009). Já na segunda, foram encontrados valores de 176 μl a 204 μl , com concentração de açúcares de cerca de 40% a 38% para os horários de 10h e 12h, respectivamente (Kiill *et al.*, 2010). Logo, as flores de *P. cincinnata* produziram um volume de néctar duas vezes superior ao de *P. edulis*, aproximadamente, porém com uma menor concentração.

Assim, a grande quantidade de néctar produzido e a abundância de flores tornam o maracujazeiro altamente atrativo e satisfatório para as mamangavas, já que, por serem de grande porte, apresentam uma demanda individual por alimento bem maior do que outros insetos visitantes florais e, por conseguinte, preferem visitar flores que possuem produção de pólen e/ou néctar elevada e atenda às suas necessidades de alimento. Diante das características morfológicas e fisiológicas do maracujazeiro, conclui-se que as mamangavas são seus polinizadores ideais, uma vez que, para atingir os requerimentos de polinização da cultura, é necessário que as abelhas sejam de grande porte, a fim de que, ao visitar as suas flores, possam tocar suas anteras e seus estigmas, e também apresentem movimento constante entre as plantas

para favorecer a polinização cruzada (Camillo, 1996; Freitas; Oliveira-Filho, 2001).

Portanto, as mamangavas de grande porte do gênero *Xylocopa* são importantes mantenedoras da cultura do maracujazeiro e são essenciais não só para a produção agrícola, mas também preservação da biodiversidade uma vez que muitas espécies de passifloraceae são silvestres. Além desse fato, o Brasil é, atualmente, o maior produtor mundial de maracujá. A cultura está em expansão, tanto para a produção de frutas para consumo *in natura* como para a produção de suco. De acordo com o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2021), os produtores brasileiros colhem cerca de 700 mil toneladas da fruta por ano, que é cultivada, majoritariamente, por meio da agricultura familiar.

3.3 Termorregulação

A temperatura é um fator abiótico que exerce influência direta no desempenho e na produtividade animal, de sorte que age nos processos fisiológicos e bioquímicos (Huey; Berrigan, 2001). A temperatura ótima para o desenvolvimento da maioria dos insetos é de cerca de 25°C, sendo em torno de 15°C o limiar mínimo e 38°C o limiar máximo (Rodrigues, 2004). Na faixa de temperaturas entre 48 e 52°C, os insetos entram em estivação permanente, e acima de 52°C, o inseto é levado à morte. As abelhas se enquadram nesses limites e são consideradas animais heterotérmicos, uma vez que a variação da temperatura corporal de cada indivíduo é influenciada pela temperatura ambiente, mas elas também podem gerar calor próprio temporariamente ao voarem ou vibrarem a musculatura de voo enquanto no solo (Winston, 2003).

As abelhas empregam diversas estratégias para garantir a homeostase do ninho, em busca de tentar minimizar as adversidades causadas pelos fatores climáticos. O primeiro meio utilizado para conseguir isso é a escolha do local de nidificação, que não deve receber calor excessivo do sol ou ser exposto a ventos muito frios (Free, 1993). Para as abelhas sociais, um dos grandes desafios é, justamente, a manutenção da homeostase da colônia, visto que o sucesso do desenvolvimento das crias e a sobrevivência de colônias durante invernos rigorosos ou verões intensos estão diretamente relacionados às variações ambientais (Carvalho, 2009). Dessa forma, a colônia tem a capacidade de regular a temperatura dentro do ninho e, dentro de limites razoáveis, ajustar esses fatores ambientais para as condições satisfatórias ao desenvolvimento e bem-estar dos indivíduos (Winston, 2003).

Já para as abelhas solitárias/parassociais, a termorregulação se dá a nível de indivíduo, o que as leva a ficarem mais expostas às variações climáticas. Tamanho corporal e

pilosidade são fatores que podem definir a eficiência da termorregulação, já que tanto a perda como a produção de calor são afetadas por eles (Heinrich, 1993). As mamangavas do gênero *Xylocopa* apresentam adaptações, como uma alta tolerância a elevadas temperaturas e um complexo sistema de balanço hídrico, já que, muitas vezes, ingerem excesso de água durante o forrageamento do néctar, excretam água antes e durante o voo e também realizam a evaporação da água do néctar ingerido (Keasar, 2010).

Conforme Heinrich e Buchmann (1986), as abelhas podem se termorregular ao modificarem padrões de forrageamento, seja parando e iniciando o voo ou mesmo voando entre microhabitats com temperaturas diferentes. Além disso, foi verificado que ocorre passagem de calor do tórax para a cabeça e para o abdômen desses animais, resfriando ou aquecendo diferentes partes do corpo conforme a necessidade. Porém, essa transferência ocorre de forma distinta; enquanto para a cabeça acontece de forma passiva, para o abdômen ela ocorre de forma ativa. Essa passagem ativa é alcançada graças a um mecanismo de retenção de calor no tórax, que compreende vários *loops* na aorta, localizada no peúlo. Reforça-se que a dissipação do calor para a cabeça também é de extrema importância para uma termorregulação adequada, uma vez que essa passagem facilita a perda de calor por convecção, evitando um superaquecimento e possibilitando o forrageio mesmo com temperaturas elevadas (Heinrich, 1976, 1993).

Conforme Volynchik e colaboradores (2006), as *Xylocopa* possuem um mecanismo de geração de calor que ocorre em seu próprio tórax. Isso se deve às vibrações na musculatura responsável pelo voo, que apresentam, em seu tórax, um *hotspot*, isto é, um ponto de calor concentrado. Assim, esses autores avaliaram que, na região torácica de *Xylocopa pubescens*, a temperatura era, aproximadamente, 11 a 20°C mais alta quando comparada à temperatura na extremidade do abdômen e 18 a 19°C mais elevada em relação à temperatura ambiente.

Por mais que sejam bem adaptadas ao voo em dias quentes – pois algumas espécies não sofrem estresse quando a temperatura ambiente se mantém até, no máximo, os 35 a 38°C e, preferencialmente, quando sua temperatura torácica não ultrapassa 46°C (Chappell, 1982; Heinrich, 1993) –, estudos de Farias-Silva e Freitas (2021) mostraram que *X. frontalis* são nas horas com temperatura mais amena que essas abelhas costumam desempenhar suas atividades, como o aquecimento pré-voo, o forrageamento e a escavação do ninho. Em contraste, nos horários mais quentes, elas tendem a permanecer nos ninhos, seja repousando ou desidratando néctar. Observações de preferência de forrageamento cedo da manhã foram posteriormente referendadas por Harano e Hrcir (2023).

Em resumo, é válido lembrar que, enquanto as abelhas estão em campo, elas

estão expostas aos múltiplos fatores estressantes do meio ambiente (Klein *et al.*, 2017). Em climas quentes, há o risco de superaquecimento e, durante a atividade muscular do voo, a temperatura das abelhas costuma superar a do ambiente em vários graus, podendo atingir, até mesmo, sua temperatura crítica (Chappell, 1982, 1984).

3.4 Mudanças climáticas e declínio

Vários fatores podem representar ameaças aos polinizadores e à polinização e dentre eles, se destacam as ações antrópicas, tais como as mudanças no uso da terra, a agricultura intensiva e de larga escala, o uso indiscriminado de agrotóxicos, a poluição ambiental, o desmatamento e as mudanças climáticas intensificadas por essas ações humanas (Biesmeijer *et al.*, 2006; Freitas; Alves, 2009). Atrelados a isso, os fatores biológicos também incidem sobre as populações de abelhas, como as espécies invasoras, os efeitos indiretos do uso de organismos geneticamente modificados, pragas, patógenos ou a interação entre esses diversos agentes, como apontado pela Plataforma Intergovernamental sobre Biodiversidade e Serviços Ecossistêmicos (IPBES, 2016).

Todavia, dentre esses agentes, são as mudanças climáticas globais que mais preocupam, já que ameaçam a distribuição das espécies e as interações entre elas e, desse modo, podem afetar os serviços ecossistêmicos da polinização e da distribuição das culturas agrícolas (Imperatriz-Fonseca *et al.*, 2012). Logo, a diminuição ou, até mesmo, o desaparecimento de espécies de abelhas influencia diretamente nesses serviços prestados por elas, principalmente a polinização de plantas silvestres e cultivadas (Nates-Parra, 2016). Para entender a real proporção de como esses animais serão afetados, a modelagem de espécies em relação a diferentes cenários climáticos mostra-se uma importante ferramenta de análise e de suporte para decisões relativas ao planejamento futuro para o agronegócio e para a conservação ambiental (Giannini *et al.*, 2017; Settele; Bishop; Potts, 2016).

Nesse sentido, Bezerra *et al.* (2019), por meio de modelagem ecológica preditiva, demonstraram que as mudanças climáticas podem alterar as condições ecológicas ideais para a ocorrência de polinizadores e culturas agrícolas, reduzindo suas áreas de ocorrência natural. Ademais, os aumentos na temperatura média devido a essas mudanças climáticas podem reduzir, respectivamente, em 47,9 e 35,3% as áreas adequadas à sobrevivência das abelhas mamangava *Xylocopa frontalis* e *X. grisescens* até 2080. As mudanças bruscas de temperatura também alteram os ciclos biológicos e a extensão de áreas favoráveis à dispersão de espécies de polinizadores. Dessa maneira, a crise dos polinizadores afeta o mundo inteiro, diminuindo o

serviço ecossistêmico que eles proporcionam para as plantas (Bezerra *et al.*, 2019; Potts *et al.*, 2010). Entretanto, a predição desse e de outros trabalhos se basearam em elevações entre 0,3 e 4,8°C na temperatura média global até 2080, conforme dados do relatório de avaliação AR5 do Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima (IPCC), que apresentou essa variação em seus cenários, mas em 2021 e 2022, novos relatórios foram apresentados, mostrando um panorama ainda mais alarmante (IPCC, 2022).

A perspectiva de aquecimento global para o final do século atual devido às mudanças climáticas é sem precedentes, pelo menos nos últimos dois mil anos (IPCC, 2001). É extremamente provável que o aquecimento global ultrapasse a marca de 2°C até o final deste século, com grandes chances de chegar a 1,5°C já nos próximos 20 anos, caso as emissões de carbono permaneçam no nível atual. Já em um panorama ainda mais pessimista de aumento de emissões, o aquecimento poderia ultrapassar 4°C antes de 2100. Assim, no pior cenário de emissões, o SSP5-8.5, a variação muito provável de elevação de temperatura é de 3,3°C a 5,7°C. Um dos limites definidos no Acordo de Paris foi a elevação de até 1,5°C, mas em todos os cenários, a marca de 1,5°C deve ser ultrapassada entre 2021 e 2040. Tudo isso ocasionaria consequências ao meio ambiente, como o aumento na ocorrência e na intensidade de tempestades, secas, ondas de calor e outros eventos climáticos extremos (IPCC, 2022).

Por conta da ocorrência de *Xylocopa* estar relacionada à ambientes em que a temperatura varia entre 28,9°C e 36,9°C (Chappell, 1982), a área de ocorrência natural de *X. frontalis* também será atingida. O relatório traz ainda que ocorrerão diversas implicações à produção de alimentos, à segurança hídrica, à conservação da biodiversidade, à qualidade de vida nas cidades, à saúde, à produção de energia, entre muitas outras atividades essenciais à sobrevivência (IPCC, 2022). O aquecimento global já está afetando um elevado número de organismos, que respondem de várias maneiras, incluindo mudanças em sua distribuição geográfica e altitudinal (Bezerra *et al.*, 2019; Elias *et al.*, 2017; Giannini *et al.*, 2017; Raxworthy *et al.*, 2008). No Brasil, um recente estudo que avaliou alterações no estojo climático de 95 espécies de abelhas importantes para a produção agrícola revelou que haverá declínio de polinizadores em aproximadamente 90% dos municípios, causado pelas variações climáticas (Giannini *et al.*, 2017).

3.5 Temperatura crítica e letal

Conhecer os parâmetros fisiológicos, como o controle da temperatura em animais, faz-se essencial em uma época marcada por mudanças climáticas, a fim de

prognosticar a capacidade dos animais em lidar com as previsões no cenário ambiental (Kovac *et al.*, 2014).

Para obter esse prognóstico, dois critérios são de grande relevância: temperatura crítica e temperatura letal. Entende-se por temperatura crítica como o limiar térmico acima do qual algum tipo de falha fisiológica se torna iminente. Por mais que os animais possam se recuperar desse estado, eles geralmente são incapazes de escapar do estresse térmico e, eventualmente, morrem, tendo em vista que essas falhas causam a redução da atividade respiratória e o comprometimento da atividade motora (Ayton *et al.*, 2016; Kovac *et al.*, 2014; Mitchell; Hewitt; Van Der Linde, 1993).

Já Maia-Silva *et al.* (2021) consideram a temperatura crítica como a temperatura acima da qual foi observado um rápido aumento na mortalidade. Por outro lado, a temperatura letal foi considerada como aquela em que se obteve cem por cento de mortalidade.

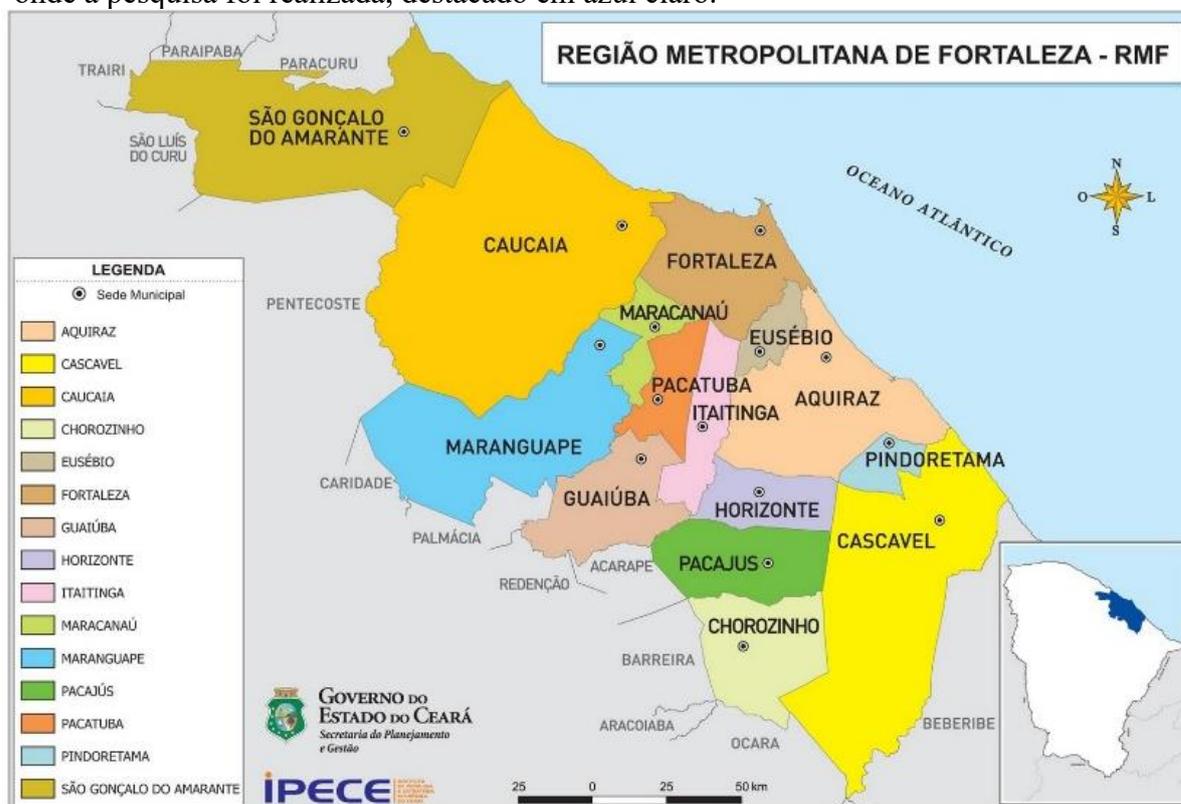
4 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo constou de três experimentos, conforme descrito a seguir:

4.1 Efeito da temperatura corporal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* no forrageio de flores de maracujá (*Passiflora* spp.) sob diferentes condições de temperatura ambiente

O experimento foi desenvolvido em cultivos adjacentes, um de maracujá amarelo (*Passiflora edulis* Sims) e outro de maracujá da caatinga (*Passiflora cincinnata* Mast.), localizados no Sítio São José, em Maranguape, Ceará (3°58'51.6"S, 38°41'14.8"O), numa distância de 36,5 quilômetros da capital, Fortaleza (Figura 1). A área experimental constava de 0,5 ha de cada cultivo e está inserida em uma faixa geográfica com clima Tropical Quente Úmido, classificado como Aw', de acordo com a classificação de Köppen (1918), com período chuvoso compreendendo os meses de janeiro a maio. A pluviosidade média anual é de 1378,9 mm, com temperaturas médias de 26°C a 28°C (IPECE, 2017a, 2017b).

Figura 1 – Mapa da Região Metropolitana de Fortaleza, com o município de Maranguape, onde a pesquisa foi realizada, destacado em azul claro.



Fonte: Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará - IPECE (2011).

A coleta de dados foi realizada semanalmente, nos meses de janeiro a dezembro do ano de 2021, e constou da contagem do número de indivíduos que visitavam as flores, da medição do tempo gasto por visita, além da temperatura corporal de abelhas mamangavas *Xylocopa frontalis* enquanto forrageavam ao longo do dia em ambos os cultivos de maracujá, tanto no período chuvoso (temperaturas amenas), entre janeiro e junho, quanto no período seco do ano (temperaturas altas), de julho a dezembro. Os dados foram coletados nas duas espécies de maracujá citadas, para investigar os efeitos da temperatura ambiente no comportamento de forrageio dessa abelha no maracujá da caatinga, cujas flores abrem em horários matinais e permanecem abertas durante todo o dia, e no maracujá amarelo, cujas flores abrem somente a partir do meio-dia e fecham no início da noite (Figura 2).

Figura 2 – Abelha mamangava *Xylocopa frontalis* coletando néctar de flores de maracujá. (A) *X. frontalis* em *Passiflora edulis* (B) *X. frontalis* em *Passiflora cincinnata*. Maranguape, Ceará, 2021.



Fonte: Elaborada pela autora

O levantamento do número de visitas das abelhas às flores foi feito por meio de contadores manuais, com os quais era registrada toda e qualquer visita observada nas duas espécies de maracujá durante todo o dia, iniciando às 6 horas da manhã e encerrando às 17 horas, quando a luminosidade já diminuía bastante e as abelhas encerravam seu forrageamento. Foram consideradas visitas válidas somente nos eventos em que as abelhas pousavam nas flores e coletavam seu néctar – único recurso coletado nas flores do maracujá. Situações nas quais as abelhas apenas se aproximavam das flores, pousavam rapidamente e logo levantavam voo, sem coletar recursos, ou então pousavam prolongadamente, mas sem se movimentar nas flores ou coletar recursos, foram descartadas.

Além da contagem das abelhas, também foram usados cronômetros para anotar os tempos em que cada uma levava para visitar individualmente as flores ao longo do dia. O início da visita era considerado a partir do momento em que a abelha inseria a probóscide na câmara nectarífera da flor e finalizada quando ela levantava voo.

Já a análise termográfica foi realizada por meio da captação de imagens em infravermelho das abelhas durante suas visitas de forrageio às flores das duas espécies de maracujá. Para tanto, seguiu-se o protocolo de coleta de dados e de análises proposto por Farias-Silva e Freitas (2021), utilizando o Termovisor HOT TEC® HT31, com detector *uncooled* FPA microbolométrico e resolução de 19.200 pixels, a fim de registrar a temperatura da superfície corpórea dessas abelhas quando essas forrageavam as flores nas diferentes horas do dia (Figura 3). Desse modo, foram aferidas suas faixas de temperatura durante a coleta de recursos nas flores, com foco na região do tórax e, quando possível, nas áreas da cabeça e do abdômen.

Figura 3 – Captação de imagens termográficas da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* visitando flor de maracujá (*Passiflora edulis*). Maranguape, Ceará, 2021.



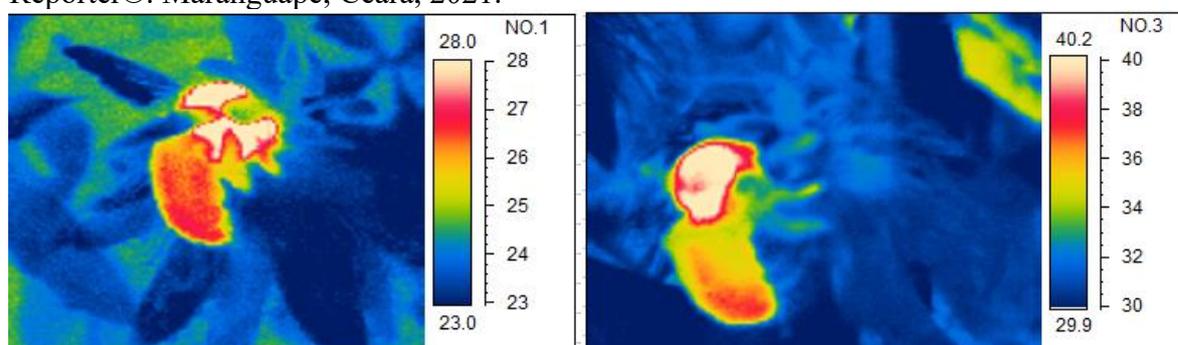
Fonte: Elaborada pela autora.

Para a medição das temperaturas corporais, foi definido um número fixo de amostragem de 50 leituras em cada espécie de maracujá e para cada intervalo de hora ao longo do dia, tomadas ao acaso dentro do plantio. O valor de emissividade utilizado para este

experimento foi de 0,97, número já estabelecido para várias espécies de abelhas, inclusive já utilizado para *X. frontalis* (Farias-Silva; Freitas, 2021; Stabentheiner; Schmaranzer, 1987).

A análise das imagens geradas pela câmera foi realizada por meio da utilização do software IR Reporter®, que gera relatórios para cada imagem obtida (Figura 4). Assim, foi possível obter dados da temperatura ambiente e das temperaturas máxima, mínima e média ao longo do corpo da abelha.

Figura 4 – Imagens termográficas de *Xylocopa frontalis* visitando flores de duas espécies de maracujá (*Passiflora edulis* e *Passiflora cincinnata*) obtidas pelo relatório do software IR Reporter®. Maranguape, Ceará, 2021.



Fonte: Elaborada pela autora.

As temperaturas ambientes máximas e mínimas, ao sol e à sombra, durante os períodos chuvoso e seco, foram obtidas por meio de termo-higrômetros Insthrutherm® HT-750 dispostos nos plantios de maracujás. A partir dessas, as temperaturas ambientes médias sob cada circunstância foram calculadas.

4.2 Eficiência de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* ao forragear flores de maracujá (*Passiflora* spp.) sob condição de alta temperatura ambiente

Visando investigar o efeito das altas temperaturas na eficiência de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* no cultivo das duas espécies de maracujá estudadas (*P. edulis* e *P. cincinnata*) durante a estação seca do ano, 90 botões de cada espécie foram marcados ao longo de vários dias e divididos em três tratamentos, descritos a seguir:

- a) Polinização manual: Neste tratamento, 30 botões florais foram envolvidos com sacos respiráveis, com filó bem fino, que permitem a passagem da luz e umidade, mas impedem o acesso de insetos às flores. Após a abertura floral, quando o estigma estava plenamente receptivo (curvado e úmido), os sacos foram retirados, e hastes flexíveis de algodão impregnadas com pólen fresco de flores de outras plantas

foram passadas sobre os três estigmas, assegurando a deposição de grande quantidade de pólen viável e compatível nestes (Figura 5). Em seguida, as flores foram ensacadas novamente e assim permaneciam até a flor fechar ao final do dia, quando os sacos eram retirados em definitivo. Este tratamento visa identificar o potencial máximo de vingamento e qualidade do fruto possível para as condições do estudo;

- b) Polinização restrita: Neste tratamento, 30 botões florais foram envolvidos com sacos respiráveis e permaneceram ensacados por toda a vida útil da flor (até a noite do dia da antese), sendo retirados apenas após a flor fechar. Este tratamento tem por objetivo verificar se a flor tem capacidade de se autopolinizar ou se o vento consegue levar pólen viável e compatível entre as flores do maracujazeiro;
- c) Polinização livre: Neste tratamento, 30 botões florais foram apenas marcados, mas não foram ensacados. Foi observado o desenvolvimento ou não dos frutos até o momento da colheita. Este tratamento é o que, de fato, permite avaliar a eficiência de polinização das abelhas mamangavas no maracujá sob as condições estudadas, pois as flores abertas seriam visitadas por essas abelhas.

Figura 5 – Experimento de polinização em *Passiflora edulis*. (A) Posicionamento dos sacos respiráveis e (B) realização de polinização manual. Maranguape, Ceará, 2021.



Fonte: Elaborada pela autora.

É importante destacar que, nos maracujazeiros, nem todas as flores são viáveis. Uma percentagem delas, apesar de aparentemente normais, ao abrirem, curvam seus estigmas apenas parcialmente ou nunca os curvam, indicativos de flores que não são férteis. Como não se pode prever quais flores serão férteis e quais não serão ainda no estágio de botão floral, quando são selecionadas para o experimento, é de se esperar que algumas das flores dos três tratamentos não sejam férteis. No entanto, as abelhas mamangavas que realizam a polinização no tratamento livre não escolhem seletivamente as flores para polinizar. Desta forma, no tratamento de polinização manual, foram realizadas polinizações em todas as flores previamente escolhidas para aquele tratamento, independentemente de serem férteis ou não, visando nivelar as condições de comparação com o tratamento de polinização aberta.

Após o amadurecimento dos frutos vingados de cada espécie de maracujá em cada tratamento, foi iniciada a parte laboratorial do experimento, com a pesagem dos frutos inteiros e de suas polpas em uma balança modelo Balança de Precisão BEL® M3102H, além da contagem do número de sementes de cada fruto.

4.3 Determinação das temperaturas crítica e letal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis*

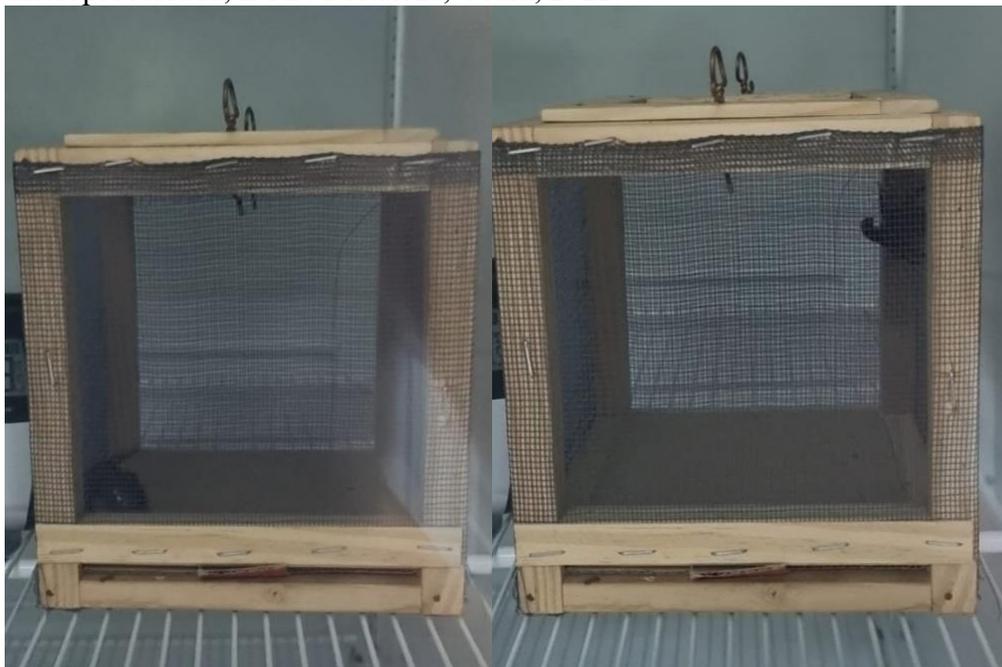
O experimento para a determinação das temperaturas crítica e letal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* foi realizado nos meses de setembro a dezembro de 2022, no Setor de Abelhas, no Campus do Pici da Universidade Federal do Ceará (3°44'33.70"S, 38°34'45.46"O). As abelhas foram coletadas na área do campus, que está inserida em uma faixa geográfica com clima Tropical Quente Subúmido, classificado com Aw', de acordo com a classificação de Köppen (1918), com período chuvoso compreendendo os meses de janeiro a maio. A pluviosidade média anual é de 1338,0 mm, com temperatura média de 26,9°C, sendo as médias anuais mínimas e máximas, respectivamente, 23,6 e 30,4°C.

A análise foi realizada por meio de ensaios de estresse por calor constante, a partir do protocolo desenvolvido por Kovac *et al.* (2014), sendo feitas as devidas adaptações e observadas as proporções mais adequadas. As abelhas, em um total de 13 indivíduos, foram coletadas cedo pela manhã no Campus do Pici e, posteriormente, colocadas individualmente em gaiolas de madeira teladas confeccionadas para a pesquisa, de dimensões 20 x 20 x 20 cm.

Com as abelhas dispostas nas gaiolas, elas foram, então, levadas para a incubadora. Nessa parte do estudo, foi utilizada uma estufa incubadora microprocessada, BOD SP-Labor®, modelo SP-209/572 (Figura 6). Após uma hora a 30°C, garantindo um início com condições

uniformes, a temperatura foi aumentada em uma taxa de cerca de 0,4 °C a cada 7 minutos, até a temperatura atingir o alvo experimental, 46° a 52°C. Durante os momentos de aclimação e de estresse térmico, não foram fornecidos nenhum tipo de alimentação ou água.

Figura 6 – Abelhas *Xylocopa frontalis* em gaiolas utilizadas para contenção durante a determinação das temperaturas crítica e letal em estufa incubadora microprocessada, BOD. Fortaleza, Ceará, 2022.



Fonte: Elaborada pela autora.

À medida que a temperatura era aumentada, observaram-se os comportamentos das abelhas, a fim de registrá-los. A temperatura crítica de cada indivíduo foi determinada a partir do momento em que aquela abelha não apresentava mais uma coordenação motora normal e/ou se deitava de costas, sem conseguir mais ficar de pé. A temperatura letal era determinada quando o indivíduo vinha a óbito, se constatado que não demonstrava nenhum movimento, mesmo após um estímulo de contato. Apesar disso, após o período experimental, as abelhas ainda foram mantidas em BOD a 28°C por oito horas, para certificar que estavam realmente mortas.

4.4 Análise dos dados

Após o registro das informações e o processamento das imagens obtidas, foi realizada a tabulação dos dados coletados. As informações obtidas foram analisadas por meio do Teste de Wilcoxon, para diferenças no número de visitas por hora, comparando o período chuvoso (temperaturas amenas) *versus* o período de seca (temperaturas altas). O Teste de

Kruskal-Wallis foi utilizado para acessar o efeito da hora sobre o tempo de visita nas flores de ambas as espécies de maracujá.

Por fim, um modelo de regressão linear foi usado para ajustar o número de visitas em função da temperatura corporal da abelha, sendo empregados ajustes lineares e quadráticos. Todas as análises estatísticas foram realizadas usando a plataforma RStudio.

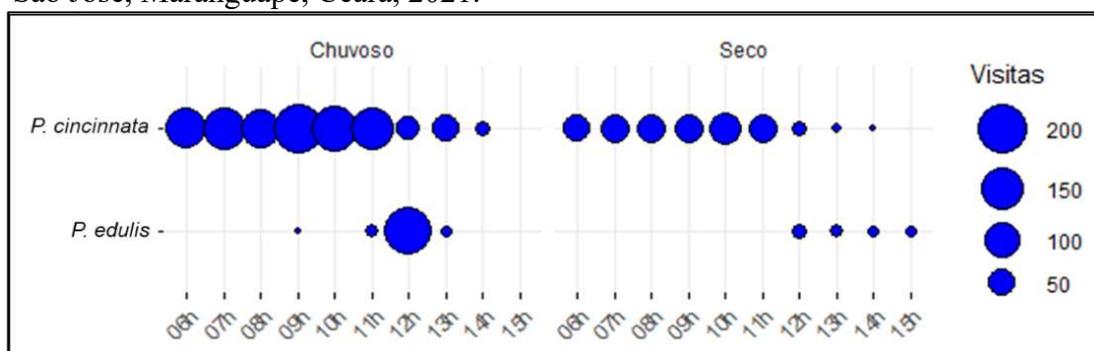
5 RESULTADOS

5.1 Efeito da temperatura corporal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* no forrageio de flores de maracujá (*Passiflora* spp.) sob diferentes condições de temperatura ambiente

Durante o ano de 2021, as temperaturas ambientais não variaram significativamente entre o período chuvoso e o período seco, exceto as temperaturas máximas médias ao sol. Assim, considerando os horários de atividade das abelhas, as menores temperaturas médias foram sempre registradas às 6h da manhã, sendo à sombra, 26,7°C no período chuvoso e 25,5°C no período seco, enquanto ao sol, esses valores foram de 31,0°C e 29,1°C para as épocas das chuvas e de estiagem, respectivamente (Apêndice A). Por outro lado, a temperatura média máxima registrada à sombra foi de 34,0°C às 12h no período chuvoso e 34,4°C às 13h da tarde na época seca do ano. No entanto, ao sol, as maiores temperaturas médias chegaram a 37,9°C às 11h da manhã no semestre chuvoso e a 42,3°C às 12h no período seco, uma diferença de 4,4°C a mais na média do período seco do ano (Apêndice A).

No que se refere à presença das abelhas, foram registradas 1638 visitas florais durante todo o ano, distribuídas entre os horários das 6h às 17h, em ambas as espécies. As flores do maracujá da caatinga (*Passiflora cincinnata*) abriam cedo da manhã e foram frequentadas por *X. frontalis* das 6h às 14h, com pico entre 9h e 10h e queda mais acentuada a partir das 11h. Não foram registradas visitas no período das 15h às 17h (Figura 7). Em contraste, as flores do maracujá amarelo (*Passiflora edulis*) abriam, em geral, somente por volta das 12h, quando as visitas das mamangavas se iniciavam, e se concentraram nesse horário durante o período chuvoso, com apenas algumas poucas às 13h, sem que acontecessem mais visitas após esse horário. Durante esse período, eventualmente, alguma flor abria pouco antes das 12h, sendo, então, as visitas registradas no horário das 11h. No período seco, a frequência foi muito baixa e não apresentou um padrão definido, porém, as poucas visitas se estenderam das 12h às 15h (Figura 7). Portanto, *Xylocopa frontalis* visitou as flores do maracujá amarelo somente até às 13h no período chuvoso e até às 15h no período seco (Figura 7). As flores das duas espécies de maracujá fechavam ao anoitecer e não abriam mais.

Figura 7 – Número e distribuição médias das visitas de *Xylocopa frontalis* às flores de *Passiflora* spp. ao longo das horas do dia durante as estações chuvosa e seca no sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021.



Fonte: Elaborada pela autora.

Houve diferenças significativas ($p < 0,001$) no número de visitas ao longo do dia em ambas as estações (seca e chuvosa) e para ambas as espécies de maracujá, com exceção das flores do maracujá amarelo durante a estação seca, período em que o número de visitas foi bastante reduzido (Tabela 1). De forma semelhante, também houve diferenças significativas no número de visitas ocorridas entre os mesmos horários nas estações chuvosa e seca para as duas espécies de maracujá, exceto às 13h para *P. edulis* (Tabela 1).

Tabela 1 – Número de visitas da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* às flores dos maracujazeiros amarelo (*P. edulis*) e da caatinga (*P. cincinnata*) e temperaturas médias à sombra ao longo do dia nas estações chuvosa e seca no sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021.

Horário	<i>Passiflora edulis</i>					<i>Passiflora cincinnata</i>				
	Nº de visitas na Estação Chuvosa	Temp. Média (°C)	Nº de visitas na Estação Seca	Temp. Média (°C)	p-valor entre estações	Nº de visitas na Estação Chuvosa	Temp. Média (°C)	Nº de visitas na Estação Seca	Temp. Média (°C)	p-valor entre estações
6	-	31,0 ±1,2	-	29,1 ±1,7	-	130	31,0 ±1,2	52	29,1 ±1,7	<0,001
7	-	31,9 ±2,2	-	33,8 ±2,0	-	138	31,9 ±2,2	57	33,8 ±2,0	<0,001
8	-	34,4 ±1,7	-	37,3 ±0,8	-	123	34,4 ±1,7	56	37,3 ±0,8	<0,001
9	-	36,0 ±2,3	-	38,5 ±0,5	-	209	36,0 ±2,3	53	38,5 ±0,5	<0,001
10	-	37,5 ±1,4	-	40,2 ±0,9	-	169	37,5 ±1,4	72	40,2 ±0,9	<0,001
11	7	37,9 ±1,8	0	41,1 ±0,8	0,008	147	37,9 ±1,8	54	41,1 ±0,8	<0,001
12	188	37,8 ±0,2	11	42,3 ±0,2	<0,001	35	37,8 ±0,2	11	42,3 ±0,2	<0,001
13	5	37,0 ±2,6	7	38,6 ±0,3	0,5637	46	37,0 ±2,6	4	38,6 ±0,3	<0,001
14	-	36,2 ±0,5	6	38,1 ±0,1	0,0143	10	36,2 ±0,5	2	38,1 ±0,1	0,02
15	-	34,9 ±1,5	6	37,8 ±0,6	0,0143	-	34,9 ±1,5	-	37,8 ±0,6	-
16	-	32,7 ±0,2	-	35,7 ±0,2	-	-	32,7 ±0,2	-	35,7 ±0,2	-
17	-	32 ±0,5	-	34 ±0,5	-	-	32 ±0,5	-	34 ±0,5	-
p-valor entre horas	<0,001		0,5189			<0,001		<0,001		

Fonte: Elaborada pela autora.

Assim como o número de visitas, o tempo que *Xylocopa frontalis* levou para coletar o néctar ao visitar as flores foi diferenciado, dependendo da espécie de maracujazeiro e da estação do ano analisada (Tabela 2). Para *Passiflora edulis*, as visitas variaram entre 4,3 e 25,7s nos horários com menor frequência de abelhas. No entanto, a grande maioria das visitas durou entre 11,5 e 14,1s, independentemente da estação, sem diferenças significativas entre as estações ou horários do dia (Tabela 2). Para *Passiflora cincinnata*, no entanto, as abelhas fizeram visitas mais longas, permanecendo de 14,5 a 34,4s nas flores, mas com a grande maioria das visitas durando entre 20,18 e 23,01s. Assim como em *P. edulis*, também não foram observadas diferenças significativas entre as estações ou horários do dia (Tabela 2).

A regressão do tempo de visita em função da temperatura ambiente para *Passiflora edulis* mostrou relação direta entre as duas variáveis ($p=0,00987$) durante a estação chuvosa, mas não produziu um p-valor significativo na estação seca, possivelmente devido ao número muito baixo de visitas durante esse período. Já para *P. cincinnata*, em nenhuma das duas estações do ano o tempo de visitas foi afetado significativamente pela temperatura ambiental, provavelmente porque as abelhas visitavam mais essa espécie no período da manhã, quando as temperaturas eram mais baixas, e na hora de maior elevação de temperatura, havia a concorrência com *P. edulis*, que iniciava sua abertura floral nesse período.

Tabela 2 – Número de visitas e tempo médio (segundos) gasto por visita da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* às flores dos maracujazeiros amarelo (*P. edulis*) e da caatinga (*P. cincinnata*) ao longo do dia nas estações chuvosa e seca no sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021.

Horário	<i>Passiflora edulis</i>					<i>Passiflora cincinnata</i>				
	N	Tempo por visita na Estação Chuvosa	N	Tempo por visita na Estação Seca	p-valor entre estações	N	Tempo por visita na Estação Chuvosa	N	Tempo por visita na Estação Seca	p-valor entre estações
6	-	-	-	-	-	130	22,30 ±17,10 ^{ab}	52	20,18 ±14,34	0,44
7	-	-	-	-	-	138	22,24 ±14,93 ^{ab}	57	23,35 ±13,38	0,64
8	-	-	-	-	-	123	22,99 ±15,70 ^{ab}	56	20,82 ±12,73	0,38
9	-	-	-	-	-	209	20,56 ±12,98 ^b	53	22,68 ±13,75	0,33
10	-	-	-	-	-	169	21,32 ±13,62 ^b	72	23,01 ±11,80	0,37
11	7	25,7 ±22	0	-	-	147	21,20 ±14,37 ^{ab}	54	22,10 ±11,36	0,69
12	188	13,8 ±16	11	6,0 ±4,8	0,10	35	19,43 ±12,50 ^{ab}	11	17,35 ±4,42	0,63
13	5	6,3 ±5	7	11,5 ±9,9	0,31	46	29,26 ±16,07 ^a	4	21,67 ±14,38	0,43
14	0	-	6	14,1 ±10,1	-	10	34,40 ±20,53 ^{ab}	2	14,57 ±11,84	0,24
15	0	-	6	4,3 ±2,4	-	-	-	-	-	-
16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
p-valor entre horas		0,077		0,063			0,0018		0,64	

Médias seguidas da mesma letra minúscula nas linhas não diferem entre si, pelo teste realizado a 5% de significância. Fonte: Elaborada pela autora.

A temperatura torácica das abelhas manteve-se sempre elevada durante as visitas às flores dos maracujazeiros, tendo variado da média de 32,5°C às 6h da manhã, em visitas a *P. cincinnata* durante a estação seca, à média de 44,0 °C às 11h, em flores de *P. edulis* na estação chuvosa do ano (Tabela 3). No entanto, exceto por raras exceções, as temperaturas médias do tórax das abelhas para um determinado horário do dia foram sempre bem mais elevadas nas visitas feitas na estação seca do que na estação chuvosa (Tabela 3).

A temperatura média torácica das abelhas também aumentou ao longo do dia, atingindo os maiores valores nos horários mais quentes, entre 12 e 14h, dependendo da estação do ano e da espécie de maracujá visitada (Tabela 3). Já a amplitude térmica de temperatura torácica das abelhas ao longo do dia foi de cerca de 5°C na estação chuvosa, independentemente da espécie de maracujá visitada, mas variou durante a estação seca, de apenas 2,5°C em visitas às flores de *P. edulis* até 10,4°C nas visitas às flores de *P. cincinnata* (Tabela 3).

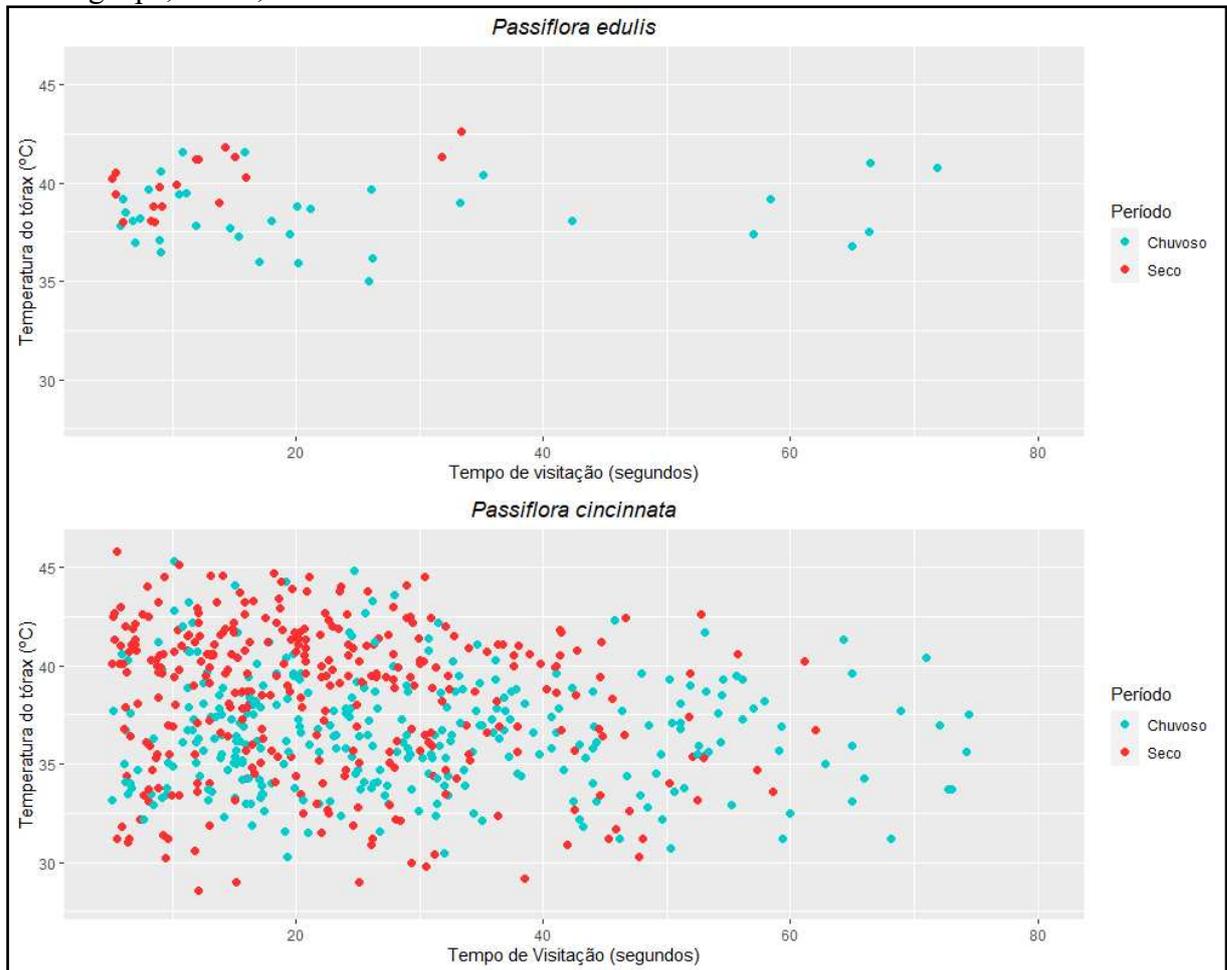
Tabela 3 – Temperatura torácica da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* em visita às flores dos maracujazeiros amarelo (*P. edulis*) e da caatinga (*P. cincinnata*) ao longo do dia nas estações chuvosa e seca no sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021.

Horário	Temperatura torácica (°C) de <i>Xylocopa frontalis</i>							
	<i>Passiflora cincinnata</i>				<i>Passiflora edulis</i>			
	Estação Chuvosa	N	Estação Seca	N	Estação Chuvosa	N	Estação Seca	N
6	34,8 (±2,0)	56	32,5 (±2,9)	53	-	-	-	-
7	34,7 (±1,7)	48	35,9 (±3,3)	57	-	-	-	-
8	34,9 (±2,5)	51	38,6 (±3,0)	56	-	-	-	-
9	36,0 (±2,4)	57	39,0 (±3,0)	53	-	-	-	-
10	37,7 (±2,1)	51	39,9 (±3,0)	72	-	-	-	-
11	39,3 (±3,0)	50	41,1 (±1,7)	54	44,0 (±4,5)	02	-	-
12	37,1 (±1,4)	13	42,9 (±1,1)	11	38,5 (±1,6)	41	38,9 (±1,8)	11
13	39,8 (±2,1)	27	41,5 (±1,9)	04	-	-	40,2 (±0,6)	07
14	38,3 (±1,4)	06	40,9 (±1,6)	02	-	-	41,2 (±1,3)	06
15	-	-	-	-	-	-	39,1 (±1,1)	06
16	-	-	-	-	-	-	-	-
17	-	-	-	-	-	-	-	-

Fonte: Elaborada pela autora.

A regressão do tempo de visita em função da temperatura corporal de *X. frontalis* tomou como referência a temperatura do tórax, devido à sua grande importância na termorregulação. Em ambas as espécies de maracujá, houve correlação significativa ($p < 0,05$) entre a temperatura torácica e o tempo que as abelhas gastavam por visita. Em *P. edulis*, o tempo de visita relacionado à temperatura do tórax apresentou p-valor de 0,0433, enquanto em *P. cincinnata*, esse valor foi de 0,0475 (Figura 8).

Figura 8 – Tempo de visitação de *Xylocopa frontalis* às flores de maracujá amarelo (*Passiflora edulis*) e maracujá da caatinga (*Passiflora cincinnata*) em função da temperatura corporal da abelha (temperatura torácica) nos períodos chuvoso e seco do ano, no Sítio São José, Maranguape, Ceará, 2021.

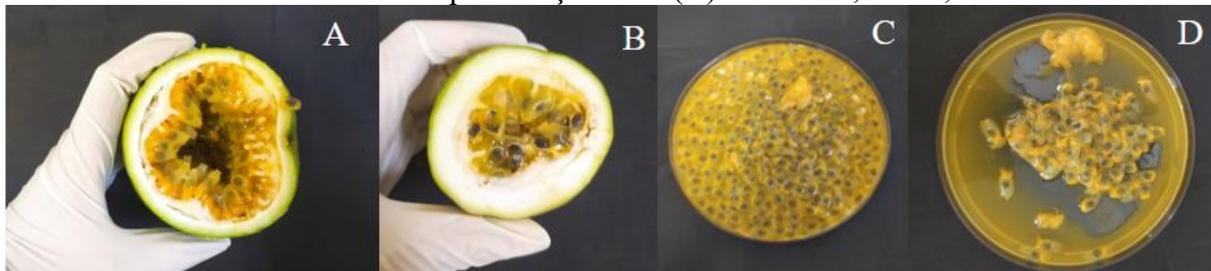


Fonte: Elaborada pela autora.

5.2 Eficiência de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* ao forragear flores de maracujá (*Passiflora* spp.) sob condição de alta temperatura ambiente

A avaliação da eficiência de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* ao forragear flores de maracujá (*Passiflora* spp.) sob condições de alta temperatura ambiente mostrou diferenças significativas ($p < 0,05$) para os parâmetros de vingamento de frutos, peso dos frutos e número de sementes por frutos, em ambas as espécies de maracujá (Tabela 4). No entanto, o peso da polpa apenas apresentou diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos realizados no maracujá amarelo, não tendo diferido do maracujá da caatinga. Todos esses parâmetros foram registrados em fotos e estão ilustrados a seguir (Figura 9).

Figura 9 – Frutos de maracujá da caatinga (*Passiflora cincinnata*) e polpa de maracujá amarelo (*P. edulis*) resultantes de polinização manual e polinização livre pela abelha mamangava *Xylocopa frontalis*: frutos de *P. cincinnata* oriundos de polinização manual (A), e polinização livre (B); polpa retirada de fruto de *P. edulis* oriundo de polinização manual (C), polpa retirada de fruto de *P. edulis* resultando de polinização livre (D). Fortaleza, Ceará, 2021.



Fonte: Elaborada pela autora.

Na variável de vingamento de frutos, o tratamento de polinização restrita, no qual as flores foram ensacadas e não receberam qualquer tipo de polinização biótica, não vingou nenhum fruto em nenhuma das duas espécies de maracujá. O tratamento referente à polinização livre vingou apenas 20% e 23,3% das flores de maracujá amarelo e maracujá da caatinga, respectivamente (Tabela 4), e diferiu de forma significativa ($p < 0,05$) do tratamento de polinização manual, que atingiu 76,6% de vingamento das flores do maracujá amarelo e 56,7% das flores do maracujá da caatinga (Tabela 4).

Em relação ao peso dos frutos, de forma semelhante ao parâmetro anterior, houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos de polinização livre e manual para as duas espécies de maracujá. No caso do maracujá amarelo, os frutos de polinização manual foram, em média, 110,35g (102,3%) mais pesados que aqueles oriundos de polinização livre, enquanto para o maracujá da caatinga, esses valores foram de 20,74g (24,5%) (Tabela 4).

No que se refere ao peso da polpa, também se verificou diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos de polinização livre e manual, mas somente para *P. edulis*. No caso dessa espécie, as polpas oriundas de polinização manual foram, em média, 61,04g (150%) mais pesadas que aquelas oriundas de polinização livre. Já para o maracujá da caatinga, não houve diferença ($p > 0,05$) entre o peso da polpa dos frutos produzidos por polinização manual e polinização livre, sendo a polpa da polinização manual apenas ligeiramente mais pesada, 8,47g (16,3%) do que aquela dos frutos de polinização livre (Tabela 4).

Finalmente, o número de sementes também foi significativamente diferente entre os tratamentos de polinização livre e manual, em ambas espécies de maracujá. Em *P. edulis*, o tratamento manual produziu uma média de 205,1 (105%) sementes a mais por fruto em relação a polinização livre, enquanto em *P. cincinnata*, foram produzidas, em média, 69 (24,9%) mais sementes por fruto no tratamento de polinização manual (Tabela 4).

Tabela 4 – Vingtamento de frutos, peso dos frutos, peso da polpa e número de sementes de frutos dos maracujazeiros amarelo (*P. edulis*) e da caatinga (*P. cincinnata*) em função de três tipos de polinização. Maranguape, Ceará, 2021.

Tipo de polinização	N	<i>Passiflora edulis</i>				<i>Passiflora cincinnata</i>			
		Frutos vingados	Peso fruto (g)	Peso polpa (g)	Nº sementes	Frutos vingados	Peso fruto (g)	Peso polpa (g)	Nº sementes
Restrita	30	0	-	-	-	0	-	-	-
Livre	30	6	107,80 (±57,58 ^B)	40,7 (±29,89 ^B)	194,60 (±147,19 ^B)	7	84,49 (±16,94 ^B)	51,83 (±12,14)	277,29 (±65,92 ^B)
Manual	30	23	218,15 (±37,68 ^A)	101,74 (±17,34 ^A)	399,70 (±112,93 ^A)	17	105,23 (±13,82 ^A)	60,30 (±9,58)	346,29 (±55,07 ^A)

Fonte: Elaborada pela autora.

5.3 Determinação das temperaturas crítica e letal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis*

O instante em que as abelhas mamangavas *Xylocopa frontalis* começaram a demonstrar dificuldades em agir normalmente, isto é, alcançaram sua temperatura crítica, variou dos 39,8°C aos 45,4°C, com a média um pouco acima dos 42°C (Tabela 5). A temperatura letal, ou seja, aquela na qual a abelha entrou em óbito, variou de 43,8°C – um valor um pouco superior à temperatura crítica média – à temperatura mais alta de 50,2°C. A temperatura letal média também foi elevada, sendo de 47,3°C, mais de 5°C acima da temperatura crítica média (Tabela 5).

Tabela 5 – Temperaturas crítica e letal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* tomadas no Setor de Abelhas da Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, Ceará, 2022.

Espécime	Temperatura crítica (°C)	Temperatura letal (°C)
1	42,6	46,4
2	43,8	46,4
3	42,6	46,0
4	40,6	43,8
5	45,4	50,0
6	41,8	46,3
7	42,0	50,2
8	39,8	48,0
9	41,6	48,5
10	42,0	48,7
11	42,8	48,8
12	41,8	45,4
13	42,0	47,2
Média (±e.p.m.)	42,2 (±1,31)	47,3 (±1,79)

e.p.m. = erro padrão da média. Fonte: Elaborada pela autora.

6 DISCUSSÃO

A temperatura influencia muitos aspectos da vida das abelhas, desde suas taxas metabólicas até seus padrões de atividade (Retana; Cerdá, 2000). Assim, no que concerne ao número e ao tempo de visitação às flores de maracujazeiro, houve respostas distintas, dependendo da espécie e de acordo com a influência exercida pelas temperaturas ambiental e corporal verificadas. Os resultados mostraram que *X. frontalis* prefere visitar as flores em horários iniciais do dia. De fato, estudos anteriores abordando esse tema mostram que *X. frontalis* concentra as atividades que geram mais calor corporal, como o forrageamento, nas horas menos quentes do dia; já as que produzem menor ou nenhum calor corporal costumam ser realizadas nas horas mais quentes do dia (Farias-Silva; Freitas, 2021; Harano; Hrcncir, 2023).

No maracujá da caatinga (*P. cincinnata*), o número de visitas se manteve uniforme ao longo do dia até às 11 horas da manhã, tanto na estação chuvosa quanto na seca. Entretanto, ao comparar as estações entre si, houve uma brusca diminuição em relação ao número de visitas; a maior parte dos horários apresentou redução de pelo menos 50% da estação chuvosa para a seca. Já para o maracujá amarelo (*P. edulis*), que apresenta abertura floral nos horários com maiores temperaturas, isto é, aproximadamente ao meio-dia, a temperatura ambiental foi decisiva para o número de visitas. Mesmo na estação chuvosa, observou-se uma diferença significativa para o número de visitas no momento da abertura das flores para os demais horários de alta temperatura posteriores, enquanto que na estação seca, o número de visitas foi reduzido drasticamente, mesmo sendo o período do ano no qual as flores de maracujá eram a única fonte abundante de néctar. Esse comportamento das abelhas está intimamente atrelado à variação da temperatura ao longo do dia, mas principalmente entre as estações. Enquanto nos primeiros meses do ano (período chuvoso), no horário de 12 horas, a média da temperatura ao sol foi de 37,8°C, no segundo semestre, para esse mesmo horário, a temperatura média foi de 42,3°C, havendo registros de até cerca de 50°C. Como consequência, a temperatura corporal das abelhas também atingia valores similares, e considerando que a temperatura crítica média determinada para *X. frontalis* é de 42°C, a baixa frequência dessas abelhas às flores nos horários mais quentes resulta certamente do ambiente hostil ao qual essas abelhas estavam expostas, já que, com sob tais temperaturas, suas atividades básicas ficariam comprometidas. De fato, nessas horas mais quentes da estação seca foram feitas algumas observações de abelhas pousadas em flores ou folhas localizadas à sombra, onde ficavam imóveis por vários minutos até diminuírem a temperatura corporal e conseguirem voar novamente, possivelmente de volta aos ninhos já que não retomavam o forrageamento no pomar.

Além disso, mesmo durante a estação chuvosa e temperaturas mais baixas em relação ao período seco, as abelhas concentraram suas visitas na hora inicial de abertura da flor, mas reduziram enormemente o forrageamento nos horários seguintes, sugerindo que a grande oferta no início da antese era suficiente para atraí-las nesses horários mais quentes, mas não posteriormente. É preciso mencionar que nesse período do ano, ao redor da área experimental, havia uma grande quantidade de flores que, em teoria, poderiam competir pela visitação das mamangavas. No entanto, esse não foi o caso no horário de abertura das flores, quando a abundante oferta de recursos (néctar) atraiu as abelhas para as flores de maracujá amarelo, e embora se tenha registrado uma grande redução no número de visitas nos horários seguintes, abelhas também não foram observadas forrageando nas plantas silvestres próximas. Portanto, apesar da oferta de alimento poder afetar o padrão de forrageamento das abelhas (Danforth *et al.*, 2019; Willmer; Stone, 2004), no presente caso as temperaturas elevadas se mostraram mais relevantes. Porém, para a estação seca as altas temperaturas próximas ou superiores à temperatura crítica foram determinantes para um pequeno número de visitas mesmo no horário de maior oferta de recursos e falta de alternativas nas matas ao redor. Apesar disso, algumas abelhas tentaram o forrageio em um cenário desfavorável, sob temperaturas ambientes próximas ou igual da sua temperatura crítica, e isso pode estar atrelado às necessidades enfrentadas pelas mamangavas, fazendo com que haja busca pelo alimento disponível, mesmo que, em termos de regulação da temperatura corporal, não seja o ideal.

Em relação ao tempo gasto durante o forrageio, em *P. cincinnata*, não houve diferença entre as estações. Em geral, as abelhas permaneciam entre 20 e 30 segundos em cada flor, mas, novamente, repetiu-se o padrão de predileção aos horários com temperaturas menos elevadas, com as abelhas passando mais tempo nas flores durante esses períodos. É importante ressaltar que nessa espécie de maracujá as flores abrem cedo da manhã e a disponibilidade de recursos é maior nessa parte do dia, o que permite às abelhas escolherem visitar nesses horários de temperaturas mais amenas e também contribui para uma visita mais demorada. Quando as visitas foram realizadas mais tarde no dia, horários de 13 e 14 horas, durante a estação chuvosa, então as altas temperaturas voltavam a influenciar o comportamento de forrageio das abelhas, que passavam a apresentar maior tempo de visitação no período chuvoso em relação ao período seco, quando as temperaturas ao sol eram mais elevadas. Para *P. edulis*, cujas flores abriam ao meio-dia, o tempo de visita às flores foi bem menor, mesmo sendo as horas mais quentes do dia quando a quantidade máxima de recursos era disponibilizada nas flores, refletindo a intensa influência que a temperatura ambiental exerce sobre o forrageio das mamangavas. Desse modo, pode-se concluir que, para *P. cincinnata*, a estação não afetou o tempo de visitação, pois as

abelhas podiam fazê-lo nas horas mais amenas do dia em ambas as estações. Para *P. edulis*, embora também não tenha havido diferença significativa no tempo de visitação entre as estações, apesar da redução observada, esse resultado possivelmente se deveu ao fato das poucas visitas às flores observadas no período seco fazendo com muitas flores não recebessem nenhum tempo de visitação.

O número de visitas e o tempo que as abelhas passam na flor a cada visita podem afetar consideravelmente o vingamento dos frutos e sementes, e as espécies de maracujá são exemplos da dependência da polinização realizada por abelhas para apresentarem boa produtividade (Camilo, 2003; Freitas; Oliveira-Filho, 2003; Yamamoto *et al.*, 2012). Os maracujás amarelo e da caatinga apresentam hercogamia, protandria e autoincompatibilidade, todos mecanismos que impedem a autopolinização e demandam a mediação de um agente polinizador biótico para transferir o pólen entre flores de plantas diferentes a fim de propiciar o vingamento de frutos e sementes (Delaplane *et al.*, 2013; Silva; Freitas, 2018). Além disso, há a necessidade da transferência de uma grande quantidade de grãos de pólen compatíveis uma vez que quanto mais sementes vingadas, maior será o peso do fruto e rendimento de polpa. Essa transferência precisa ser feita por abelhas de grande porte para que consigam tocar os órgãos reprodutivos das flores adquirindo e depositando pólen em suas visitas, geralmente são necessárias algumas visitas a cada flor para que haja a deposição da quantidade ideal de grãos de pólen viáveis e compatíveis (Silva; Freitas, 2018). Devido a essas características morfológicas e fisiológicas do maracujazeiro, as mamangavas de grande porte do gênero *Xylocopa* são os polinizadores efetivos e mais eficientes de *P. edulis* e *P. cincinnata*.

Um número grande de visitas de mamangavas às flores do cultivo de maracujá pode reduzir o déficit de polinização e promover o aumento da produção do maracujazeiro (Freitas; Oliveira-Filho, 2001; Freitas; Silva; Bezerra, 2017; Siqueira *et al.*, 2009; Yamamoto *et al.*, 2012). No entanto, com o aumento da temperatura e conseqüente redução do número e do tempo de visitas, a polinização realizada por essas abelhas fica comprometida, gerando déficits de polinização comprometedores para a viabilidade do cultivo, conforme foi demonstrado na Tabela 3.

Ressalta-se que uma parte das flores do maracujá não são viáveis e permanecem com os estiletos voltados para cima, sem curvá-los, fazendo com que naturalmente nem todas as flores possam vingar frutos, independentemente da polinização (Siqueira *et al.*, 2009). No presente estudo, no tratamento de polinização manual, imitamos o processo natural de florescimento dos maracujás escolhendo os botões florais ao acaso e não selecionando somente flores com estigmas baixos, já que as abelhas não realizam essa seleção. Mesmo assim, o

número de frutos vingados obtidos por meio da polinização manual ainda foi expressivamente maior do que aquele oriundo da polinização realizada pelas abelhas. Desse modo, a baixa visitação apresentada afetou diretamente a produção de frutos do maracujá. No entanto, mesmo aqueles frutos vingados tiveram sua qualidade prejudicada, com o peso do fruto, da polpa e o número de sementes tendo sido significativamente reduzido em comparação aos tratamentos de polinização manual. Isso impacta o comércio dessas frutas, tanto pelo menor volume de produção quanto a menor qualidade dos frutos, afetando o Brasil, que é o maior produtor mundial de maracujá, e os estados nordestinos onde se encontram os maiores cultivos dessa fruta, Ceará e Bahia, que se localizam no Nordeste, região marcada pelas altas temperaturas (IBGE, 2021).

As temperaturas da estação seca já estão afetando as temperaturas corporais das abelhas, com valores perpassando a temperatura crítica, e esse panorama tende a piorar. Estudos baseados nos modelos de predição das mudanças climáticas demonstram um futuro próximo desafiador: em cenários moderados e pessimistas a coexistência de maracujazeiros e mamangavas será prejudicada em regiões tropicais, havendo uma significativa redução nas áreas adequadas para ambos (Bezerra *et al.*, 2019; Bezerra *et al.*, 2021). Além disso, já se observa os efeitos de eventos como ondas de calor e secas sobre polinizadores, ocasionando, até mesmo, situações mais extremas, como a extinção local de polinizadores (Oliver *et al.*, 2015; Rasmont; Iserbyt, 2012).

Nesse contexto, *Xylocopa*, que é uma abelha de grande porte, tende a padecer sob essas influências. Suas temperaturas torácicas ultrapassam as do ar, mesmo com estratégias bem-sucedidas e aprimorados mecanismos de termorregulação, que tendem a evitar o superaquecimento durante o forrageio, mas que parecem estar no limite do tolerável para o inseto (Heinrich, 1993; Willmer, 1988). As temperaturas elevadas registradas do tórax dessas abelhas, a suspensão da busca por recursos em horários com temperaturas maiores e a predileção por esse forrageio em temperaturas ambiente mais baixas sugerem o comprometimento dessas atividades. Desse modo, segundo Farias-Silva e Freitas (2021), as elevadas temperaturas corporais apontadas em *Xylocopa* ao retornarem do campo, a concentração das atividades de forrageamento nos horários mais frios do dia e o uso do resfriamento por evaporação do néctar como meio de perda de calor corporal sugerem que a espécie possa estar enfrentando dificuldades para permanecer em regiões mais quentes.

Os mecanismos fisiológicos para manter sua temperatura dentro de uma faixa adequada podem ser insuficientes em temperaturas ambientais mais altas e baixas taxas de resfriamento passivo podem levar rapidamente ao superaquecimento (Danforth *et al.*, 2019;

Willmer; Stone, 2004). Algumas áreas do Nordeste brasileiro já estão atingindo a temperatura crítica de *Xylocopa frontalis*, ou mesmo superando-a. Com as mudanças climáticas, cenas como essa poderão ser cada vez mais presentes, afetando não só a espécie, mas todo o serviço ecossistêmico prestado por elas. Ao levar em conta os efeitos para agricultura, culturas como as do maracujá podem estar ameaçadas, visto a estreita relação entre esses organismos.

Segundo o IPCC (2023) as mudanças geradas pela intensificação antrópica do aquecimento global são sem precedentes na história recente. As emissões crescentes de dióxido de carbono e gases de efeito estufa empurram as temperaturas para níveis cada vez mais altos e os impactos gerados sobre a biosfera são mais severos do que se esperava. Assim, hoje, a remoção de carbono é essencial para limitar o aumento da temperatura global a 1,5°C, pois os riscos aos ecossistemas aumentam a cada fração de grau de aquecimento, e isso ficou bem demonstrado no presente estudo. Ressalta-se que os relatórios do IPCC também trazem soluções, mas, para isso, é necessária uma ação conjunta e rápida, visto que os efeitos que eram previstos para iniciar no futuro já estão acontecendo.

7 CONCLUSÃO

O estudo permitiu concluir que o aumento da temperatura média ambiente ao longo do dia, e do ano, leva a aumentos significativos da temperatura corporal da abelha mamangava *Xylocopa frontalis*, afetando o seu comportamento de forrageio nos cultivos de *Passiflora edulis* e *Passiflora cincinnata*, com a diminuição do número e do tempo de visitas às flores, principalmente quando esta se aproxima ou supera a temperatura crítica da abelha.

Altas temperaturas ambientes afetam a eficiência de polinização da abelha mamangava *Xylocopa frontalis* no cultivo do maracujá (*Passiflora edulis* e *P. cincinnata*) ao diminuir o número de frutos e sementes vingadas e, conseqüentemente, o rendimento de polpa dos frutos, especialmente na cultura do maracujá amarelo.

Finalmente, conclui-se que o serviço de polinização de *Xylocopa frontalis* em *Passiflora edulis* e *P. cincinnata* já se encontra comprometido nos momentos de temperaturas mais elevadas, e que possíveis aumentos ainda maiores da temperatura média ambiente devido às mudanças climáticas podem inviabilizar a polinização da cultura do maracujá por seu polinizador natural.

REFERÊNCIAS

- ABBASS, K.; QASIM, M. Z.; SONG, H.; MURSHED, M.; MAHMOOD, H.; YOUNIS, I. A review of the global climate change impacts, adaptation, and sustainable mitigation measures. **Environmental Science and Pollution Research**, [s. l.], v. 29, n. 28, p. 42539-42559, 2022.
- ALVES-DOS-SANTOS, I.; MELO, G. A. R.; ROZEN, J. G. Biology and immature stages of the bee tribe Tetrapediini (Hymenoptera: Apidae). **American Museum Novitates**, New York, v. 2002, n. 3377, p. 1-45, 2002.
- AYTON, S.; TOMLINSON, S.; PHILLIPS, R. D.; DIXON, K. W.; WITHERS, P. C. Phenophysiological variation of a bee that regulates hive humidity, but not hive temperature. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 219, n. 10, p. 1552-1562, 2016.
- BATRA, S.W. Solitary bees. **Scientific American**, [s. l.], v. 250, n. 2, p. 120-127, 1984.
- BEZERRA, A. D. M.; PACHECO FILHO, A. J. S.; BOMFIM, I. G. A.; SMAGGHE, G.; FREITAS, B. M. Agricultural area losses and pollinator mismatch due to climate changes endanger passion fruit production in the Neotropics. **Agricultural Systems**, [s. l.], v. 169, p. 49-57, 2019.
- BEZERRA, A. D. M.; PACHECO FILHO, A. J. S.; BOMFIM, I. G. A.; SMAGGHE, G.; FREITAS, B. M. Climate change and mismatch between pollinators and agricultural crops: the case of passion fruit and *Xylocopa frontalis* and *Xylocopa grisescens* carpenter bees. In: SOTTA, E. D.; SAMPAIO, F. G.; MARZALL, K.; SILVA, W. G. **Adapting to climate change: Strategies for Brazilian agricultural and livestock systems**. 1. ed. Brasília: MAPA/SENAR, 2021. p. 124-125.
- BIESMEIJER, J. C.; ROBERTS, S. P. M.; REEMER, M.; OHLEMÜLLER, R.; EDWARDS, M.; PEETERS, T.; SCHAFFERS, A. P.; POTTS, S. G.; KLEUKERS, R.; THOMAS, C. D.; SETTELE, J.; KUNIN, W. E. Parallel Declines in Pollinators and Insect-pollinated Plants in Britain and the Netherlands. **Science**, [s. l.], v. 313, n. 5785, p. 351-354, 2006.
- CAMILLO, E. Utilização de espécies de *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) na polinização do maracujá amarelo. In: ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 2., 1996, Ribeirão Preto. **Anais [...]**. Ribeirão Preto: Universidade de São Paulo, 1996. p. 141-146.
- CAMILLO, E.; GARÓFALO, C. A. Social organization in reactivated nests of three species of *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) in southeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 36, n. 2, p. 92-105, 1989.
- CAMILLO, E.; GARÓFALO, C. A.; MUCCILLO, G. On the bionomics of *Xylocopa suspecta* (Moure) in southern Brazil: nest construction and biological cycle (Hymenoptera: Anthophoridae). **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 46, n. 2, p. 383-93, 1986.
- CARVALHO, M. D. F. **Temperatura da superfície corpórea e perda de calor por convecção em abelhas (*Apis mellifera*) em uma região semiárida**. 2009. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal) – Curso de Pós-graduação em Ciência Animal, Universidade Federal Rural do Semiárido, Mossoró, 2009.

- CAVALCANTE, M. C.; OLIVEIRA, F. F.; MAUÉS, M. M.; FREITAS, B. M. Pollination requirements and the foraging behavior of potential pollinators of cultivated Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) trees in central Amazon rainforest. **Psyche: A Journal of Entomology**, Cambridge, v. 9, p.1-9, 2012.
- CHAPPELL, M. A. Temperature regulation of carpenter bees (*Xylocopa californica*) foraging in the Colorado desert of southern California. **Physiological Zoology**, Chicago, v. 55, n. 3, p. 267-280, 1982.
- CHAPPELL, M. A. Temperature regulation and energetics of the solitary bee *Centris pallida* during foraging and intermale mate competition. **Physiological Zoology**, Chicago, v. 57, n. 2, p. 215-225, 1984.
- COSTANZA, R.; D'ARGE, R.; DE GROOT, R.; FARBER, S.; GRASSO, M.; HANNON, B.; LIMBURG, K.; NAEEM, S.; O'NEILL, R. V.; PARUELO, J.; RASKIN, R. G.; SUTTON, P.; VAN DEN BELT, M. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, [s. l.], v. 387, n. 6630, p. 253-260, 1997.
- DANFORTH, B. N.; MINCKLEY, R. L.; NEFF, J. L.; FAWCETT, F. **The Solitary Bees: Biology, Evolution, Conservation**. Princeton: Princeton University Press, 2019.
- DELAPLANE, K. S.; DAG, A.; DANKA, R. G.; FREITAS, B. M.; GARIBALDI, L. A.; GOODWIN, R. M.; HORMAZA, J. I. Standard methods for pollination research with *Apis mellifera*. In: DIETEMANN, V.; ELLIS, J. D.; NEUMANN, P. **The COLOSS BEEBOOK Volume I: Standard methods for *Apis mellifera* research**. Journal of Apicultural Research, [s. l.], v. 52, n. 4, p. 1-28, 2013.
- ELIAS, M. A.; BORGES, F. J.; BERGAMINI, L. L.; FRANCESCHINELLI, E. V.; SUJII, E. R. Climate change threatens pollination services in tomato crops in Brazil. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, [s. l.], v. 239, p. 257–264. 2017.
- FARIAS-SILVA, F. J.; FREITAS, B. M. Thermoregulation in the large carpenter bee *Xylocopa frontalis* in the face of climate change in the Neotropics. **Apidologie**, [s. l.], v. 52, n. 2, p. 341-357, 2021.
- FREE, J. B. **Insect pollination of crops**. 2. ed. Londres: Academic Press, 1993.
- FREITAS, B. M. **Rede de pesquisa dos polinizadores da cultura do cajueiro (*Anacardium occidentale* L.) no Brasil**: Projeto de pesquisa. Fortaleza, 2009.
- FREITAS, B. M.; ALVES, J. E. Importância da disponibilidade de locais para nidificação de abelhas na polinização agrícola: o caso das mamangavas de toco. **Mensagem doce**, São Paulo, v. 100, p. 5-14, 2009.
- FREITAS, B. M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Economic value of Brazilian cash crops and estimates of their pollination constrains. In: FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION. **Economic value of pollination and pollinators**. São Paulo: Food and Agriculture Organization & Universidade de São Paulo, 2004.

FREITAS, B. M.; OLIVEIRA-FILHO, J. H. **Criação Racional de Abelhas Mamangavas:** para polinização em áreas agrícolas. 1. ed. Fortaleza: Banco do Nordeste do Brasil, 2001.

FREITAS, B. M.; OLIVEIRA-FILHO, J. H. Ninhos racionais para mamangava (*Xylocopa frontalis*) na polinização do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*). **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 33, n. 6, p.1135 – 1139, 2003.

FREITAS, B. M.; SILVA, C. I.; BEZERRA, A. D. M. **A História Natural Ilustrada de um Polinizador:** a abelha mamangava *Xylocopa frontalis*. 1. ed. São Paulo: A.B.E.L.H.A., 2017.

GIANNINI, T. C.; CORDEIRO, G. D.; FREITAS, B. M.; SARAIVA, A. M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. The dependence of crops for pollinators and the economic value of pollination in Brazil. **Journal of Economic Entomology**, [s. l.], v. 108, n. 3, p. 849–857, 2015.

GERLING, D; HERMANN, H. R. Biology and mating behavior of *Xylocopa virginica* L. (Hymenoptera, Anthophoridae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, [s. l.], v. 3, p. 99-111, 1978.

GERLING, D; VELTHUIS, H. H. W.; HEFETZ, A. Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. **Annual Review of Entomology**, [s. l.], v. 34, n. 1, p. 163-190, 1989.

GIANNINI, T. C.; COSTA, W. F.; CORDEIRO, G. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; SARAIVA, A. M.; BIESMEIJER, J.; GARIBALDI, L. A. Projected climate change threatens pollinators and crop production in Brazil. **PLoS One**, [s. l.], v. 12, n. 8, p. e0182274, 2017.

HARANO, K.; HRNCIR, M. Big in the tropics—Are there thermal advantages of large body size for carpenter bees in hot climates? **Ecological Entomology**, [s. l.], v. 48, n. 3, p. 358-370, 2023.

HEINRICH, B. Heat exchange in relation to blood flow between thorax and abdomen in bumblebees. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 64, n. 3, p. 561-585, 1976.

HEINRICH, B. **The Hot-Blooded Insects:** Strategies and Mechanisms of Thermoregulation. Berlin, Heidelberg: Springer, 1993.

HEINRICH, B.; BUCHMANN, S. L. Thermoregulatory physiology of the carpenter bee, *Xylocopa varipuncta*. **Journal of Comparative Physiology B**, [s. l.], v. 156, p. 557-562, 1986.

HUEY, R. B.; BERRIGAN, D. Temperature, demography, and ectotherm fitness. **The American Naturalist**, Chicago, v. 158, n. 2, p. 204-210, 2001.

HURD Jr., P. D.; MOURE, J. S. A New World subgenus of bamboo nesting carpenter bees belonging to the genus *Xylocopa* Latreille (Hymenoptera: Apoidea). **Annals of the Entomological Society of America**, [s. l.], v. 63, n. 6, p. 809-821, 1960.

IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; CANHOS, D. A. L.; ALVES, D. A.; SARAIVA, A. M. **Polinizadores no Brasil:** contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais. São Paulo: EDUSP, 2012.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). **Produção Agrícola Municipal de 2021 - Maracujá**. [S. l.]: IBGE, 2021. Disponível em: http://www.cnpmf.embrapa.br/Base_de_Dados/index_pdf/dados/brasil/maracuja/b1_maracuja.pdf. Acesso em: 2 abr. 2022.

INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ (IPECE). **Perfil Municipal 2017**. Fortaleza: IPECE, 2017a. Disponível em: https://www.ipece.ce.gov.br/wp-content/uploads/sites/45/2018/09/Fortaleza_2017.pdf. Acesso em: 31 mar. 2022.

INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ (IPECE). **Perfil Municipal 2017**. Maranguape: IPECE, 2017b. Disponível em: https://www.ipece.ce.gov.br/wp-content/uploads/sites/45/2018/09/Maranguape_2017.pdf. Acesso em: 31 mar. 2022.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). **Climate Change 2001: The Scientific Basis - Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). **Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability - Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge: Cambridge University Press, 2022.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). **Climate Change 2023: Synthesis Report - Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Geneva: IPCC, 2023.

INTERGOVERNMENTAL SCIENCE-POLICY PLATFORM ON BIODIVERSITY AND ECOSYSTEM SERVICES (IPBES). **The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production**. Bonn: Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 2016.

JUNQUEIRA, C. N.; YAMAMOTO, M.; OLIVEIRA, P. E.; HOGENDOORN, K.; AUGUSTO, S. C. Nest management increases pollinator density in passion fruit orchards. *Apidologie*, [s. l.], v. 44, n. 6, p. 729–737, 2013.

KEASAR, T. Large carpenter bees as agricultural pollinators. *Psyche: A Journal of Entomology*, Cambridge, v. 2010, Article ID 927463, p. 1-7, 2010.

KIILL, L. H. P.; SIQUEIRA, K. M. M.; ARAÚJO, F. P.; TRIGO, S. P. M.; FEITOZA, E. D. A.; LEMOS, I. B. Biologia reprodutiva de *Passiflora cincinnata* Mast. (Passifloraceae) na região de Petrolina (Pernambuco, Brazil). *Oecologia Australis*, [s. l.], v. 14, n. 1, p. 115-127, 2010.

KLEIN, A. M.; FREITAS, B. M.; BOMFIM, I. G. A.; BOREUX, V.; FORNOFF, F.; OLIVEIRA, M. O. **Insect Pollination of Crops in Brazil: A Guide for Farmers, Gardeners, Politicians and Conservationists**. Freiburg: Nature Conservation and Landscape Ecology, Albert-Ludwigs University Freiburg, 2020.

- KLEIN, A. M.; VAISSIÈRE, B. E.; CANE, J. H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNINGHAM, S. A.; KREMEN, C.; TSCHARNTKE, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, London, v. 274, n. 1608, p. 303-313, 2007.
- KLEIN, S.; CABIROL, A.; DEVAUD, J. M.; BARRON, A. B.; LIHOREAU, M. Why bees are so vulnerable to environmental stressors. **Trends in Ecology & Evolution**, [s. l.], v. 32, n. 4, p. 268-278, 2017.
- KÖPPEN, W. Klassifikation der klima nach temperatur, niederschlag und Jahreslauf. **Petermanns Geographische Mitteilungen**, Hamburg, v. 64, p. 243-248, 1918.
- KOVAC, H.; KÄFER, H.; STABENTHEINER, A.; COSTA, C. Metabolism and upper thermal limits of *Apis mellifera carnica* and *A. m. ligustica*. **Apidologie**, [s. l.], v. 45, p. 664-677, 2014.
- LOPES, M.; FERREIRA, J. B.; SANTOS, G. Abelhas sem-ferrão: a biodiversidade invisível. **Agriculturas**, [s. l.], v. 2, n. 4, p. 1-3, 2005.
- MAIA-SILVA, C.; PEREIRA, J. S.; FREITAS, B. M.; HRNCIR, M. Don't stay out too long! Thermal tolerance of the stingless bees *Melipona subnitida* decreases with increasing exposure time to elevated temperatures. **Apidologie**, [s. l.], v. 52, n. 1, p. 218-229, 2021.
- MICHENER, C. D. **The Social Behavior of the Bees: A Comparative Study**. Cambridge: Harvard University Press, 1974.
- MICHENER, C. D. **The Bees of the World**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007.
- MITCHELL J. D.; HEWITT P. H.; VAN DER LINDE T. C. K. Critical thermal limits and temperature tolerance in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). **Journal of Insect Physiology**, [s. l.], v. 39, n. 6, p. 523-528, 1993.
- MOURE, J. S.; URBAN, D.; MELO, G. A. R. **Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the neotropical region**. Curitiba: Sociedade Brasileira de Entomologia, 2007.
- MUNIZ, J. P. O.; BOMFIM, I. G. A.; CORRÊA, M. C. M.; FREITAS, B. M. Floral biology, pollination requirements and behavior of floral visitors in two species of pitaya. **Revista Ciência Agrônômica**, Fortaleza, v. 50, n. 4, p. 640-649, 2019.
- NATES-PARRA, G. **Iniciativa Colombiana de Polinizadores: Abejas – ICPA**. 1. ed. Bogotá: Guiomar Nates-Parra, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, 2016.
- OLIVEIRA-FILHO, J.H.; FREITAS, B.M. Colonização e biologia reprodutiva de mamangavas (*Xylocopa frontalis*) em um modelo de ninho racional. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 33, n. 4, p. 693-697, 2003.
- OLIVER, T. H.; MARSHALL, H. H.; MORECROFT, M. D.; BRERETON, T.; PRUDHOMME, C.; HUNTINGFORD, C. Interacting effects of climate change and habitat fragmentation on drought-sensitive butterflies. **Nature Climate Change**, [s. l.], v. 5, n. 10, p. 941-945, 2015.

OLLERTON, J.; WINFREE, R.; TARRANT, S. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, Lund, v. 120, n. 3, p. 321-326, 2011.

PALAZUELOS-BALLIVIÁN, J. M. P. **Abelhas Nativas sem Ferrão - Mýg Pê**. São Leopoldo: Oikos, 2008.

POPAK, A. E.; MARKWITH, S. H. Economic Valuation of Bee Pollination Services for Passion Fruit (Malpighiales: Passifloraceae) Cultivation on Smallholding Farms in São Paulo, Brazil, Using the Avoided Cost Method. **Journal of Economic Entomology**, [s. l.], v. 112, n. 5, p. 2049-2054, 2019.

POTTS, S. G.; BIESMEIJER, J. C.; KREMEN, C.; NEUMANN, P.; SCHWEIGER, O.; KUNIN, W. E. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. **Trends in Ecology & Evolution**, [s. l.], v. 25, n. 6, p. 345-353, 2010.

POTTS, S. G.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.; NGO, H. T.; AIZEN, M. A.; BIESMEIJER, J. C.; BREEZE, T. D.; DICKS, L. V.; GARIBALDI, L. A.; HILL, R.; SETTELE, J.; VANBERGEN, A. J. Safeguarding pollinators and their values to human wellbeing. **Nature**, [s. l.], v. 540, n. 7632, p. 220-229, 2016.

RANDS, M. R.; ADAMS, W. M.; BENNUN, L.; BUTCHART, S. H. M.; CLEMENTS, A.; COOMES, D.; ENTWISTLE, A.; HODGE, I.; KAPPOS, V.; SCHARLEMANN, J. P. W.; SUTHERLAND, W. J.; VIRA, B. Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. **Science**, [s. l.], v. 329, n. 5997, p. 1298-1303, 2010.

RASMONT, P.; ISERBYT, S. The Bumblebees Scarcity Syndrome: Are heat waves leading to local extinctions of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*)? **Annales de la Société entomologique de France (N.S.)**, Mons, v. 48, n. 3-4, p. 275-280, 2012.

RAXWORTHY, C.; PEARSON, R.; RABIBISOA, N.; RAKOTONDRAZAFY, A.; RAMANAMANJATO, J. B.; RASELIMANANA, A.; WU, S.; NUSSABAUM, R. A.; STONE, D. Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. **Global Change Biology**, [s. l.], v. 14, n. 8, p. 1703-1720, 2008.

RETANA, J.; CERDÁ, X. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. **Oecologia**, [s. l.], v. 123, p. 436-444, 2000.

REUSCH, T. B. H.; WOOD, T. E. Molecular ecology of global change. **Molecular Ecology**, [s. l.], v. 16, n. 19, p. 3973-3992, 2007.

RODRIGUES, W. C. Fatores que Influenciam no Desenvolvimento dos Insetos. **InfoInsetos**, Rio de Janeiro, v. 1, n. 4, p. 1-4, 2004. Disponível em: www.infoinsetos.ebras.bio.br. Acesso em: 2 set. 2022.

ROIG-ALSINA, A.; MICHENER, C. D. Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). **University of Kansas Science Bulletin**, Lawrence, v. 55, p. 123-173, 1993.

ROUBIK, D. W. Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum preferences. **Journal of Insect Behavior**, [s. l.], v. 6, p. 659-673, 1993.

SAKAGAMI, S. F.; LAROCA, S. Observations on the bionomics of some neotropical Xylocopini bees, with comparative biofaunistic notes (Hymenoptera, Anthophoridae). **Journal of the Faculty of Science of Hokkaido University**, Sapporo, v. 18, n. 1, p. 57-127, 1971.

SEMIR, J.; BROWN Jr., K. S. Maracujá: a flor da paixão. **Revista Geográfica Universal**, Rio de Janeiro, v. 2, n. 5, p. 40-47, 1975.

SETTELE, J.; BISHOP, J.; POTTS, S. G. Climate change impacts on pollination. **Nature Plants**, [s. l.], v. 2, n. 7, p. 1-3, 2016.

SILVA, C. I.; FREITAS, B. M. Rearing carpenter bees (*Xylocopa* spp.) for crop pollination: a case study with passionfruit (*Passiflora edulis*) In: ROUBIK, D. W. (ed.). **The pollination of cultivated plants: a compendium for practitioners**. 2. ed. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2018. p. 89-100.

SILVA, C. I.; MARCHI, P.; ALEIXO, K. P.; NUNES-SILVA, B.; FREITAS, B. M.; GARÓFALO, C. A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; OLIVEIRA, P. E. A. M.; ALVES-DOS-SANTOS, I. **Manejo dos polinizadores e polinização de flores do maracujazeiro**. São Paulo: Instituto de Estudos Avançados da Universidade de São Paulo/Ministério do Meio Ambiente, 2014.

SILVA, D. P.; MOISAN-DE-SERRES, J.; SOUZA, D. R.; HILGERT-MOREIRA, S. B.; FERNANDES, M. Z.; KEVAN, P. G.; FREITAS, B. M. Efficiency in pollen foraging by honey bees: time, motion, and pollen depletion on flowers of *Sisyrinchium palmifolium* Linnaeus (Asparagales: Iridaceae). **Journal of Pollination Ecology**, Cambridge, v. 11, n. 4, p. 27-32, 2013.

SILVEIRA, F. A.; MELO, G. A. R.; ALMEIDA, E.A.B. **Abelhas brasileiras: sistemática e identificação**. Belo Horizonte: Fundação Araucária, 2002.

SIQUEIRA, K. M. M.; KIILL, L. H. P.; MARTINS, C. F.; LEMOS, I. B.; MONTEIRO, S. P.; FEITOZA, E. D. A. Ecologia da polinização do maracujá-amarelo, na região do vale do submédio São Francisco. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 31, n. 1, p. 1-12, 2009.

STABENTHEINER, A.; SCHMARANZER, S. Thermographic determination of body temperatures in honey bees and hornets: calibration and applications. **Thermology**, Graz, v. 2, n. 4, p. 563-572, 1987.

VOLYNCHIK, S.; PLOTKIN, M.; ERMAKOV, N. Y.; BERGMAN, D. J.; ISHAY, J. S. Presence of a thermoregulatory hot spot in the prothorax of the large carpenter bee and the bumble bee. **Microscopy Research and Technique**, [s. l.], v. 69, n. 11, p. 903-912, 2006.

WILLMER, P. G. The role of insect water balance in pollination ecology: *Xylocopa* and *Calotropis*. **Oecologia**, [s. l.], v. 76, p. 430-438, 1988

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

WINSTON, M. L. **A Biologia da Abelha**. Tradução de Carlos A. Osowski. Porto Alegre: Magister, 2003.

YAMAMOTO, M.; SILVA, C. I.; AUGUSTO, S. C.; BARBOSA, A. A. A.; OLIVEIRA, P. E. The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. **Apidologie**, [s. l.], v. 43, p. 515-526, 2012.

**APÊNDICE A – TEMPERATURAS AMBIENTES MÉDIAS À SOMBRA E AO SOL
POR HORA DO DIA NO SÍTIO SÃO JOSÉ, MARANGUAPE, CEARÁ, 2021.**

Horário	Estação Chuvosa (Janeiro - Junho)		Estação Seca (Julho - Dezembro)	
	Temperatura ao sol (°C)	Temperatura à sombra (°C)	Temperatura ao sol (°C)	Temperatura à sombra (°C)
6:00	31,0 (±1,2)	26,7 (±0,7)	29,1 (±1,7)	25,5 (±1,2)
7:00	31,9 (±2,2)	27,2 (±1,2)	33,8 (±2,0)	28,0 (±0,7)
8:00	34,4 (±1,7)	29,0 (±1,2)	37,3 (±0,8)	28,9 (±1,3)
9:00	36,0 (±2,3)	29,5 (±0,2)	38,5 (±0,5)	30,5 (±1,0)
10:00	37,5 (±1,4)	31,3 (±0,4)	40,2 (±0,9)	31,8 (±0,9)
11:00	37,9 (±1,8)	33,6 (±0,8)	41,1 (±0,8)	33,3 (±1,1)
12:00	37,8 (±0,2)	34,0 (±0,2)	42,3 (±0,2)	34,0 (±0,0)
13:00	37,0 (±2,6)	32,9 (±0,0)	38,6 (±0,3)	34,4 (±0,0)
14:00	36,2 (±0,5)	33,2 (±0,0)	38,1 (±0,1)	32,1 (±0,0)
15:00	34,9 (±1,5)	29,7 (±0,7)	37,8 (±0,6)	32,0 (±0,5)
16:00	32,7 (±0,2)	29,5 (±0,8)	35,7 (±0,2)	31,4 (±0,2)
17:00	32 (±0,5)	29,5 (±0,6)	34 (±0,5)	30,2 (±0,3)

Fonte: Elaborado pela autora.