

CRISTIANE MARQUES SANTOS

**CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DO APARELHO BUCAL DE
LARVAS DE MELIPONINI LEPELETIER, 1836 (HYMENOPTERA: APIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS-BRASIL
2015

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

Santos, Cristiane Marques, 1987-
S237c Caracterização morfológica do aparelho bucal de larvas de
2015 Meliponini Lepeletier, 1836 (Hymenoptera, Apidae) / Cristiane
Marques Santos. – Viçosa, MG, 2015.
viii, 42f : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Lucio Antonio de Oliveira Campos.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f.37-42.

1. Abelha - Morfologia. 2. Meliponini . 3. Larva.
4. Aparelho bucal. 5. Mandíbula. I. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa de
Pós-graduação em Entomologia. II. Título.

CDD 22. ed. 595.799

CRISTIANE MARQUES SANTOS

**CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DO APARELHO BUCAL DE
LARVAS DE MELIPONINI LEPELETIER, 1836 (HYMENOPTERA: APIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 11 de junho de 2015

José Eduardo Serrão

Murilo Sérgio Drummond

Lucio Antonio De Oliveira Campos
(Orientador)

To be a rock and not roll

(Plant, R)

A Lenira Lacerda, Gisele G. Azevedo, Murilo S. Drummond & Lucio A. O. Campos, pelos ensinamentos valiosos e por me incentivarem a alçar voos cada vez mais altos...

Dedico

AGRADECIMENTOS

A concretização desta etapa de minha vida foi um desafio pessoal, onde eu mesma, muitas vezes, fui meu maior obstáculo. Mas acredito que os fardos que a vida nos dá quando são mais pesados do que nós suportamos sozinhos sempre vêm acompanhados de uma “mãozinha companheira” ou de um abraço apertado; de um bom conselho ou de uma palavra de apoio. Sendo assim, não poderia deixar de expressar minha imensa gratidão...

Ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da Universidade Federal de Viçosa, pela excelência no ensino e na pesquisa;

Ao Prof. Lucio Campos, por ter me dado a oportunidade de ser sua orientada. Seus conselhos foram valiosos, e com toda certeza fizeram toda a diferença nessa etapa da minha vida.

Ao Prof. José Eduardo Serrão pela disponibilidade de ensinar, ouvir e opinar, sempre que necessário;

Aos Profs. Eduardo A. B. de Almeida e Silvia R. M. Pedro, responsáveis pela coleção entomológica Prof. Camargo, da FFCL-RP, pela disponibilidade em ceder amostras para a realização deste estudo

Ao Prof. Weyder C. Santana, pelo suporte prestado às atividades deste estudo;

Ao Prof. Murilo S. Drummond, pelo envio de amostras;

À Karla V. G. Ribeiro, Gilmar Valente e Lourenço A. Coelho, do Núcleo de Microscopia e Microanálise por todo o auxílio prestado;

Aos técnicos do Apiário Central: Íris Stanciola, Geselmino Correia (Lulu), Geraldo Paiva (Cabrito), Geraldo Ferreira (Seu Ferreira), Antonio Alves (Toninho Alves) e Antonio Araújo (Toinho Gaiola). Obrigada por todo apoio;

À secretária da Entomologia, especialmente à Eliane C. Silva e Cláudia Sampaio, pelo auxílio prestado;

Aos meus “brothers totais” de todo coração: Raissa Serra, Geisyane Franco e Edilberto Teixeira, por todo apoio e companheirismo. Amo vocês demais!

Á todos os companheiros do Apiário, especialmente a Rúdo Paiva, Evelyn Sanches Sandoval e Paula Netto e. Foi muito bom estar com vocês todo esse tempo;

Às amigas de longa data, Monique Hellen, Simone Melo, Dalita Cardoso e Lucinária Neres por mesmo distante, demonstrarem todo apoio e preocupação;

Às pessoas maravilhosas que Viçosa trouxe para a minha vida: Marcos Mendes, Mary Costa, Vinícius D'avilla, Karen Salazar, Lírio Junior, Diego Assis, Kat Barrios, Jamile Fernanda, Milaine e Joel Courceiro. Vocês são os melhores! Que a vida dê a vocês tudo o que de melhor ela tiver;

À minha família querida: Mãe (Tereza) e Irmãos (Patrícia & Marcio). Vocês são a razão de tudo isso.

Sumário

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAL E MÉTODOS	6
2.1 Amostragem de larvas em diferentes fases de desenvolvimento	6
2.2 Amostragem de larvas para análise de dimorfismo sexual	6
2.3 Amostragem de larvas para caracterização geral das espécies.....	6
2.4. Processamento de amostras para microscopia de luz (ML)	6
2.5. Processamento de amostras para microscopia eletrônica de varredura (MEV)	7
3. RESULTADOS	10
3.1 Análise do aparelho bucal de larvas em diferentes fases de desenvolvimento	10
3.2 Análise morfológica do aparelho bucal de larvas de machos e fêmeas	10
3.3 Morfologia do aparelho bucal de larvas de Meliponini.....	10
3.3.1 <i>Aspecto geral</i>	10
3.3.2 <i>Labro</i>	15
3.3.3 <i>Mandíbulas</i>	18
3.3.4 <i>Hipofaringe e região labiomaxilar</i>	27
4. DISCUSSÃO	29
4.1 Morfologia das peças bucais e a passagem pelos estágios de desenvolvimento ...	29
4.2 Ausência de dimorfismos de caráter sexual nas peças bucais de larvas de Meliponini	30
4.3 Características gerais das peças bucais de larvas de Meliponini.....	30
4.4 Diversificação das morfologias de mandíbula entre as linhagens de Meliponini: considerações filogenéticas e evolutivas.	32
5. CONCLUSÃO	36
REFERÊNCIAS	37

RESUMO

SANTOS, Cristiane Marques, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, junho de 2015. **Caracterização morfológica do aparelho bucal de larvas de Meliponini Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Apidae)**. Orientador: Lucio Antonio de Oliveira Campos.

O desenvolvimento holometábolo é caracterizado pela completa distinção morfológica entre imaturo e adulto. Como resultado das demandas típicas da fase larval, as estruturas mais evidentes em um indivíduo imaturo são as peças bucais. Nesta fase do desenvolvimento, a principal função das peças bucais é auxiliar na obtenção, retenção e ingestão do alimento. Essas estruturas sofrem pouca pressão seletiva, sendo por isso importantes em estudos taxonômicos, filogenéticos e evolutivos. Meliponini é um grupo cuja diversidade de espécies é acompanhada pela diversificação de estratégias que se relacionam direta ou indiretamente com o estágio larval. Neste estudo, a morfologia das peças bucais, especialmente das mandíbulas foi analisada, objetivando-se verificar a ocorrência de dimorfismo sexual bem como de variações morfológicas ao longo dos estágios de desenvolvimento. Além disso, os padrões morfológicos das espécies foram analisados à luz da filogenia do grupo, analisando-se comparativamente espécies de linhagens que constroem células de cria em cacho (*Frieseomelitta*, *D. ghiliani*, *T. extranea*, *P. lucii*, *T. aff buysonii*, *L. mulleri* e *L. pusilla*) e células de cria em dispostas em favo (demais espécies), bem como espécies que desenvolveram a necrofagia (*T. hypogea*, *T. aff crassipes*). As peças bucais de larvas de Meliponini são pouco esclerosadas e apresentam estruturas acessórias como sensilas, cerdas e espículas. Labro e mandíbulas foram as estruturas que mais sofreram variação morfológica, enquanto que a região labiomaxilar apresentou padrão morfológico conservado. Idade e sexo larval não representam fontes de variação morfológica das peças bucais. Entre as espécies, foram distinguidos três padrões morfológicos principais, sendo que dois destes correspondem a diversificação das linhagens de espécies que arranjam suas crias em cachos e em favos. A análise da morfologia das peças bucais de larvas de espécies necrófagas não evidenciou a ocorrência de um padrão morfológico distinto das demais espécies que constroem ninho em favo.

ABSTRACT

SANTOS, Cristiane Marques, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, June, 2015. **Morphological characterization of the mouthparts of Stingless bee larvae.** Adviser: Lucio Antonio de Oliveira Campos.

The holometabolous development is characterized by the complete morphological distinction between immature and adult. As a result of the typical demands of the larval stage, the most obvious structures in an immature individual are the mouthparts. At this stage of development, the main function of the mouthparts is to assist in obtaining, retaining and intake of food. These structures suffer little selective pressure; therefore, it is important for taxonomic, phylogenetic and evolutionary studies. Meliponini is a group whose diversity of species is accompanied by the diversification of strategies that relate directly or indirectly to the larval stage. In this study, the morphology of the mouthparts, especially the mandibles, was analyzed, aiming to verify the occurrence of sexual dimorphism and morphological variations over the development stages. In addition, the morphological patterns of the species were analyzed in light of the phylogeny of the group, analyzing comparatively species that build brood cells in clusters (*Frieseomelitta*, *Duckeola ghiliani*, *Trichotrigona extranea*, *Trigognisca* aff *buysonii*, *Plebeia lucii*, *Leurotrigona mulleri* and *L. pusilla*) and combs (other species), as well as necrophagous species (*Trigona hypogea* and *T. aff crassipes*). The mouthparts of Meliponini larvae are poorly sclerotized and provide with accessory structures as sensilla, bristles and spinules. Labrum and mandibles were the most varied structures, while the labiomaxillary region had morphology preserved. Larval age and sex do not represent sources of morphological variation of the mouthparts. Between species, were distinguished three major morphological patterns, with two of these correspond to diversification of lineages of species that arranging their offspring in clusters and combs. Analysis of the morphology of the mouthparts of necrophagous species larvae showed no occurrence of a distinct morphological pattern from other species that nest build comb.

1. INTRODUÇÃO

O desenvolvimento larval ou pós-embrionário se processa após a eclosão da larva até que a forma adulta ou matura seja alcançada. Este período é marcado pela ocorrência de mudas sucessivas, correspondentes a passagem pelos instares larvais. Durante este processo de sucessão das mudas larvais não ocorrem alterações morfológicas marcantes nas estruturas corporais típicas dos imaturos (CHAPMAN, 1998). O desenvolvimento é marcado pelo aumento exponencial do peso dos indivíduos, já que nos insetos holometábolos, a fase larval é destinada a aquisição de reservas nutritivas que servem de subsídio às transformações decorrentes da metamorfose (CRUZ-LANDIM, 2009).

O desenvolvimento holometábolo é caracterizado pela completa distinção morfológica entre imaturo e adulto. A larva é vermiforme, não tem antenas, pernas, asas, genitália, ferrão ou olhos aparentes, embora os discos imaginais para todas essas estruturas estejam presentes (CRUZ-LANDIM, 2009). Do mesmo modo, características fisiológicas e ecológicas não se sobrepõem, resultado da evidente separação de nicho entre indivíduo imaturo e adulto, uma das razões atribuídas a ampla irradiação e sucesso adaptativo desses organismos (CHAPMAN, 1998; CRUZ-LANDIM, 2009).

Assim como dos demais Hymenoptera sociais, a larva dos Apoidea é classificada como ápoda (em referência a supressão das pernas), eucéfalas (região cefálica bem desenvolvida e fortemente esclerosada) e clistogastra (não se desenvolvem em condições de exposição, geralmente são encontradas vivendo em tecidos animais, vegetais ou ninhos (WHEELER; WHEELER, 1979); (SNOODGRASS, 1984); CHAPMAN, 1998).

Como resultado das demandas típicas desta fase de desenvolvimento, as estruturas mais evidentes em um indivíduo imaturo estão localizadas na região oral. No entanto, algumas formas consideradas atípicas podem apresentar filamentos e tubérculos distribuídos ao longo do corpo, ou em regiões específicas (MICHENER, 2007). Isto pode ser observado em Allodapines, cujas larvas se desenvolvem em um compartimento comum onde há alta competição por recursos alimentares (MICHENER, 1964; BOHART, 1970; REYES & MICHENER, 1990).

As peças bucais de larvas de abelhas abrangem o labro, um par de mandíbulas, um par de maxilas, a hipofaringe e o lábio. O labro é móvel; a hipofaringe, o lábio e em alguns gêneros até mesmo as maxilas, são descritos como um complexo de estruturas que se apresentam parcial ou totalmente fusionadas (STEPHEN *et al*, 1969). As mandíbulas

também são estruturas móveis, altamente esclerosadas, com ápices de diversos formatos (MICHENER, 1953; STEPHEN *et al.*, 1969). Além das peças bucais, estruturas acessórias como sensilas, cerdas e espículas também estão presentes no tegumento da região oral de larvas de um modo geral, bem como das abelhas.

Ao contrário das funções altamente especializadas para os quais as peças bucais das abelhas adultas estão voltadas, em larvas a principal função destas estruturas é auxiliar na obtenção, retenção e ingestão do alimento. Embora algumas outras tarefas envolvam a utilização de estruturas bucais, como a produção do casulo, a predação de larvas de ninhos hospedeiros por imaturos de espécies parasitas (MICHENER, 1964; BOHART, 1970; ROZEN; *et al.*, 1978; MICHENER, 2007), e a perfuração de células de cria auxiliares em meliponídeos que arranjam a cria em cachos (FAUSTINO *et al.*, 2002); HARTFELDER *et al.*, 2006; TEIXEIRA, 2012). De modo geral, essas estruturas sofrem pouca pressão seletiva e, adicionalmente à ausência de outros apêndices corporais, tornam-se importantes objetos de análise em estudos taxonômicos, filogenéticos e evolutivos. Auxiliando na elaboração ou desconstrução de hipóteses, associadas ou não à caracteres morfológicos dos adultos (STRAKA & BOGUSCH, 2007).

A descrição das larvas de *Holiptis parvula* e *H. tridentata* feita por DUFOR & PERRIS (1840 *Apud* MCGINLEY, 1989) figura entre as primeiras tentativas de caracterização de estágios imaturos de abelhas. No entanto o estudo realizado por MICHENER (1953) representa a primeira das abordagens a sistematizar as informações em um estudo comparativo abrangente. Devido a isso, ampliou-se o interesse no estudo dos imaturos, sendo bastante significativa a contribuição de J.G. Rozen, com numerosas publicações relacionadas principalmente a descrição da biologia dos estágios imaturos de abelhas cleptoparasitas (ROZEN, 1969, 1971, 1973, 1994, 2011, 2013; ROZEN *et al.*, 1978; GARÓFALO & ROZEN, 2001; ROZEN & KAMEL, 2007; ROZEN & DING, 2012). O catálogo elaborado por MACGINLEY (1989) por sua vez, enumera uma gama de descrições realizadas até então, inclusive para abelhas sociais, como *Bombus*, *Apis* e Meliponini.

Meliponini é um grupo cuja diversidade de espécies é acompanhada pela diversificação de estratégias que se relacionam direta ou indiretamente com o estágio larval. No entanto, o conhecimento acerca do grupo se baseia prioritariamente no estudo de indivíduos adultos. Abordagens baseadas na descrição dos estágios imaturos incluem

o estudo realizado com *Lestrimelitta limao*, *L. ehrhardti*, *Melipona fasciata*, *M. marginata*, *M. nigra* e *Plebeia droryana* (MCGINLEY, 1989). Um número irrelevante, comparado às mais de 400 espécies já descritas para o grupo (CAMARGO & PEDRO, 2013).

Esta tribo abrange espécies que constroem ninhos perenes, onde ocorre o armazenamento das provisões e o desenvolvimento da prole. Os diversos padrões adotados na construção dos ninhos, figuram entre os mais bem elaborados da natureza (MICHENER, 1964; ROUBIK, 1983, 2006). As espécies podem ser distinguidas pelo tipo de entrada bem como pelas características do sítio de nidificação escolhido. Internamente, pode se observar as diferentes estratégias empregadas no arranjos das células de cria e dos potes de alimento (ROUBIK, 2006). A diversidade desses aspectos é tida como resultado dos diferentes padrões comportamentais exibidos pelas abelhas, que por sua vez emergem em consonância com as demandas do ambiente escolhido para nidificação (MICHENER, 1964).

O arranjo das células de cria em Meliponini pode ser feito de acordo com três padrões gerais: (1) em cachos- aglomerados de células esféricas ou ovais, que podem ou não estar ligadas por elos de cera, sem a presença de invólucros de cerume, típico de espécies do gênero *Frieseomelitta*, *Leurotrigona* e *Plebeia*; (2) em favos desorganizados- células agrupadas em camadas concêntricas espaçadas, como em *Friesella*, *Scaura* e *Tetragonisca*; ou (3) em favo- células organizadas em discos horizontais, como em *Melipona*, *Partamona* e *Trigona* (MICHENER, 1964; SOMMEIJER; *et al.*, 1984; ROUBIK, 2006). Segundo MICHENER (1964) a organização em cacho deve ser a forma mais primitiva de construção de células de cria, enquanto que do favo desorganizado possivelmente derivou a forma perfeitamente horizontal, a mais comum de organização das células de cria, entre as espécies de Meliponini.

O provisionamento é a etapa seguinte à construção de células de cria. Neste grupo, o provisionamento é do tipo massal, ou seja, todo alimento necessário ao desenvolvimento do imaturo é disponibilizado previamente à postura da rainha (DA SILVA *et al.*, 1972; DRUMOND *et al.*, 2000). A dieta é basicamente composta por pólen, mel e secreções da glândula hipofaríngea. Alternativamente, algumas espécies de *Trigona* (*T. crassipes*, *T. hypogea*, *T. recrussa*) retomaram o hábito carnívoro, utilizando proteína de origem animal em diferentes proporções, sendo as espécies do grupo *T.*

hypogea as únicas a realizarem a completa transição para a dieta carnívora. Nestas espécies, a estrutura utilizada para o transporte e o comportamento de armazenamento do pólen, foram perdidos. Fatos que evidenciam a necrofagia obrigatória dessas espécies (ROUBIK, 1982, 1983; CAMARGO & ROUBIK, 1991)

A qualidade e a quantidade de alimento ingerido são variáveis relevantes, cujos efeitos e mecanismos comportamentais subjacentes variam entre os grupos de abelhas sociais (KLEINERT *et al.*, 2009). É durante o estágio larval que o alimento exerce papel fundamental na determinação do sexo e das castas, especialmente em Meliponini.

No sistema haplodiploide, típico dos Hymenoptera, geralmente o sexo é determinado por um único locus portador de vários hetero-alelos, para os quais as fêmeas são heterozigotas e os machos são hemizigotos. Sabe-se que a determinação do sexo envolve fatores essencialmente genéticos, mas que também pode ser influenciada por fatores fisiológicos e ambientais (BERGERARD, 1972). Em Meliponini, acredita-se que o sexo seja determinado em duas fases: na primeira ocorreria determinação da genitália, logo no primeiro estágio do desenvolvimento larval; por meio das diferentes combinações dos múltiplos alelos do gene *xo*, que em heterozigose determinam a formação de ovários, e em hemizigose ou homozigose (no caso de macho diploides) determinam a formação de testículos. A segunda estaria sob o controle de genes que atuam na determinação do futuro integumento e da maioria dos discos imaginais que iram formar as estruturas dos adultos, exceto aqueles que já foram determinados em estágios larvais anteriores como a antena e genitália (KERR, 1987). Em abelhas sem ferrão, foi demonstrado que a ativação de genes determinantes de características femininas está diretamente relacionada a produção ou ocorrência de quantidades adequadas de hormônio juvenil circulante (KERR *et al.*, 1975; CAMPOS *et al.*, 1975; CAMPOS, 1978;CAMPOS *et al.*, 1983; KERR, 1997)

Uma consequência direta deste mecanismo de determinação de sexo é a evolução de dois tipos de sistemas de determinação de castas nos grupos de abelhas altamente eussociais. Um na qual a especialização de rainhas e operárias não afeta drasticamente a morfologia das operárias em suas características femininas, ou seja, as operárias são mais semelhantes às rainhas que aos machos, como ocorre em *Apis*; e um outro, onde o hormônio juvenil tornou-se cada vez mais importante na ativação de genes determinantes das características femininas, ou seja, as operárias tendem a ser mais parecidas com os

machos que com as rainhas, como se observa nas espécies de Meliponini (KERR, 1974, 1987, 1997)

De acordo com tipo de mecanismo de determinação de castas, as espécies de Meliponini podem ser separadas em dois grupos representados por *Melipona* e demais espécies (HARTFELDER *et al.*, 2006). Em *Melipona*, segundo a proposta elaborada por KERR (1950) a determinação de casta envolve aspectos genéticos e ambientais. Para se tornar rainha, uma fêmea deve ser duplo heterozigota para um par de genes e receber quantidade de alimento suficiente, mas não necessariamente maior que a destinada a uma operária. Desta combinação de fatores resulta a produção de quantidades suficientes de hormônio juvenil, que por sua vez, atuam diretamente na ativação de genes que determinam o fenótipo da casta reprodutiva (CAMPOS; *et al.*, 1975; KERR; *et al.*, 1975). No restante das espécies, a determinação de casta é essencialmente trófica. As rainhas emergem de células reais, maiores que as células de operárias e machos, e, portanto, recebem maior quantidade de alimento. Excepcionalmente em espécies de Meliponini onde as células de cria são arranjadas em cachos, não são construídas células reais típicas. As larvas que irão se tornar rainhas perfuram a parede de uma célula auxiliar, construída lateralmente à sua, consumindo uma porção adicional de alimento (FAUSTINO *et al.*, 2002; TEIXEIRA, 2012).

Apesar do nosso conhecimento a respeito da diversidade dos Apoidea ser baseado prioritariamente no estudo de indivíduos adultos, os estágios imaturos têm contribuído significativamente em estudos taxonômicos, filogenéticos e evolutivos. Meliponini é um grupo cuja diversidade de espécies é acompanhada pela diversificação de estratégias que se relacionam direta ou indiretamente com o estágio larval. No entanto, os aspectos relativos à esta fase do desenvolvimento vêm sendo subexplorados. Neste estudo, os caracteres morfológicos do aparelho bucal de larvas foram analisados à luz da biologia do grupo, com o objetivo de se responder às seguintes perguntas: 1) fatores como sexo ou idade larval influenciam nos aspectos morfológicos das peças bucais? 2) Espécies filogeneticamente próximas apresentam maior similaridade morfológica? 3) Espécies cujas larvas furam células de cria para se alimentarem, apresentam padrão morfológico diferenciado das demais? 4) Variações na dieta básica da espécie implicam em divergências no padrão morfológico do aparelho bucal das larvas?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Amostragem de larvas em diferentes fases de desenvolvimento

A análise prévia de indivíduos em diferentes fases de desenvolvimento foi realizada com larvas de *Melipona quadrifasciata*. De acordo com o início e fim das fases de alimentação e defecação. Foram selecionadas larvas de quatro estágios diferentes: em fase de alimentação; término da fase de alimentação (consumiu todo alimento da célula de cria; pré-defecantes); larvas em fase de defecação e pré-pupa (pós-defecante). As amostras foram analisadas, buscando-se identificar variações morfológicas decorrentes da passagem pelas fases de desenvolvimento.

2.2 Amostragem de larvas para análise de dimorfismo sexual

Larvas de *Melipona mondury* e *Trigona spinipes*, em fase pré-defecante, foram selecionadas para análise comparativa da morfologia do aparelho bucal entre os sexos. Os indivíduos foram sexados com base na análise morfológica das gônadas. A análise citogenética feita segundo IMAI *et al.*, (1988), foi utilizada como técnica complementar, auxiliando nos casos em que a análise morfológica das gônadas foi inconclusiva. Deste modo, a determinação foi realizada com base no número cromossômico de cada indivíduo, já que em Hymenoptera os machos são haploides e as fêmeas diplóides.

2.3 Amostragem de larvas para caracterização geral das espécies

Para a análise geral, foram obtidas larvas de 32 espécies de Meliponini provenientes de algumas localidades do Brasil, segundo mostra a **Tabela 1**. Amostras frescas de larvas em fase pré - defecante foram retiradas diretamente dos favos de cria dos ninhos e transferidas para frascos contendo solução fixadora de Zamboni (STEFANINI *et al.*, 1967). Em relação às amostras provenientes de doação (fixadas), a fase de desenvolvimento foi estimada e registrada para cada espécie.

2.4. Processamento de amostras para microscopia de luz (ML)

As cabeças foram separadas do corpo da larva para serem analisadas ao estereomicroscópio. Quando necessário, o excesso de fixador da superfície do tegumento foi retirado com o auxílio de papel toalha. A análise das características do tegumento relativas ao grau de esclerose das peças bucais, foi realizada com registro por meio de

uma câmera Canon PowerShot A620 acoplada a estereomicroscópio Zeiss Stemi 2000-C, no laboratório de microscopia do Apiário Central da UFV.

2.5. Processamento de amostras para microscopia eletrônica de varredura (MEV)

As cabeças das larvas foram desidratadas segundo série crescente de etanol (70%, 80%, 90%, 95%, 100%). O material foi posteriormente transferido para hexametildisilazano (HMDS) por 10 minutos. O HMDS foi descartado e as amostras colocadas em placas de petri cobertas com papel filtro para secagem final. Na etapa seguinte, as cabeças foram montadas em suportes metálicos, cobertas com camada de ouro (20 nm) e fotografadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Leo 1430VP, no Núcleo de Microscopia e Microanálise da UFV.

Tabela 1: Lista das espécies analisadas neste estudo, seguidas de seus respectivos locais de coleta ou entidades doadoras. A numeração indicada entre parênteses corresponde ao número do voucher ou do ninho de origem das amostras.

GÊNERO/ESPÉCIE	ORIGEM GEOGRÁFICA	LOCAL DE COLETA/ENTIDADE DOADORA
<i>Camargoia</i>		
<i>Camargoia nordestina</i> (Camargo, 1996)	E. E. Uruçui-Una, Bom Jesus, PI (322c)	Coleção Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP
<i>Cephalotrigona</i>		
<i>Cephalotrigona capitata</i>	Viçosa, MG	R. P. A. Mata Do Paraíso, Viçosa, MG
<i>Cephalotrigona femorata</i>	Urbano Santos, MA	Reserva Santo Amaro, Urbano Santos, MA
<i>Duckeola</i>		
<i>Duckeola ghilianii</i> (Spinola, 1853)	Santa Helena, Ponta do Gavião, AM (833C)	Coleção Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP
<i>Friesella</i>		
<i>Friesella schrottkyi</i> (Friese, 1900)	Viçosa, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Frieseomelitta</i>		
<i>Frieseomelitta doederleini</i> (Friese, 1900)	Januária, MG	Campus IFET, Januária, MG
<i>Frieseomelitta languida</i> (Moure, 1990)	Januária, MG	Campus IFET, Januária, MG
<i>Frieseomelitta varia</i> (Lepeletier, 1836)	Bocaiúva, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Leurotrigona</i>		
<i>Leurotrigona muelleri</i> (Friese, 1900)	Ribeirão Preto, SP	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Leurotrigona pusilla</i> (Moure & Camargo, 1988)	Foz do Rio Curicuriari, R. Negro, AM (230c)	Coleção Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP
<i>Melipona</i>		
<i>M. (Eomelipona) bicolor</i> (Lepeletier, 1836)	Caeté, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>M. (Melikerria) fasciculata</i> (Smith, 1854)	Urbano Santos, MA	Reserva Santo, Urbano Santos, MA
<i>M. (Melipona) quadrifasciata</i> (Lepeletier, 1836)	Caeté, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>M. (Michmelia) mundury</i> (Smith, 1863)	Rio Vermelho, MG	R. P. A. Mata Do Paraíso, Viçosa, MG
<i>Melipona</i> sp (Lepeletier, 1836)	Urbano Santos, MA	Reserva Santo, Urbano Santos, MA
<i>Nanotrigona</i>		
<i>Nanotrigona testaceicornis</i> (Lepeletier, 1836)	Viçosa, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Nogueirapis</i>		
<i>Nogueirapis butteli</i> (Friese, 1900)	Maraã, Rio Japurá, AM (604c)	Coleção Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP
<i>Partamona</i>		
<i>Partamona aff hellery</i> (Smith, 1863)	Paraopeba, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Partamona epiphytophila</i> (Pedro & Camargo, 2003)	-	Coleção Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP
<i>Partamona</i> cf. <i>pearsonii</i> (Schwarz, 1938)	-	Col. Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP
<i>Plebeia</i>		
<i>Plebeia droryana</i> (Friese, 1900)	Viçosa, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Plebeia lucii</i> (Moure, 2004)	Paula Cândido, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Scaura</i>		
<i>Scaura longula</i> (Lepeletier, 1836)	Santa Helena, P. do gavião, AM	Col. Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP

Continuação...

<i>Schwarzula</i> <i>Schwarzula coccidophila</i> (Camargo & Pedro, 2002)	Tapurucuara Mirim, Foz do Rio Marié, AM (741c)	Coleção Camargo (FFCLRP), Ribeirão Preto, SP
<i>Tetragona</i> <i>Tetragona elongata</i> (Fabricius, 1804)	Guaraciaba	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Tetragonisca</i> <i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille, 1811)	Desconhecida	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Trichotrigona</i> <i>Trichotrigona extranea</i> (Camargo & Moure, 1983)	Samaúma, foz do Rio Daraã, AM (806c)	Coleção Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP
<i>Trigona</i> <i>Trigona. sp aff crassipes</i>	Rio Ipixuna, Purus, AM (339c)	Coleção Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP
<i>Trigona hypogea</i> (Silvestri, 1902)	Bacururu, Rio Juruá, AM (545c)	Coleção Camargo (FFCLRP), Ribeirão Preto, SP
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	Viçosa, MG	Apiário Central (UFV), Viçosa, MG
<i>Trigonisca</i> <i>Trigonisca aff. buyssoni</i>	Lontra, MG (443c)	Coleção Camargo (FFCLRP), R. Preto, SP

3. RESULTADOS

3.1 Análise do aparelho bucal de larvas em diferentes fases de desenvolvimento

Em *M. quadrifasciata* não foram observadas diferenças na morfologia do aparelho bucal de larvas em diferentes fases do desenvolvimento. Como esperado, as estruturas aumentaram progressivamente de tamanho, no entanto, este aumento não resultou em alterações morfológicas das estruturas básicas: labro, mandíbula, maxila, lábio e hipofaringe. A passagem pelos estágios de desenvolvimento também não se relaciona com a ocorrência ou distribuição diferencial das estruturas acessórias: sensilas, cerdas e espículas.

3.2 Análise morfológica do aparelho bucal de larvas de machos e fêmeas

Larvas de *T. spinipes* e *M. mondury* de ambos os sexos apresentaram labro com o formato tipicamente triangular, com sensilas e cerdas distribuídas pela superfície da região mais anterior do tegumento. As mandíbulas exibiram base larga e regiões intermediária e distal mais estreitas. O ápice mandibular de formato arredondado apresentou numerosos dentes finos e longos distribuídos pela borda. Na superfície interna da mandíbula, a formação de uma concavidade levemente profunda também foi comum aos dois sexos. As maxilas, estruturas de formato cilíndrico, apresentaram palpo maxilar em posição apical e gálea em posição subapical. Lábio e hipofaringe, também não exibiram qualquer diferenciação de caráter sexual.

3.3 Morfologia do aparelho bucal de larvas de Meliponini

3.3.1 Aspecto geral

O tegumento da região do aparelho bucal é fracamente esclerosado à exceção de alguns pontos na região basal e do ápice da região mais distal da mandíbula onde se observam pontos de coloração mais escura. Em espécies como *F. varia*, *D. ghilianii* e *P. lucii* essas regiões foram mais facilmente identificáveis (**Figura 1a, 1b, 1c, 1d**). Ao passo que nas demais espécies como *P. droryana*, *S. longula* e *T. aff buyssoni* eles foram menos visíveis ou ausentes (**Figura 1e, 1f, 1g**).

Em Meliponini, o aparelho bucal de larvas foi composto basicamente por labro, mandíbulas, maxilas, hipofaringe e lábio. Labro e mandíbulas são estruturas móveis, enquanto que maxilas, hipofaringe e lábio são fusionadas, fato que restringe

consideravelmente a mobilidade dessas estruturas (**Figura 2a, 2b**). O nível de desenvolvimento das peças bucais parece equivalente, já que não foram observadas estruturas que se destacassem em tamanho ou nível de projeção frontal (**Figura 2b**).

O labro de larvas de Meliponini pode apresentar diferentes morfologias sendo o tegumento da região externa caracterizado pela ampla distribuição de estruturas acessórias como sensilas e cerdas (**Figura 2c**). As características morfológicas das mandíbulas também variaram substancialmente entre as espécies. O formato do ápice; a proporção entre região basal, intermediária e distal; a quantidade, distribuição e formato dos dentes, bem como modificações tegumentares da face interna foram os caracteres mais evidentes (**Figura 2d, 2e**). As estruturas presentes na região mais posterior do aparelho bucal tiveram padrão morfológico conservado. A hipofaringe apresentou tegumento modificado com alguma variação na abundância e distribuição de espículas entre as espécies, enquanto que na maior parte das observações as maxilas de formato cilíndrico apresentaram espículas na região proximal e sensilas associadas à porção apical do palpo maxilar e gálea (**Figura 2f**). O tegumento labial caracterizou-se pela formação de dobras e pela presença de espículas na região proximal e de palpos labiais em posição lateralmente inferior à abertura da glândula labial (**Figura 2g**).

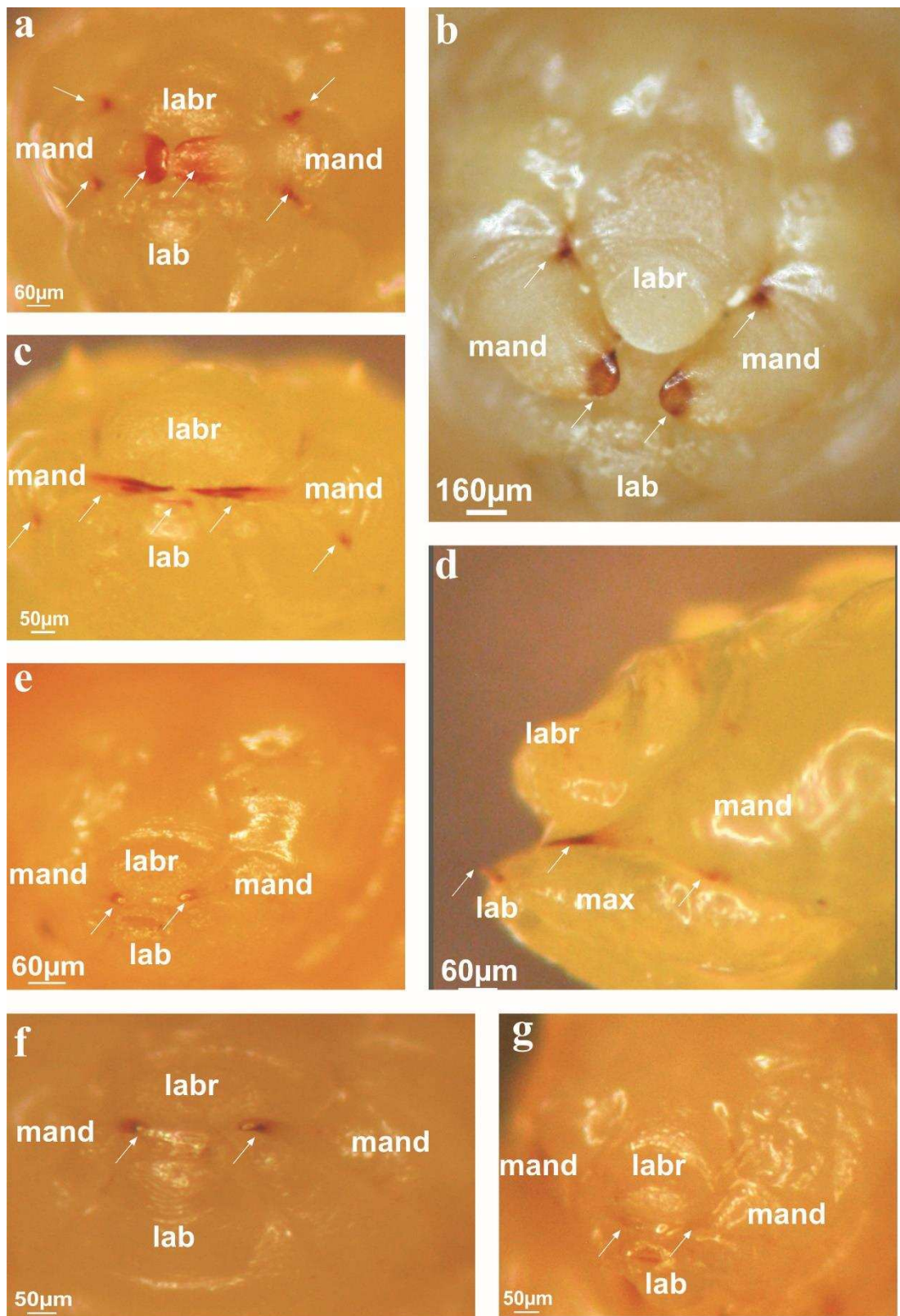


Figure 1: Fotomicrografias de luz evidenciando as regiões do aparelho bucal de larvas de Meliponini que apresentam reforços escleróticos: **a** Vista frontal do aparelho bucal da larva de *Frieseomelitta varia* **b** Vista frontal do aparelho bucal da larva de *Duceola ghiliani* **c** Vista frontal do aparelho bucal da larva de *Plebeia lucii* **d** Vista lateral do aparelho bucal da larva de *Plebeia lucii* **e** Vista frontal do aparelho bucal da larva de *Plebeia droryana* **f** Vista frontal do aparelho bucal da larva de *Scaura longula* **g** Vista frontal do aparelho bucal da larva de *Trigonisca aff buyssoni*. As setas indicam as regiões onde o nível de esclerose do tegumento geralmente é mais intenso. As siglas indicam a localização do labro (labr), mandíbulas (mand), maxilas (max) e lábio (lab).

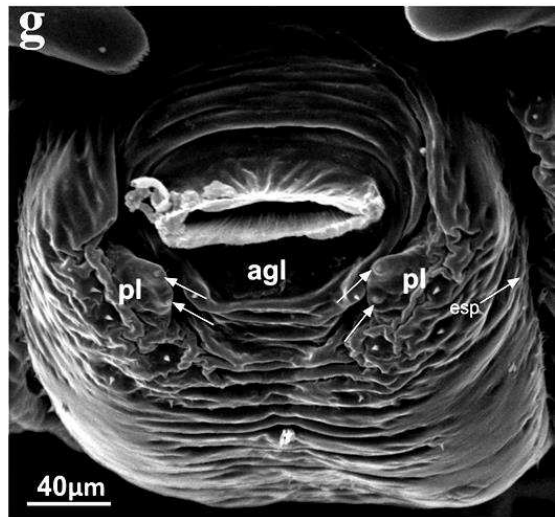
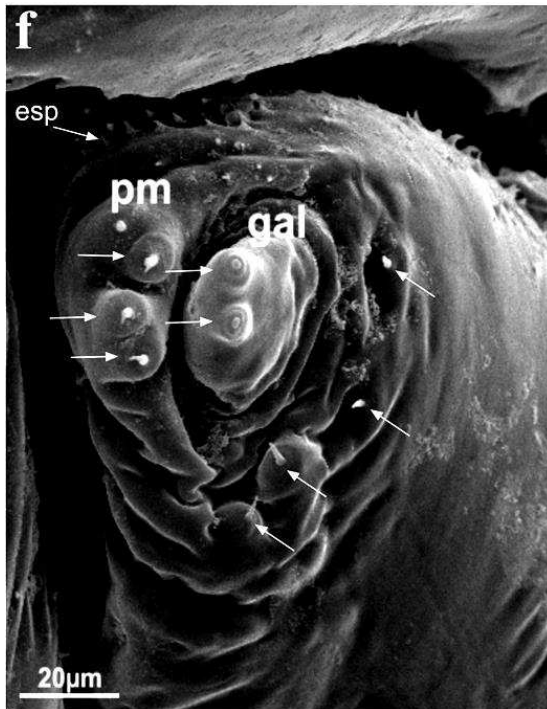
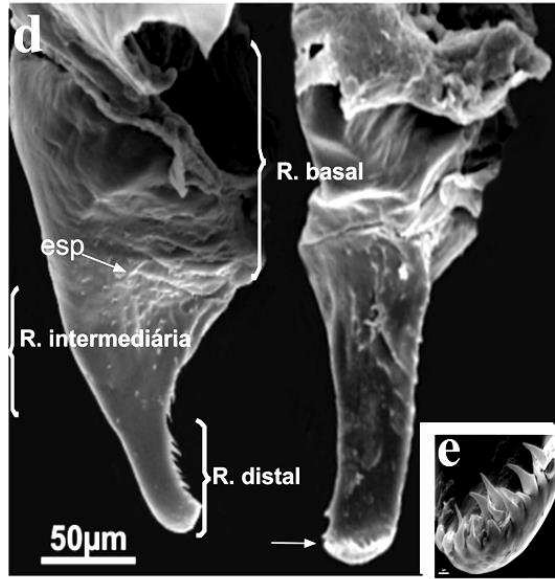
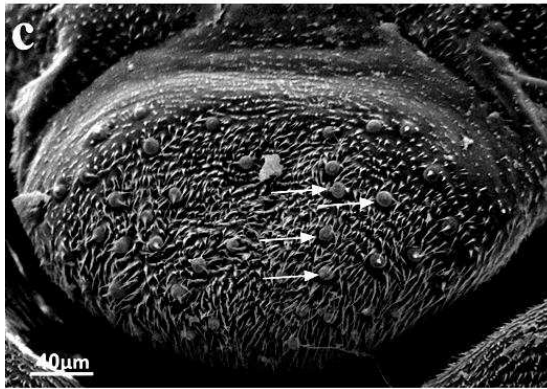
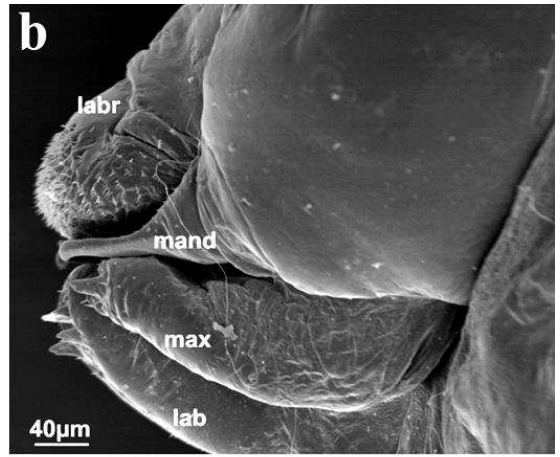
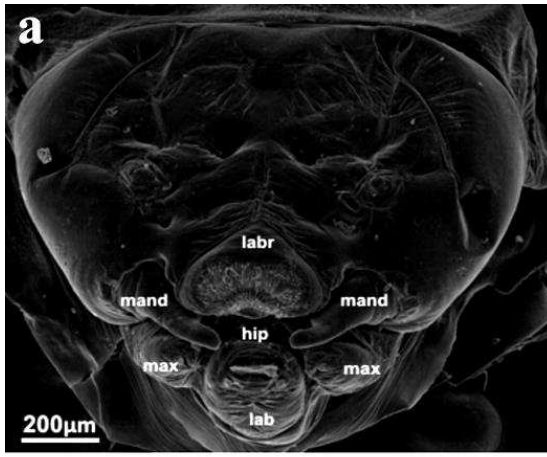


Figura 2: Aspecto geral do aparelho bucal de larvas de Meliponini: **a** Larva de *Trigona spinipes* em vista frontal; labro (labr), mandíbula (mand), maxila (max), labio (lab). **b** Larva de *Tetragona longipes* em vista lateral. **c** Labro de *Duckeola ghilianii* com cerdas bem distribuídas pelo tegumento e setas indicando a posição das sensilas. **d** Mandíbulas de *Cephalotrigona capitata* com destaque para a localização dos dentes na borda e espículas (esp) na superfície interna e externa. **e** Organização dos dentes apicais da Mandíbula de *Cephalotrigona capitata*. **f** Maxila esquerda de *Melipona quadrifasciata* com destaque para a localização dos palpos maxilares (pm) e gálea (gal). As setas indicam a localização das sensilas. **g** lábio de *Melipona mondury* com abertura da glândula labial em posição transversa.

3.3.2 Labro

O labro apresentou-se completa ou parcialmente achatado no sentido ântero-posterior. Foi sempre mais largo que longo, e apresentou diferentes tipos de contornos tanto na parte superior (junção com clípeo) quanto na borda inferior. Em alguns casos, a linha que marca o limite superior do labro formou um ângulo agudo em sua região mediana, em outros, a respectiva linha apresentou-se apenas levemente convexa. A borda inferior pode ainda ser arredondada, retilínea ou até mesmo formar um vértice. Da combinação desses caracteres resultaram os quatro tipos principais de morfologias de labro, observadas nas espécies de Meliponini: retangular, sub-retangular, triangular e subtriangular.

O formato retangular foi observado em todas as espécies de *Frieseomelitta* (*F. varia*, *F. doederlaine* e *F. languida*), e na espécie *Trichotrigona extranea*. Neste tipo de labro as sensilas e cerdas foram abundantes, apesar de limitadas à faixa mais anterior da estrutura (**Figura 3a, b**). Diferente do que foi observado nos outros tipos de labro, neste, variações no formato padrão não ocorreram, indicando que nestas espécies o labro pode apresentar flexibilidade morfológica reduzida.

Quando a ligação do labro com clípeo foi demarcada por uma sutura levemente convexa, seu formato foi classificado como sub-retangular (**Figura 3c, 3d**). Este foi observado em *Nogueirapis butelli*, *Cephalotrigona capitata*, *Trigona hypogea*, *Tetragonisca angustula*, *Melipona (Melikerria) fasciculata* e *Melipona sp.* Neste tipo de labro, variações no formato padrão sob a forma de invaginações na borda inferior foram frequentemente observadas.

Em *Partamona helleri*, *Plebeia lucii* e *Duckeola ghiliani* a borda superior do labro apresentou uma elevação acentuada, e o labro foi, portanto, classificado como triangular (**Figura 3e, 3f**). A primeira espécie apresentou labro projetado frontalmente e uma fenda profunda e extensa que se iniciou na borda e se estendeu pela epifaringe. Sensilas e cerdas estiveram presentes em grandes quantidades. *Plebeia lucii* apresentou ampla projeção frontal da porção distal do labro (**Figura 3e**). No tegumento desta região foram observadas cerdas bem distribuídas e na borda, a formação de um processo de invaginação que aparentemente também se estendia até a região epifaringeal (**Figura 3e**). O labro de *Duckeola ghiliani* apresentou achatamento no sentido ântero-posterior e borda inferior em formato acuminado. O tegumento apresentou sensilas pouco abundantes e

cerdas numerosas. Assim como em casos anteriormente descritos, o labro de *D. ghiliani* não apresentou modificações em relação ao formato padrão, indicio de que nesta espécie o labro também tenha flexibilidade reduzida (**Figura 3f**).

No restante das espécies analisadas, a faixa de ligação do labro com o clipeo também apresentou elevação semelhante a um vértice em sua porção mediana, porém em um grau menos acentuado, resultando em um tipo de labro subtriangular (**Figura 3g, 3h**). Este formato foi observado em *Partamona epiphytophila*, *Partamona pearsonii*, *Trigona spinipes*, *Trigona crassipes*, *Plebeia droryana*, *Tetragona elongata*, *Camargoia nordestina*, *Friesella schrottkyi*, *Nannotrigona testaceicornis*, *Melipona mondury*, *Melipona bicolor*, *Trigonisca aff buysonii*, *Leurotrigona mullerii* e *Leurotrigona pusilla*. Neste tipo de labro, as cerdas foram mais abundantes que as sensilas e a borda inferior do mesmo, também apresentou processos de invaginação.

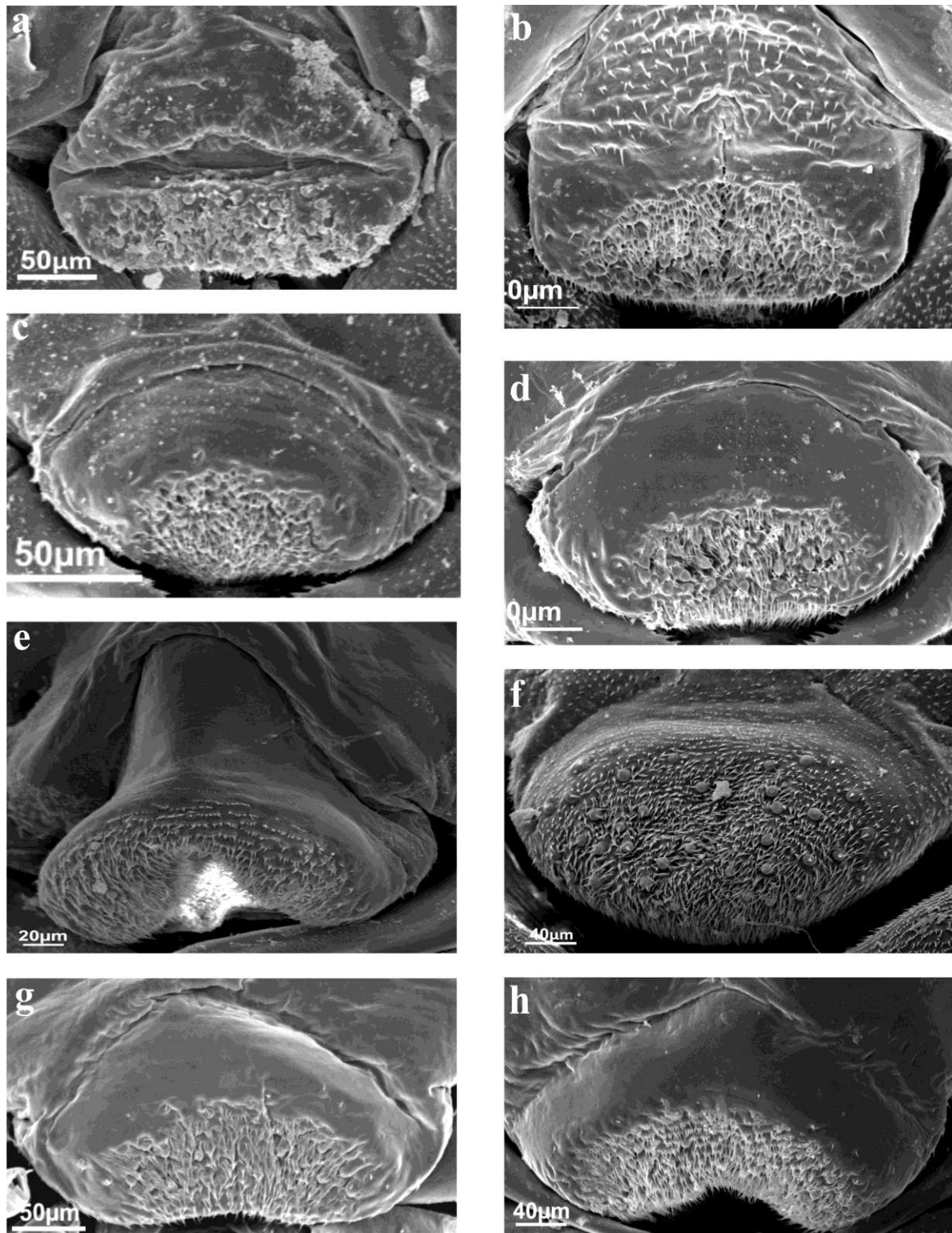


Figure 3: Principais morfologias de labro das espécies de Meliponini: **a, b** labro de formato retangular característico de larvas *Frieseomelitta varia* e *Trichotrigona extranea*, respectivamente. **c, d**, labro de formato subretangular das espécies *Leurotrigona pusilla* e *Scaura longula*, nesta ordem. **e, f** labro de formato triangular observado nas espécies *Plebeia lucii* e *Duckeola ghiliani*, respectivamente. **g, h** labro de formato subtriangular observado em *Nogueirapis butelli* e *Partamona pearsonii*, respectivamente.

3.3.3 Mandíbulas

De modo geral, as mandíbulas em Meliponini são fracamente esclerosadas, quando presentes, as regiões mais esclerosadas se restringem ao ápice mandibular, podendo chegar à região intermediária. Espículas podem estar presentes tanto na superfície interna, quanto externa, enquanto que dentes de diversos tipos se distribuem pela borda, principalmente da região mais distal da mandíbula. A extensão que essas estruturas são capazes de cobrir varia consideravelmente entre as espécies.

Em todas as espécies analisadas, as mandíbulas são mais longas que largas. Em algumas, o comprimento pode ser tão longo que em repouso elas se tocam, chegando a se cruzar. O formato pode variar de acordo com as relações de proporção entre as larguras das regiões basal, intermediária e distal, bem como em relação ao formato do ápice.

No grupo formado por *Nogueirapis butteli* e pelas três espécies de *Partamona* (*P. helleri*, *P. epiphytophila* e *P. pearsonii*) as mandíbulas são delgadas, relativamente retilíneas, sem a formação de uma ampla concavidade na superfície interna e possuem ápice de formato arredondado (**Figura 4a, 4b, 4c**). A distribuição dos dentes grossos e longos se restringe a borda da região mais distal da mandíbula, sendo o maior número observado na borda apical. Espículas pouco abundantes estiveram presentes no tegumento mandibular de todas as espécies. *N. butteli* se diferencia das espécies de *Partamona* por apresentar base mandibular mais ampla; os dentes por sua vez são espaçados, de fácil distinção, ao contrário do que se observa em *Partamona*, onde os dentes se localizam justapostos. Entre as espécies de *Partamona*, *P. helleri* se distingue pelo comprimento das mandíbulas que chegam a se cruzar quando estão em repouso. Em *P. epiphytophila* e *P. pearsonii* as mandíbulas são relativamente mais curtas, de modo que em repouso elas não se encontram. A distinção entre as duas espécies foi possível devido à estrutura semelhante a um broto, que esteve presente na base da mandíbula *P. pearsonii*. Em nenhuma outra espécie de Meliponini, estrutura semelhante a esta foi observada.

As espécies de *Cephalotrigona* e *Trigona* que foram analisadas apresentaram formato geral de mandíbula semelhante. A região basal foi mais ampla, tanto em comprimento quanto em largura, e a região intermediária foi marcada pela formação de uma concavidade distinta e por apresentar dentes distribuídos pela borda. O ápice apresentou formato arredondado. Em *C. capitata*, no entanto, a concavidade é mais ampla

no sentido longitudinal, os dentes são aparentemente mais numerosos e as espículas aparecem na superfície lateral superior e em menor quantidade na superfície interna (**Figura 4d**). Nas espécies de *Trigona*, a concavidade pode ser mais bem marcada e menos extensa no sentido longitudinal, como foi observado em *T. spinipes* (**Figura 4e**) e possivelmente em *T. crassipes* (**Figura 4f**) ou pode ser mais ampla e menos marcada como em *T. hypogea* (**Figura 4g**). Os dentes parecem variar em comprimento e forma, de medianos, rígidos e pontiagudos em *T. spinipes* e *T. hypogea*, aos dentes longos, de ápice afilado e aparentemente flexíveis de *T. crassipes*.

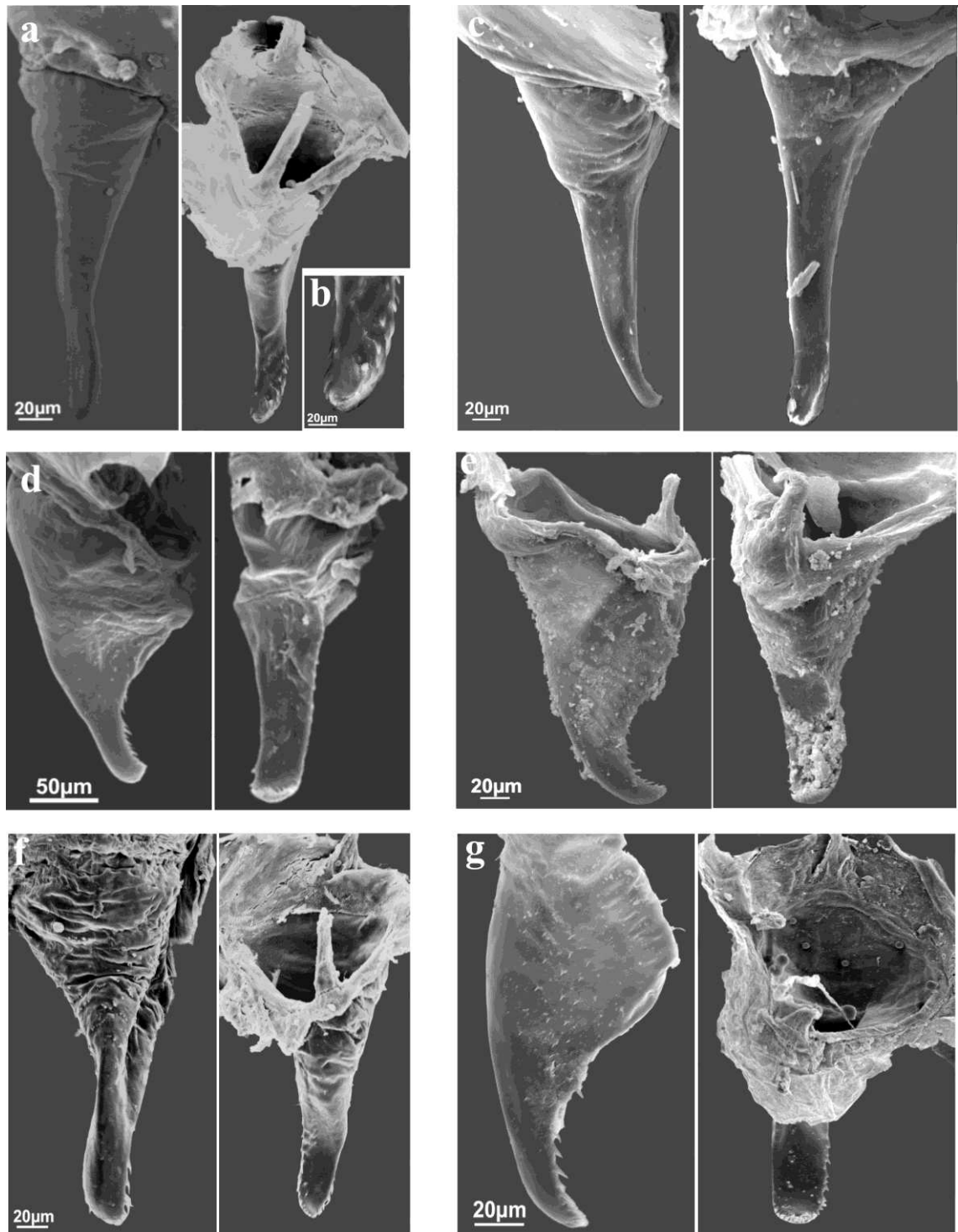


Figure 4: Mandíbulas de larvas de espécies de Meliponini: **a** Vista externa dorsal da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Nogueirapis butelli*. **b** Vista interna do ápice da mandíbula esquerda de *Nogueirapis butelli* mostrando formato e distribuição dos dentes pela borda da mandíbula. **c** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Partamona pearsonii*. **d** Vista lateral dorsal da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Cephalotrigona capitata*. **e** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Trigona spinipes* **f** Vista externa dorsal da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Trigona* sp. aff *crassipes*. **g** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Trigona hypogea*.

Em *Tetragona elongata*, as mandíbulas voltam a aparecer mais delgadas, com tegumento liso, sem a formação de uma cavidade distinta e com dentes justapostos, medianos e grossos localizados na borda da região mais distal. (**Figura 5a**). Em *Camargoia nordestina* o padrão diverge substancialmente, a região basal apresenta-se bem mais ampla que os segmentos intermediário e distal. Os dentes longos de espessura variável se distribuem por quase toda a borda da lateral superior, e algumas espículas podem ser observadas ornamentando a superfície interna da mandíbula (**Figura 5b**). Nessas duas espécies, assim como as que foram anteriormente descritas, o ápice apresentou formato arredondado.

No grupo formado por *Duckeola ghiliani* + *Trichotrigona extranea* + *Frieseomelitta* + *Tetragonisca angustula*, as mandíbulas apresentaram aspecto robusto, sem o achatamento lateral típico observado nas larvas de outras espécies. As mandíbulas de *D. ghiliani*, apesar de aparentemente curtas, são mais longas que largas, apresentam concavidade distinta, reduzida à região distal, tegumento amplamente coberto por espículas e ápice com formato levemente acuminado (**Figura 5c**). Em *T. extranea* as mandíbulas também são robustas e apresentam concavidade distinta restrita a região mais distal e espículas amplamente distribuídas, no entanto a cavidade é relativamente mais ampla, e o ápice apresenta curvatura que termina em uma ponta acuminada (**Figura 5d**). As espécies de *Frieseomelitta* (*F. doederleini*, *F. languida* e *F. varia*) apresentaram mandíbulas com padrão morfológico semelhante. A concavidade da face interna se forma logo na região intermediária e alcança o ápice de formato quadrangular e o tegumento é revestido por espículas (**Figura 5e**).

As espécies de *Duckeola*, *Trichotrigona* e *Frieseomelitta* descritas anteriormente compartilham a ausência de dentes na borda da mandíbula, e excetuando-se por *D. ghiliani*, o comprimento é tão longo que elas podem se tocar quando em repouso. Em *T. angustula* a região basal também é relativamente robusta e as espículas continuam bem distribuídas pelo menos na região lateral superior da mandíbula, no entanto a formação da concavidade termina em um ápice de formato arredondado com dentes longos e espaçados distribuídos pelas bordas (**Figura 5f**). Nesta espécie as mandíbulas das larvas não se tocam quando em repouso.

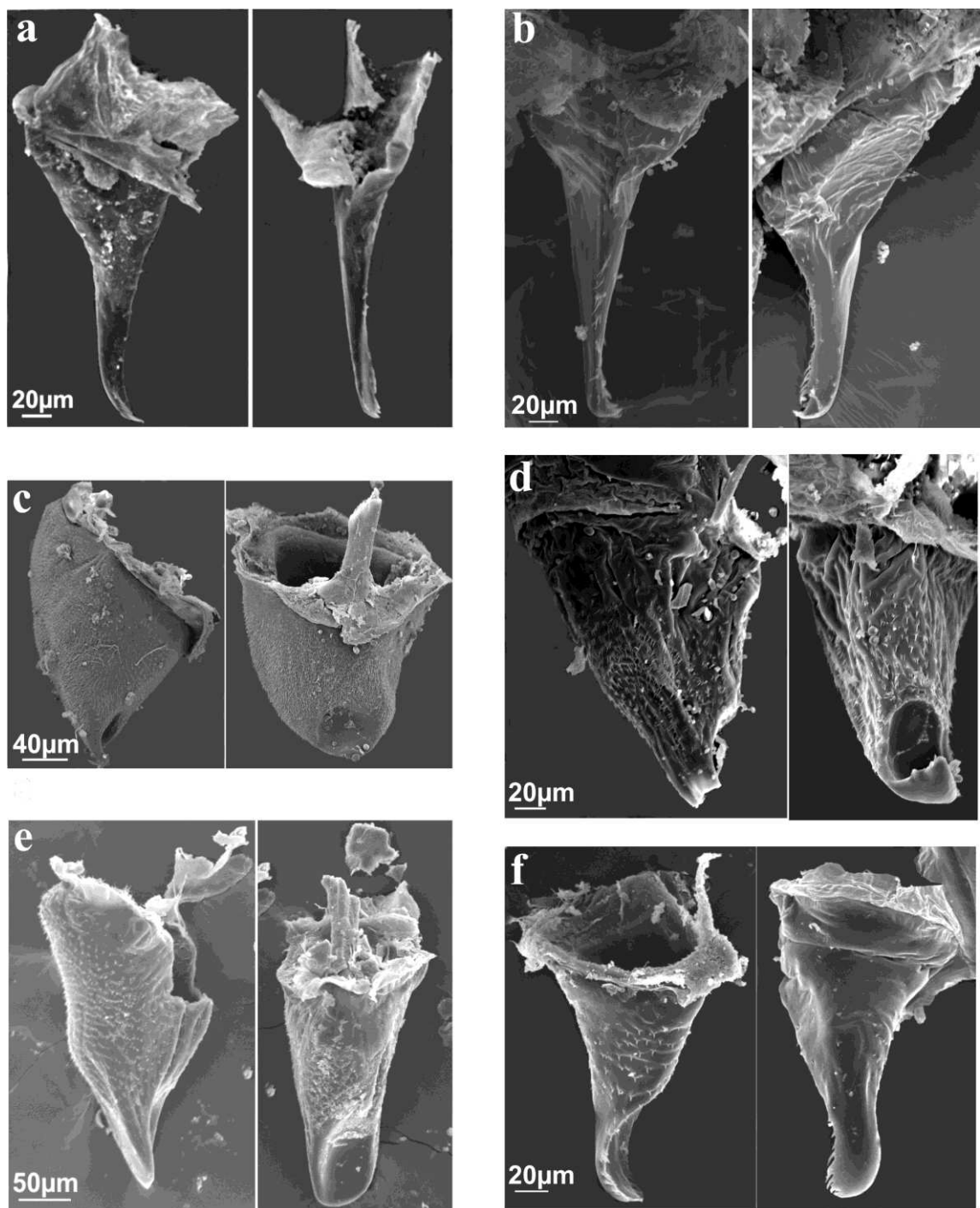


Figure 5: Mandíbulas de larvas de espécies de Meliponini: **a** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista lateral interna da mandíbula esquerda de *Tetragona longipes*. **b** Vista lateral superior interna da mandíbula direita e vista lateral da mandíbula esquerda de *Camargoia nordestina*. **c** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Duceola ghiliani*. **d** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista lateral interna da mandíbula esquerda de *Trichotrigona extranea*. **e** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Frieseomelitta varia*. **f** Vista lateral interna da mandíbula direita e vista dorsal da mandíbula esquerda de *Tetragonisca angustula*.

No grupo formado por espécies de *Friesella*, *Plebeia* e *Nannotrigona*, o padrão morfológico geral caracterizou-se por mandíbulas com base ampla e concavidade distinta com diferentes graus de profundidade. Os dentes se distribuíram desde a borda da região intermediária até o ápice, onde foram geralmente mais abundantes. As espículas apareceram no tegumento da superfície lateral superior e da face interna da mandíbula. *F. schrottkyi* e *N. testaceicornis* diferem de *P. droryana* por apresentarem concavidade menos extensa longitudinalmente (**Figura 6a, 6d**).

Em *P. droryana* a concavidade ocupa cerca de dois terços do comprimento total da mandíbula, ao passo que nas outras duas espécies não chega a alcançar metade do comprimento (**Figura 6c**). Os dentes em *N. testaceicornis* são aparentemente mais grossos em comparação com *P. droryana* e *F. schrottkyi* (**Figura 6a, c, d**). O formato arredondado do ápice é comum a todas as espécies deste grupo. Diferente de todas as espécies anteriormente descritas, inclusive de sua congênere, *P. lucii* apresenta mandíbulas delgadas e retilíneas, excetuando-se pelo ápice onde se observa a formação de uma pequena concavidade acompanhada de uma projeção apical (**Figura 6b**). O tegumento é liso, tanto na face externa quanto interna, e os dentes reduzidos a dois ou três localizados na borda do ápice (**Figura 6b**).

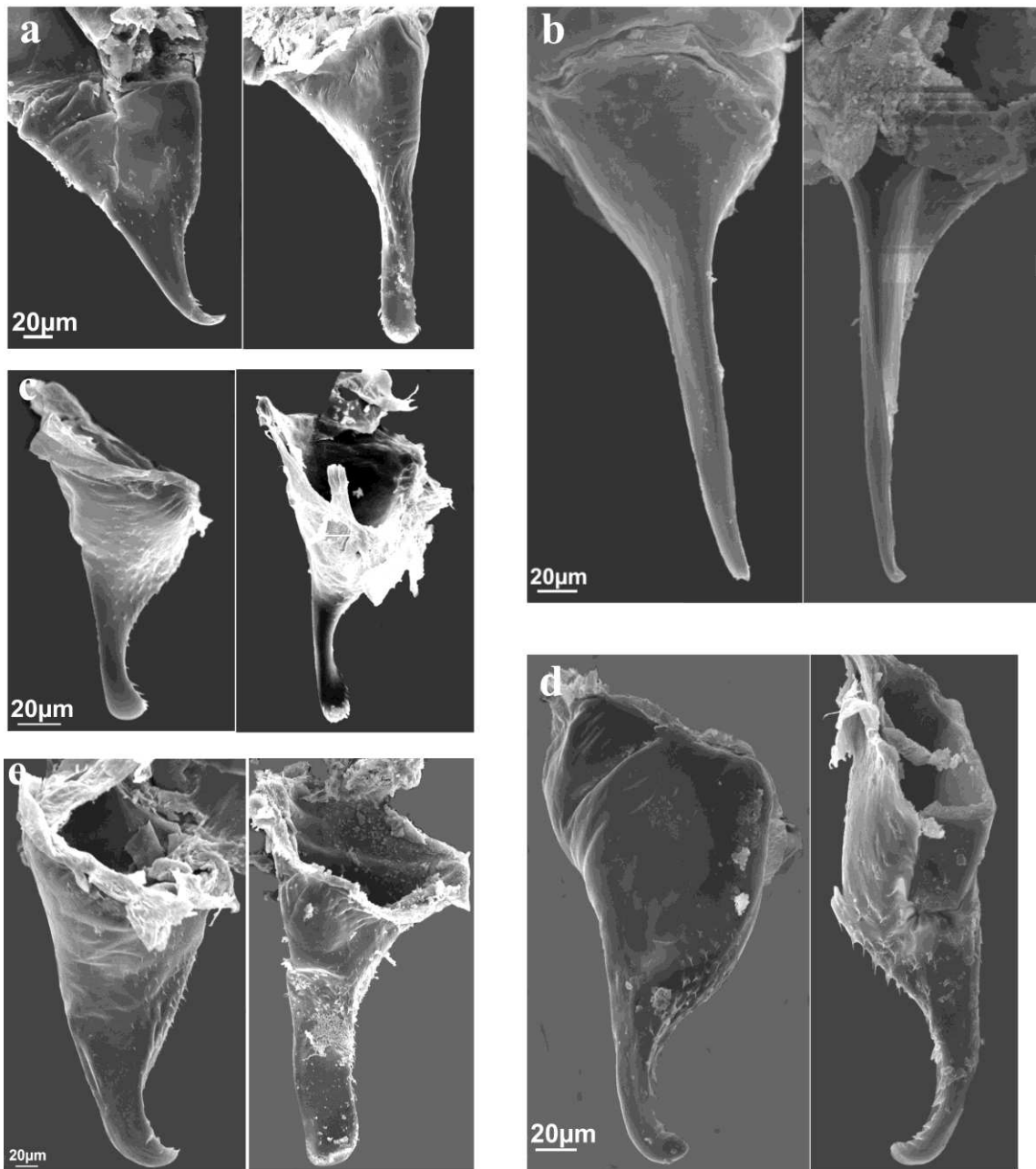


Figura 6: Mandíbulas de larvas de espécies de Meliponini: **a** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista lateral interna da mandíbula esquerda de *Friesella schrottkyi*. **b** Vista dorsal da mandíbula direita e vista lateral interna da mandíbula esquerda de *Plebeia lucii*. **c** Vista lateral dorsal da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Plebeia droryana*. **d** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista lateral dorsal da mandíbula esquerda de *Nannotrigona testaceicornis*. **e** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Melipona (Eomelipona) bicolor*.

Em *Melipona* as mandíbulas possuem base larga, com região intermediária e apical, mais finas e ápice arredondado. *M. (Eomelipona) bicolor*, *M. (Michmelia) mondury*, *M. (Melikerria) fasciculata* e *Melipona sp* diferiam em relação a distribuição dos dentes pela borda mandibular, aspecto do tegumento da face interna e pela presença de um rebordo na parte superior da concavidade. Em *M. (Eomelipona) bicolor* os dentes apareceram restritos à borda da região apical e o tegumento da face interna apresentou-se aparentemente liso (**Figura 6e**). Em *M. (Michmelia) mondury* os dentes se distribuíram regularmente, chegando a alcançar a borda da região intermediária da mandíbula, enquanto que na face interna foram observadas estrias longitudinais e algumas espículas (**Figura 7a**). *M. (Melikerria) fasciculata* e *Melipona sp* apresentaram um rebordo no limite superior da concavidade da face interna, no entanto, elas diferem substancialmente em relação ao aspecto dos dentes, que na primeira espécie são curtos, grossos com ápice de formato irregular, e na segunda são longos de base larga e ápice afilado (**Figura 7b,c**).

Nas mandíbulas de *Trigonisca aff buyssoni* semelhante ao que foi observado nas descrições anteriores, a largura da mandíbula, em vista lateral, sofre redução progressiva até a região do ápice de formato denteado. No entanto, nesta espécie, entre a região intermediária e distal foi observada a formação de uma curvatura brusca, que resulta em uma concavidade acentuada na face interna da mandíbula. A borda apresenta dentes curtos e grossos, pouco numerosos, mas relativamente bem distribuídos. Espículas estiveram presentes na região mais basal da face lateral e em menor número na face interna da mandíbula (**Figura 7d**).

As duas espécies de *Leurotrigona* (*L. mullerii* e *L. pusilla*) analisadas neste estudo apresentaram diferentes padrões morfológicos. Em *L. pusilla*, imediatamente após a região basal, a mandíbula se abre formando uma concavidade ampla, que se encerra em um ápice pontiagudo com laterais denteadas. A borda lateral superior apresentou dentes curtos e grossos, regularmente distribuídos. A mandíbula de *L. mullerii*, diferente de sua congênera, apresentou base larga com região intermediária estreita, seguida de uma ligeira expansão da parte mais distal. A borda apresentou-se desprovida de dentes ou qualquer outro tipo de modificação, excetuando-se por algumas irregularidades, ou pequenas depressões que foram observadas. O ápice apresentou formato afilado (**Figura 7e, f**).

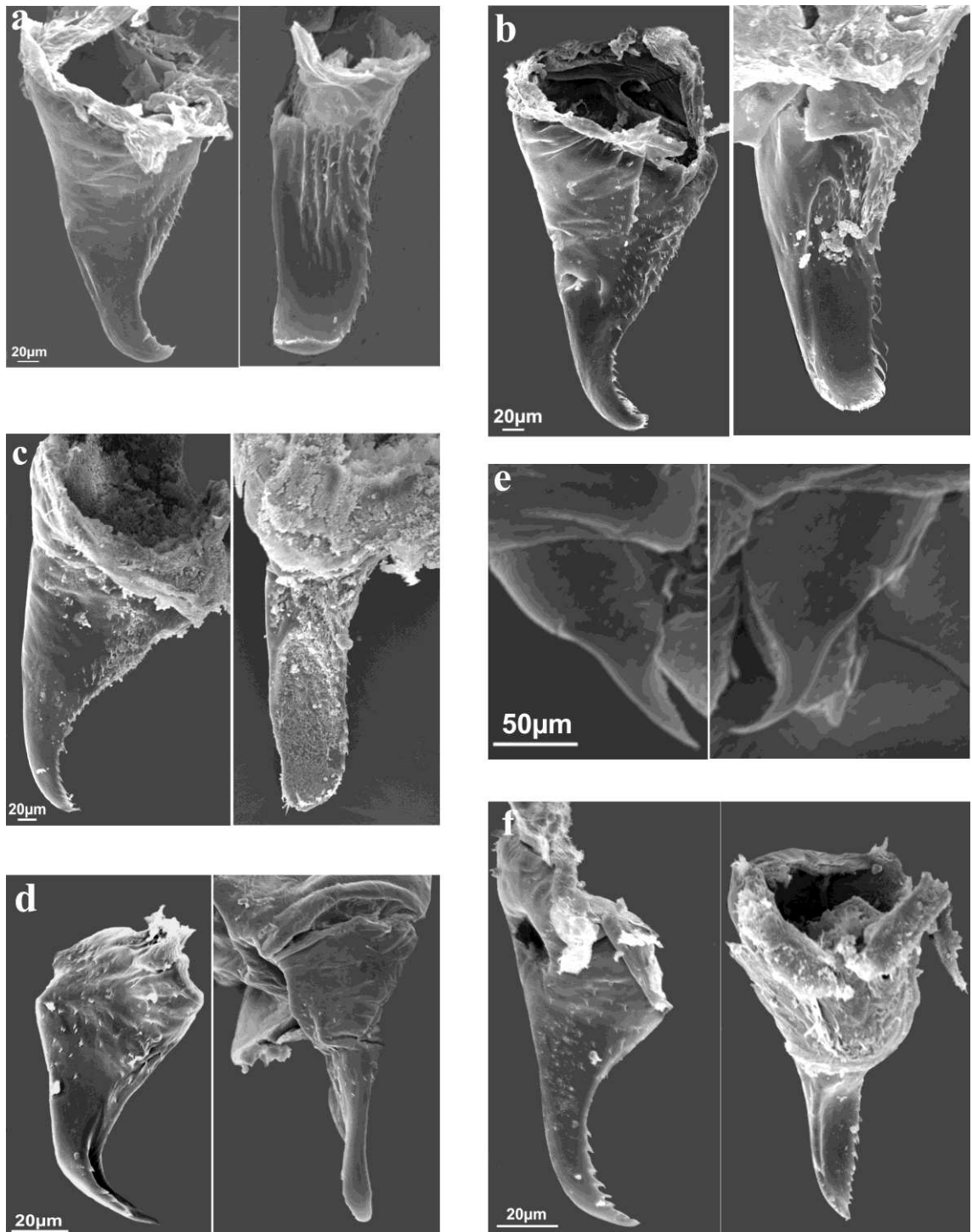


Figura 7: Mandíbulas de larvas de espécies de Meliponini: **a** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Melipona (Michmelia) mondury* **b** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Melipona sp* **c** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista lateral interna da mandíbula esquerda de *Melipona (Melikerria) fasciculata*. **d** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista lateral externa da mandíbula esquerda de *Trigonisca aff buyssoni*. **e** Vista lateral superior externa da mandíbula direita e esquerda de *Leurotrigona mullerii*. **f** Vista lateral superior da mandíbula direita e vista interna da mandíbula esquerda de *Leurotrigona pusilla*.

3.3.4. Hipofaringe e região labiomaxilar

A região inferior do aparelho bucal de larvas abrange a hipofaringe, as maxilas e o lábio. Estas estruturas apresentaram padrão morfológico bem conservado entre as espécies analisadas. O lábio localiza-se centralizado em relação às maxilas, sendo todas as três estruturas fusionadas, até pelo menos dois terços de seus respectivos comprimentos (**Figura 8a**). As estruturas são pouco esclerosadas e não segmentadas. O nível de projeção frontal também foi equivalente entre elas (**Figura 8a**).

A porção imediatamente dorsal ao lábio, a hipofaringe, caracterizou-se pela ocorrência de algumas modificações tegumentares como dobras ou estrias horizontais. As espículas estiveram presentes em quantidades bastante variáveis, indo desde a cobertura total da hipofaringe, até a ocorrência limitada às regiões marginais (**Figura 8b**).

As maxilas são estruturas cilíndricas, não segmentadas e pouco esclerosadas. O tegumento pode apresentar espículas associadas somente à região mais distal como é mais comumente observado ou pode conter sensilas em seu comprimento total, como foi observado em *Scaura longula* (**Figura 8c**). O palpo maxilar apareceu em posição apical, formado a partir de uma projeção do tegumento, sem forma definida. Sua distinção é facilitada pela presença de duas sensilas que se formam no topo dessa estrutura. Em posição subapical, observou-se a formação da gálea, uma estrutura de formato cônico, bem definido. Em seu ápice se destacaram duas estruturas semelhantes a brotos (**Figura 8c**). Em *Friesella shorotikii* especificamente, notou-se a distinção de um terceiro segmento, lateralmente à gálea que parece corresponder à completa segmentação dos brotos apicais (**Figura 8d**).

No lábio, em vista frontal, é possível se distinguir a abertura transversa da glândula labial, os palpos e algumas sensilas. A abertura se localiza no ápice do lábio, logo acima dos palpos (**Figura 8e**). Os palpos são estruturas cilíndricas, relativamente bem desenvolvidas e não segmentadas. As sensilas aparecem em conjunto, associadas à região apical dos palpos (**Figura 8f**). Na região de ligação entre o lábio e o assoalho hipofaríngeo também podem ocorrer espículas em abundância.

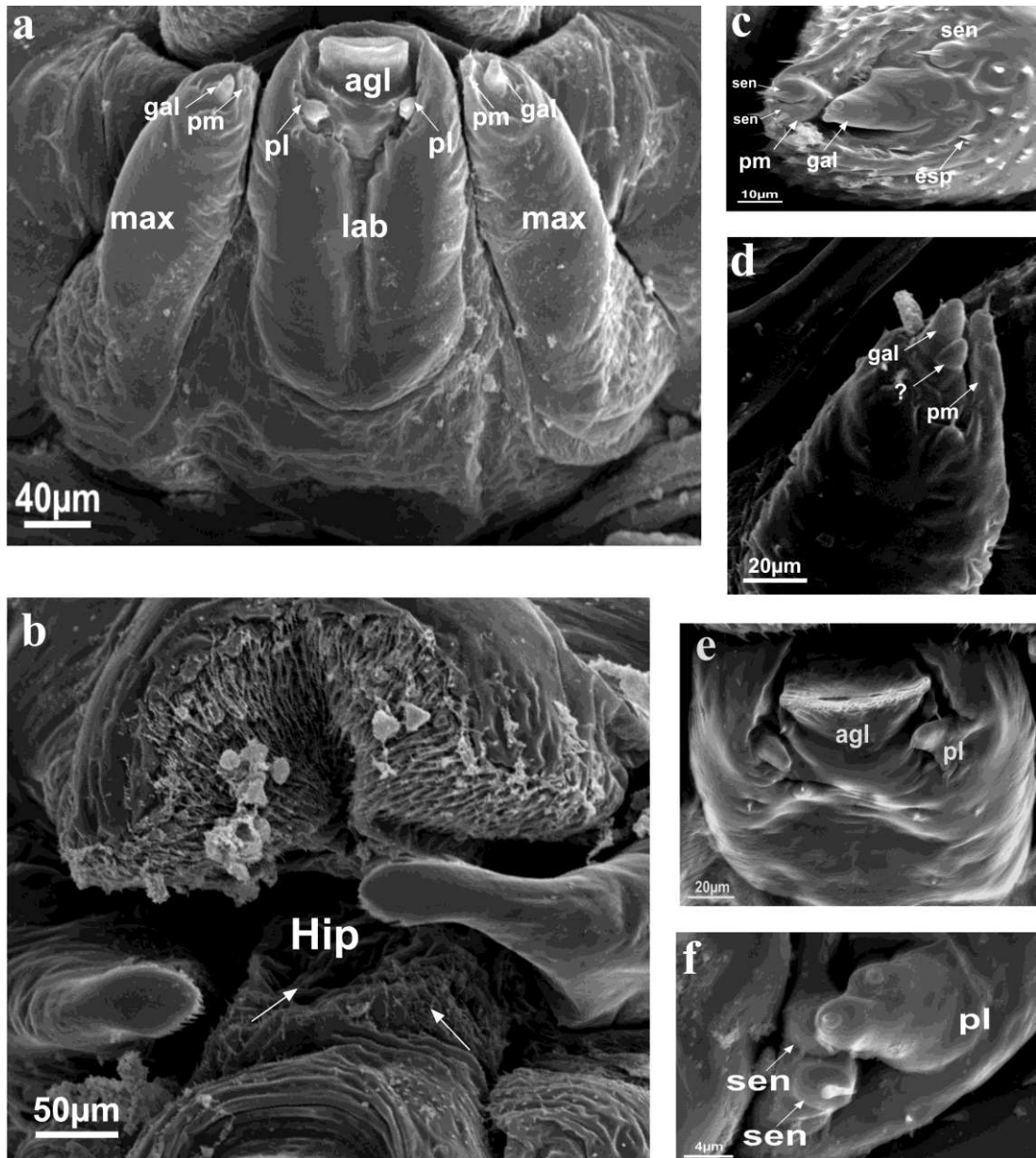


Figure 8: Morfologia da região labiomaxilar: **a** Vista ventral da região labiomaxilar de *Plebeia droryana* evidenciando a fusão parcial das maxilas (*max*) com o lábio (*lab*). **b** Vista dorsal do lábio de *Melipona sp* mostrando o assoalho hipofaríngeo e a distribuição das espículas pelo tegumento. **c** Região distal da maxila esquerda de *Scaura longula* evidenciando a estrutura e localização do palpo maxilar (*pm*) em posição proximal, e da gálea em posição mais distal; espículas (*esp*) são abundantes e bem distribuídas, enquanto que sensilas são pouco numerosas e aparecem na região subapical. **d** Vista frontal da maxila direita de *Friesella shorotikii* evidenciando a presença de uma estrutura posicionada lateralmente à gálea. **e** Vista frontal do lábio de *Nogueirapis butelli* evidenciando a posição da abertura da glândula labial em relação aos palpos. **f** Destaque para a morfologia do palpo labial e das sensilas na região subapical em *Leurotrigona pusilla*.

4. DISCUSSÃO

4.1 Morfologia das peças bucais e a passagem pelos estágios de desenvolvimento

Entender como as características podem variar ao longo do estágio larval é importante para que divergências morfológicas possam ser corretamente interpretadas. A análise do aparelho bucal de larvas de *M. quadrifasciata* em diferentes fases de desenvolvimento mostrou que a forma das peças bucais não é influenciada pelo crescimento da larva. Sabe-se que em insetos holometábolos, a parte externa do tegumento é rígida e o crescimento dessas partes esclerosadas se dá por meio das mudas (CRUZ-LANDIM, 2009). Em Meliponini, estudos com larvas reportam a ocorrência de quatro mudas (CRUZ-LANDIM & MELO, 1981; HARTFELDER, 1986; CRUZ-LANDIM, 2009), no entanto, nestes estudos não são fornecidas informações a respeito da morfologia da capsula cefálica, ou mais especificamente das peças bucais. A caracterização do desenvolvimento pré-imaginal de *Apis mellifera* também não evidenciou divergências morfológicas das mandíbulas decorrentes do avanço nos estágios de desenvolvimentos (MICHELETTE & SOARES, 1993).

A diferenciação morfológica em uma determinada fase do desenvolvimento, ao que parece, configura exceções em relação ao padrão geral. Em larvas de abelhas parasitas *Triepeolus remigatus*, *Coelioxys* e *Stelis*, é notável o crescimento diferencial e o aumento no nível de esclerose principalmente das mandíbulas de larvas de primeiro e segundo instar, respectivamente (STEPHEN *et al*, 1969). *Epeoloides coecutiens* e *Leiopodus trochantericus* exibem, além da morfologia mandibular característica, notável subdesenvolvimento da região labiomaxilar (STRAKA & BOGUSCH, 2007b). Tais características são interpretadas como adaptações morfológicas relativas ao modo de vida parasita.

Deste modo, variações morfológicas nas estruturas do aparelho bucal, resultantes da passagem pelos estágios de desenvolvimento larval, não representam uma característica comum às espécies de Meliponini. E, assim como alguns estudos reportam, a diferenciação morfológica em um determinado estágio do desenvolvimento, do mesmo modo, não representa um fato comum ao processo de desenvolvimento dos estágios imaturos de abelhas, a exceção de casos relacionados à processos adaptativos.

4.2 Ausência de dimorfismos de caráter sexual nas peças bucais de larvas de Meliponini

Dentre as abordagens relacionadas aos estágios imaturos de abelhas, poucas são as que descrevem formas de dimorfismos sexuais que se expressam em estruturas do aparelho bucal. Em Meliponini, foi verificado que o sexo da larva não influencia no aspecto morfológico das peças bucais. Exceções aos resultados obtidos neste estudo foram relatadas para larvas de *Coelioxys*, cujas fêmeas de último instar se distinguem pelas mandíbulas longas e por um rebordo característico da superfície mandibular (BAKER, 1971). Em *Anthophora occidentalis* verificou-se que em algumas fêmeas a cutícula da base mandibular é maior que a dos machos, no entanto, nem sempre esse caráter foi eficaz na distinção do sexo, nesta espécie (NIELSEN & BOHART, 1967).

O dimorfismo sexual em larvas de Hymenoptera, na maioria das vezes, se relaciona com a diferenciação de estruturas imaginais internas ou superficiais, mas sempre localizadas na região mais posterior do corpo. A distinção é feita por meio da presença/ ausência ou morfologia diferencial dos discos imaginais genitais (NIELSEN & BOHART, 1967; COTONESCHI *et al.*, 2007; DUCHATEAU & LEEUWEN, 1990; PENICK; *et al.*, 2014). Geralmente estes estudos se baseiam na análise de larvas em estágios mais avançados do desenvolvimento, com exceção de *Bombus* (DUCHATEAU & LEEUWEN, 1990), em que foi possível a distinção de larvas em estágios mais iniciais.

O aparelho bucal de larvas de Meliponini, portanto, não abriga estruturas sexualmente dimórficas, confirmando a tendência geral esperada para a maioria das espécies de abelhas. Deste modo, a distinção do sexo de imaturos (estágio larval) em Meliponini, bem como nas abelhas em geral até então, se limita à análise de estruturas internas da região mais posterior do corpo ou ainda à utilização de protocolos de análises como a citogenética, por exemplo.

4.3 Características gerais das peças bucais de larvas de Meliponini

Em Meliponini, em qualquer fase do desenvolvimento larval, em fêmeas ou machos, o aparelho bucal é caracterizado por estruturas pouco esclerosadas. Mandíbulas e labro são as estruturas que mais variam em morfologia enquanto que a região labiomaxilar apresenta padrão morfológico conservado. Neste grupo não existe uma demanda específica por peças bucais fortemente esclerosadas ou superdesenvolvidas. Durante os primeiros estágios de vida, as larvas se desenvolvem dentro de células de cria,

onde são fornecidas todas as provisões necessárias, de uma única vez, característica do provisionamento massal (SILVA-MATOS *et al.*, 2000). O alimento larval por sua vez, caracteriza-se por uma mistura subprocessada de compostos obtidos a partir de pólen, néctar e secreção salivar, principalmente (HARTFELDER & ENGELS, 1989). Deste modo, a obtenção do alimento de forma passiva, associada à sua natureza fluida e à ausência de competição entre os imaturos, representam fatos da biologia de Meliponini que se relacionam diretamente com as características morfológicas do aparelho bucal de suas larvas.

As larvas das abelhas vivem em ninhos protegidos e, portanto, têm um tegumento com uma cutícula pouco esclerosada e desprovida de glândulas e órgãos sensoriais, à exceção da região oral (CRUZ-LANDIM, 2009). Assim como os insetos adultos, as larvas são capazes de emitir respostas comportamentais em relação a estímulos como o alimento, odores, umidade, temperatura e gravidade (SINGH & SINGH, 1984). Por outro lado, os conjuntos de sensilas (estruturas sensoriais) presentes em larvas e adultos de insetos holometábolos são radicalmente diferentes tanto em relação aos tipos quanto em relação aos padrões de distribuição e às estruturas associadas (HALLBERG & HANSSON, 1999). No aparelho bucal de larvas de Meliponini foram observadas sensilas do tipo tricóide associadas à superfície do labro e as porções terminais dos palpos maxilares e labiais, principalmente. Sensilas tricóides podem exercer tanto função de quimiorreceptores quanto de mecanorreceptores, dependendo da presença ou ausência de poros e da quantidade de neurônios que as inervam (RENTHAL *et al.*, 2003; NAKANISHI *et al.*, 2009). Segundo HALLBERG & HANSSON (1999), na região do aparelho bucal de larvas de insetos, sensilas do tipo uniporo são as mais comuns, no entanto sensilas multiporos também podem estar presentes. Neste estudo não foi possível descrever com exatidão a presença/ ausência ou número de poros por sensila.

As cerdas são estruturas dilatadas, de aspecto flexível. Elas aparecem associadas à superfície do labro, e em alguns casos podem se estender através da superfície da epifaringe. Pelo aspecto e localização, elas devem, juntamente com as sensilas, atuar como estruturas sensoriais, de caráter mecanorreceptor. As espículas apresentam aspecto mais rígido, muitas vezes são pontiagudas, com aparência semelhante a espinhos. Elas aparecem associadas ao assoalho hipofaríngeo e à superfície das mandíbulas, estruturas que estão diretamente relacionadas ao trato do alimento. Em outros Hymenoptera como as vespas Spheciformes, a ocorrência de espículas está relacionada à dieta que inclui

dentre outros elementos, fragmentos de insetos (EVANS & SHAN, 1956; EVANS, 1964). As abelhas essencialmente um grupo de vespas esfecóides que abandonaram o comportamento predatório e fazem uso de pólen ao invés de insetos e aranhas, como principal fonte de proteína (MICHENER, 1964). Sendo assim, a manutenção dessas estruturas em abelhas pode representar uma característica remanescente do grupo ancestral.

Comparando-se os dados morfológicos de larvas de Meliponini, Apini (NIELSEN & BOHART, 1967; STEPHEN; *et al.*, 1969), Bombini (NIELSEN & BOHART, 1967; STEPHEN *et al.*, 1969) se observa que na linhagem formada por espécies de Meliponini a segmentação do lábio e a formação de lobos labiais foram perdidas. Em *Bombus* e *Apis* o lábio é dividido em pré-mentum e pós-mentum por um sulco transversal distinto. Em *Apis* e em algumas espécies de *Bombus* em que as larvas são alimentadas de modo progressivo (MICHENER, 1974; RIBEIRO, 1994; SMEETS & DUCHATEAU, 2001), o lábio segmentado pode oferecer maior flexibilidade aos indivíduos, em Meliponini isso já não seria necessário devido ao aprovisionamento do tipo massal. Nas mandíbulas de larvas de *Apis* e *Bombus*, quando presentes, apenas dois grandes dentes são distinguíveis; e a concavidade mandibular é limitada a região apical (STEPHEN *et al.*, 1969). Em Meliponini, as características morfológicas das mandíbulas evoluíram no sentido do aumento no número de dentes e da ampliação da extensão longitudinal da concavidade mandibular. Com relação a estes caracteres, não está claro quais aspectos da biologia larval do grupo poderiam correlacionar-se com a variação no estado desses caracteres. Sabe-se que o padrão morfológico geral observado em mandíbulas de larvas de Meliponini também aparece em espécies de linhagens não correlacionadas como *Nomia melanderi*, Nomiini (STEPHEN *et al.*, 1969), *Parasarus atacamensis*, Protandrenini (RUZ & ROZEN, 1993), *Ancyloscelis apiformis*, Emphorini (ROZEN, 2011), no entanto, faz-se necessário a análise comparativa mais acurada dos caracteres destes e de outros grupos, para que hipóteses acerca da evolução dos mesmos sejam corretamente delineadas, principalmente em relação à ocorrência de possíveis eventos de convergência adaptativa, evolução independente e etc.

4.4 Diversificação das morfologias de mandíbula entre as espécies de Meliponini: considerações filogenéticas e evolutivas.

Entre as espécies de Meliponini, a proximidade filogenética entre *Nogueirapis* e *Partamona* (MICHENER, 1990; CAMARGO & PEDRO, 1992; RASMUSSEN & CAMERON, 2009) foi corroborada pelos dados morfológicos da mandíbula das larvas. O aspecto delgado com concavidade ausente na face interna foi observado neste grupo e na espécie *T. elongata*, exclusivamente. Entre as espécies analisadas, *P. helleri* diverge das demais por ser a única a apresentar mandíbulas longas o bastante para se cruzarem quando estão em repouso. Esta característica foi comum à quase todas as espécies que constroem células de cria em formato de cacho bem como em *T. elongata*. Diferenças no comportamento dos imaturos ou em qualquer outro aspecto da biologia larval que suportem esse caractere, não são conhecidas para *Partamona*. Na proposta de filogenia elaborada por (PEDRO & CAMARGO, 2003) *P. epiphytophila* aparece como grupo irmão de *P. pearsonii* + *P. helleri*, no entanto, os próprios autores destacam a dificuldade em se estabelecer uma proposta de filogenia consistente para o gênero, com base em dados morfológicos e comportamentais. Além disso, como foi observado em outras linhagens de Meliponini, o modo como alguns dos caracteres morfológicos da mandíbula se distribuem, sugere que outros fatores além dos relacionados ao grau de parentesco, como a arquitetura de ninho, por exemplo, estejam relacionados a diversificação dos padrões morfológicos destas estruturas. Deste modo faz-se necessário a ampliação do número de espécies analisadas, para que se possa estabelecer hipóteses robustas sobre a variação dos caracteres morfológicos do aparelho bucal, especialmente das mandíbulas, em Meliponini.

O tipo de dieta costuma ser um fator que afeta a evolução das características morfológicas do aparelho bucal de insetos adultos (LABANDEIRA, 1997). Em Meliponini, no estágio imaturo, a alimentação é constituída por uma mistura de mel, pólen e secreções glandulares. Algumas espécies de *Trigona* substituíram o pólen como fonte proteica, assumindo a necrofagia como hábito obrigatório (CAMARGO & ROUBIK, 1991). No entanto, o alimento larval dessas espécies, do mesmo modo que as demais, apresenta o mesmo perfil fluido, livre de partículas sólidas, a exceção de alguns grãos de pólen e de um material de aspecto fibroso, cuja origem é desconhecida (SERRÃO *et al.*, 1997). Para os adultos a mudança de hábito alimentar parece ter evoluído paralelamente ao aumento no número de dentes mandibulares dos adultos, adaptação necessária ao trato do alimento. Para as larvas os resultados demonstram que não ocorrem modificações significativas na morfologia das peças bucais de espécies necrófagas (*T. crassipes*, *T.*

hypogea) em relação a uma congênere não necrófaga (*Trigona spinipes*), e demais espécies. Fato que corrobora com a manutenção dos aspectos físicos do alimento larval entre as espécies de Meliponini, sendo elas necrófagas ou coletoras de pólen.

Segundo RASMUSSEN & CAMARGO (2008), a necrofagia é uma característica evolutivamente instável, que não se correlaciona com a história filogenética do grupo. Concernente a isto, demonstrou-se que as estratégias de estocagem e provisionamento do alimento variam mesmo entre as espécies necrófagas. (GILLIAM *et al.*, 1985; CAMARGO & ROUBIK, 1991; SERRÃO *et al.*, 1997). Com relação aos efeitos da dieta, demonstrou-se que a necrofagia não implica em adaptações no trato digestivo das larvas (SERRÃO & CRUZ-LANDIM, 2000), mas nos adultos pode estar relacionada ao caráter multicelular da glândula hipofaríngea (CAVASIN-OLIVERIA & CRUZ-LANDIM, 1991). A variação e a flexibilidade na adoção de estratégias alimentares representam fatos característicos dos Hymenoptera. A necrofagia adotada por algumas espécies de *Trigona* reflete essa capacidade.

Os resultados também evidenciaram a diferenciação do padrão morfológico das espécies de Meliponini que arranjam suas células de cria em formato de cacho (*D. ghilianii*, *T. extranea*, *F. varia*, *F. doerdeleini*, *F. languida*, *P. lucii*, *T. aff buysoni*, *L. mullerii*, *L. pusilla*). Não se observou a convergência para um padrão morfológico único, no entanto a morfologia mandibular dessas espécies parece ser adaptada para cortar, perfurar ou rasgar. Elas ou são robustas, afiladas ou pontiagudas com bordas serradas. Nestas espécies larvas que originarão rainhas furam a parede de uma célula vizinha e consomem quantidades adicionais de alimento. Isto foi observado para espécies dos gêneros *Leurotrigona* e *Frieseomelitta* (FAUSTINO *et al.*, 2002) e para *P. lucii* (TEIXEIRA, 2012). Considerando que este comportamento da larva seja comum às espécies com construção de células em cacho, parece razoável sugerir que ele esteja relacionado com a diferenciação morfológica das mandíbulas destas espécies. Este fato encontra suporte especialmente no caso do gênero *Plebeia*, visto que a morfologia das peças bucais de *P. lucii*, especialmente das mandíbulas (longas, de formato afilado, com ápice modificado e dentes reduzidos), apresentou padrão distinto do que foi observado em sua congênere *P. droryana* (mandíbulas relativamente curtas, de formato cilíndrico, com ápice em formato de concha e dentes numerosos), espécie onde as células são arranjadas em favos horizontais.

O conhecimento da morfologia larval pode ajudar na reconstrução e no entendimento da filogenia das abelhas, e os caracteres gerados podem servir de suporte para teorias alternativas, confirmando fatos prévios e/ ou auxiliando na desconstrução de propostas erroneamente adotadas (STRAKA & BOGUSCH, 2007b). Neste ponto reside a importância de se conhecer a biologia do organismo, de modo que os caracteres sejam corretamente interpretados, evitando assim que processos de convergência morfológica ou co-evolução, sejam interpretados como afinidade filogenética (STRAKA & BOGUSH, 2007b). Os dados aqui obtidos sugerem que em Meliponini, a morfologia de mandíbula de larvas das espécies que constroem ninhos em cacho representa um caso de convergência adaptativa da morfologia mandibular para furar, rasgar ou cortar. Nos demais casos, eles refletem relativamente bem as relações de parentesco entre os gêneros e espécies.

5. CONCLUSÃO

As peças bucais de larvas de Meliponini apresentam características morfofuncionais que refletem as demandas típicas desta fase do desenvolvimento. Essas características não sofrem variação ao longo das fases do desenvolvimento larval e também não refletem dimorfismos de caráter sexual.

Entre as larvas de diferentes espécies de Meliponini ocorrem variações nos padrões morfológicos de mandíbulas. De modo geral, espécies filogeneticamente próximas tendem a apresentar padrão morfológico semelhante, a exceção daquelas que divergem quanto ao tipo de arquitetura de ninho adotada.

Larvas de espécies que furam células de cria apresentam características morfológicas que divergem das demais espécies analisadas. No primeiro caso, as mandíbulas apresentaram ápices “modificados” em formatos para furar, rasgar e cortar, enquanto que nas demais espécies, as mandíbulas apresentam ápice em formato de concha. Além dessa, outras características servem de suporte à diversificação desses dois padrões principais de morfologias de mandíbulas de larvas neste grupo de abelhas.

A necrofagia adotada por algumas espécies de Meliponini, ao contrário do que se observa nos adultos, não implica em modificações no padrão morfológico geral das peças bucais dessas espécies, em comparação às as larvas de espécies coletoras de néctar e pólen.

REFERÊNCIAS

BAKER, R. Development and Sexual Dimorphism of Larvae of the Bee Genus *Coelioxys*. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 44, n. 2, p. 225–235, 1971.

BERGERARD, J. Environmental and physiological control of sex determination and differentiation. **Annual Review of Entomology**, 17, p. 57-74, 1972.

BOHART, G. E. The Evolution of Parasitism among Bees. **USU Faculty Honor Lectures**, v. 18, p. 1-40, 1970.

CAMARGO, J. M. F.; PEDRO, S. R. M. Sistemática de Meliponinae (Hymenoptera, Apidae) : sobre a polaridade e significado de alguns caracteres morfológicos. **Naturalia**, NS, p. 45–49, 1992.

CAMARGO, J. M. F.; ROUBIK, D. W. Systematics and bionomics of the apoid obligate necrophages : the *Trigona hypogea* group (Hymenoptera : Apidae ; Meliponinae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 44, p. 13–39, 1991.

CAMPOS, L. A. O. Sex Determination in Bees . VI . Effect of a Juvenile Hormone Analogue in Males and Females of *Melipona Quadrifasciata* (Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 51, n. 2, p. 228–234, 1978.

CAMPOS, L. A. O.; VELTHUIS-KLUPPELL, F. M.; VELTHUIS, H. Sex determination in Bees, VII. Juvenile Hormone and caste determination in a stingless Bee. **Naturwissenschaften**, v. 62, p. 98–99, 1975.

CAMPOS, L. A. O.; DRUMMOND, M. S.; LACERDA, L. M. Determinação do sexo em abelhas. XVIII. Papel dos hormônios juvenis I, II e III na diferenciação das castas de *Scaptotrigona xanthotricha* (Hymenoptera, Apidae). **Ciência e cultura**, v. 35, n. 2, p. 209–211, 1983.

CAVASIN-OLIVERIA, G.; CRUZ-LANDIM, C. Aspectos ultra-estruturais da glândula hipofaríngea de operária de *Trigona hypogea* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). In: **Anais XIII Colóquio da Sociedade Brasileira de Microscopia Eletrônica**. [s.l: s.n.]. p. 177, 1991.

CHAPMAN, R. F. Head. In: **The Insects structure and function**. 4 ed., Cambridge: Cambridge University Press, 1998.

COTONESCHI, C. *et al.* Larval sex identification in the paper wasp *Polistes dominulus* (Vespidae, Hymenoptera). **Insectes Sociaux**, v. 54, p. 132–135, 2007.

CRUZ-LANDIM, C. Desenvolvimento pós-embrionário: a larva. In: _____. **Abelhas: morfologia e função de sistemas**. 1. ed., São Paulo: ed. Unesp, p. 109–141, 2009.

CRUZ-LANDIM, C.; MELLO, R. A. Desenvolvimento e envelhecimento de *Scaptotrigona postica* (Hymenoptera: Apidae). Aspectos histológicos e histoquímicos. **Anais Acad. Ciências Est São Paulo**, v. 31, p. 1-18, 1981.

- DRUMOND, P. .; ZUCCHI, R.; OLDROYD, B. Description of the cell provisioning and oviposition process of seven species of *Plebeia* Schwarz (Apidae, Meliponini), with notes on their phylogeny and taxonomy. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 99–112, 2000.
- DUCHATEAU, M. J.; LEEUWEN, P. Early sex determination in larvae of *Bombus terrestris*. **Insectes Sociaux**, v. 37, n. 3, p. 232–235, 1990.
- EVANS, H. E. Further Studies on the Larvae of Digger Wasps (Hymenoptera : Sphecidae). **Transactions of the American Entomological Society**, v. 90, n. 3, p. 235–299, 1964.
- EVANS, H. E.; SHAN, C. L. Studies on the Larvae of Digger Wasps (Hymenoptera , Sphecidae) Part II : Nyssoninae. **Transactions of the American Entomological Society**, v. 82, n. 2, p. 35–66, 1956.
- FAUSTINO, C. D. *et al.* First record of emergency queen rearing in stingless bees (Hymenoptera , Apinae , Meliponini). **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 111–113, 2002.
- GARÓFALO, C. A.; ROZEN, J. G. Parasitic Behavior of *Exaerete smaragdina* with descriptions of Its mature oocyte and larval instars (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). **American Museum Novitates**, v. 3349, p. 1–28, 2001.
- GILLIAM, M.; BUCHMANN, S. L.; BRENDA, J. L. Microbiology of the larval provisions of the Stingless Bee *Trigona hypogea*, an obligate necrophage. **Biotropica**, v. 17, n. 1, p. 28–31, 1985.
- HALLBERG, E.; HANSSON, B. S. Arthropod sensilla: Morphology and phylogenetic considerations. **Microscopy Research and Technique**, v. 47, n. 6, p. 428–439, 1999.
- HARTFELDER, K. H. Caste differentiation in meliponine bees- Comparative analyze of larval food under the aspect of balanced nutrition. **Apidologie**, p. 361-364, 1986.
- HARTFELDER, K. H; ENGELS, W. The composition of larval food in stingless bees: evaluating nutritional balance by chemosystematic methods. **Insectes Sociaux**, v. 36, n. 1, p. 1–14, 1989.
- HARTFELDER, K. H *et al.* Physiological and genetic mechanisms underlying caste development , reproduction and division of labor in stingless bees. **Apidologie**, v. 37, p. 144–163, 2006.
- IMAI, H. T., *et al.* Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. **Japanese journal of genetic**, v. 63, n. 2, p. 159–185, 1988.
- KERR, W. E. Genetic Determination of Castes in the Genus *Melipona*. **Genetics**, v. 35, n. 2, p. 143–152, 1950.
- KERR, W. E. Sex determination in bees. III. Caste determination and genetic control in *Melipona*. **Insectes Sociaux**, v. 21, n. 4, p. 357–368, 1974.

KERR, W. E.; AKAHIRA, Y.; CAMARGO, C. A. Sex determination in bees. IV. Genetic control of juvenile hormone production in *Melipona quadrifasciata* (Apidae). **Genetics**, v. 81, n. 4, p. 749–756, 1975.

KERR, W. E. Sex determination in bees XXI. Number of xo-heteroalleles in a natural population of *Melipona compressipes fasciculata* (Apidae). **Insectes Sociaux**, v. 34, n. 4, p. 274–279, 1987.

KERR, W. E. Sex determination in honey bees (Apinae and Meliponinae) and its consequences. **Brazilian Journal of Genetics**, v. 20, n. 4, p.,dez. 1997.

KLEINERT, A. M. P. *et al.* Abelhas sociais (Bombini , Apini , Meliponini). In: **Bioecologia e nutrição de insetos-Base para o manejo integrado de pragas**. p. 373–426, 2009.

LABANDEIRA, C. C. Insect mouthparts: Ascertaining the Paleobiology of Insect Feeding Strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 28, n. 1, p. 153–193, 1997.

MCGINLEY, R. J. A Catalog and Review of Immature Apoidea (Hymenoptera). **Smithsonian Contributions to Zoology**, v. 494, n. 4, p. 24, 1989.

MICHELETTE, E. R. F.; SOARES, A. E. Characterization of preimaginal developmental stages in Africanized honey bee workers (*Apis mellifera* L.). **Apidologie**, v. 24, n. 4, p. 431–440, 1993.

MICHENER, C. D. **Comparative Morphological and Systematic Studies of Bee Larvae: With a Key to the Families of Hymenopterous Larvae**. University of Kansas Press, 1953.

MICHENER, C. D. Evolution of the nests of bees. **Integrative and Comparative Biology**, v. 4, n. 2, p. 227–239, 1964.

MICHENER, C. D. **The social behavior of the bees: a comparative study**. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1974.

MICHENER, C. D. Classification of the Apidae (Hymenoptera). **University of Kansas Science Bulletin**, v. 54, n. 4, p. 75–164, 1990.

MICHENER, C. D. **The Bees of the world**. 2 ed., Baltimore: the Johns Hopkins University Press, 2007.

NAKANISHI, A. *et al.* Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: Structure and distribution of sensilla on the flagellum. **Cell and Tissue Research**, v. 338, n. 1, p. 79–97, 2009.

NIELSEN, R. A.; BOHART, G. E. Sex Characters of Larval Bees (Hymenoptera: Apoidea). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 60, n. 2, p. 414–419, 1967.

- PEDRO, S. R. M.; CAMARGO, J. M. F. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 47, n. 1, p. 1–117, 2003.
- PENICK, C. A.; EBIE, J.; MOORE, D. A non-destructive method for identifying the sex of ant larvae. **Insectes Sociaux**, v. 61, n. 1, p. 51–55, 2014.
- RASMUSSEN, C.; CAMARGO, J. M. F. A molecular phylogeny and the evolution of nest architecture and behavior in *Trigona s. s.* (Hymenoptera : Apidae : Meliponini). **Apidologie**, v. 39, n. 1, p. 102–118, 2008.
- RASMUSSEN, C.; CAMERON, S. A. Global stingless bee phylogeny supports ancient divergence, vicariance, and long distance dispersal. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 99, n. 1, p. 206–232, 2010.
- RENTHAL, R. *et al.* Structure and distribution of antennal sensilla of the red imported fire ant. **Micron**, v. 34, n. 8, p. 405–413, 2003.
- REYES, S. G.; MICHENER, C. D. Observations on a parasitic allodapine bee and its hosts in Java and Malaysia (Hymenoptera Anthophoridae Allodapine). **Tropical Zoology**, v. 3, p. 139–149, 1990.
- RIBEIRO, M. F. Growth in bumble bee larvae: relation between development time, mass, and amount of pollen ingested. **Canadian Journal of Zoology**, v. 72, n. 11, p. 1978–1985, 1994.
- ROUBIK, D. W. Obligate necrophagy in a social bee. **Science**, v. 217, n. 4564, p. 1059–1060, 1982.
- ROUBIK, D. W. Nest and Colony Characteristics of Stingless Bees from Panamá (Hymenoptera : Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 56, n. 3, p. 327–355, 1983.
- ROUBIK, D. W. Stingless Bee Nesting Biology. **Apidologie**, v. 37, p. 124–143, 2006.
- ROZEN, J. G. The larvae of the Anthophoridae (Hymenoptera, Apoidea) Part 3. The Melectini, Ericrocini, and Rhathymini. **American museum novitates**, v. 2382, p. 24, 1969.
- ROZEN, J. G. Biology and immature stages of Moroccan panurgine bees (Hymenoptera, Apoidea). **American museum novitates**, v. 2457, 38 p., 1971.
- ROZEN, J. G. Immature stages of Lithurgine Bees with descriptions of the Megachilidae and Fideliidae based on Mature larvae (Hymenoptera, Apoidea). **American museum novitates**, v. 2527, 14 p., 1973.
- ROZEN, J. G.; EICKWORT, K. R.; EICKWORT, G. C. The Bionomics and Immature Stages of the Cleptoparasitic Bee Genus *Protepeolus* (Anthophoridae , Nomadinae). **American museum novitates**, v. 2640, p. 1–28, 1978.

ROZEN, J. G. Biologies of the Bee genera *Ancylandrena* (Andrenidae: Andreninae) and *Hexepeolus* (Apidae Nomadinae), and phylogenetic relationships of *Ancylandrena* based on its mature larva (Hymenoptera: Apoidea). **American museum novitates**, v. 3108, 19 p., 1994.

ROZEN, J. G. Descriptions of mature larvae of the bee tribe Emphorini and its subtribes (Hymenoptera, Apidae, Apinae). **ZooKeys**, v. 148, p. 279–291, 2011.

ROZEN, J. G. Mature Larvae of Calliopsine Bees: *Spinoliella*. **American museum novitates**, v. 27, n. 3782, p. 27, 2013.

RUZ, L.; ROZEN, J. G. South American Panurgine Bees (Apoidea: Andrenidae: Panurginae), Part I. Biology, Mature larva, and Description of a New genus and Species. **American museum novitates**, v. 3057, p. 12, 1993.

SERRÃO, J. E.; CRUZ-LANDIM, C.; SILVA-DE-MORAES, R. L. M. Morphological and biochemical analysis of the stored and larval food of an obligate necrophagous bee, *Trigona hypogea*. **Insectes Sociaux**, v. 44, n. 4, p. 337–344, 1997.

SERRÃO, J. E.; CRUZ-LANDIM, C. Ultrastructure of the midgut epithelium of Meliponinae larvae with different developmental stages and diets. **Journal of Apicultural Research**, v. 39, n. 1-2, p. 9–17, 2000.

SILVA, D. L.; ZUCCHI, R.; KERR, W. E. Biological and behavioural aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). **Animal behaviour**, v. 20, n. 1, p. 123–132, 1972.

SILVA-MATOS, E. V.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. Sistemas de regulação social encontrados em abelhas altamente eussociais (Hymenoptera; Apidae, Meliponinae). In: **Anais IV Encontro sobre Abelhas**. Ribeirão Preto: s.n., p. 95–101, 2000.

SINGH, R. N.; SINGH, K. Fine structure of the sensory organs of *Drosophila melanogaster* Meigen larva (Diptera: Drosophilidae). **International journal of insect morphology and embriology**, v. 13, n. 4, p. 255–273, 1984.

SMEETS, P. A. M.; DUCHATEAU, M. Feeding behaviour in the bumblebee *Bombus terrestris*. **Belgan journal of Zoology**, v. 131, n. 2, p. 119–126, 2001.

SNOODGRASS, R. E. **The anatomy of the Honey Bee**. 2. ed.: Cornell University Press, 1984.

SOMMEIJER, M. J.; HOUTEKAMER, J. L.; BOS, W. Cell Construction and Egg-Laying in *Trigona-Nigra-Paupera* With a Note on the Adaptive Significance of Oviposition Behavior of Stingless Bees. **Insectes Sociaux**, v. 31, n. 2, p. 199–217, 1984.

STEFANINI, M.; DE MARTINO, C.; ZAMBONI, L. Fixation of ejaculated spermatozoa for electron microscopy. **Nature**, v. 216, n. 5111, p. 173–174, 1967.

STEPHEN, W. P.; BOHART, G. E.; TORCHIO, P. F. **The Biology and External Morphology of Bees**. Agricultural Experiment Station, 1969.

STRAKA, J.; BOGUSCH, P. Phylogeny of the bees of the family Apidae based on larval characters with focus on the origin of cleptoparasitism (Hymenoptera: Apiformes). **Systematic Entomology**, v. 32, p. 700–711, 2007a.

STRAKA, J.; BOGUSCH, P. Description of immature stages of cleptoparasitic bees *Epeoloides coecutiens* and *Leiopodus trochantericus* (Hymenoptera : Apidae : Osirini , Protepeolini) with remarks to their unusual biology. **Entomologia Fennica**, v. 18, p. 242–254, 2007b.

TEIXEIRA, L. V. **Produção de Rainhas em espécies de abelhas sem ferrão com crias dispostas em cacho (Hymenoptera, Apidae, Meliponini)**. 2012, 39 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia)- Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2012.

WHEELER, G. C.; WHEELER, J. Larvae of the Social Hymenoptera. In: HERMANI, H. **Social Insects**. Academic Press, Inc., p. 287–338, 1979.