

**CIRLEI PEREIRA GUSS MATIELLO**

**ESTUDO COMPARADO DAS SENSILAS NAS ANTENAS DE ABELHAS**

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

**VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2008**

**CIRLEI PEREIRA GUSS MATIELLO**

**ESTUDO COMPARADO DAS SENSILAS NAS ANTENAS DE ABELHAS**

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

APROVADA: 15 de Agosto de 2008.

---

Prof. Clóvis Andrade Neves

---

Prof<sup>a</sup>. Conceição A. dos Santos

---

Prof. Lúcio Antonio de Oliveira Campos  
(Co-orientador)

---

Prof<sup>a</sup>. Luciane C. de Oliveira Lisboa

---

Prof. José Eduardo Serrão  
(Orientador)

Dedico este meu trabalho a minha família em especial ao meu marido Hediberto, meu filho Frederico, meu irmão Leandro e meus pais Frederico (*in memoriam*) e Alaide.

## AGRADECIMENTOS

A Deus pela presença constante em todos os momentos da vida.

A Universidade Federal de Viçosa, por possibilitar minha formação e a realização desse trabalho.

Ao professores e funcionários do Departamento de Biologia Geral pelos ensinamentos e por todo auxílio prestado.

Ao meu pai amado Frederico Guss (*in memoriam*) a quem devo os melhores ensinamentos sobre a vida. Continuo te amando com a mesma intensidade de sempre. Tenho certeza que um dia estaremos juntos novamente.

A minha mãe pela força e dedicação que sempre teve pelos filhos.

A Jadir pela força dada.

A dona Iraci, pela confiança depositada em mim.

Ao meu irmão pelo carinho e ajuda em todos os momentos.

Ao meu marido maravilhoso Hediberto pela grande ajuda e meu amado filho Frederico por encher minha vida de alegria.

A meu orientador Professor José Eduardo Serrão pela orientação, apoio, compreensão, paciência, e principalmente, pela confiança e amizade depositada em mim no decorrer do meu trabalho.

Ao Núcleo de Microscopia e Microanálise (CCB/UFV), e a coordenadora técnica Dra. Cláudia Alencar Vanetti, pela disposição dos equipamentos e pela ajuda na realização do trabalho.

Aos amigos e colegas de laboratório, sempre presentes em todos os momentos, alegres ou tristes: Ana Lucia, Carolina, Conceição, Dihego, Edmilson, Maria Inês, Milton, Riviane, Simoni, Solange e Wagner.

A minha amiga Marcília pelas boas horas de conversas e andanças por viçosa.

As amigas Claudinha, Mônica, Katiane, Simoni pelo carinho.

Ao meu grande amigo Dihego pela paciência e ajuda a mim prestados.

A secretária do DBG, Beth pela compreensão de sempre me ajudar e me ouvir.

Ao Monteiro, por todo cuidado, por ter me ajudado tanto e por todo carinho.

A todos que, direta ou indiretamente colaboraram na realização desse trabalho.

## SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii
INTRODUÇÃO E REVISÃO DE LITERATURA.....	1
MATERIAL E MÉTODOS.....	6
RESULTADOS.....	8
FIGURAS.....	14
TABELAS.....	21
DISCUSSÃO.....	28
CONCLUSÃO.....	38
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39

## RESUMO

MATIELLO, Cirlei Pereira Guss. M. Sc. Universidade Federal de Viçosa, agosto, 2008. **Estudo comparado das sensilas nas antenas de abelhas.** Orientador: José Eduardo Serrão. Co-orientadores: Dejair Message, José Cola Zanuncio e Lúcio Antonio de Oliveira Campos.

Sensilas são as estruturas básicas da percepção dos estímulos ambientais cujas funções mecanorreceptora, quimiorreceptora, termorreceptora e higrorreceptora estão relacionadas à sua morfologia. Abelhas, pelos diferentes graus de sociabilidade e hábitos de forrageamento, são um modelo interessante no estudo da distribuição e tipos de sensilas antenais associadas ao comportamento. Este estudo identificou os tipos de sensilas nas antenas de espécies de abelhas com diferentes graus de sociabilidade e hábitos de forrageamento. As antenas das espécies *Apis mellifera*, *Bombus atratus*, *Euglossa mandibularis*, *Friesella schrottkyi*, *Friseomelitta varia*, *Friseomelitta xanthopleura*, *Megalopta insignia*, *Melipona seminigra*, *Melipona asilvai*, *Melipona bicolor*, *Melipona crinita*, *Melipona flavolineata*, *Melitoma segmentaria*, *Plebeia emerina*, *P. lucii*, *P. remota*, *P. wittmanni*, *Pseudaugochlropsis graminea*, *Ptiloglossa* sp., *Oxaea flavescens*, *Scaura latitarsis*, *Scaura tenuis*, *Tetragona goettei*, *Tetragonisca angustula*, *Thygater analis* e *Xylocopa frontalis* foram analisadas com microscópio eletrônico de varredura. Sensilas tricóideas estão presentes no escapo, pedicelo e todos os antenômeros de todas as espécies estudadas seguidas por sensilas placóideas que se restringem aos antenômeros. Operárias de *A. mellifera* e *B. atratus* têm maior diversidade e distribuição de sensilas em relação aos machos. Em Meliponini espécies de *Melipona* caracterizaram um grupo homogêneo quanto ao tipo e distribuição de sensilas. Operárias de abelhas solitárias noturnas apresentam maior diversidade e distribuição de sensilas em relação às solitárias diurnas e crepusculares, semelhante às espécies eussociais diurnas. Os tipos e distribuição das sensilas das antenas estão relacionados com o grau de sociabilidade e hábitos de forrageamento das abelhas.

## ABSTRACT

MATIELLO, Cirlei Pereira Guss. M. Sc. Universidade Federal de Viçosa, August, 2008. **A comparative study of antennal sensilla in bees.** Adviser: José Eduardo Serrão. Co-Advisers: Dejair Message, José Cola Zanuncio and Lúcio Antonio de Oliveira Campos.

Sensilla are the basic structures of environmental cues perception, which play a role as mechanoreceptor, chemoreceptor, thermoreceptor and hygroreceptor associated with their morphology. Because bees have different sociability degree and foraging habits, they are an interesting model in studies about sensilla types and distribution associated with behavior. This work identified the types of sensilla in the antennae of bees species with different sociability degree and foraging habits. The antennae of *Apis mellifera*, *Bombus atratus*, *Euglossa mandibularis*, *Friesella schrottkyi*, *Friseomelitta varia*, *Friseomelitta xanthopleura*, *Megalopta insignia*, *Melipona seminigra*, *Melipona asilvai*, *Melipona bicolor*, *Melipona crinita*, *Melipona flavolineata*, *Melitoma segmentaria*, *Plebeian emerina*, *P. lucii*, *P. Remota*, *P. Wittmanni*, *Pseudaugochlopsi graminae*, *Ptiloglossa sp.*, *Oxaea flavescens*, *Scaura latitarsis*, *Scaura tenuis*, *Tetragona goettei*, *Tetragonisca angustula*, *Thygater analis* and *Xylocopa frontalis* were analyzed with scanning electronic microscope. Sensilla trichodea are present in the scape, pedicel and in all antennomers of the studied species, following by sensilla placodea, that are present in all antennomers. *Apis mellifera* and *Bombus atratus* workers have higher diversity and sensillum distribution in comparison with males. In Meliponini, species of *Melipona* are representative of a homogeneous group for sensilla types and distribution. Workers of nocturnal solitary bees have higher sensilla diversity and distribution in comparison with diurnal and crepuscular solitary and eusocial bees. The types and distribution of sensilla in the antennae of bees are associated with the sociability degree and foraging habits.

## INTRODUÇÃO E REVISÃO DE LITERATURA

As antenas são os mais importantes apêndices sensoriais dos insetos, devido à grande concentração de sensilas. O termo sensila refere-se à unidade estrutural funcional básica dos mecanorreceptores, quimiorreceptores, higrorreceptores e termorreceptores cuticulares, sendo responsáveis pela percepção do tato, olfato, umidade e temperatura, respectivamente (CHAPMAN, 1998).

Quanto à forma, as sensilas classificam-se em tricóidea, basicônica, celocônica, campaniforme, placóidea e ampulácea com variações nestas formas principais (NATION, 2002). Embora as funções fisiológicas dos diferentes tipos de sensilas sejam variáveis, sua composição celular é uniforme, sendo uma sensila composta por neurônio bipolar sensorial, células tecogênica, tricogênica e tormogênica (KEIL, 1997). Os neurônios são responsáveis por transmitir a mensagem para o sistema nervoso central, onde estes estímulos são integrados e interpretados (GILBERT *et al.*, 2005). A célula tecogênica envolve o neurônio formando uma bainha sobre o dendrito. A célula tricogênica envolve a célula tecogênica e é responsável pela secreção da cutícula do pêlo sensorial. A célula tormogênica é a mais externa e forma a base do compartimento da linfa e a estrutura articulável da sensila (KEIL, 1997).

As sensilas são originadas de uma única célula epidérmica denominada célula progenitora da sensila, que provém um grupo de células proneurais (HARTENSTEIN, 2005). Estruturalmente estas células apresentam núcleo basal, maior tamanho e divisões celulares mais freqüentes em relação às demais que compõem a epiderme (CUBAS *et al.* 1991). Para controle do número de sensilas na superfície epidérmica uma célula mãe, em meio ao grupo proneural, age inibindo as células epidérmicas vizinhas por um processo denominado inibição lateral (KEIL, 1997; ARTAVANS-TSAKONAS, *et al.* 1999).

As estruturas responsáveis pela percepção de estímulos mecânicos podem ser de localização cuticular e subcuticular. As sensilas mecanorreceptoras são dotadas de estrutura

sensível ao estímulo físico como pêlos articuláveis ou campânulas flexíveis presas à porção distal do dendrito da célula nervosa componente da sensila. Toda a extensão do dendrito, que não se projeta pelo interior do pêlo, é recoberta por uma bainha. Nas sensilas quimiorreceptoras a bainha não recobre todo o dendrito e este se prolonga para o interior de pêlos ou protuberâncias que podem possuir um ou vários poros (CHAPMANN, 1998). Através destes poros ocorre a difusão de substâncias químicas do meio externo. Mais de uma célula nervosa pode compor as sensilas quimiorreceptoras e as termohigroreceptoras. Em *Bombyx mori* sensilas celocônicas termohigroreceptoras possuem toda a porção do dendrito revestida pela bainha, sendo que os dendritos higroreceptores se estendem pelo interior da protuberância e os termoreceptores vão até o nível inferior da cutícula (STEINBRECHT *et al.* 1989).

É possível se aventar a possibilidade de diferenças na performance das sensilas principalmente relacionado ao número de neurônios que fazem parte do sistema quimiorreceptor e na densidade de poros que cobrem o corpo da sensila. BROCKMANN & BRÜCKNER (2001) demonstraram que em *Apis mellifera* há diferenças entre machos e fêmeas no número de poros que cobrem a superfície das sensilas olfativas antenais. RENTHAL *et al.* (2003) citam que na formiga *Solenopsis invicta* as operárias apresentam sensilas com poros nos dois segmentos distais, enquanto nos machos os poros estão presentes nas sensilas de todos os segmentos. Contudo, as diferentes sensilas encontradas nas antenas possuem funções específicas freqüentemente em conformidade com o seu padrão morfológico, abrindo espaço para o relacionamento entre morfologia externa e a caracterização do comportamento do inseto em função da distribuição e qualificação de suas sensilas antenais.

Seguindo um padrão morfológico destacam-se as sensilas olfativas placóideas, (McINDO, 1914), tricóideas táteis (FRISCH, 1921), basicônicas com funções táteis ou quimiorreceptoras (SNODGRASS, 1956), celocônicas (REBORA *et al.*, 2007) e ampuláceas, de funções de detecção de umidade (KUWABARA & TAKEDA, 1956) e campaniforme para

detecção da temperatura, concentração de CO<sub>2</sub> e umidade (DIETZ & HUMPHREYS, 1971). Sensilas campaniformes demonstraram ser os sensores eficazes das variações de temperatura utilizados nas preferências ecológicas de besouros *Pterastichus oblongopunctatus* e *Poecilus crupreus* (MUST *et al.* 2006). As Sensilas dos tipos tricóidea, basicônica e coelocônica foram identificadas na antena de *Drosophila melanogaster*, sendo que a sensila basicônica foi classificada em três tipos de acordo com o tamanho e forma: pequena, fina e larga. Contudo, o número de neurônios, dendritos e poros caracterizaram a função quimiorreceptora destas sensilas (SHANBHAG *et al.*, 1999). Uma mesma sensila pode integrar duas funções diferentes como termohigroreceptora ou quimiomecanorreceptora (GILBERT *et al.*, 2005, CHAPMAN, 1998).

Tipo, abundância e distribuição de sensilas nas antenas do inseto dependem da necessidade quimiosensorial no seu comportamento e a diversidade de seu comportamento ecológico (FAUCHEX *et al.*, 2006). Nos insetos sociais, diferenças entre tipos de sensilas podem estar associados à casta e ao sexo ao qual o indivíduo pertence dentro da colônia. Machos de *Apis mellifera* possuem maior número de sensilas do tipo placóidea, usada na busca da rainha durante a cópula, do que operárias (STORT & MORAES-ALVES, 1999). FERNANDES *et al* (2004) identificaram uma consistente diferença de tipos, distribuição e quantidade de sensilas placóideas entre os sexos nas antenas da mosca *Cochliomyia homonivorax* (Diptera: Calliphoridae).

Diferentes hábitos de forrageamento podem resultar em diferenças no número de sensilas. STORT & MORAES-ALVES (1998) relatam um menor número de sensilas placóideas, ampuláceas e campaniformes em operárias de *Scapotrigona postica* em relação a *Apis mellifera*. Abelhas melíferas caucasianas (*Apis mellifera caucasica*), africanas (*Apis mellifera scutellata*) e africanizadas, independente da espécie, apresentam maior número de

sensilas campaniforme no décimo antenômero, não havendo correlação entre o número de sensilas e o comportamento defensivo entre as diferentes raças (STORT & REBUSTINI, 1998).

O comportamento social dos Hymenoptera depende da comunicação entre os indivíduos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Segundo PAIVA & PEDROSA-MACEDO (1985) a presença ou localização das sensilas quimiorreceptoras pode ser determinada pelo sexo ou ambiente comum à espécie.

Os compostos químicos com função de feromônio produzidos nas diferentes glândulas de abelhas como a mandibular, Nasanov, tarsais, do tergito abdominal, Koschewnikov e de Dufour, são percebidos pelas abelhas e transcorrem em diferentes reações (CARVALHO *et al.* 2001). Em *A. mellifera* os feromônios produzidos pelas operárias são conhecidos por apresentarem função de orientação, alarme e defesa da colônia, enquanto que os feromônios produzidos pela rainha têm função mais ampla como a inibição da formação de novas rainhas, o controle sobre o desenvolvimento ovariano das operárias, a atração de macho para a cópula, atração de operárias para o enxame, estabilização de operárias dentro do enxame, estimulação da operárias para a liberação do feromônio de Nasanov, indução do forrageamento e o seu próprio reconhecimento pelas operárias (WINSTON 1987). LINDAUER & KERR (1960) citam que em abelhas sem ferrão as secreções produzidas nas glândulas das mandíbulas possuem função de formar trilhas de recrutamento de operárias até a fonte de alimentos, alarme e defesa da colônia. A composição das secreções glandulares em *Trigona gribodoi* depende da função e da idade das operárias dentro da colônia (KEEPING *et al.* 1982). Em abelhas solitárias os estudos de feromônios estão relacionados principalmente à atração sexual, por meio da marcação de territórios (CARVALHO *et al.* 2001). Assim, as sensilas receptoras do estímulo olfativo, estão por vezes ausentes no sexo emissor do feromônio, como em lepidópteros da família Saturniidae, em que somente os machos possuem receptores de feromônios, que são emitidos pelas fêmeas (SHNEIDER *et al.* 1964). PAYNE (1974) cita que

na formiga *Atta texana* os receptores de trilha e alarme estão localizados na parte distal das antenas. STORT & MALASPINA (1997) demonstraram que operárias híbrido F1 entre caucasianas e africanas possuem número de sensilas semelhante às africanas.

Além dos diferentes níveis de sociabilidade as abelhas possuem diferentes hábitos de forrageamento. A maioria das espécies é diurna e pequeno percentual é noturna ou crepuscular. O forrageamento durante as horas de pouca luz, ao anoitecer, ou antes do amanhecer, se desenvolveu em abelhas para explorar alternativas de fontes de pólen, para escapar da competição, minimizar a predação e reduzir o parasitismo de ninhos (KELBER *et al.*, 2005). Esses conjunto de características relacionadas ao grau de sociabilidade e hábitos de forrageamento tornam as abelhas um modelo interessante para a compreensão da distribuição, número, tipo e função das sensilas nas antenas.

O presente trabalho objetivou identificar e comparar os tipos e distribuição de sensilas nas antenas de espécies de abelhas com diferentes níveis de sociabilidade e hábitos de forrageamento.

## MATERIAL E MÉTODOS

Abelhas com diferentes níveis de sociabilidade, hábitos de forrageamento, casta e sexo foram coletadas em diferentes regiões (Tabela 1).

Os espécimes foram crio-anestesiados, dissecados em solução de NaCl 125 mM, para retirada das antenas. Em seguida, estas foram fixadas em solução de Zamboni (STEFANINI *et al.*, 1967) por 24 horas para posterior processamento.

As antenas foram desidratadas em série alcoólica crescente (70; 80; 90; 100°), por 10 minutos. Em seguida foram transferidas para hexametildisilazane por 10 minutos. As antenas foram mantidas ao ar livre para secagem, montadas em suportes de alumínio e cobertos com ouro para posterior análise em microscópio eletrônico de varredura LEO VP1430 no Núcleo de Microscopia e Microanálise, da Universidade Federal de Viçosa. As sensilas foram classificadas de acordo com STORT & MORAES ALVES (1998) e MARQUES-SILVA *et al.* (2007). A presença de poros e pêlos foi determinada nos diferentes segmentos antenais.

Entre as espécies de Meliponini foi construído um dendrograma, utilizando o coeficiente de similaridade Jaccard.

**Tabela 1.** Espécies de abelhas utilizadas no estudo de sensilas antenais.

<b>Família</b>	<b>Subfamília/ Tribo</b>	<b>Espécie</b>	<b>Biolog</b>	<b>Localidade</b>
<b>Andrenidae</b>	Oxaeinae	<i>Oxaea flavescens</i>	S, D	Boituva SP
<b>Apidae</b>	Apini	<i>Apis mellifera</i>	E, D	Viçosa MG
	Eucerini	<i>Thygater analis</i>	S, D	Viçosa MG
	Bombini	<i>Bombus atratus</i>	E, D	Viçosa MG
	Euglossini	<i>Euglossa mandibularis</i>	S, D	Viçosa MG
	Meliponini	<i>Melipona asilvai</i>	E, D	Mossoró MA
		<i>Melipona bicolor</i>	E, D	Viçosa MG
		<i>Melipona crinita</i>	E, D	Rio Branco AC
		<i>Melipona flavolineata</i>	E, D	Rio Branco AC
		<i>Melipona seminigra</i>	E, D	Nova Xavantina MT
		<i>Friesella schrottkyi</i>	E, D	Viçosa MG
		<i>Friseomelitta xanthopleura</i>	E, D	Viçosa MG
		<i>Friseomelitta varia</i>	E, D	Viçosa MG
		<i>Plebeia wittmanni</i>	E, D	-
		<i>Plebeia emerina</i>	E, D	Viçosa MG
		<i>Plebeia remota</i>	E, D	-
		<i>Plebeia lucii</i>	E, D	Viçosa MG
		<i>Tetragona goettei</i>	E, D	Rio Branco AC
		<i>Scaura tenuis</i>	E, D	Rio Branco AC
		<i>Scaura latitarsis</i>	E, D	Nova Xavantina MT
		<i>Tetragonisca angustula</i>	E, D	Viçosa MG
Emphorini	<i>Melitoma segmentaria</i>	S, D	Viçosa MG	
Xylocopini	<i>Xylocopa frontalis</i>	S, D	Viçosa MG	
<b>Colletidae</b>		<i>Ptiloglossa</i> Sp.	S, C	Lavras Novas MG
<b>Halictidae</b>	Augochlorini	<i>Megalopta insignia</i>	S, N	Viçosa MG
		<i>Pseudaugochlropsis graminea</i>	S, D	Viçosa MG

S=solitária, E= eusocial; D= diurna; N=noturna; C=crepuscular.

## RESULTADOS

Dentre as abelhas estudadas foram identificadas sensilas tricóideas, tricóideas falciformes, tricóideas sulcadas, placóideas, basicônicas, celocônicas, campaniformes e ampuláceas, poros e pêlos ramificados. Sensilas tricóideas são caracterizadas como pêlos com as extremidades afiladas (Fig. 1A). Sensilas tricóideas falciformes são caracterizadas por pêlos achatados e curvados (Fig. 1B). Sensilas tricóideas sulcadas são pêlos com sulcos no sentido longitudinal de forma helicoidal do corpo da sensila (Fig. 1C). Sensilas placóideas apresentam-se como placas arredondadas, delimitadas por linha em forma de sulco, com superfície levemente deprimida em relação à epiderme (Fig. 1D). Sensilas basicônicas mostram-se como pêlos curtos e espessos (Fig. 1E). Sensilas celocônicas são estruturas arredondadas, proeminentes em relação ao nível da epiderme, marcada pela presença de uma abertura central (Fig. 1F). Sensilas campaniformes são caracterizadas pelo formato de uma campânula arredondada, deprimida em relação à epiderme em que se destaca um pequeno círculo central onde a cutícula apresenta-se proeminente (Fig.1G). Sensilas ampuláceas são caracterizadas pela depressão elíptica e não claramente delimitada em que se observa uma abertura arredondada (Fig. 2A). Pêlos são caracterizados por estruturas afiladas e compridas bem destacadas em relação a epiderme, podendo ser lisos (Fig. 2B) ou ramificados (Fig. 2C). Poros são aberturas pequenas e arredondadas que se descrevem na epiderme sem modificações aparentes no nível da epiderme (Fig.2D).

Nas castas e sexos de *Apis mellifera* sensilas tricóideas estão presentes em todos os segmentos antenais. Em operárias sensilas placóideas e basicônicas se distribuem do antenômero 2 ao 10. Sensilas celocônicas estão ausentes apenas nos antenômeros 1 e 8. As sensilas campaniforme estão presentes nos antenômeros 2, 3, 6, 8 e 10, enquanto sensilas ampuláceas estão restritas ao antenômero 8. O escapo apresenta pêlos lisos (Tabela 2).

Em machos de *A. mellifera* o escapo apresenta poucas sensilas tricóideas curtas e muitos pêlos ramificados (Fig. 3A). No antenômero 1 há presença apenas de sensilas tricóideas, enquanto sensilas celocônicas estão presentes no antenômero 2 e 11. As sensilas placóideas são as mais numerosas e se distribuem do antenômero 3 ao 11 (Fig. 3B). Sensilas basicônicas estão presentes nos antenômeros 3, 6 e 11, enquanto sensilas campaniformes se distribuem do antenômero 8 ao 11, sendo o antenômero 11 o único a apresentar os cinco tipos de sensilas (Tabela 2; Fig. 3C).

Assim como em operárias e machos, a rainha de *A. mellifera* apresenta apenas sensilas tricóideas no escapo, pedicelo e antenômero 1, os quais se mostram longos e finos. Nos demais antenômeros, além das sensilas tricóideas, estão presentes sensilas placóideas, porém em menor quantidade do que em machos.

As sensilas basicônicas se distribuem do antenômero 4 ao 10, enquanto as celocônicas estão ausentes no antenômero 3. As sensilas campaniformes apresentam distribuição irregular nos antenômeros 5, 6, 9 e 10 (Tabela 2).

Em operárias de *B. atratus* (bombini) foi observada distribuição mais homogênea de sensilas, em que as sensilas tricóideas, placóideas, basicônicas, celocônicas e campaniformes estão presentes entre os antenômeros 3 e 9 (Fig.3D), sendo que o antenômero 10 não apresenta sensila campaniforme, os quais se distribuem ainda nos antenômeros 1 e 2 (Tabela 3). As sensilas tricóideas estão presentes em todos os antenômeros, além do escapo e pedicelo. O macho não possui sensila basicônica. As sensilas tricóideas estão presentes em todos os segmentos antenais, enquanto as sensilas placóideas se distribuem do antenômero 2 ao 11, as sensilas celocônicas do 7 ao 11 e as sensilas campaniformes nos segmentos 10 e 11, os quais são os únicos antenômeros com os quatro tipos de sensilas (Tabela 3; Fig.3E ). Uma faixa longitudinal que se estende por toda antena, com reduzida ou nenhuma presença de sensilas, divide a região ventral da dorsal da antena em machos (Fig. 3F). Rainhas têm a distribuição de

sensilas placóideas, tricóideas e celocônicas semelhante ao das operárias, sendo que os antenômeros 8, 9 e 10 possuem os quatro diferentes tipos de sensilas (Tabela 3; Fig. 4A). Dentre os meliponini as espécies de *Friseomelitta* e *Plebeia remota* são as que apresentam menor diversidade de sensilas, sendo encontradas apenas sensilas tricóideas e placóideas, que se distribuem entre os 10 antenômeros (Tabela 4). *Friesella schrottkyi*, *S. latitartis* e *T. goettei*, além de sensilas tricóideas e placóideas, apresentam no antenômero 10, sensilas basicônicas nas duas primeiras espécies, enquanto *T. goettei* apresenta sensilas celocônicas neste antenômero (Tabela 4). Por outro lado, *Scaura tenuis* apresenta sensilas celocônicas do antenômero 3 ao 8, enquanto o antenômero 9 além de sensilas tricóideas e placóideas, possui sensilas campaniformes, ampuláceas e, caracteristicamente, o antenômero 2 apresenta apenas sensilas tricóideas (Tabela 4). *Tetragonisca angustula*, por sua vez, apresenta sensilas tricóideas, placóideas e celocônicas, em que o antenômero 9 reúne além destas, sensilas campaniformes. Já sensilas basicônicas estão restritas ao antenômero 10. Com exceção do antenômero 1, que apresenta apenas sensilas tricóideas, os demais antenômeros apresentam sensilas placóideas (Tabela 4).

As espécies de *Plebeia* estudadas apresentam diferenças entre si quanto à ocorrência e distribuição de sensilas. Enquanto *P. remota* possui apenas sensilas tricóideas e placóideas, as demais espécies apresentam também sensilas basicônicas e celocônicas, com maior distribuição das últimas. *Plebeia lucii* e *P. emerina* também apresentam sensilas campaniformes, com maior ocorrência nesta última (Tabela 4).

Dentre as espécies de *Melipona*, *M. asilvai* e *M. crinita* apresentam distribuição semelhante das sensilas tricóideas, placóideas e basicônicas, embora *M. asilvai* apresente sensilas celocônicas entre os antenômeros 6 e 10, sensilas placóideas no antenômero 1 e poros entre os antenômeros 5 e 9 (Tabela 4). Sensilas basicônicas apresentam distribuição semelhante em *M. flavolineata* e *M. seminigra*. Sensilas celocônicas estão presentes nos antenômeros 3, 4,

5, 7, 8 e 9 de *M. flavolineata* e somente no antenômero 10 de *M. seminigra*, que apresenta também sensila campaniforme (Fig. 4B). Sensilas ampuláceas estão restritas aos antenômeros 4 e 10 de *M. flavolineata*.

O Macho de *M. bicolor* possui sensilas placóideas entre os antenômeros 2 e 11, sensilas basicônicas entre os antenômeros 2 e 9 e sensilas celocônicas no antenômero 6. Sensilas tricóideas sulcadas ocorrem no antenômero 2 (Tabela 4; Fig. 4C).

A percentagem de determinado tipo de sensila ou poro nas antenas de operárias de 15 espécies de Meliponini demonstram que sensilas tricóideas e placóideas estão em todos indivíduos das diferentes espécies. Sensilas campaniforme, ampuláceas e poros possuem baixa distribuição e ocorrência entre as antenas. Os antenômeros 9 e 10 reúnem a maior diversidade de sensilas e poros. O gênero *Melipona* é o único que apresenta poros em Meliponini e possui a maior diversidade de sensilas.

As espécies de Meliponini ocorre diversidade quanto ao tipo de sensilas presentes dentro dos diferentes gêneros e espécies. O Dendrograma de similaridade construído a partir do coeficiente de similaridade de jaccard revelou a existência de um grupo formado pelas operárias do gênero *Melipona* e outro pelas demais espécies de Meliponini, confirmando homogeneidade de tipo e distribuição de sensilas nos segmentos antenais. Esta análise revelou ainda a formação de um grupo constituído por *Friesella*, *Friseomelitta*, *P. remota* e *S. latitarsis* (Fig. 5).

Em machos de *Euglossa mandibulata* (Euglossini) as sensilas tricóideas estão presentes em todos os segmentos antenais, sendo exclusivas no antenômeros 1 e 2. Sensilas placóideas e celocônicas apresentam-se do antenômeros 3 ao 11 e sensilas ampuláceas estão presentes no escapo e se distribuem dos antenômeros 6 ao 10. O escapo apresenta poucas sensilas tricóideas e alguns poros (Tabela 5; Fig.4D).

Em Emphorini, o macho de *Melitoma segmentaria*, possui escapo com sensilas tricóideas e pêlos ramificados (Fig. 4E). Sensilas tricóideas ocorrem na região dorsal e ventral de toda a antena. Sensilas tricóideas sulcada ocorrem no antenômero 6 (Fig. 4F). Sensilas celocônicas distribuem-se entre os antenômeros 2 e 11 (Fig. 4G). As sensilas Placóideas tem localização dorsal dos antenômeros 3 ao 11 (Tabela 5).

Na tribo Eucerini, machos de *T. analis* apresentam poros e pêlos ramificados no escapo (Fig. 4H) e sensilas ampuláceas e poros no antenômero 2 (Fig. 6A). As sensilas tricóideas estão presentes em todos os segmentos antenais, as sensilas placóideas apresentam-se em alta densidade numérica do antenômero 3 ao 11 (Fig. 6B e Fig. 6C) e as sensilas celocônicas estão presentes entre os antenômeros 3 e 11 (Tabela 5).

O Macho de *Xylocopa frontalis* (Xylocopini) apresenta poros no escapo (Fig. 6D) e no antenômero 2. O pedicelo apresenta poucas sensilas tricóideas e sensilas ampuláceas na região ventral. Os antenômeros 2 e 3 apresentam sensilas tricóideas falciformes (Fig. 6E). Nos demais antenômeros é comum a presença de sensilas tricóideas, sendo que sensilas placóideas e celocônicas ocorrem do antenômero 3 ao 11, em que neste último ocorre a presença de sensilas basicônicas.

Em macho de *Oxaea flavescens* (Andrenidae), as sensilas placóideas cobrem a região dorsal e ventral entre os antenômeros 4 e 11. As sensilas tricóideas localizam-se preferencialmente na região dorsal de todos os segmentos antenais. A partir do antenômero 4, sensilas campaniformes aparecem na região ventral.

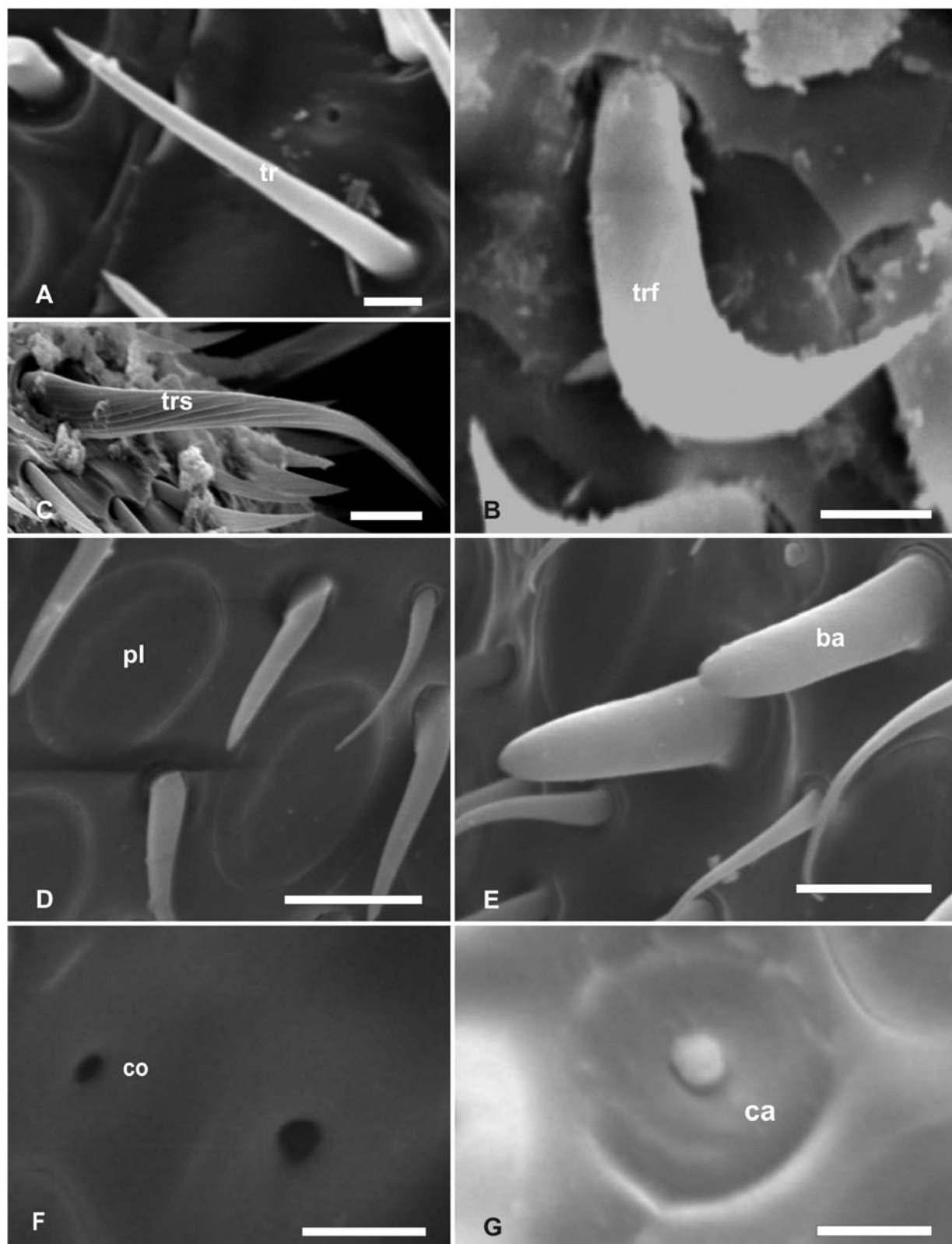
As sensilas tricóideas falciforme estão presentes no antenômero 5 (Fig. 6F) e poros no antenômero 1 (Fig. 7A). Sensilas celocônicas ocorrem do antenômero 2 ao 11 com exceção do antenômero 6, enquanto sensilas basicônicas estão restritas aos antenômeros 2 e 11 (Tabela 5). O antenômero 3 apresenta-se mais alongado em relação aos demais antenômeros com poucas

sensilas tricóideas (Fig. 7B). O escapo é curto e apresenta sensilas tricóideas e poucos pêlos ramificados; o pedicelo possui poucas sensilas tricóideas.

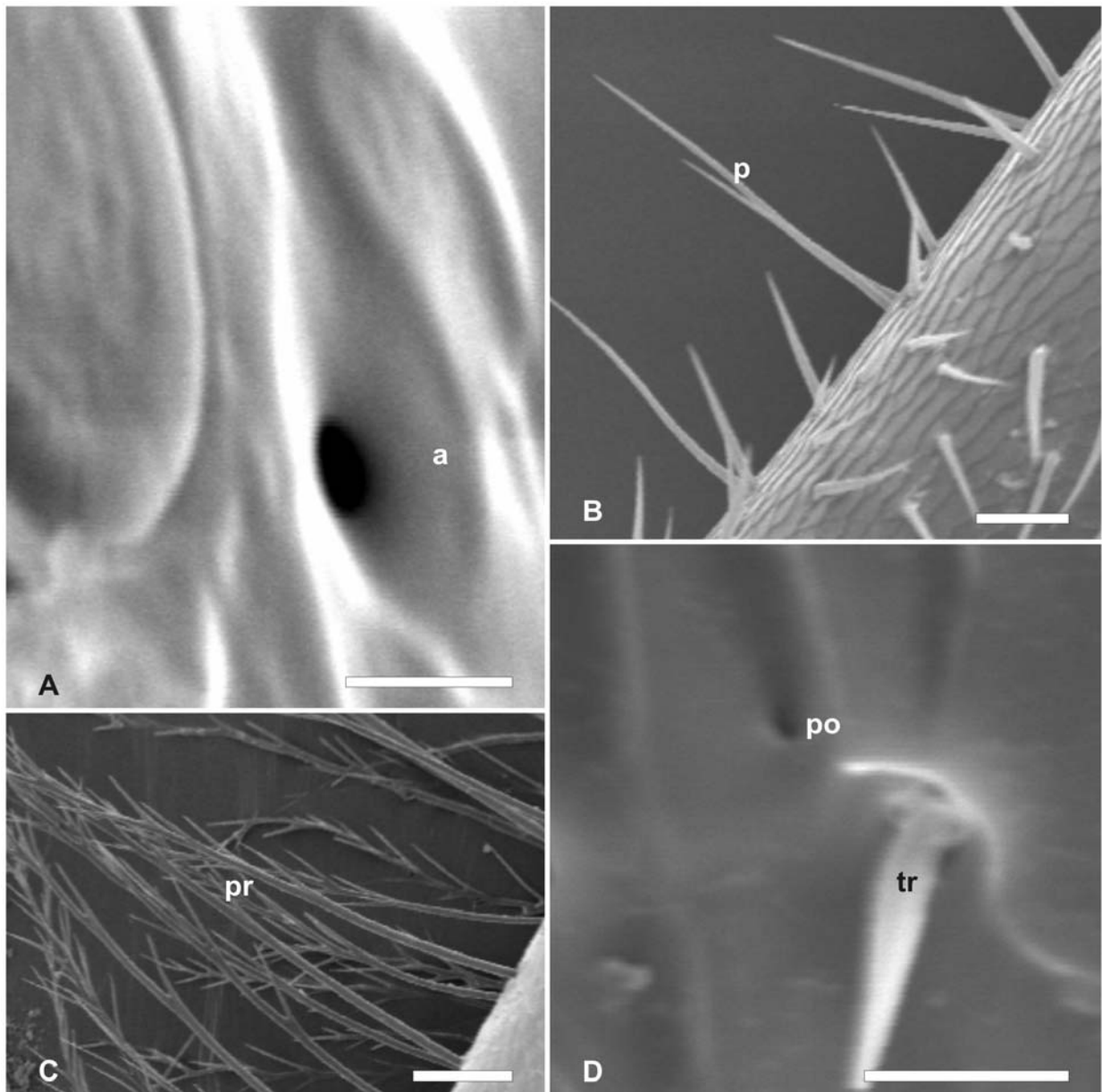
Em fêmeas de Halictidae aparecem sensilas placóideas que se mostram alongadas e localizadas pouco abaixo do nível da epiderme (Fig. 7C). Em *Pseudaugochloropsis graminea* há apenas três tipos de sensilas, sendo as sensilas tricóideas localizadas em todos os segmentos antenais, seguidas das sensilas placóideas localizadas entre os antenômeros 2 e 10 e das sensilas celocônicas, presentes nos antenômeros 4, 6, 7, 8 e 9 (Tabela 5, Fig. 7D). A abelha noturna *Megalopta insignia* apresenta, além das sensilas encontradas em *P. graminea*, sensilas basicônicas entre os antenômeros 2 e 10 e campaniforme nos antenômeros 2, 3, 6, 7, 9 e 10 (Tabela 5). Sensilas tricóideas falciformes ocorrem nos antenômeros 1 e 2, sendo que os antenômeros 6, 7, 9 e 10 apresentam todos os tipos de sensilas.

Em fêmeas de *Ptiloglossa* sp (Colletidae), sensilas tricóideas estão presentes em todos os segmentos antenais, sendo exclusivas no escapo, pedicelo e antenômero 1 e 2. Sensilas placóideas e campaniformes ocorrem dos antenômeros 3 ao 10, sensilas celocônicas estão presentes nos antenômeros 4, 5, 7 e 10, e sensilas ampuláceas estão restritas ao antenômero 10 (Tabela 5).

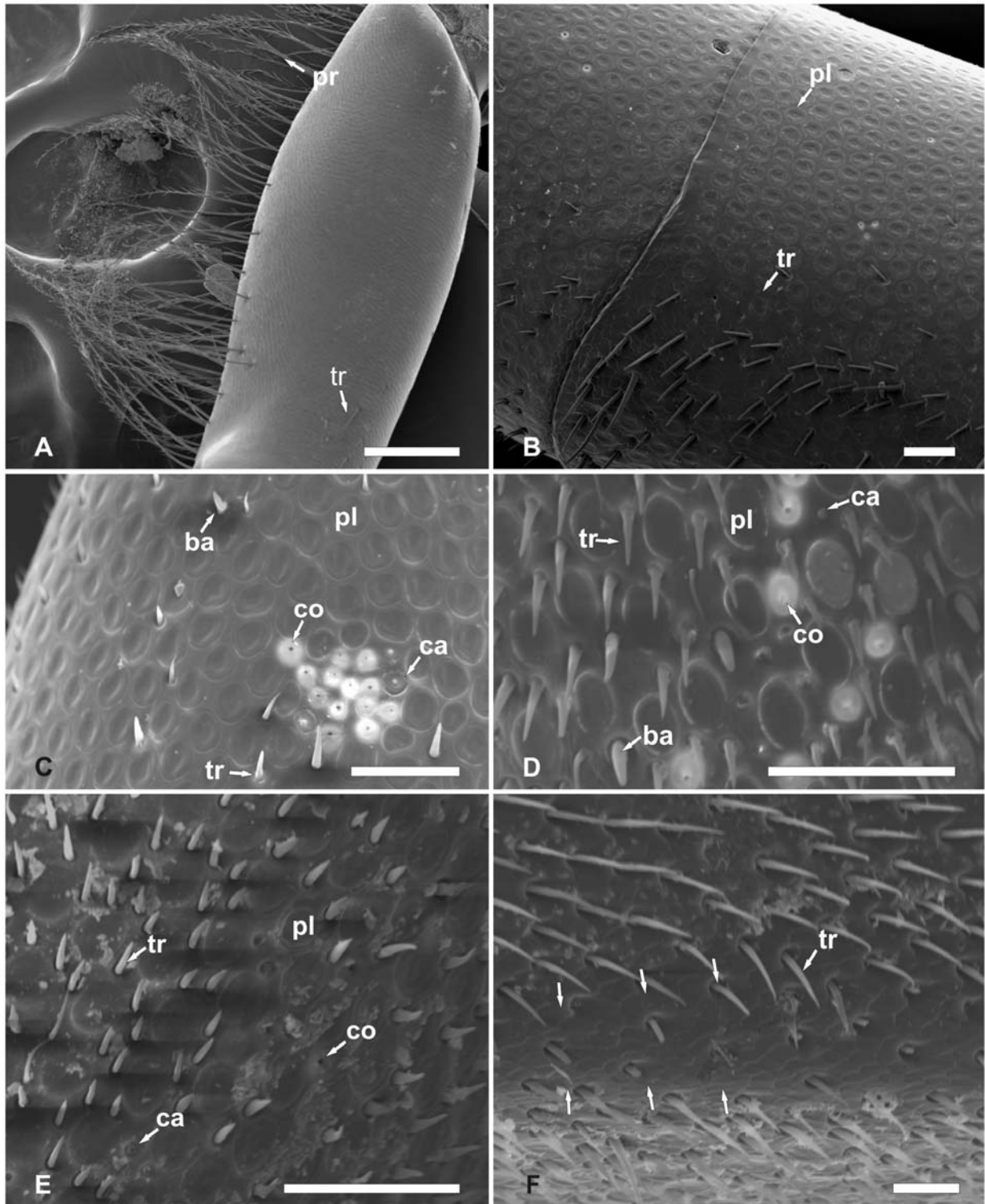
## FIGURAS



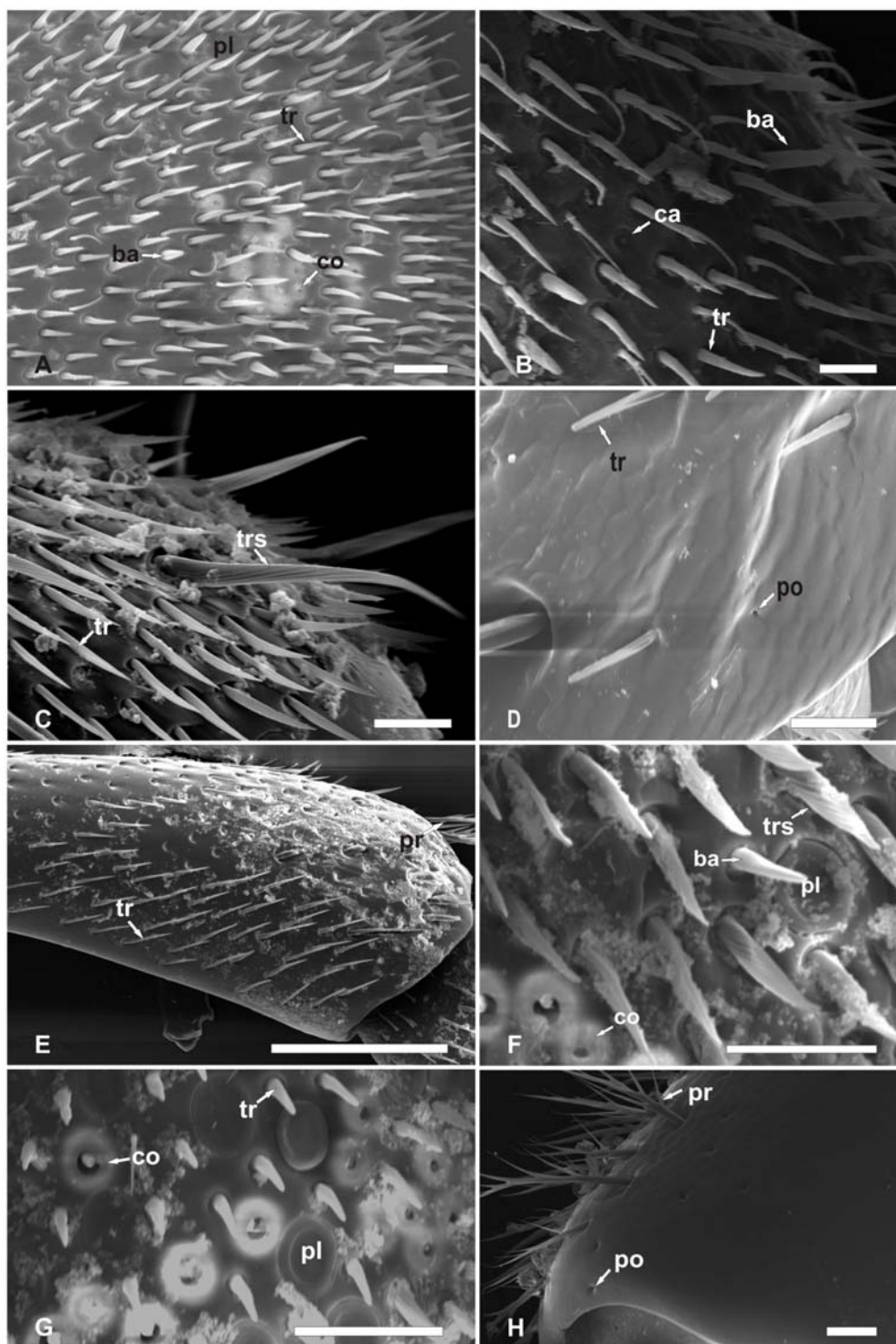
**Figura 1. Micrografia eletrônica de varredura das diferentes sensilas encontradas na antena de abelhas. A - Sensila tricóidea (tr). Barra = 1  $\mu$ m; B - Sensila tricóidea falciforme (trf). Barra = 10  $\mu$ m; C - Sensila tricóidea sulcada (trs). Barra = 10  $\mu$ m; D - Sensila placóidea (pl). Barra = 20  $\mu$ m; E - Sensila basicônica (ba). Barra = 20  $\mu$ m; F - Sensila celocônica (co). Barra = 10  $\mu$ m; G - Sensila campaniforme (ca). Barra = 10  $\mu$ m.**



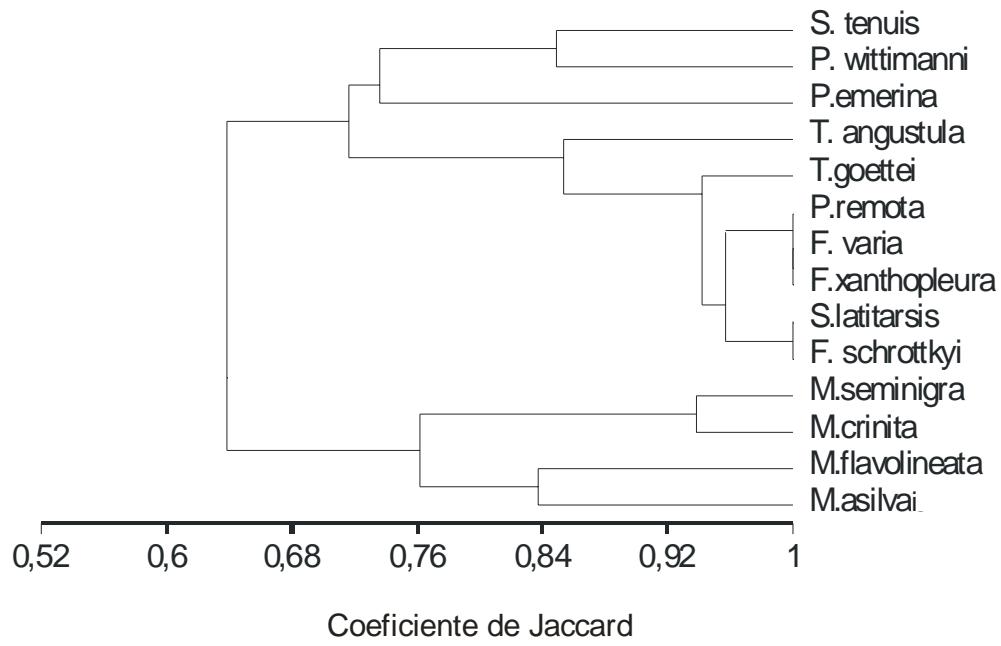
**Figura 2. Micrografias eletrônicas de varredura de diferentes sensilas, pêlos e poros encontradas na antena de abelhas. A - Sensila ampulácea (a). Barra= 10 µm; B - Pêlo liso (p). Barra= 100 µm; C - Pêlo ramificado (pr). Barra= 100 µm; D - Poro (po) e tricóidea (tr). Barra= 100 µm.**



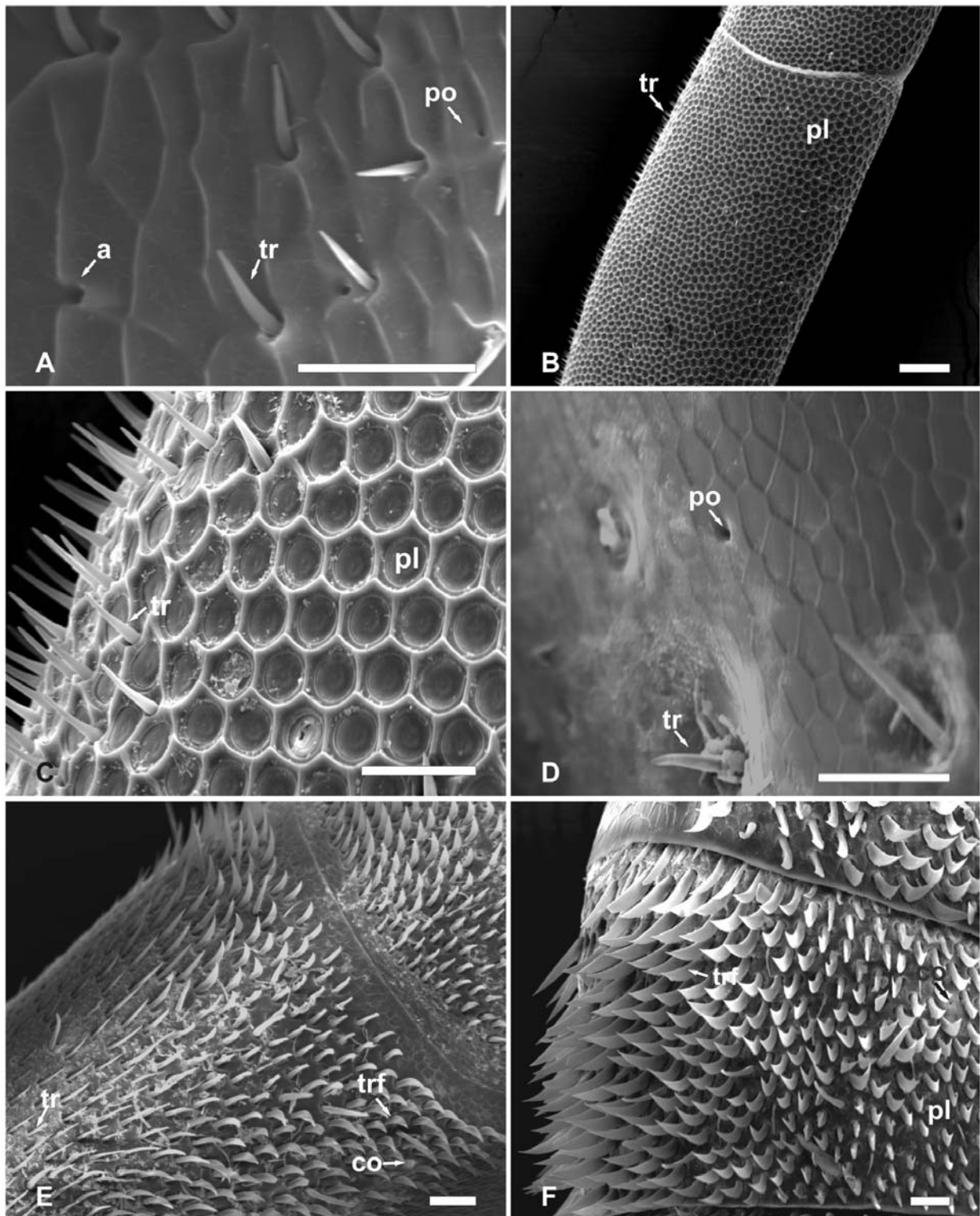
**Figura 3. Micrografias eletrônicas de varredura de diferentes sensilas e pêlos encontrados na antena de abelhas.** A - Escapo de macho de *Apis mellifera* mostrando sensila tricóideia (tr) e pêlos compridos e ramificados (pr). Barra = 100  $\mu$ m; B - Sensila placóideia (pl) e sensilas tricóideias (tr) no antenômero 3 de *Apis mellifera*. Barra = 20  $\mu$ m; C - Porção apical da antena de macho de *A. mellifera*, demonstrando o conjunto de sensila tricóideia (tr), sensila placóideia (pl) e sensila campaniforme (ca), sensila basicônica (ba) e agrupamento de sensila celocônica (co). Barra= 20  $\mu$ m. D - Grupo completo de sensila tricóideia (tr), sensila placóideia (pl), sensila basicônica (ba), sensila celocônica (co), sensila campaniforme (ca) e sensila ampulácea (a) no antenômero 9 de operária de *Bombus atratus*. Barra= 30  $\mu$ m; E - Grupo completo de sensilas tricóideia (tr), celocônica (co), campaniforme (ca) e placóideia (pl) no antenômero de macho de *Bombus atratus*. Barra = 30  $\mu$ m. F - Sensila tricóideia (tr) e faixa longitudinal sem sensila (setas) entre a região ventral e dorsal em antena de macho de *Bombus atratus*. Barra= 20  $\mu$ m.



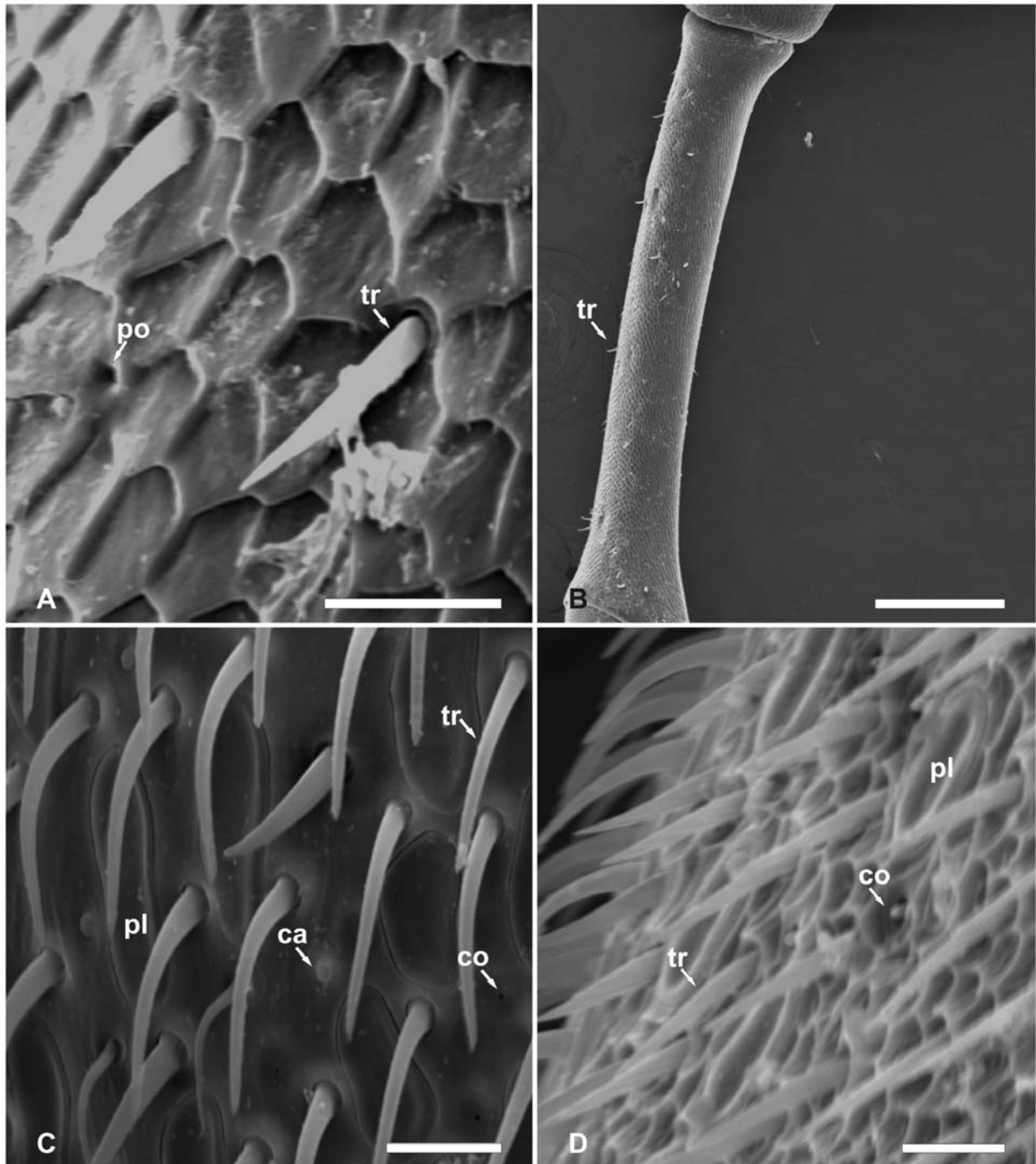
**Figura 4. Micrografias eletrônicas de varredura de diferentes sensilas, pêlos e poros encontrados na antena de abelhas.** A - Grupo completo de sensilas tricóidea (tr), sensila basicônica (ba), sensila celocônica (co), sensila placóidea (pl) no antenômero 10 de rainha de *Bombus atratus*. Barra = 20  $\mu\text{m}$ . B - Sensila campaniforme (ca), sensila tricóidea (tr) e sensila basicônica (ba) no antenômero 10 de *Melipona seminigra*. Barra = 10  $\mu\text{m}$ . C - Sensilas tricóidea sulcada (trs) e sensila tricóidea (tr) no antenômero 2 de macho de *Melipona bicolor*. Barra = 10  $\mu\text{m}$ . D - Poros (po) e sensila tricóidea (tr) no escapo de macho de *Euglossa mandibulata*. Barra = 20  $\mu\text{m}$ . E - Pêlos ramificados (pr) e sensila tricóidea (tr) no escapo de macho de *Melitoma segmentaria*. Barra = 100  $\mu\text{m}$ . F - Sensila tricóidea sulcada (trs), sensila basicônica (ba), sensila placóidea (pl) e sensila celocônica (co) no antenômero 6 de macho de *Melipona bicolor*. Barra = 20  $\mu\text{m}$ . G - Sensila celocônica (ce), sensila placóideas (pl) e sensila tricóidea (tr) no antenômero 11 de macho de *Melitoma segmentaria*. Barra = 20  $\mu\text{m}$ . H - Poros (po) e pêlos ramificados (pr) no escapo de macho de *Thygater analis*. Barra = 10  $\mu\text{m}$ .



**Figura 5. Dendrograma de similaridade de sensilas distribuídas nos diferentes segmentos antenais de espécies de abelhas da tribo Meliponini.**



**Figura 6. (A-F) Micrografias eletrônicas de varredura de diferentes sensilas e de poro encontrados na antena de abelhas. A - Sensila ampulácea (a), sensila tricóideia (tr) e poros no antenômero 2 de *T. analis*. Barra = 10µm. B - Sensila placóideia (pl) em alta densidade numérica e sensila tricóideia (tr) no antenômero 3 de macho de *T. analis*. Barra = 100 µm. C - Aspecto geral da densidade numérica de sensila placóideia (pl) e sensila tricóideia (tr) no antenômero 4 do macho *T. analis*. Barra = 20 µm. D - Poros (po) e sensila tricóideia (tr) no escapo de macho de *Xylocopa frontalis*. Barra = 30 µm. E - Sensilas tricóideia falciforme (trf), sensila tricóideia (tr) e sensila celocônica (co) no antenômero 2 de macho de *Xylocopa frontalis*. Barra = 10 µm. F - Sensila tricóideia falciforme (trf) e sensila placóideia (pl) no antenômero 5 de macho de *Oxaea flavescens*. Barra = 10 µm.**



**Figura 7. Micrografias eletrônicas de varredura de diferentes sensilas e de poro encontrados na antena de abelhas. A - Poros (po) e sensila tricóidea (tr) no antenômero 1 de macho de *Oxaea flavescens*. Barra = 10µm. B - Antenômero 3 mais alongado e com sensilas tricóideas de macho de *O. flavescens*. Barra = 200 µm. C - Sensila placóidea maior (pl), sensila tricóidea (tr), sensila celocônica (co) e sensila campaniforme no antenômero 9 de fêmeas de *Pseudaugochloropsis graminea*. Barra = 10 µm. D - Sensila tricóidea (tr),sensila placóidea (pl) e sensila celocônica (ce) no antenômero 9 de fêmeas de *Pseudaugochloropsis graminea*. Barra = 10 µm.**

## TABELAS

**Tabela 2.** Distribuição de sensilas nas antenas de rainha (R), macho (♂) e operária (♀) de *Apis mellifera* (Apini).

Casta/ Sexo	Antenômero												
	Es.	Ped.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
R	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
				PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
						BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA
				CO		CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
							CA	CA			CA	CA	
♂	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
	PR				PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
					BA			BA					BA
				CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
										CA	CA	CA	CA
♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
	P			PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
				BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA
				CO	CO	CO	CO	CO		CO	CO	CO	
				CA	CA			CA		CA		CA	

A

T = sensila tricóideia; PL = sensila placóideia; CO = sensila celocônica; BA = sensila basicônica; A = sensila ampulácea; CA = sensila campaniforme; P = pêlo liso; PR = pêlo ramificado; PO = poro; Es = escapo; Ped = pedicelo.

**Tabela 3.** Distribuição de sensilas nas antenas de rainha (R), macho (♂) e operária (♀) de *Bombus atratus* (Bombini).

Casta/ Sexo	Antenômero												
	Es.	Ped.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
R	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
				PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
										BA	BA	BA	
					CO		CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
				PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
					BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA
					CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
♂	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
				PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
									CO	CO	CO	CO	CO
												CA	CA

T = sensila tricóideia; PL = sensila placóideia; CO = sensila celocônica, BA = sensila basicônica; A = sensila ampulácea; CA = sensila campaniforme; PO = poro; Esc = escapo; Ped = pedicelo.

**Tabela 4.** Distribuição de sensilas nas antenas de operária (♀) e macho (♂) de diferentes espécies de Meliponini.

Espécie	Casta/ Sexo	Esc.	Ped.	Antenômero										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Friesella schrottkyi</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
														BA
<i>Friseomelitta varia</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
<i>Friseomelitta xanthopleura</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
<i>Melipona asilvai</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
				PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
						BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA
						CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
									PO	PO	PO	PO	PO	PO
<i>Melipona crinita</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
						BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA
<i>Melipona flavolineata</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
					BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA
						CO	CO	CO		CO	CO	CO	CO	CO
							A							A

T = sensila tricóidea; PL = sensila placóidea; CO = sensila celocônica, BA = sensila basicônica; A = sensila ampulácea; CA = sensila campaniforme; PO = poro; Esc = escapo; Ped = pedicelo.

**Tabela 4.** Distribuição de sensilas nas antenas de operária (♀) e macho (♂) de diferentes espécies de Meliponini (continuação).

Espécie	Casta/ Sexo	Esc.	Ped.	Antenômero											
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Melipona seminigra</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	
						BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA
<i>Melipona bicolor</i>	♂	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	
					TS	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
					BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA
<i>Plebeia emerina</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
						CO				CO	CO	CO	CO	CO	CO
<i>Plebeia lucii</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
						CO		CO	CO	CO			CO		BA
											CA				

T = sensila tricóidea; TS = sensila tricóidea sulcada; PL = sensila placóidea; CO = sensila celocônica, BA = sensila basicônica; A = sensila ampulácea; CA = sensila campaniforme; PO = poro; Esc = escapo; Ped = pedicelo.

**Tabela 4.** Distribuição de sensilas nas antenas de operária (♀) e macho (♂) de diferentes espécies de Meliponini (continuação).

Espécie	Casta/ Sexo	Esc.	Ped.	Antenômero										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Plebeia remota</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
<i>Plebeia wittmanni</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
								BA						BA
<i>Tetragona goettei</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
								CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
<i>Tetragonisca angustula</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
								CO						CO
<i>Scaura latitartis</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	P
														BA
<i>Scaura tenius</i>	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
							CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
														CA
														A

T = sensila tricóidea; PL = sensila placóidea; CO = sensila celocônica, BA = sensila basicônica; A = sensila ampulácea; CA = sensila campaniforme; PO = poro; Esc = escapo; Ped = pedicelo.

**Tabela 5.** Distribuição de sensilas nas antenas de operárias (♀) e machos (♂) de abelhas solitárias.

Tribo / Espécie	Casta/ Sexo	Esc.	Ped.	Antenômero										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Euglossini</b>														
<i>Euglossa mandibulata</i>	♂	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
						CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
			A						A	A	A	A	A	
		PO												
<b>Emphorini</b>														
<i>Melitoma segmentaria</i>	♂	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
									TS					
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
					CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
<b>Eucerini</b>														
<i>Thygater analis</i>	♂	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
		PR												
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
					A									
		PO			PO									
<b>Xylocopini</b>														
<i>Xylocopa frontalis</i>	♂	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
					TF	TF								
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
						CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO	CO
			A											
		PO			PO									

T = sensila tricóidea; TF = sensila tricóidea falciforme; TS = tricóidea sulcada; PL = sensila placóidea; CO = sensila celocônica, BA = sensila basicônica; A = sensila ampulácea; CA = sensila campaniforme; PO = poro; Esc = escapo; Ped = pedicelo; PR = pêlo ramificado.

**Tabela 5.** Distribuição de sensilas nas antenas de operárias (♀) e machos (♂) de abelhas solitárias (continuação).

Tribo / Espécie	Casta/ Sexo	Esc.	Ped.	Antenômero										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Andranidae/ Oxaeinae</b>														
<i>Oxaea flavescens</i>	♂	T PR	T	T PO	T	T	T	T	T TF	T	T	T	T	T
							PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
					BA									BA
					CO	CO	CO	CO		CO	CO	CO	CO	CO
			A	A	A		CA	CA	CA	CA		CA	CA	CA
<b>Halictidae/Augochlorini</b>														
<i>Megalopta insignia</i>	♀	T	T	T TF	T TF	T	T	T	T	T	T	T	T	T
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
					BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	BA	--
									CO	CO		CO	CO	
					CA	CA			CA	CA		CA	CA	
<i>Pseudaugochloropsis graminea</i>	♀	T	T	T TF	T TF	T	T	T	T	T	T	T	T	T
					PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
							CO		CO	CO	CO	CO		--
<b>Colletidae</b>														
<i>Ptiloglossa</i> sp	♀	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T	T
						PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL	PL
							CO	CO		CO			CO	--
						CA	CA	CA	CA	CA	CA	CA	CA	CA
														A

T = sensila tricóidea; TF = sensila tricóidea falciforme; TS = tricóidea sulcada; PL = sensila placóidea; CO = sensila celocônica, BA = sensila basicônica; A = sensila ampulácea; CA = sensila campaniforme; PO = poro; Esc = escapo; Ped = pedicelo; PR = pêlo ramificado.

## DISCUSSÃO

Diferentes tipos de sensilas tricóideas, como tricóidea sulcada e tricóidea falciforme, foram observados entre as espécies. Os sulcos presentes ao longo da sensila tricóidea sulcada poderiam abrigar poros e, em conjunto a capacidade de articulação da base do pêlo, conciliar função quimio e mecanorreceptora. DIEHL *et al.*, (2003) citam que em *Triatoma infestans* (Hemiptera: Reduviidae) pequenas projeções da cutícula, bem reduzidas em relação ao pêlo das sensilas tricóideas, denominado pegs, quando sulcados parecem comportar poros. Contudo, OCHIENG *et al.* (2000) e GAO *et al.* (2007) descartaram qualquer função quimiorreceptora em sensila tricóidea sulcada em antenas de espécies de *Microplitis* (Hymenoptera: Braconidae) após o corte transversal destas sensilas não revelar a presença de poros e inervação na região da linfa.

Em sensilas tricóideas falciformes a função quimio e mecanorreceptora pode ocorrer, observada a presença de poros em outros Hymenoptera. ROCHA *et al.*, (2007) descreveram nas regiões dorsal e ventral das antenas do parasitóide *Gryon gallardoi* (Hymenoptera: Scelionidae), sensilas falciformes com poros e curvadas para o ápice da antena. CAVE & GAYLOR (1987) descreveram sensilas falciformes alternativamente com sensila tricóidea curvata, relacionando-as à função quimiorreceptora em *Telenomus reynoldsi* (Hymenoptera: Scelionidae).

Sensilas placóideas possuem comprovada função olfativa (McINDOO, 1914; KAISSLING e RENNER, 1968; OCHIENG *et al.* 2000). A presença geral deste tipo de sensila nos antenômeros das abelhas estudadas indicam que a função olfativa, comum a todas as espécies, é desempenhada por este tipo de sensila que varia em quantidade e forma

entre os sexos e castas. A ocorrência somente de sensilas placóideas e tricóideas nas antenas sugerem que sensilas placóideas podem ter eficiência diferenciada entre as espécies, pois a ausência na antena de outras sensilas com função quimiorreceptoras, como sensilas basicônicas e campaniforme, exigiria por parte das placóideas melhor desempenho individual em relação aos diferentes estímulos químicos. Tal fato poderia ser comprovado em uma condição de mesma densidade numérica de sensilas e desempenho diferenciado da abelha em alguma atividade, e, também pela maior densidade de sensilas como garantia de melhor desempenho em uma atividade. GRAMACHO *et al.*(2003), trabalhando com operárias de *A. mellifera* africanas e européias, consideradas com hábitos higiênicos e não higiênicos, respectivamente, considerando o melhor desempenho em reconhecer e remover pupas doentes ou feridas observaram alta densidade de sensilas placóideas nos antenômeros da extremidade das antenas destas abelhas, muito embora não haja diferenças significativas quanto ao número de placóideas entre africanas e européias. OCHIENG *et al.* (2000) citam que a capacidade específica de sensilas placóideas em antenas de machos em identificar odores de fêmeas e voláteis de plantas já foi comprovada em Hymenoptera. O elevado número de sensilas placóideas nas antenas de machos representa a maior diferença em relação ao número total de sensilas quando comparada à rainha e operária em *A. mellifera* (BROCKMANN & BRÜCKNER, 2001).

Sensilas basicônicas são indicadas como de função quimiorreceptora (SNODGRASS, 1956; MARTINI & SCHMIDT, 1984). A função olfativa de sensilas basicônicas de diferentes formatos em antenas de Diptera é sugerida por SUKONTASON *et al.* (2004).

Sensilas celocônicas são normalmente órgãos higrorreceptores (KUWABARA e TAKEDA, 1956; REBORA *et al.*, 2007). A forma das sensilas higrorreceptoras pode ser variada entre as espécies. TICHY & LOFTUS (1996) citam que entre as formas mais comuns estão as sensilas celocônicas, estilocônicas e basicônicas. KUWABARA & TAKEDA (1956) conferem as sensilas ampuláceas função higrorreceptora. Sensilas ampuláceas são reconhecidas como o local de ocorrência de receptores de CO<sub>2</sub> em antenas de espécies de *Atta* (KLENEIDAM & TAUTZ, 1996; KLEINEIDAM *et al.*, 2000). Sensilas ampuláceas possuem baixa ocorrência entre as espécies estudadas, o que pode indicar que a função higrorreceptora ou detectora do teor de CO<sub>2</sub> atmosférico pode estar sendo desempenhada por outro tipo de sensila ou que tal aspecto da condição climática tem menor relevância para a maioria das espécies estudadas.

Sensilas campaniformes possuem baixa distribuição entre os antenômeros e entre as espécies de abelhas estudadas. DIETZ e HUMPHREYS (1971) citam que sensilas campaniformes apresentam função termorreceptora, higrorreceptora ou de percepção na concentração de CO<sub>2</sub>. Contudo, a função termorreceptora foi especificada por MUST *et al.* (2006), que citam a presença de células termorreceptoras em sensilas campaniforme de *Apis mellifera*.

A maior distribuição de sensilas entre os antenômeros e na região ventral e dorsal da antena de operárias que em rainhas e operárias de *A. mellifera* e *B. atratus* sugere que as operárias estão melhor adaptadas para a execução das tarefas internas e externas à colônia, que demandam melhor percepção ambiental. Mesmo podendo haver contribuição do macho em tarefas relacionadas ao provimento da colônia, sua participação normalmente é menor do que as operárias. CARVALHO *et al.* (2001) constataram que em flores de uma espécie

da família Solanaceae, as operárias de quarenta diferentes espécies sociais de abelhas representavam mais que três vezes os machos na visitação floral. Machos possuem um grupo mais deslocado de sensilas para a extremidade da antena e a presença de mais um antenômero, poderia permitir a melhor exposição das sensilas a estímulos olfativos específicos como feromônios, por vezes mais necessários para localização da fêmea no momento da cópula. Neste trabalho a avaliação visual demonstra que a densidade de sensilas placóideas e tricóideas é maior em machos ao longo da antena, denotando uma maior sensibilidade olfativa. STORT & MORAES-ALVES (1999) e BROCKMANN & BRÜCKNER (2001) demonstraram que machos de *A. mellifera* possuem quase oito vezes mais sensilas placóideas do que operárias, adequando-os melhor à localização da fêmea durante a cópula.

A função sensitiva dos pêlos presentes no escapo de *B. atratus* e a relação destes serem ramificados ou lisos em machos e fêmeas, respectivamente, permanece sem informações sobre sua pertinência sensorial, observada a necessidade de uma base articulável e conjunto de inervação que se conecte a sua base.

Sensilas campaniformes possuem maior distribuição em *B. atratus*. A percepção da umidade de modo mais acurado permite ao inseto determinar as condições meteorológicas mais apropriadas para o forrageamento ou, aliado ao aparato olfativo, determinar o melhor local e condições do alimento a ser coletado. KLEINEIDAM & TAUTZ (1996) afirmam que os parâmetros climáticos como umidade, temperatura e a concentração de CO<sub>2</sub> têm um impacto direto sobre o desenvolvimento da cria e o desempenho da colônia inteira. Em *Bombus terrestris* operárias com o corpo maior realizando tarefas externas ao ninho, possuem maior número e densidade de sensilas olfatórias antenais, sendo estas sensilas

mais sensíveis a odores do que a de operárias menores realizando a tarefas internas ao ninho (SPAETHE *et al.*, 2007).

Em operárias de Meliponini, as diferenças entre os tipos de sensilas são maiores entre os gêneros que entre as espécies do mesmo gênero. Tais diferenças pode ser resultado da competição gerada pela maior proximidade de colônias de Meliponini, que pela disputa de recursos entre as espécies da mesma tribo ou com outras de tribos diferentes, desenvolveriam aparato sensorial diversificado. MICHENER (2000) cita a existência de várias centenas de espécies e a que a dispersão de novos ninhos em Meliponini é distinto de Apini. A dispersão a longas distâncias por enxames é impossível, pois uma nova rainha vai para novo ninho, construído por operárias do velho ninho, que gradualmente se transferem para lá.

No macho estudado em Meliponini a distribuição de sensilas demonstra ser mais equilibrada entre os segmentos antenais em relação a Apini e Bombini. Contudo, comparações entre as sensilas antenais de machos, com diferentes graus de agressividade de espécies de *A. mellifera*, não revelou diferenças entre espécies (STORT & MORAES-ALVES, 1999).

Diferenças nas sensilas antenais entre *A. mellifera* e espécies de Meliponini parecem traduzir a maior capacidade de *A. mellifera*. GOULSON (2003) cita que abelhas exóticas possuem alta capacidade de consumo de alimentos, diminuindo a sua oferta para as espécies nativas, o que pode resultar em mudanças na estabilidade de suas populações. *Apis mellifera* possui capacidade de forragear em temperatura mais baixas o que lhe permite explorar as flores mais cedo em relação às abelhas sem ferrão. MENEZES *et al* (2007), estudando a competição entre polinizadores de *Schefflera arboricola*, concluíram que

quando *A. mellifera* compete pelos mesmos recursos florais, faz com que as abelhas *Scaptotrigona postica* visitem três vezes mais flores e mudem o recurso preferencialmente coletado de pólen para néctar. STORT & BARELLI, (1981) citam que *S. postica* apresenta menor quantidade de sensilas placóideas, campaniforme e ampuláceas que *A. mellifera*. STORT & MORAES-ALVES (1998) sugerem que esta diferença permite a *A. mellifera* perceber com maior eficiência os estímulos olfativos e variações de temperatura e umidade, condições necessárias para iniciar as atividades de forrageamento mais cedo e prever se as condições adequadas de forrageamento permanecerão até mais tarde.

A diferente distribuição de sensilas nos antenômeros em *Melipona*, *Plebeia*, *Friesella* e *Frieseomellita* em Meliponini, pode ser decorrente da habilidade ou necessidade das espécies de tais gêneros em explorar fonte diversificada de recursos. Em *Melipona* a homogeneidade de tipo e distribuição de sensilas foi suficiente para gerar grupo distinto das demais espécies de Meliponini em um dendrograma de similaridade, muito embora algumas espécies do gênero *Plebeia* possuam diversidade de tipos de sensilas semelhante a *Melipona*. As espécies do gênero *Scaura* e *Plebeia* demonstraram diferenças contrastantes que não permitiram a formação de um grupo em separado. LORENZON & MATRANGOLO (2005) observaram que na exploração de recursos florais e não florais, *M. asilvai*, *M. quinquefasciata* e *P. flavocincta* apresentaram maior abundância total e diversidade na exploração destes recursos em relação a *F. silvestrii* e *F. flavicornis*.

Entre os machos de diferentes tribos, com estilos eusocial diurno e solitário diurno, pode-se observar a marcante presença de sensilas basicônicas em macho de *M. bicolor*, semelhante ao observado nas operárias da tribo Meliponini. Em *A. mellifera* e *B. atratus* os machos possuem baixa distribuição de sensilas basicônicas, distintas da acentuada

distribuição observada em suas respectivas operárias e rainhas. Entre os machos solitários diurnos os tipos de sensilas variam de três a seis de *O. flavencens*, *X. frontalis*, *E. mandibularis*, *M. segmentaria* e *T. analis*. Destaca-se nestas espécies a presença de sensila tricóideia como a tricóideia falciforme. As espécies de machos solitários diurnos apresentam baixa frequência de sensilas basicônicas e alta de sensilas campaniformes, sensilas ampuláceas e poros.

A presença de poros nas antenas de machos de Eucerini, Euglossini, Xylocopini e em operárias de Meliponini podem estar ligadas à liberação de substâncias com características de feromônios relacionados à interação entre macho e fêmea. ROMANI *et al.* (2005) mencionam que machos da vespa *Polistes dominulus* vibram a antena e mantêm contato com a antena da fêmea antes e durante a cópula e propõem que áreas com poros, ligados a glândulas, são pontos de liberação de feromônios sexuais voláteis na antena desta espécie. ROMANI *et al.* (2003), sugere que em *Bombus pascuorum* e *Xylocopa violacea*, a presença de poros está relacionada a sítios de liberação de feromônios necessários à interação entre fêmea e macho. MARQUES-SILVA *et al.* (2006) descreveram a presença de glândulas do tipo III que liberam secreções através de poros simples na superfície na antena da formiga *Dinoponera lucida* e fraca reação a testes histoquímicos quanto à presença de carboidratos e proteínas, sugerindo que pelo menos algum dos hidrocarbonetos necessários à produção de compostos ligados à comunicação, possam ser produzidos por este tipo de glândula localizada na antena. CRUZ-LANDIN & ABDALLA (2002) mencionam que este mesmo tipo de glândula esta presente nas antenas de *A. mellifera* e em Meliponini.

Machos de *E. mandibularis* são polinizadores de orquídeas e possuem probóscide longa para explorar nectários (MICHENER, 2000). BORRELL (2004) cita que em *Euglossa imperialis* o modo de retirada do néctar por sucção torna-se mais eficiente quando a sua concentração em sacarose esta em torno de 35%, o que reduz a sua viscosidade e aumenta a sua fluidez. Machos de *E. mandibularis* apresentam muitas sensilas ampuláceas e a função higrorreceptor dessas sensilas associada à relação direta entre umidade do ar e a concentração do néctar sugerem necessidade de monitoramento metereológico para obtenção de néctar com viscosidade adequada à sucção por parte dos Euglossini. Espécies do gênero *Bombus* também apresentam probóscide longa e HARDER (1986) cita que viscosidade do néctar somente afeta as taxas de ingestão em *Bombus* quando a concentração em sacarose for superior a 35 ou 45%. Em operárias de *B. atratus* observou-se a presença de sensilas relacionadas à detecção de umidade, pois apresentam considerável número de sensilas campaniformes. Em geral, espécies de *Bombus* iniciam seu forrageamento nas primeiras horas do dia, momento de baixa temperatura e alta umidade relativa do ar. Em *B. atratus* a função higrorreceptora poderia estar sendo executada pelo conjunto de sensilas celocônicas dado o comportamento das espécies deste gênero em reconhecer os níveis adequados de CO<sub>2</sub> dentro do ninho e estabelecer um influxo de ar fresco pelo movimento das asas. Sensilas campaniforme podem resguardar a função de perceber a concentração de CO<sub>2</sub>, pois WEIDENMULLER *et al.* (2002) observaram que em *B. terrestris* aumento nos níveis de CO<sub>2</sub> e de temperatura incitaram o batimento de asas, enquanto um aumento de umidade não teve o mesmo efeito.

Macho de *T. analis* apresenta muitas sensilas placóideas e tricóideas e baixa ocorrência de sensilas ampuláceas, sendo estes três tipos as únicas sensilas encontradas nas

suas antenas. Contudo, sensilas placóideas apresentam-se em alta densidade numérica, parecendo compensar a ausência de outros tipos de sensilas com caráter quimiorreceptor. Poros localizados no escapo e no segundo antenômero podem contribuir no processo de comunicação entre macho e fêmea durante a cópula pela liberação de substâncias de atração ou reconhecimento.

Entre as fêmeas de Colletidae e Halictidae observa-se um gradiente positivo quanto à distribuição e tipos de sensilas a partir da solitária diurna *Pseudaugochloropsis graminea*, da solitária crepuscular *Ptiloglossa* sp até a solitária noturna *M. insignia*, havendo incremento ou aparecimento de sensilas campaniforme, basicônicas e falciforme. Mesmo possuindo menor diversidade de tipos de sensilas nas antenas em relação às abelhas eussociais, o forrageamento em horas do dia de pouca luz parece exigir da abelha noturna melhor aparato para localização das fontes de alimento em relação às solitárias diurnas e solitárias crepusculares estudadas. KELBER *et al*, (2006) mencionam que o estilo crepuscular e noturno se desenvolveu em abelhas como maneira de explorar alternativamente as fontes de alimentos como de planta com flores que somente abrem a noite, com menor competição, menor predação e ataque de parasitas de ninhos. WCISLO *et al*. (2004) citam que *Megalopta genalis* e *Megalopta ecuadoria* possuem hábito noturno bimodal, com atividades após o anoitecer e antes do amanhecer, permitindo estratégia de escape de endoparasitas e predadores. A exploração de recursos vegetais durante horas do dia de menor disponibilidade de luz leva uma correlação de que abelhas diurnas localizam a fonte de alimento mais por orientação visual e que noturnas com auxílio de aparato olfatório localizado nas antenas. Contudo os olhos das abelhas crepusculares e noturnas parecem em algumas espécies também serem mais desenvolvidos em relação às diurnas,

apresentando maior comprimento dos olhos, maior diâmetros de ocelos, maior número e diâmetro dos omatídios (KELBER *et al.* 2006; WARRANT *et al.* 2006). Em relação às diurnas *A. mellifera* e *Lasioglossum leucozonium*, *M. genalis* (noturna) possui adaptações na óptica que permite visão em ambiente de pouca luz (GREINER *et al.* 2004). Assim nas abelhas crepusculares e nas noturnas as sensilas teriam um papel semelhante às das abelhas de hábitos diurnos.

As sensilas antenais tem sido utilizadas como característica útil na determinação das relações filogenéticas em alguns insetos (FAUCHEAUX *et al.*, 2006; WCISLO, 1995). Entretanto nas abelhas estudadas não há variação de tipos de sensilas encontradas entre as espécies que permitam uma polarização destes caracteres para atuar com valor filogenético.

## CONCLUSÃO

- Sensilas tricóideas estão presentes em todas os segmentos antenais de todas as espécies estudadas, variando em forma, ornamentação, tamanho e distribuição;
- Sensilas placóideas estão presentes em todas as espécies nos antenômeros;
- Não há variação de tipos de sensilas que permitam uma padronização nestas espécies para atuar com valor filogenético;
- Os tipos e distribuição das sensilas das antenas de abelhas estão relacionadas com o grau de sociabilidade e hábitos de forrageamento.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERMAN, J. D. Diversity and seasonality of male euglossine bees ( Hymenoptera: Apidae) in Central Panama. **Ecology**, v. 64, n. 2, p. 274-283, 1983.

ARTAVANS-TSAKONAS S.; RAND M. D.; LAKE R. J.; Notch signaling: cell fate control and signal integration in development. **Science**, v. 284, p. 770-776 1999.

BIN F. WACKERS F. ROMANI R. ISIDORO N. Tyloids in *Pimpla turionellae* (L.) are release structures of male antennal glands involved in courtship behaviour (Hymenoptera: Ichneumonidae). **International Journal of Insect Morphology & Embryology**, v. 28 p.61-68, 1999.

BORRELL, B. J. Suction feeding in orchid bees (Apidae: Euglossini). **Proceedings of the Royal Society of London Biological** (Suppl.), v.271, p.164-166, 2004.

BROCKMANN A.; BRÜCKNER D. Structural differences in the drone olfactory system of two phylogenetically distant A. species *A. florea* and *A. mellifera*. **Naturwissenschaften**, v.88 p.78–81, 2001.

CARVALHO C. A. L., MARQUES, O. M., VIDAL, C. A., NEVES, A. M. S. Comportamento forrageiro de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em flores de *Solanum palinacanthum* Dunal (Solanaceae). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 3, n.1 p. 21-34, 2001.

CARVALHO C. A. L.; BENTO J. M. S.; MARCHINI L. C. Feromônios de abelhas. In: VILELA E. F.; DELLA LUCIA T. M. C. (eds). **Feromônios de insetos-biologia química e emprego no manejo de pragas**. 2 ed. Riberirão Preto: Holas p.83-92 ,2001.

CAVE, R.D.; M.J. GAYLOR. Antennal sensilla of male and female *Telenomus reynoldsi* Gordh and Coker (Hymenoptera:Scelionidae). **International Journal of Insect Morphology & Embryology**, v.16, p.27-39, 1987.

CHAPMAN R. F. **The Insects- struture e function**. Cambridge University press. 4 ed. 1998, 770p.

CRUZ-LANDIN C.; ABDALLA F. C. **Glândulas exócrinas das abelhas**. Riberirão Preto FUNDEP,2002 ,181p.

CUBAS P.; De CELIS J. F.; CAMPUZATO S.; MODOLELL J.; Proneural clusters of achaete-scute expression and generation of sensory organs in the Drosophila imaginal wing disc. **Genes Development**, v. 5 p. 996-18 1991.

DIETZ A. HUMPHREYS W. J. Scanning eletron microscopy studies of antennal receptors of the worker honey bee including sensila campaniformia. **Annals of the Entomological society of America**. v. 64 n.4 p. 919-925. 1971.

FAUCHEUX M. J.; KRISTENSEN N. P.; YEN S. H. The antennae of neopseustid moths: morphology and phylogenetic implications with special reference to the sensila (Insecta Lepidoptera Neopseustidae). **Zoologischer Anzeiger**, v. 245 p.131-142, 2006.

FERNANDES F. F.; PIMENTA P. F.P.; LINARDI P. M. Antennal sensilla of the New World Screwworm Fly *Cochliomyia Hominivorax* (Diptera: Calliphoridae). **Journal of Entomology**, v. 41 n. 4 p. 545-551 2004.

FRISCH K. V. Über den sitz des geruchsinnnes. **Zoologische jahrbuercher abteilung für allgemeine zoologie und physiologie der tiere**, v. 38 p.1-68 1921.

GAO, Y.; LUO, L. Z.; HAMMOND, A. Antennal morphology, structure and sensilla distribution in *Microplitis pallidipes* (Hymenoptera: Braconidae). **Micron**, v. 38, n.6, p.684-693, 2007.

GILBERT L.; IATROU K.; GILL S. **Comprehensive molecular insect science. Reproduction and development**. v. 1. Elsevier pergamon. 489p. 2005.

GOULSON, D. Effects of introduced bees on native ecosystems. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 34, n. 1, p.1-26, 2003.

GRAMACHO, K. P.; GONÇALVES, L. S.; STORT, A. C.; NORONHA A. B. Is the number of antennal plate organs (sensilla placodea) greater in hygienic than in

non-hygienic Africanized honey bees? **Genetics and Molecular Research**, v.3, p. 309-316, 2003.

GREINER, B.; RIBI, W.A.; WARRANT, E.J.. Retinal and optical adaptations for nocturnal vision in the halictid bee *Megalopta genalis*. **Cell Tissue Research**, v. 316, p.377-390, 2004.

HARDER, L. D. .Effects of nectar concentration and flower depth on flower handling efficiency of bumble bees. **Oecologia**, v. 69, n. 2, p. 309-315,1986.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. **The ants**. Cambridge, Belknap/Harvard University Press, 1990, 732p.

INOUE, T.; ROUBIK, D.W.; SUKA, T.; Nestmate recognition in the stingless bee *Melipona panamica* (Apidae, Meliponini). **Insects Sociaux**, v. 46, p.208-218,1999.

ISIDORO, N.; ROMANI, R.; VELASQUEZ, D.; RENTHAL, R.; BIN, F.; VINSON. S. B. Antennal glands in queen and worker of the fire ant *Solenopsis invicta* Buren: First report in female social Aculeata ( Hymenoptera Formicidae). **Insects Sociaux**, v. 47 p. 236-240, 2000.

KAISLING, K. E.; RENNER, M. Specialized chemoreceptors in the pore plates of *Apis* . **Zeitschrift fur Vergleichende Physiologie**, v.59, p. 357-361, 1968.

KEEPING M. G.; CREWE R. M.; FIELD B. I. Mandibular gland secretions of the Old World stingless bee *Trigona gribodoi* Magretti: Isolation identification and compositional changes with age. **Journal of Apicultural Research**, v.21 p. 65-73 1982.

KEIL T. A. Comparative morphogenesis of sensilla: A review. **International Journal of Morphology & Embryology**, v. 26 n. 3 / 4 p. 151-160 1997.

KELBER, A.; WARRANT, E. J.; PFAFF, M.; WALLE'N, R.; THEOBALD, J. C.; WCISLO, W. T.; RAGUSO, R. A. Light intensity limits foraging activity in nocturnal and crepuscular bees. **Behavioral Ecology**, v. 17,63-72, 2006.

KLEINEIDAM, C.; ROMANI, R.; TAUTZ, J.; ISIDORO, N. Ultrastructure and physiology of the CO<sub>2</sub> sensitive sensillum ampullaceum in the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. **Arthropod Structure and Development**, v. 29, p. 43-55, 2000.

KLEINEIDAM, C.; TAUTZ, J. Perception of Carbon Dioxide and other "air-condition" P parameters in the leaf cutting ant *Atta cephalotes*. **Naturwissenschaften**, v.83, p.566-568, 1996.

KUWABARA M. TAKEDA K.. On the hygrometric receptor of the honey bee *Apis mellifera*. **Physiological Ecology**, v.7 p.1-6. 1956.

LINDAUER M.; KERR W. E. Communication between the workers of stingless bees. **Bee World**, v. 41, p. 29-71, 1960.

LOPES, F. D. Two attractants for *Eulaema tropica* L. **Journal of Economic Entomology**, v. 56, n. 4, p. 540, 1963.

LORENZON, M. C. A.; MATRANGOLO, C. A. R. Foraging on some nonfloral resources by stingless bees (Hymenoptera, Meliponini) in a caatinga region. **Brazilian Journal of Biology**, v.65, n.2, p.291-298, 2005.

MARQUES-SILVA, S.; MATIELLO-GUSS, C. P.; DELABIE J. H.C.; MARIANO, C. S.F., ZANUNCIO, J. C., SERRÃO, J. E. Sensilla and secretory glands in the antennae of a primitive ant: *Dinoponera lucida* (Formicidae: Ponerinae). **Microscopy Research and Technique**, v. 69, p.885-890, 2006.

MARTINI, R.; SCHMIDT, K. Ultrastructure and early development of the pore plate sensilla of the *Gymnomerus laevipes* (Shuckard) (Vespoidea, Eumenidade). **Protoplasma**, v. 119, p.197-211, 1984.

McINDOO N. E. The olfactory sense of the honey bee. **Journal of Experimental Zoology**, v.16, p.265-346, 1914.

MENEZES, C.; SILVA, C. I.; SINGER, R. B.; KERR, W. E. Competição entre abelhas durante forrageamento em *Schefflera arboricola* (Hayata) Merr. **Bioscience Journal**, v. 23, p. 63-69, 2007.

MICHENER, C. D. Comparative social behavior of bees. **Annual Review of Entomology**, v. 14, p.299-342, 1969.

MUST A.; MERIVEE E.; MAND M.; LUIK A.; HEIDEMAA M. Electrophysiological responses of the antennal campaniform sensilla to rapid changes of temperature in the ground beetles *Pterostichus oblongopunctatus* and *Poecillus cupreus* ( Tribe Pterostichini) with different ecological preferences. **Physiological Entomology**, v. 31, p. 278-285, 2006.

NATION J. L. **Insect physiology and biochemistry**. CRC . 485p. 2002.

OCHIENG, S. A.; PARK, K. C.; ZHU, J. W.; BAKER, T. C. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). **Arthropod Structure and Development**, v. 29, n. 3, p. 232-240, 2000.

PAIVA M. R.; PEDROSA-MACEDOJ. H. **Feromonas de insetos**. Curitiba: Agência alemã de cooperação técnica. 1985, 94p.

PAYNE T. L. Pheromone perception. In: **Pheromones**. Amsterdam North-Holland. 1974, p. 35-61.

REBORA, M.; PIERSANTI, S.; ALMAAS, T. J.; GAINO, E. Hygroreceptors in the larva of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae) **Journal of Insect Physiology**, v.53, p.550–558, 2007.

RENTHAL R.; VELASQUEZ D.; OLMOS D.; HAMPTON J.; WERGIN W. P. Structure and distribution of antennal sensilla of the red imported fire ant. **Micron**, v. 34 p. 405-413, 2003.

ROCHA, L.; MOREIRA, G.R.P.; REDAELLI; L. R. Systematics morphology and distribution of antennal sensilla of *Gryon gallardoi* (Brèthes) (Hymenoptera: Scelionidae) females. **Neotropical Entomology**, v.36, n.5, p.721-728, 2007.

ROMANI, R. ; ISIDORO N. ; RIOLO P. ; BIN F. ; FORTUNATO A. ; TURILLAZZI, S.; BEANI, L. A new role for antennation in paper wasps (Hymenoptera, Vespidae): Antennal courtship and sex dimorphic glands in antennomers. **Insectes Sociaux**, v. 52, n.1, p. 96-103, 2005.

ROMANI, R.; ISIDORO, N.; RIOLO, P.; BIN, F. Antennal glands in male bees: Structures for sexual communication by pheromones? **Apidologie**, v. 34, p.603-610, 2003.

SCHNEIDER, D., LACHER, V. & KAISLING, K.E. Die Reaktionsweise und das Reaktionspektrum von Riechzellen bei *Antheraea pernyi* (Lepidoptera, Saturniidae), **Zeitschrift für Vergleichende Physiologie**, v.48, p. 632-662, 1964.

SNODGRASS, R. E. **Anatomy of the honey bee**. Comstock publishing associates; Ithaca NY USA. 1956, 334p.

SPAETHE, J.; BROCKMANN, A.; HALBIG, C.; TAUTZ, J. Size determines antennal sensitivity and behavioral threshold to odors in bumblebee workers. **Naturwissenschaften**, v.94, p.733-739, 2007.

SRAMKOVA, A.; SCHULZ, C.; TWELE, R.; FRANCKE, W.; AYASSE, M. Fertility signals in the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). **Naturwissenschaften**, v.95, p.515-522, 2008.

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

STEINBRECHT, R. A.; LEE J. K.; ATENER H.; ZIMMERMANN B. Volume and surface of receptor and auxiliary cells in hygro-thermoreceptive sensilla of moths (*Bombyx mori*, *Antheraea pernyi* and *A. polyphemus*) . **Cell and Tissue Research**, v. 255, p. 59-67, 1989.

STORT, A. C. & BARELLI, N. Genetic study of olfactory structures in the antennae of two *Apis mellifera* subspecies. **Journal of Kansas Entomological Society**, v.54, n.2, p. 352-358. 1981.

STORT, A. C. MORAES-ALVES M. M. B. Differences in the number of antennal sensory structures of males of three honey bee types. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 59, n. 1, p. 161-166,1999.

STORT, A. C.; MORAES-ALVES, M. M. B. A Study of the sensory structures of the antennae of *Scaptotrigona postica* workers (Hymenoptera-Apidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, n. 1, p. 163-167,1998.

STORT, A.C.; REBUSTINI M. E. Differences in the number of some antennal sensila of four honey bee (*Apis mellifera*) types and comparisons with the defensive behavior. **Journal of Apicultural Research**, v.3, n.1, p. 3-10, 1998.

STORT. A. C.; MELASPINA, O. Differences in the number of sensila celocônica and sensila ampullacea of segment 10 of the antennae of Africanized and Caucasian bees and of their F1 hybrids. **Brazilian Journal of Genetics**. v. 20, n. 2, p. 189-192, 1997.

SUKONTASON, K.; SUKONTASON, K.L.; PIANGJAI, S.; BOONCHU, N.; CHAIWONG, T.; NGERN-KLUN, R.; SRIPAKDEE,D.; VOGTSBERGER, R. C.;

OLSON J. K. Antennal sensilla of some forensically important flies in families Calliphoridae, Sarcophagidae and Muscidae. **Micron**, v. 35, n.8, p. 671-679, 2004.

TICHY, H.; LOFTUS, R. Hygroreceptors in insects and spider: Humidity transduction models. **Naturwissenschaften**, v. 83, p.255-263, 1996.

TÓTH, E.; QUELLER D.C.; DOLLIN, A. STRASSMANN, J.E. Conflict over male parentage in stingless bees. **Insectes Sociaux**, v.51, p.1-11, 2004.

TÓTH, E.; STRASSMANN, J.E., NOGUEIRA NETO, P.; IMPERATRIZ FONSECA, V.L.; QUELLER, D.C. Male production in stingless bees: variable outcomes of queen-worker conflict. **Molecular Ecology**, v.11, p.2661–2667, 2002.

WCISLO, W.T. Sensilla numbers and antennal morphology of parasitic and non-parasitic bees (Hymenoptera: apoidea). **International Journal of Insect Morphology & Embryology**, v. 24, n. 1, p. 63-81, 1995.

WCISLO, W.T., ARNESON, L., ROESCH, K., GONZALEZ, V., SMITH, A., FERNÁNDEZ, H. The evolution of nocturnal behaviour in sweat bees, *Megalopta genalis* and *M. Ecuadoria* (Hymenoptera:Halictidae): An escape from competitors and enemies? **Biological Journal of the Linnean Society**, v.83, p. 377-387, 2004.

WARRANT, E. J.; KELBER, A.; WALLE' N, R. ;WCISLO, W. T. Ocellar optics in nocturnal and diurnal bees and wasps. **Arthropod Structure & Development**, v. 35, p.293-305, 2006.

WEIS, A.; SCHONITZER, K.; MELZER, R. R. Exocrine glands in the antennae of carabid beetle *Platynus assimilis* (Paykull) 1790 (coleoptera Carabidae Pterostichinae). **International Journal of Insect Morphology & Embryology**, v. 28, p. 331-35, 1999.

WINSTON, M. L. **The biology of honey bee**. Harvard University Press Cambridge. 1987, 281p.

WEIDENMULLER, A.; KLEINEIDAM, C.; TAUTZ, J. Collective control of nest climate parameters in bumblebee colonies. **Animal Behaviour**, v.63, p.1065-1071, 2002.