

**SAMIRA VEIGA RAVAIANO**

**SENSILAS ANTENNAIS DE *Melipona quadrifasciata anthidioides*  
(HYMENOPTERA: APIDAE: MELIPONINI): ESTUDO  
COMPARADO ENTRE MACHOS E FÊMEAS E ENTRE  
DIFERENTES CASTAS**

**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  
2012**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

R252s  
2012

Ravaiano, Samira Veiga, 1987-

Sensilas antenais de *Melipona quadrifasciata anthidioides*  
(Hymenoptera: Apidae: Meliponini) : estudo comparado  
entre machos e fêmeas e entre diferentes castas / Samira  
Veiga Ravaiano. – Viçosa, MG, 2012.  
ix, 41f. : il. ; 29cm.

Orientador: Gustavo Ferreira Martins.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 33-41.

1. *Melipona quadrifasciata anthidioides*. 2. Abelha sem  
ferrão. 3. Abelha - Morfologia. 4. Inseto. 5. Órgãos do  
sentido. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 595.799

**SAMIRA VEIGA RAVAIANO**

**SENSILAS ANTENAS DE *Melipona quadrifasciata anthidioides*  
(HYMENOPTERA: APIDAE: MELIPONINI): ESTUDO COMPARADO  
ENTRE MACHOS E FÊMEAS E ENTRE DIFERENTES CASTAS**

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: 19 de julho de 2012

---

Prof<sup>a</sup> Mara Garcia Tavares

---

Prof<sup>a</sup> Luciane Cristina de Oliveira Lisboa

---

Prof. Gustavo Ferreira Martins  
(Orientador)

Ao meu marido, Kenzo, pelo companheirismo,  
amizade, compreensão e amor sem medidas.  
E aos meus pais, que estiveram sempre presentes  
me apoiando e, como sempre, me dedicando o  
amor mais puro e incondicional...  
...Dedico

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa, por me acolher e possibilitar minha formação.

À CAPES e CNPq, pelo apoio financeiro.

Ao programa de Pós-Graduação em Entomologia, pela oportunidade de aprendizado.

Ao professor Gustavo Martins, por ser um orientador sempre presente, pelos conselhos e orientação que foram além do conhecimento científico, pelo exemplo de seriedade e profissionalismo.

À professora Uyrá Zama, pela co-orientação, pela amizade e por me ensinar, desde a graduação, que “se temos que fazer, que façamos da melhor maneira possível”.

Ao professor Lúcio Campos, pela co-orientação, pelos ensinamentos e pelo carinho sempre a mim dedicado.

Aos professores e funcionários do Departamento de Entomologia e do Departamento de Biologia Geral, pelos ensinamentos e todo auxílio prestado.

Ao Ríudo, pela valiosa e sempre presente colaboração para a realização de mais esse trabalho, pela amizade valiosa e conversas divertidas.

Aos técnicos do Apiário, por sempre ajudarem de bom grado.

Aos amigos do Apiário, Fábio, Talitta, Bianca, Maira, Paula e Hugo, pelos conselhos e momentos de descontração.

À minha família e à família do Kenzo, pelo apoio e confiança.

Aos meus cunhados, Alan e Ana Flávia, pela amizade, carinho e ajudarem a me adaptar a Viçosa da melhor maneira possível.

Aos meus amigos do coração, da turma BIO 05/02 da UFOP, por, mesmo distantes, estarem sempre presentes, me apoiando e me “colocando para cima” quando o cansaço começava a tomar conta de mim, por sempre me fazerem sorrir e pela amizade que nunca me falta. Amo vocês.

Ao meu irmão, Ciro, pelo amor, amizade e compreensão dos meus momentos de irritação. Amo você.

Aos meus pais, Zezé e Binha, por serem exemplo de vida, integridade, de respeito ao próximo, de perseverança. A vocês devo os melhores ensinamentos da minha vida. Amo vocês.

Ao meu marido, Kenzo, por sempre confiar em mim e em meu potencial, por não me deixar desistir nunca, por me permitir saber que o seu ombro amigo estará sempre ao meu alcance, por me amar e me fazer feliz. Amo muito você.

## SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVO.....	7
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	8
3.1. Obtenção do material biológico.....	8
3.2. Produção de machos diplóides.....	8
3.3. Produção de machos diplóides com características de rainha (rainhóide).....	9
3.4. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV).....	9
3.5. Análises das superfícies das antenas.....	9
4. RESULTADOS.....	11
4.1. Características morfológicas das antenas.....	11
4.1.1. Sensilas tricóides.....	11
4.1.2. Sensilas Basicônicas.....	14
4.1.3. Sensilas Placóides.....	14
4.1.4. Sensilas Céticas.....	15
4.1.5. Sensilas Celocônicas e Ampuláceas.....	15
4.2. Análise de Similaridade de Morisita.....	16
5. DISCUSSÃO.....	24
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	33

## RESUMO

RAVAIANO, Samira Veiga, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2012. **Sensilas antenais de *Melipona quadrifasciata anthidioides* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): estudo comparado entre machos e fêmeas e entre diferentes castas.** Orientador: Gustavo Ferreira Martins. Coorientadores: Uyrá dos Santos Zama e Lúcio Antônio de Oliveira Campo.

A abelha sem ferrão *Melipona quadrifasciata anthidioides* é conhecida popularmente como “mandaçaia” e pertence à tribo Meliponini que inclui importantes insetos eusociais polinizadores de espécies de plantas tropicais e subtropicais. Em um ninho típico de abelhas sociais há indivíduos de diferentes sexos e castas. Esses são compostos pelos zangões e pelas castas femininas que incluem as operárias e a(s) rainha(s). Entretanto, quando o hormônio juvenil (HJ) é aplicado topicamente em larvas de machos, eles desenvolvem fenótipo da rainha. Entretanto, esses “rainhóides” ainda retêm o sistema reprodutivo masculino. Considerando que os indivíduos de diferentes castas e sexos desempenham papéis diferentes no ninho, podemos afirmar que os seus órgãos sensoriais como, por exemplo, as sensilas antenais também o sejam. Essas estruturas sensoriais podem ser diferenciadas tanto pela sua morfologia quanto pela função que desempenham como, por exemplo, a quimio- e mecanorrecepção. O objetivo deste trabalho foi estudar comparativamente as sensilas antenais de indivíduos de diferentes sexos e castas, incluindo os machos  $2n$  e rainhóides, de *M. quadrifasciata anthidioides*, através de imagens da superfície dorsal das antenas, que foram feitas ao microscópio eletrônico de varredura. As diferentes sensilas antenais foram identificadas como sendo: sensilas tricóides (ST, dos subtipos I ao VI), placóides, basicônicas, céticas, celocônicas e ampuláceas. As sensilas basicônicas possuem um poro apical e são exclusivas das fêmeas (rainhas e operárias). As ST I e as placóides são as mais abundantes em todos os indivíduos, sendo encontradas em maior quantidade nos machos. Já as sensilas basicônicas possuem um poro apical e são exclusivas das fêmeas (rainhas e operárias). As ST II são o terceiro tipo de sensilas mais abundante em *M. quadrifasciata anthidioides* e as ST III e IV ocorrem apenas no primeiro flagelômero, sendo o primeiro tipo de sensila maior nas fêmeas que nos machos e o segundo tipo capaz de separar as castas femininas quanto ao seu comprimento, mas não diferem à quantidade. Por outro lado, as ST V e VI e ampuláceas ocorrem apenas na extremidade do último flagelômero

antenal, com ST V sendo menor nos machos de *M. quadrifasciata anthidioides* tanto em quantidade quanto em comprimento, mas sendo úteis ainda para a distinção das castas femininas. As ST VI são mais compridas nas rainhas, separando-as dos demais indivíduos, e maiores nas fêmeas. Apesar dos rainhóides se assemelharem às rainhas quanto à morfologia externa, uma análise utilizando o índice de similaridade de Morisita mostrou que eles se assemelham mais aos machos, principalmente os 2n, quanto às suas antenas e a composição das sensilas, colocando-os em um grupo separado das fêmeas. Embora de maneira geral os mesmos tipos de sensilas tenham sido encontrados nas diferentes classes de indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides*, diferenças significativas foram observadas no número e no comprimento dos morfotipos das mesmas. Essas diferenças foram discutidas de acordo com a função do sexo e das castas dessa espécie.

## ABSTRACT

RAVAIANO, Samira Veiga, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, July 2012. **Morphological assessment of the antennal sensillae of males and females of the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides*.** Adviser: Gustavo Ferreira Martins. Co-advisers: Uyrá dos Santos Zama and Lúcio Antônio de Oliveira Campo.

The eusocial stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* belongs to the Meliponini, a tribe that comprises important pollinators of tropical and subtropical plants. Within a typical eusocial colony there are drones and females that include different castes, i.e. workers and queen(s). In this species, the caste differentiation can be influenced by the Juvenile Hormone (JH). When JH is topically applied in last instar male larvae, they originate individuals with queen's phenotype in which the male-like reproductive system persists. Take into account that different individuals play different roles in the colony, it is reasonable to assume that they can be distinguished by their sensorial organs. Sensilla are basic integumental unit that are important for the insect thermo, mechanical, higo, CO<sub>2</sub> and chemical perceptions. In addition, these sensory structures may be distinguished by their morphologies and functions. The objective of this study was to compare the antennal sensilla of individuals of different sexes and castes, including queen-like males of *M. quadrifasciata anthidioides*, showing for the first time details of their antennal topographies. Images of antenna dorsal surfaces were taken with the scanning electron microscope. Different types of antennal sensilla can be classified as follows: trichoid (ST, subtypes I to VII), placoid, basiconic, coeloconic and ampullacea. The the ST I and placoid sensilla were the most abundant sensillum types found in all individuals, even more in males. On the other hand, basiconic sensilla were only found in females, i.e. in workers and queens. The ST II is the third most abundant type of sensilla found in *M. quadrifasciata anthidioides* and the ST III and IV occurred only in the first flagellomere, being the first one bigger in females in comparison to males and the second one capable of separating the castes according to their types and length, though their numbers are not different. Moreover, the ST V and VI and the ampullacea types occurred only at the antenna's tip, with ST V being lower in number and smaller. ST VI is also larger in queens, separating them from other individuals, and greater in females. On the other hand, the other sensillae were seen along all antennas surface. The chaetic sensillum had apical pore and this pore

was only found in females. Despite queen-like males had queen's phenotype, according to the Morisita similarity index, they resembled more the males, especially 2n ones, regarding the antenna phenotype and the composition of their sensilla. Generally speaking, irrespective of gender and cast, individuals of the stingless bee *M. quadrifasciata anthidioides* have similar sensillum types. However, they differed significantly in respect to the sensilla number and length and these differences were discussed here according to the gender and cast of this species.

## 1 – INTRODUÇÃO

### 1.1 – Características da tribo Meliponini

As abelhas da tribo Meliponini são chamadas “abelhas sem ferrão”, sendo importantes polinizadores de espécies vegetais em ambientes tropicais e subtropicais, inclusive de espécies que compõem a flora brasileira e compreendem centenas de espécies em todo mundo (HEARD, 1999; SILVEIRA *et al.*, 2002). As espécies dessa tribo se diferenciam das demais por apresentarem algumas características como: atrofia do ferrão, redução e fragilidade de venação das asas e ausência de pêlos nos olhos.

É sabido que nos Meliponini, assim como na maioria dos Hymenoptera, quando os ovos são fertilizados dão origem a fêmeas, que são diplóides ( $2n$ ), e quando não são fertilizados, dão origem a machos haplóides ( $n$ ) produzidos por partenogênese. Entretanto, quando ocorre cruzamento endogâmico, ovos fertilizados podem dar origem a machos diplóides, e a rainha desse cruzamento gera uma prole constituída de 50% de operárias e 50% de machos diplóides (WHITING, 1943; CAMARGO, 1974; MICHENER, 2000). Esses machos possuem baixa viabilidade, e em alguns casos, como em *A. mellifera*, são canibalizados pelas operárias ainda na fase larval (WOYKE, 1965, 1977). Nos gêneros *Melipona* e *Bombus*, os machos  $2n$  chegam a emergir como adultos, mas podem ser mortos pelas operárias assim como as rainhas que os produzem a fim de serem substituídas (GARÓFALO, 1973; GARÓFALO *et al.*, 1986; KERR *et al.*, 1996). Em *Melipona quadrifasciata*, a longevidade máxima desses machos (17 dias) é bem menor que as dos machos  $n$  e operárias (30 e 190 dias, respectivamente) (CAMARGO, 1982).

A abelha sem ferrão *M. quadrifasciata* Lepeletier (1836), popularmente conhecida no Brasil como “mandaçaia”, é distribuída por todo leste do Brasil, do Rio Grande do Sul à Paraíba, também no oeste de Misiones, na Argentina, e no sudoeste do Paraguai (MOURE & KERR, 1950). Essa espécie é dividida em duas subespécies: *Melipona quadrifasciata anthidioides* e *M. quadrifasciata quadrifasciata*. A principal diferença entre elas está relacionada às faixas amarelas do segundo ao quinto tergo em machos e operárias, que são contínuas na subespécie *M. quadrifasciata quadrifasciata* e descontínuas em *M. quadrifasciata anthidioides* (DUCKE, 1916, citado por BATALHA-FILHO *et al.*, 2009; SCHWARZ, 1932).

Nos insetos eusociais, incluindo os Meliponini, o processo de determinação de castas pode ser influenciado pelo hormônio juvenil (HJ), que também atua no controle

da vitelogênese nos adultos (KERR *et al.*, 1975; WYATT, 1992; revisado por KLOWDEN, 2007). Foi verificado que o HJ possui influência no processo de determinação de castas em abelhas, e isso já foi verificado em espécies como: *Plebeia nigriceps*, *Schwarziana quadripunctata*, *Scaptotrigona sp.* e *Partamona cupira*, quando foi detectado que aplicações tópicas desse hormônio em larvas de operárias na fase de tecelagem de casulo induzia a formação de fêmeas com características de rainha (CAMPOS, 1977).

Camargo (1977) demonstrou que larvas de machos 2n de *M. quadrifasciata* tratados com HJ sintético na fase pré-defecante desenvolveram características morfológicas de rainhas, embora seu aparelho reprodutor ainda tenha características de macho. Ferreira (2011) observou que esse hormônio causa algumas alterações nas estruturas reprodutivas internas desses indivíduos, tais como a redução do tamanho dos testículos, a não formação dos espermatozoides e a degeneração acelerada das vesículas seminais, quando comparados aos machos n e 2n.

### 1.3 – Antenas

As antenas nos insetos são um par de apêndices móveis, onde cada uma é constituída de três partes diferente: escapo, pedicelo e flagelo. O escapo é o primeiro segmento da antena que se liga à cabeça através de uma região membranosa e flexível. Dessa forma, o escapo e o resto da antena podem se mover com relação à cabeça. O pedicelo é o seguimento adjacente ao escapo e é a menor parte da antena (RESH & CARDÉ, 2003; GILLOTT, 2005; CHAPMAN, 1998; HANSSON, 1999).

O flagelo é o último segmento e é composto por diversas partes, chamadas flagelômeros, que são ligadas entre si por uma membrana de forma que o flagelo (RESH & CARDÉ, 2003; GILLOTT, 2005; CHAPMAN, 1998). Esses flagelômeros podem variar de acordo com os diferentes grupos e espécies dos insetos. Em *A. mellifera*, formigas do gênero *Camponotus* e em *Dinoponera lucida*, por exemplo, as antenas das fêmeas possuem 10 flagelômeros enquanto nos machos, as antenas possuem 10 flagelômeros (ESSLEN & KAISLING, 1976; NAKANISHI *et al.*, 2009; MYSORE *et al.*, 2010). Por outro lado, vespas parasíticas *Microplitis croceipes* e *Cotesia margiventris*, a antena de ambos os sexos possuem 16 flagelômeros (DAS *et al.*, 2010).

Embora mantenha a estrutura básica descrita acima, as antenas podem assumir várias formas. Geralmente o flagelo que é modificado. Ela pode ser plumosa, comum em mosquitos e traças, flabelada, comum em besouros, geniculada, comum em formigas e abelhas, entre outras (GILLOTT, 2005; CHAPMAN, 1998). As antenas funcionam principalmente como órgãos do sentido. Elas são receptores olfativos primários dos insetos e tem também função tátil em virtude das sensilas quimio- e mecanorreceptoras, respectivamente, que estão presentes nelas (CHAPMAN, 1998).

#### **1.4 – Sensilas**

A maioria dos comportamentos dos insetos, como localização do recurso alimentar e do hospedeiro, comportamento reprodutivo e o de defesa, é governada principalmente por estímulos químicos. Esses são captados por estruturas da superfície do corpo do inseto que os transmitem ao sistema nervoso (revisado por GULLAN E GRANSTON, 2004; revisado por KLOWDEN, 2007).

As principais estruturas responsáveis pela captação desses sinais químicos são estruturas sensoriais ou unidades tegumentares básicas de caráter sensorial, também chamadas de sensilas, presentes principalmente, nas peças bucais, pernas e antenas (GODFRAY, 1994; ONAGBOLA *et al.*, 2008).

As antenas dos insetos são importantes estruturas envolvidas na detecção de estímulos ambientais. Elas possuem uma vasta gama de sensilas servindo à uma multiplicidade de modalidades sensoriais, como olfato, gustação, mecanorrecepção, termorrecepção e higrorrecepção (MUSTAPARTA, 1973; ZACHARUK, 1980; SAÏD *et al.*, 2003; YAN *et al.*, 2010). As sensilas antenais olfativas e gustativas são conhecidas por serem utilizadas em reconhecimento do odor do ambiente, de espécies hospedeiras e comunicação química intra e interespecífica (MUSTAPARTA, 1973; VET *et al.*, 1995; ISIDORO *et al.*, 1998; LOPES *et al.*, 2002; YAN *et al.*, 2010).

As sensilas não são distribuídas aleatoriamente nas antenas dos insetos (ZACHARUK, 1985; CHEN, 2003) sendo que seu tipo, abundância e distribuição dependem da necessidade e da diversidade de seu comportamento (FAUCHEX *et al.*, 2006). Sua distribuição pode ser um reflexo das pressões de seleção sofridas pelas espécies. Dessa forma, o sexo, a casta, hábitos alimentares e locais que elas habitam são importantes para a determinação dessa distribuição (CHAPMAN, 1982; CHEN, 2003).

As sensilas das antenas dos insetos podem ser diferenciadas tanto pela sua morfologia quanto pela função que elas desempenham. Com relação à morfologia, elas podem ser classificadas principalmente como tricóide, que são como pêlos móveis de comprimento variável, com extremidade afilada e a base normalmente inserida em um soquete levemente elevado em relação à cutícula, mas podendo ter variações nessa inserção (MITCHELL *et al.*, 1999; NAKANISHI *et al.*, 2009). Contudo, outras características morfológicas podem aparecer nessas sensilas, como por exemplo, sulcos longitudinais e em espiral como visto por Das *et al.* (2010) em algumas sensilas tricóides de *Microplitis croceipes* (Braconidae), ou também ser curvada em formato de foice como visto por Frasnelli *et al.* (2010) em *Apis mellifera* (Apidae).

Outra sensila com morfologia variável é a basicônica, que se assemelha a um pêlo curto mais espesso e com a extremidade arredondada (NAKASINI *et al.*, 2009). Já a sensila placóide é uma placa cuticular arredondada ou ovalada situada ao nível da cutícula e delimitada por linhas em forma de sulco, com a superfície levemente deprimida em relação à cutícula, como em *A. mellifera* ou levemente elevada em relação à cutícula, como em algumas vespas parasitóides (MITCHELL *et al.*, 1999; DAS *et al.*, 2010; FRASNELLI *et al.*, 2010). A sensila campaniforme é uma depressão bem delimitada em relação à cutícula de onde se destaca um pequeno círculo central onde a cutícula se apresenta proeminente (FRASNELLI *et al.*, 2010). As sensilas celocônicas e ampuláceas são muito semelhantes entre si, sendo que as duas são pequenas com um orifício central em uma estrutura arredondada levemente proeminente em relação à cutícula. Contudo, a principal diferença entre elas é que o orifício da celocônica é um pouco maior que o da ampulácea como visto por Nakashini *et al.* (2009) em *Camponotus japonicus* (Formicidae), onde o orifício da celocônica possui 1,2 µm de diâmetro e o da ampulácea menos de 1 µm.

As sensilas podem também serem classificadas quanto à sua função, sendo, principalmente, mecano-, quimio-, termo- e higrorreceptora e sensíveis a CO<sub>2</sub>. As mecanorreceptoras são caracterizadas por não possuírem poros, serem inervadas por um único neurônio cujo dendrito termina na base da sensila e são capazes de responder a estímulos mecânicos como pressão, vibração e gravidade. Em todos os insetos, esse tipo de sensila pode realizar dois tipos de função, como a percepção tátil do ambiente (exterocepção) e a percepção tátil do próprio inseto (propriocepção) (CHAPMAN, 1998; GILLOTT, 2005; KLOWDEN, 2007; NAKASHINI *et al.*, 2009).

As quimiorreceptoras, por sua vez, são caracterizadas por uma inervação multineuronal e pela presença de poros em sua cutícula, com esses podendo ser únicos (uniporo) ou vários (multiporos). As sensilas multiporos são responsáveis pela olfação e são capazes de perceber odores mesmo em baixa concentração. As uniporo são responsáveis pela gustação ou quimiorrecepção por contato, têm a capacidade de detectar produtos químicos em superfície seca bem como em solução e normalmente percebem odores em maior concentração. Esses tipos de sensilas são importantes, por exemplo, na procura por alimentos, na seleção de parceiros sexuais, na escolha do local de oviposição e na interação entre castas em insetos sociais. (CHAPMAN, 1998; GILLOTT, 2005; KLOWDEN, 2007).

As funções de higró- e termorrecepção estão presentes em uma mesma sensila que não possui poro e é inervada por dois neurônios, um higrorreceptor, cujo dendrito percorre todo o comprimento da sensila e outro termorreceptor, cujo dendrito termina perto da base da estrutura. As sensilas higrorreceptoras podem ser de dois tipos: “úmida” ou “seca”. A primeira responde ao aumento da umidade, enquanto a segunda é estimulada pela diminuição da mesma (GILLOTT, 2005).

A percepção da concentração de CO<sub>2</sub> dentro dos ninhos é muito importante para insetos sociais, principalmente para aqueles cujos ninhos são subterrâneos e pouco arejados como o das formigas. Os insetos não são capazes de perceber a concentração de O<sub>2</sub>, mas a concentração de CO<sub>2</sub> está diretamente ligada a de O<sub>2</sub>, o que permite aos indivíduos do ninho avaliar se a quantidade dessa última molécula está na concentração adequada de maneira indireta, como no caso da formiga *Atta sexdens* (KLEINEIDAN *et al.*, 2000). Normalmente, as sensilas responsáveis pela percepção de CO<sub>2</sub>, como a do tipo ampulácea, são inervadas por um único neurônio caracterizado pela presença de um corpo celular grande (KLEINEIDAN *et al.*, 2000).

A sensila tricóide pode exercer tanto função de quimiorreceptor quanto de mecanorreceptor, dependendo da presença ou ausência de poros e da quantidade de neurônio que a inerva (RENTHAL *et al.*, 2003; NAKANISHI *et al.*, 2009). Já as basicônicas são exclusivamente quimiorreceptoras (NAKANISHI *et al.*, 2009), podendo ter a função de olfação quando possuem vários poros e respondem a vários tipos de hidrocarbonetos cuticulares usados para discriminar companheiras de ninho em formigas (HARA, 2003; OZAKI *et al.*, 2005; BRANDSTAETTER *et al.*, 2008). Essas

últimas também possuem função de quimiorreceptor de contato para, por exemplo, o reconhecimento de hospedeiro por fêmeas de vespas parasitas (ISIDORO *et al.*, 2001).

A sensila placóide possui função olfativa sendo crucial para a manutenção da higiene no interior dos ninhos de abelhas, pois é a estrutura responsável por perceber odores anormais de crias ou adultos mortos ou doentes (GRAMACHO *et al.*, 2003; McINDO, 1914, citada em MATIELLO, 2008). A campaniforme pode detectar temperatura, umidade e concentração de CO<sub>2</sub> (DIETZ & HUMPHREYS, 1971), enquanto a sensila celocônica é sensível à umidade (KUWABARA & TAKEDA, 1956, citado em STOR & MORAES-ALVES, 1999; REBORA *et al.*, 2007). Embora Kuwabara & Takeda (1956) tenham dito que as sensilas ampuláceas também sejam sensíveis à umidade, um estudo mais detalhado dessa sensila feito por Kleineidan *et al.* (2000) sugere que ela seja responsável por perceber variações na concentração de CO<sub>2</sub>. Esses higrorreceptores podem ser classificados como “secos” ou “úmidos”, podendo responder à diminuição ou aumento da umidade, respectivamente. Eles funcionam como mecanorreceptores, respondendo à deformação na cutícula decorrente da variação da umidade (REBORA *et al.*, 2007; GILLOTT, 2005)

Pelo exposto anteriormente, existe uma relação entre o comportamento do inseto e a distribuição, tipo e quantidade de suas sensilas antenais. Além do conhecimento das funções das antenas e sensilas, o estudo da morfologia das mesmas pode ser usado para detecção de diferenças entre subespécies de insetos, como abelhas (STORT & MORAES-ALVES, 1999), entre estágios diferentes dentro de uma mesma espécie, como em percevejos (SILVA *et al.*, 2010) e entre diferentes castas em colônias, como em formigas (NAKANISHI *et al.*, 2009).

Variações na quantidade e morfotipo das sensilas antenais podem ser usadas para diferenciação interespecífica de insetos. Por exemplo, Stort & Moraes-Alves (1998) mostraram que operárias de *S. postica* possuem um menor número de sensilas placóideas, ampuláceas e campaniformes que operárias de *A. mellifera*. Essa diferenciação também pode ser vista entre subespécies de uma mesma espécie, como em machos de diferentes subespécies de *Apis* [africana (*A. mellifera scutellata*), italiana (*A. mellifera ligustica*) e africanizada (*A. mellifera mellifera*)] que possuem números diferentes de sensilas campaniformes, ampuláceas e celocônicas (STORT & MORAES-ALVES, 1999).

Nos insetos sociais, as diferenças entre os tipos e quantidades de sensilas podem estar associadas à casta e ao sexo. Por exemplo, os machos de *A. mellifera* possuem maior número de sensilas placóides do que as operárias. Essa diferença pode ser justificada pelo fato de macho utilizar essa estrutura na procura pela rainha (STORT & MORAES-ALVES, 1999). Nas formigas *C. japonicus*, as rainhas têm mais sensilas nas antenas que as operárias, 9000 e 7500, respectivamente (NAKANISHI *et al.*, 2009).

Há poucos trabalhos relacionados às sensilas antenais de meliponídeos. Entre eles podemos citar o de Moraes (1988) que mostra que indivíduos da espécie *M. quadrifasciata* apresentam seis tipos de sensilas (placóides, basicônicas, tricóides, celocônicas, ampuláceas e campaniformes), outro trabalho que mostra que existem diferenças entre a morfologia e o número de sensilas placóides encontrados em operárias de *M. quadrifasciata* e *S. postica* (CRUZ-LANDIM, 2009). Matiello (2008) identificou as sensilas antenais de várias espécies de abelhas com diferentes graus de sociabilidade, incluindo algumas espécies da tribo Meliponini. Já Nascimento (2012), avaliou quali- e quantitativamente as sensilas antenais dos três últimos flagelômeros de *Melipona scutellaris* de diferentes altitudes.

No presente trabalho foram descritas quali- e quantitativamente as sensilas antenais dos indivíduos de diferentes sexos e castas (rainha, operária e machos n e 2n) de *M. quadrifasciata*, inclusive de macho 2n tratado com HJ. Esse tipo de indivíduo já foi descrito por Camargo (1977) que mostrou que o mesmo adota caracteres morfológicos externos semelhantes aos de rainhas (ginandromorfos). Por isso aqui eles são referidos como indivíduos “rainhóides”. Esse mesmos indivíduos também já foram denominados anteriormente de “queen-like males” por Simões (2011) e por Ferreira (2011).

## **2 – OBJETIVO**

Estudar comparativamente as sensilas antenais de indivíduos de diferentes sexos e castas, incluindo os machos diploides e rainhóides, de *M. quadrifasciata anthidioides*.

### **3 – MATERIAL E MÉTODOS**

#### 3.1 – Obtenção do Material Biológico

O material biológico foi obtido a partir de colônias de *M. quadrifasciata anthidioides* mantidas no Apiário Central da Universidade Federal de Viçosa, na cidade de Viçosa-MG.

Para a obtenção dos machos n e das fêmeas naturais, os favos de cria foram retirados dos ninhos e mantidos em placas de Petri em incubadora B.O.D. a 28°C, até sua emergência como adultos.

#### 3.2 – Produção dos machos diplóides

Favos de cria nascente de *Melipona quadrifasciata anthidioides* de colônias que estavam produzindo machos n foram retirados, colocados em placas de petri forradas com papel filtro e mantidas em incubadora B.O.D. a 28°C. Diariamente, esses favos foram desoperculados para separação dos adultos emergentes, que foram alimentados com xarope de mel (mel de *A. mellifera* diluída em água) e pólen fermentado (CAMARGO, 1974).

Rainhas e machos irmãos, que se tornaram sexualmente ativos, cada casal foram colocados em uma caixa de madeira de 14 X 8 X 5,5 cm com tampa de vidro até que houvesse a cópula.

As rainhas fecundadas foram marcadas e colocadas em placas de petri forradas com papel filtro, onde também foram colocados alimentadores com xarope de mel e pólen fermentado e algumas operárias nutrizes. Essas placas foram mantidas na incubadora por 5 a 10 dias e, diariamente, foram adicionadas mais operárias nutrizes. Depois desse período, a rainha e as operárias são transferidas para uma caixa de madeira de 16 X 16 X 13 cm para criação, contendo cerume, alimento e um favo de cria nascente de uma colônia da mesma espécie que continha somente operárias. Essas caixas foram acondicionadas a 28°C por cerca de um mês, sendo observadas, limpas providas de alimento e cinco operárias a cada dia.

Quando as rainhas se tornavam fisogástrica foram transferidas para colônias em boas condições e previamente orfanadas. Logo após a rainha iniciar a postura, um favo de cria com indivíduos em estágio larval foram retirados para análise citogenética, segundo Imai *et al.* (1988), a fim de verificar a produção de machos 2n.

### 3.3 – Produção de machos diplóides com características de rainha (rainhóide)

Para obtenção dos machos rainhóides, favos contendo larvas pré-defecantes de machos 2n foram retirados da colônia e mantidos em placa de Petri. As larvas foram retirados dos favos e colocadas em placa de Petri onde receberam a aplicação tópica de 2 µl de HJ III (SIGMA-ALDRICH) diluído em acetona na concentração de 1 µg/µl, com o auxílio de um microcapilar Drummond®, para a produção do rainhóide. Após essa aplicação, as larvas foram transferidas para placas de cultura de fundo chato contendo 24 poços, em cada poço da placa foi colocada uma célula artificial feita com cera de *A. mellifera* (cúpula).

As placas com as larvas foram identificadas com o número da colônia de origem e mantidas em estufa a 28°C. Diariamente, as larvas foram higienizadas com o auxílio de um pincel e uma pinça para evitar o acúmulo de fezes e seda envolvendo-as. Sempre que necessário as cúpulas foram substituídas por outras.

Os indivíduos foram mantidos em estufa B.O.D. a 28°C até completarem seu desenvolvimento. Os rainhóides foram identificados por possuírem genitália externa de machos e características corporais de rainha (ausência de faixas terciais amarelas, cabeça menor em relação ao comprimento do abdômen).

### 3.4 – Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Para a realização da MEV foram preparadas antenas de cinco espécimes de cada classe de indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides* (rainha, operária, machos n e 2n e rainhóide). Após a retirada das antenas direitas, elas foram fixadas em solução de glutaraldeído 2,5% e ácido pícrico 0,2% em tampão cacodilato de sódio 0,1 M e pH 7,2, acrescido de 3% de sacarose e mantidas nesse fixador até a secagem no aparelho de ponto crítico.

As amostras foram lavadas com solução fisiológica, seguido da desidratação em solução de acetona em concentrações crescentes (50% a 100%) por 7 minutos em cada uma. Em seguida, as amostras foram submetidas à secagem no ponto crítico. Após a secagem, as antenas foram montadas em suportes de alumínio para posterior metalização. Após a metalização com ouro, as amostras foram fotografadas no MEV LEO VP1430 no Núcleo de Microscopia e Microanálise da UFV.

### 3.5 – Análises da Superfície das Antenas

Foram feitas análises qualitativas e quantitativas das sensilas encontradas na superfície dorsal dos flagelômeros antenais pelo fato das sensilas estarem concentradas

nessa superfície da antena. As sensilas foram identificadas de acordo com a classificação utilizada por Marques-Silva *et al.* (2006), Nakanishi *et al.* (2009) e Frasnelli *et al.* (2010) para *D. lucida*, *C. japonicus* (Formicidae) e *A. mellifera* (Apidae), respectivamente. Na análise quantitativa, as sensilas foram contadas em uma área de tamanho fixo de 230 pixels de cada flagelômero utilizando o programa *Adobe Photoshop 7.0*, exceto para as sensilas do tipo tricóide V e VI que, como só estavam presentes na extremidade do último flagelômero, foram contadas na íntegra.

O comprimento das sensilas foi medido através de recurso do programa *Image ProPlus 4.5*. Os dados obtidos foram submetidos à uma análise de variância (ANOVA) e posteriormente ao teste de Tukey. Quando havia apenas duas variáveis, como no caso das sensilas exclusivas das fêmeas, foi usado o Teste T. Todos os testes possuem nível de significância de 5%.

Para definir a proximidade entre as classes de indivíduos, foi construído um dendograma utilizando o índice de similaridade Morisita. Esse coeficiente de similaridade leva em consideração o tipo e a quantidade de sensilas presente nas antenas dos indivíduos dessa espécie.

## 4 – RESULTADOS

A antena de *M. quadrifasciata anthidioides* é uma antena geniculada do tipo convencional composta por escapo, pedicelo e flagelo, sendo esse último composto de vários flagelômeros. Nessa espécie, o número de flagelômeros varia com o sexo, sendo que as fêmeas possuem 10 flagelômeros (Fig. 1A) enquanto que os machos n e 2n e o rainhóide, possuem 11 (Fig. 1B).

As análises morfométricas mostram que os indivíduos rainhóides possuem a maior antena (5,34 mm) enquanto as rainhas possuem a menor (4,41 mm). No caso de machos n e 2n e operárias, as antenas possuem tamanhos intermediários (5,19, 5,03, 4,64 mm, respectivamente).

Com base na morfologia das sensilas, 12 tipos antenais foram encontrados nas diferentes classes de indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides*: sensilas tricóides (ST) (tricóides do tipo I ao VI) (Figs. 2B e D, 3A-E, 4A-B), sensilas placóides (SP) (Figs. 2D, 3E, 4A, 3C), sensilas basicônicas (SB) (Figs. 3E, 4C), sensilas cétricas (CE), com poro e sem poro, (Figs. 4A, 5A-B), sensilas celocônicas (CO) (Figs. 5D-E) e sensilas ampuláceas (SA) (Figs. 5D-E).

### 4.1 – Morfologia, morfometria e quantidade de sensilas

#### 4.1.1 - Sensilas Tricóides (ST)

As ST são pêlos longos e estão inseridas em pequenas depressões em relação à cutícula, sendo que entre a cutícula e a base da sensila há uma pequena abertura circular (Fig. 3A-D, 4A-B). Entretanto, em *M. quadrifasciata anthidioides*, observamos algumas variações na estrutura dessas sensilas, o que nos possibilitou separá-las em seis tipos, do I ao VI. Em nenhum desses tipos foi observado a presença aparente de poros.

*Sensila Tricóide do tipo I (ST I)*. Esse tipo é o mais abundante entre os demais tipos de ST e é também um dos mais abundantes encontrados nas antenas da espécie (Tabela 1). A mesma também é distribuída uniformemente nos flagelômeros, com exceção do flagelômero 1, onde ela não é observada (Fig. 2A e C). Ela possui um formato de lança e a base inclinada no sentido da extremidade distal da antena (Fig. 2D, 3A, 4A, 5D).

Quanto à quantidade, as ST I são diferentes entre as classes de indivíduos ( $df=4$ ;  $F=12,38$ ,  $p<0,05$ ), sendo que as rainhas possuem o menor número de ST I ( $666,60 \pm 123,78$ ) que é diferente dos demais (sendo as operárias com  $960,00 \pm 222,56$ ; machos n

com  $1184,60 \pm 163,32$ ; machos 2n com  $1213 \pm 48,76$  e rainhóide com  $975,80 \pm 58,37$ ), separando essa casta da casta das operárias (Tab. 1). Seu comprimento também varia dependendo do indivíduo ( $df=4$ ;  $F=158,05$ ;  $p<0,05$ ), de forma que as operárias possuem as sensilas com maior comprimento ( $15,14 \pm 1,38\mu\text{m}$ ), enquanto os machos n e 2n possuem o menor comprimento ( $6,80 \pm 0,69$  e  $6,10 \pm 0,93 \mu\text{m}$ , respectivamente). Essa medida possibilitou a separação das castas femininas (rainhas e operárias) e separação dos sexos dessa espécie (Tab. 2).

*Sensila Tricóide do tipo II (ST II)*. Essa sensila é semelhante à ST I, entretanto, é muito mais fina, mas também possui a base inclinada em direção à da antena (Fig. 3B). É o terceiro tipo de sensila mais abundante encontrada na antena de *M. quadrifasciata anthidioides* (Tab. 1).

A quantidade delas é diferente entre as classes de indivíduos ( $df=4$ ,  $F=27,93$   $p<0,05$ ), separando-os em três grupos: o dos machos (n, 2n e rainhóide com  $94,20 \pm 30,95$ ;  $98,20 \pm 14,82$  e  $81,60 \pm 23,75$ , respectivamente), o das rainhas e o das operárias, com o maior número ( $152,80 \pm 16,57$  e  $216,00 \pm 30,14$ , respectivamente). Sendo assim, a quantidade de ST II é capaz de separar os sexos e as castas femininas dessa espécie (Tab. 1). Já comprimento dessa sensila separa os sexos de *M. quadrifasciata anthidioides* ( $df=4$ ;  $F=67,62$ ;  $p<0,05$ ), com as fêmeas possuindo os maiores comprimentos (sendo as rainhas com  $15,04 \pm 2,48$  e as operárias com  $13,75 \pm 1,13\mu\text{m}$ ), e os machos com os menores comprimentos (sendo os rainhóides com  $8,81 \pm 0,68$ , machos n com  $7,82 \pm 0,70$  e os 2n com  $7,35 \pm 1,01\mu\text{m}$ ) (Tab. 2).

*Sensila Tricóide do tipo III (ST III)*. Esse tipo de sensila é exclusivo do primeiro flagelômero. Ela é inclinada para a extremidade distal da antena, contudo, a sua ponta é curvada em direção à base da mesma. Essas sensilas também são achatadas lateralmente, em um formato de foice e estão presentes principalmente na metade final do flagelômero 1 (Fig. 2B, 3C).

Essas sensilas são diferentes entre as classes de indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides* tanto em comprimento ( $df=4$ ;  $F=92,29$ ;  $p<0,05$ ) quanto em quantidade ( $df=4$ ,  $F=11,99$   $p<0,05$ ), formando dois grupos distintos em cada. Contudo, o comprimento separa os indivíduos por sexo, formando os seguintes grupos: (1) fêmeas com os maiores tamanhos ( $26,75 \pm 2,20 \mu\text{m}$  para as operárias e  $26,67 \pm 3,79 \mu\text{m}$  para as rainhas) e (2) machos com os menores ( $13,94 \pm 0,85$ ,  $13,77 \pm 0,80$  e  $16,54 \pm 1,80 \mu\text{m}$  para macho 2n, n e rainhóide, respectivamente) (Tab. 2). Com relação à quantidade, os

grupos podem ser definidos assim: (1) macho 2n e rainhóide com os maiores números ( $116,8 \pm 12,71$  e  $94,2 \pm 27,23$ , respectivamente), (2) fêmeas com números intermediários ( $48,6 \pm 12,75$  para as operárias e  $52,8 \pm 11,84$  para as rainhas) e machos n com os menores números ( $77,6 \pm 22,28$ ) (Tab. 1).

*Sensila Tricóide do tipo IV (ST IV)*. Sensila reta, mas inclinada para a extremidade distal da antena, com sulcos longitudinais e em espiral. O tamanho médio de ST IV para cada classe de indivíduo pode ser observado na Tabela 2. O que se pode constatar é que quanto maior a ST IV, mais evidente são os sulcos longitudinais (Fig. 2B, 3D). Assim como a sensila ST III, essas sensilas são exclusivas do flagelômero 1, e estão mais concentradas na metade inicial dele.

O comprimento de ST IV difere entre as classes indivíduos ( $df=4$ ;  $F=10,15$ ;  $p<0,05$ ), dividindo-as em três grupos: o do macho 2n, com as menores ( $12,74 \pm 2,13\mu\text{m}$ ), o do rainhóide e operárias, com as de tamanho intermediário ( $15,50 \pm 2,75$  e  $17,40 \pm 2,21\mu\text{m}$ , respectivamente), e o dos macho n e rainhas, com as maiores ( $18,51 \pm 2,46$  e  $18,04 \pm 2,10\mu\text{m}$ , respectivamente). Sendo assim, o comprimento de ST IV pode ser utilizado para separação apenas das castas. Por outro lado, com relação à quantidade de ST IV não há diferenças entre os indivíduos ( $df=4$ ,  $F=1,54$   $p>0,05$ ) (Tab.1).

*Sensila Tricóide do tipo V (ST V)*. Essa sensila possui a morfologia semelhante à ST II. Contudo, ao contrário da ST II que possui a base inclinada em direção à extremidade da antena, a ST V possui a base perpendicular à cutícula antenal e a ponta inclinada em direção à extremidade distal da antena (Fig. 3E, 4A-B). Ela só é encontrada no último flagelômero de todas as classes de indivíduos, especificamente no quarto final dele. Interessante notar que quanto mais próxima da extremidade da antena mais curvada é essa sensila (Fig. 3E, 4A, 5D).

O maior comprimento das ST V foi observado nas rainhas ( $30,08 \pm 4,73\mu\text{m}$ ), separando-as das demais classes de indivíduos ( $df=4$ ;  $F=29,82$ ;  $p<0,05$ ), ajudando a separar as castas dessa espécie (Tab. 2). A quantidade de ST V diferiu entre as classes de indivíduos, formando três grupos diferentes, um de operárias ( $110,00 \pm 15,13$ ), outro de rainhas ( $81,33 \pm 14,57$ ) e um terceiro de machos (sendo  $48,66 \pm 3,21$ ,  $30,50 \pm 2,12$  e  $46,50 \pm 4,65$  para machos n, 2n e rainhóide, respectivamente) ( $df=4$ ;  $F= 29,34$ ;  $p<0,05$ ), sendo esse critério útil para separar tanto os sexos quanto as castas (rainhas e operárias) (Tab. 1).

*Sensila Tricóide do tipo VI (ST VI)*. Assim como a ST V, essa sensila pode ser observada no quarto final do último flagelômero. Essa tricóide é reta e encontra-se perpendicular à cutícula da antena (Fig. 3E, 4A-B).

Assim como ST V, o comprimento de ST VI separa as castas femininas de *M. quadrifasciata* anthidioides, separando o grupo das rainhas ( $32,42 \pm 4,17 \mu\text{m}$ ) de um segundo grupo, formado pelos machos (macho n com  $21,62 \pm 2,17$  e 2n com  $20,09 \pm 1,57 \mu\text{m}$ ) e pelas operárias ( $20,81 \pm 2,18 \mu\text{m}$ ) ( $df=4$ ;  $F=13,64$ ;  $p<0,05$ ) (Tab. 2). Já a quantidade dessa sensila separou os sexos dessa espécie, mas formou três grupos diferentes, um formado pelas rainhas e operárias ( $27,66 \pm 8,08$  e  $26,66 \pm 2,88$ , respectivamente), um segundo formado pelos machos n e rainhóide ( $18,00 \pm 3,60$  e  $17,50 \pm 5,19$ , respectivamente) e por último um grupo formado pelas machos 2n ( $13,00 \pm 1,41$ ) (Tab.1).

#### 4.1.2 - Sensilas Basicônicas (SB)

As sensilas basicônicas são como pêlos curtos, grossos e com as extremidades arredondadas (Fig. 2D, 3E, 4C). Foi observado nessa sensila um único poro apical (Fig. 4C). A mesma foi encontrada exclusivamente nas fêmeas e possui um comprimento médio de  $8,93 \pm 1,14\mu\text{m}$  nas operárias e  $9,23 \pm 2,02\mu\text{m}$  nas rainhas (Tab. 2), não sendo estatisticamente diferentes ( $df=18$ ;  $F=-0,40$ ;  $p>0,05$ ) quanto a esse parâmetro. Elas ocorrem principalmente nos flagelômeros centrais, mas nunca no flagelômeros 1. A quantidade delas é diferente ( $df=8$ ;  $F=16,97$ ;  $p<0,05$ ), sendo maior nas rainhas ( $58,00 \pm 1,78$ ) do que nas operárias ( $41,40 \pm 4,33$ ), separando essas duas castas (Tab. 1).

#### 4.1.3 – Sensilas Placóides (SP)

As SP são placas ovais, delimitadas por uma linha em forma de sulco e com uma leve depressão no centro em relação à cutícula (Fig. 2D, 3C e D). Esse tipo de sensila, juntamente com a ST I, é uma das mais abundantes encontradas na antena de *M. quadrifasciata anthidioides*, só não sendo encontradas no primeiro flagelômero.

As maiores sensilas desse tipo são encontradas nas operárias, com seu comprimento medindo  $15,29 \pm 1,42 \mu\text{m}$  e as menores nos machos n ( $8,09 \pm 0,64 \mu\text{m}$ ) (Tab. 2). Nesse caso temos três grupos distintos quanto ao comprimento dessas sensilas: (1) o das operárias, (2) das rainhas e (3) dos machos ( $df=4$ ;  $F=91,88$ ;  $p<0,05$ ). Quanto à quantidade, entretanto, essas sensilas são encontradas em maior número nos machos (macho n com  $1099,00 \pm 131,29$ , macho 2n com  $1186,60 \pm 46,75$  e rainhóide com

1087,20 ± 61,19), separando-os em um grupo distinto das fêmeas (15,29 ± 1,42 e 13,64 ± 1,01 para operárias e rainhas, respectivamente) (df=4, F=47,00 p<0,05) (Tab.1). Tanto o comprimento quanto a quantidade são responsáveis por separar o sexo de *M. quadrifasciata anthidioides* com relação às sensilas placóides antenais. Contudo, o comprimento também pode ser responsável pela separação das castas femininas.

#### 4.1.4 – Sensilas Céticas (CE)

Ao contrário do observado nas ST, que estão inclinadas para a extremidade antenal, as sensilas céticas são menos inclinadas e com a sua extremidade levemente inclinada para a sua base (Fig. 2D, 4A, 5A e B). Apesar de serem semelhantes às ST, elas possuem sua extremidade levemente arredondada, diferente das outras que possuem a extremidade afilada. Essas sensilas ocorrem com mais frequência próximas às laterais da antena de todas as classes de indivíduos. Em *M. quadrifasciata anthidioides*, elas podem ser separadas em duas categorias: sensila cética sem poro e uniporo.

A primeira é vista nos machos (n, 2n e rainhóide) (Fig. 5A) e não há diferença significativa entre eles quanto ao número (df=27; F=1,70; p>0,05) e o comprimento (df=27; F=0,79; p>0,05) dessa sensila (Tab. 1 e 2). A segunda é encontrada nas fêmeas (rainhas e operárias) e é caracterizada por possuir um poro apical (Fig. 5B). Há diferença na quantidade dessa sensila entre as castas femininas (df=8; F=-3,01; p<0,05), com as rainhas (21,6 ± 7,56) possuindo uma maior quantidade que as operárias (11,2 ± 1,48), porém, não há diferença quanto ao comprimento delas (17,10 ± 3,09 e 18,69 ± 2,10 para as operárias e as rainhas, respectivamente) (df=18; F=-1,33; p>0,05) (Tab. 1).

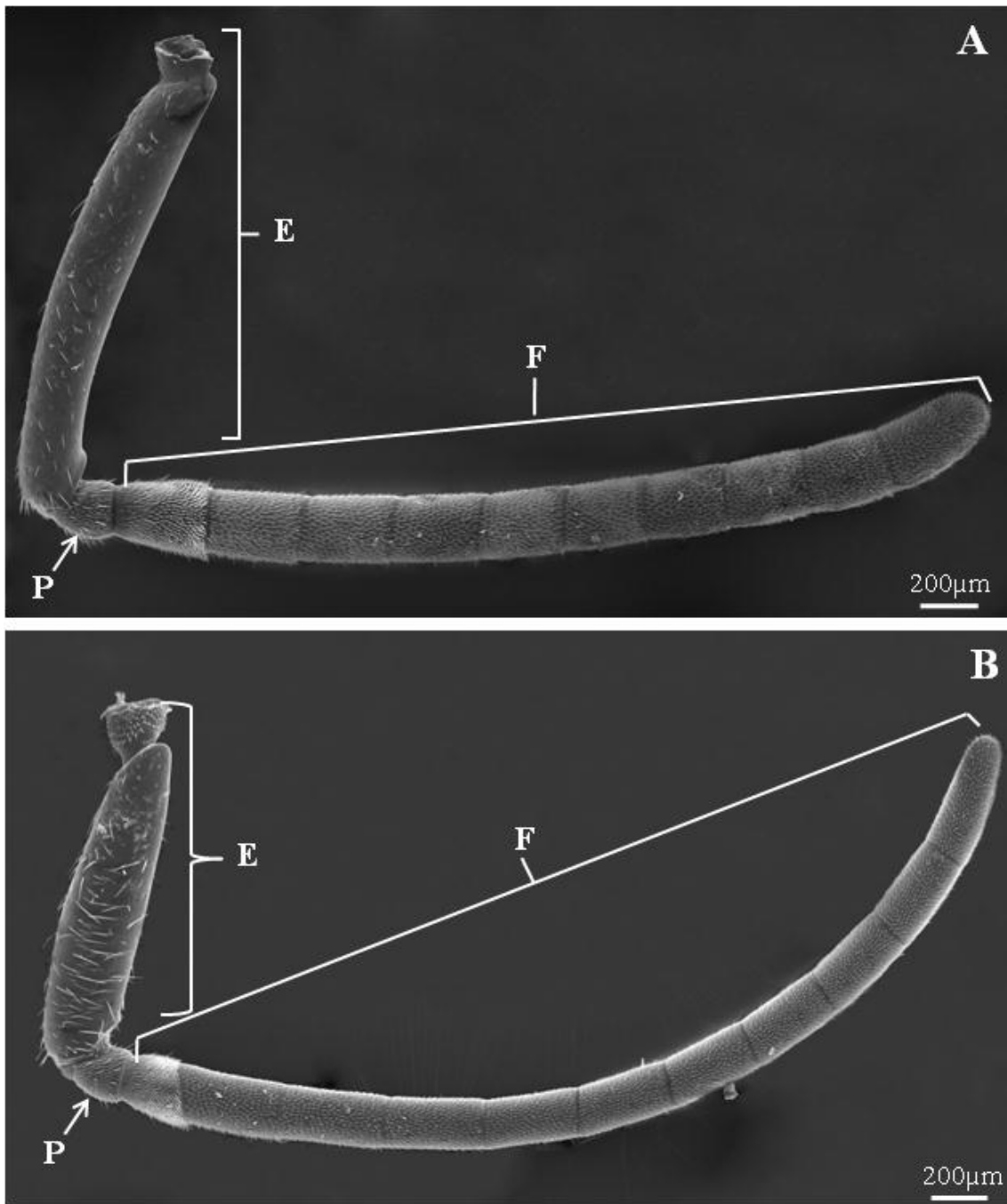
#### 4.1.5 – Sensilas Celocônicas (CO) e Ampuláceas (SA)

Esses dois tipos de sensilas são muito semelhantes entre si, sendo pequenas, levemente arredondadas, levemente deprimidas em relação à cutícula e com um orifício central (Fig. 5D-E). A diferença entre as duas está no diâmetro do orifício central, que nas celocônicas são maiores que das ampuláceas (1,72µm nas operárias e 2,51µm nas rainhas para as celocônicas e 0,52µm nas operárias e 0,73µm nas rainhas para as ampuláceas). Vale ressaltar que essas sensilas são exclusivas das fêmeas, de forma que as ampuláceas foram observadas apenas próximo à extremidade da antena, no último flagelômero, mais especificamente agrupadas na sua região lateral direita. As celocônicas também são encontradas mais próximas às laterais, mas podem ser observada do flagelômero dois ao 10, dependendo do indivíduo, embora seja mais

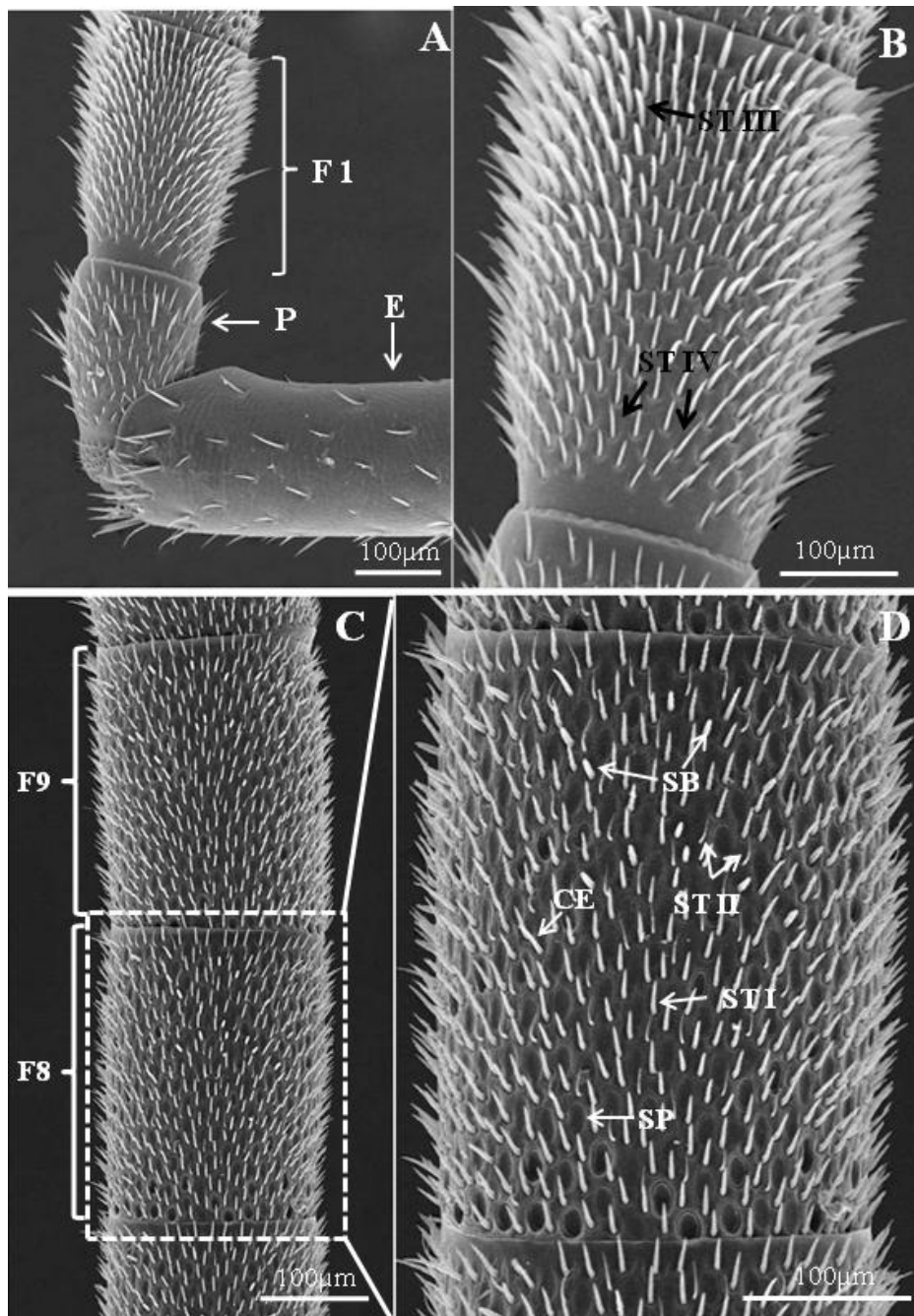
abundante próximo à extremidade da antena. Como essas sensilas foram encontradas em pequena quantidade elas não foram incluídas nas análises estatísticas.

#### 4.2 – Análise de Similaridade de Morisita

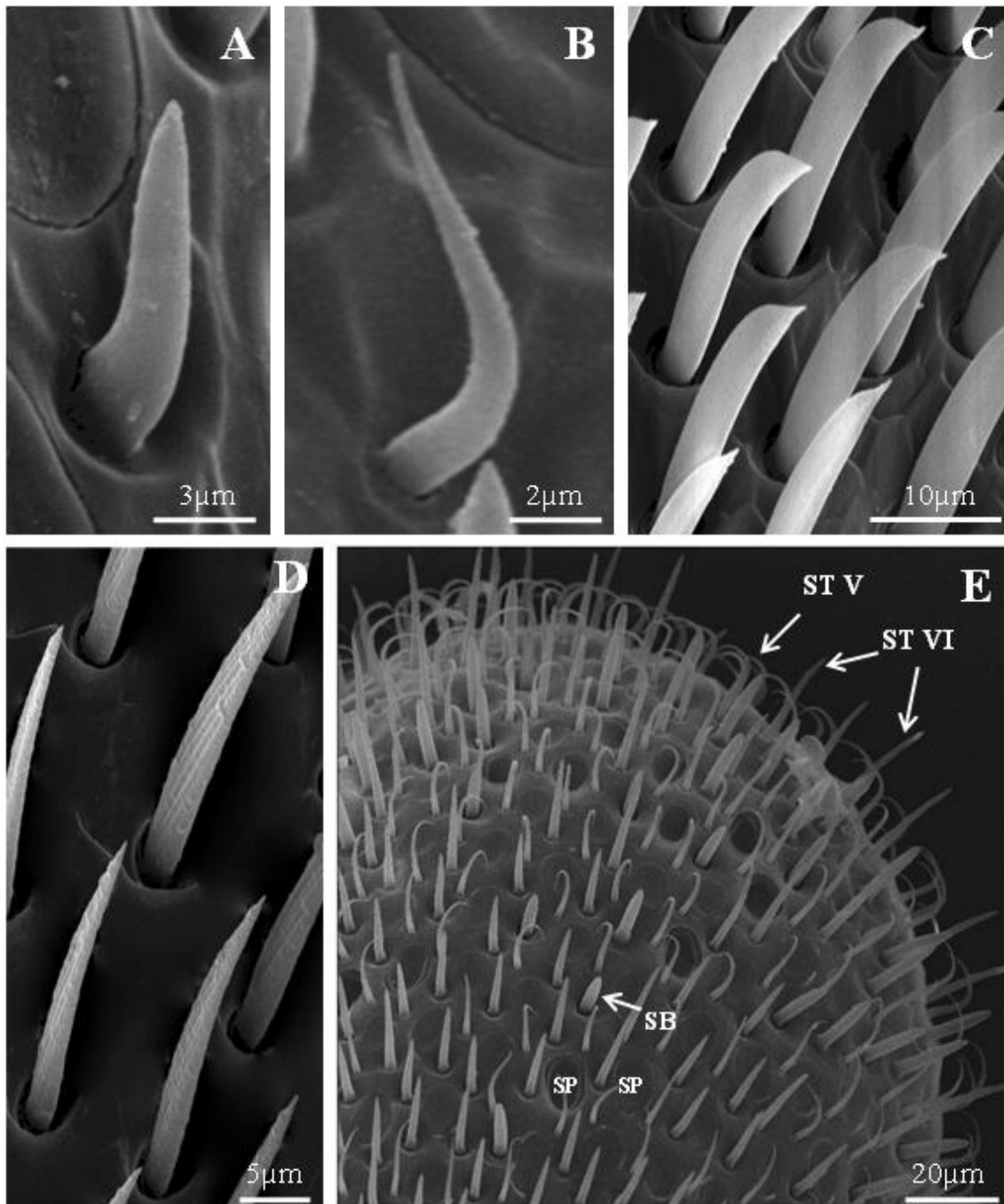
O flagelo antenal do rainhóide é composto de 11 flagelômeros, assim com o dos demais machos de *M. quadrifasciata anthidioides*. Através da análise considerando a variedade e a quantidade das sensilas foi possível formar um dendograma onde mostra que os rainhóides se agrupam junto com os outros machos, sendo mais semelhante aos machos 2n. No Índice de Similaridade de Morisita, quanto mais próximo de 1 mais similares são as variáveis. Dessa forma, também é importante notar que os machos são mais semelhantes entre si que as fêmeas (Fig. 6; Tab. 3).



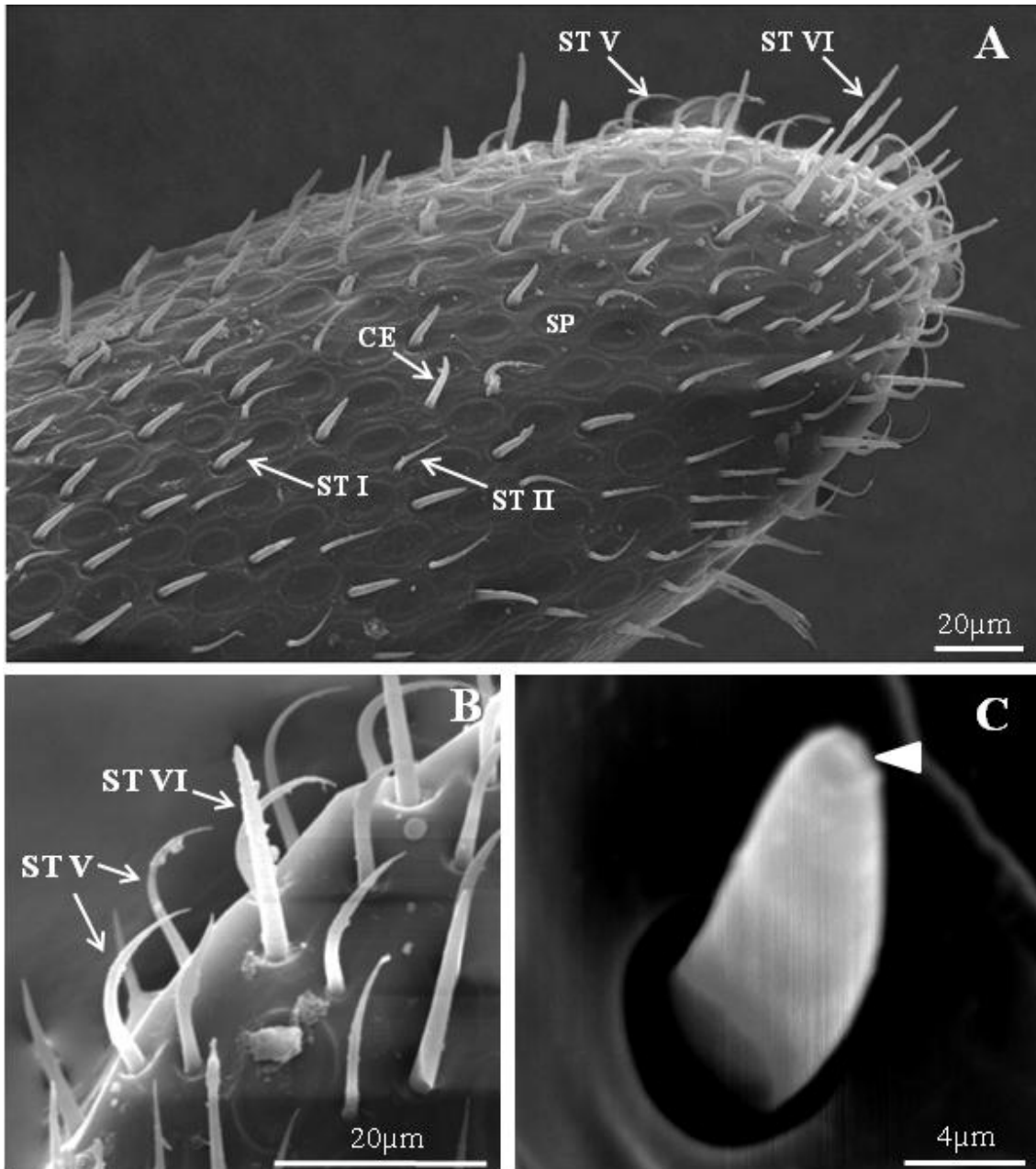
**Figura 1.** Micrografias eletrônicas de varredura de antenas de *M. quadrifasciata anthidioides* (vista dorsal). **A:** antena de operária e **B:** antena de macho rainhóide, mostrando o escapo (E), pedicelo (P) e flagelo (F) subdividido em 10 e 11 flagelômeros, respectivamente.



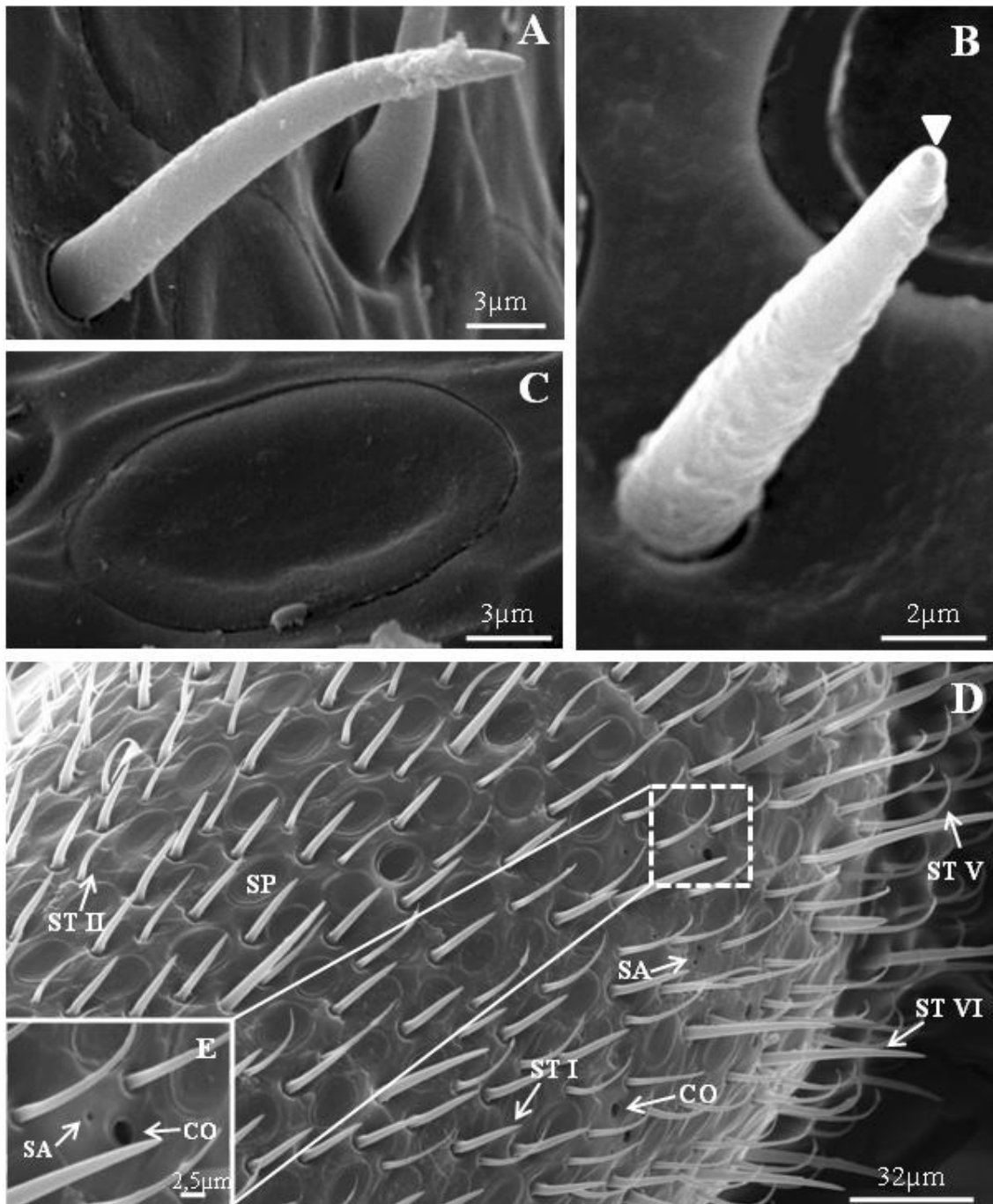
**Figura 2.** Micrografias eletrônicas de varredura mostrando detalhes da superfície dorsal da antena de *M. quadrifasciata anthidioides*. **A:** parte proximal da antena de uma rainha mostrando o escapo, pedicelo e flagelômero 1. **B:** flagelômero 1 (F1) da antena de uma rainha mostrando as sensilas tricóides tipo III (ST III) e IV (ST IV). **C:** flagelômeros 8 (F8) e 9 (F9) de operária. **D:** detalhe do flagelômero 8 mostrando as sensilas placóides (SP), cétricas (CE) com poro apical, basicônicas (SB), tricóides dos tipos I (ST I) e II (ST II).



**Figura 3.** Micrografias eletrônicas de varredura mostrando detalhes das sensilas antenais de *M. quadrifasciata anthidioides*. **A:** sensila tricóide tipo I (ST I) de macho 2n. **B:** sensilas tricóide tipo II (ST II) de macho n. **C:** sensila tricóide tipo III (ST III) de operária. **D:** sensila tricóide tipo IV (ST IV) de rainha. **E:** extremidade do flagelômero 10 (último flagelômero) de rainha mostrando as sensilas tricóides dos tipos V (ST V) e VI (ST VI), basicônicas (SB) e placóides (SP).



**Figura 4.** Micrografias eletrônicas de varredura mostrando detalhes das sensilas antenais de *M. quadrifasciata anthidioides*. **A:** extremidade do flagelômero 11 (último flagelômero) de um rainhóide mostrando as sensilas tricóides dos tipos I (ST I), II (ST II), V (ST V) e VI (ST VI), placóides (SP) e cética (CE) sem poro apical. **B:** sensilas tricóides tipo V (ST V) e tipo VI (ST VI) de um rainhóide. **C:** sensila basicônica de uma operária com um poro apical (cabeça de seta).



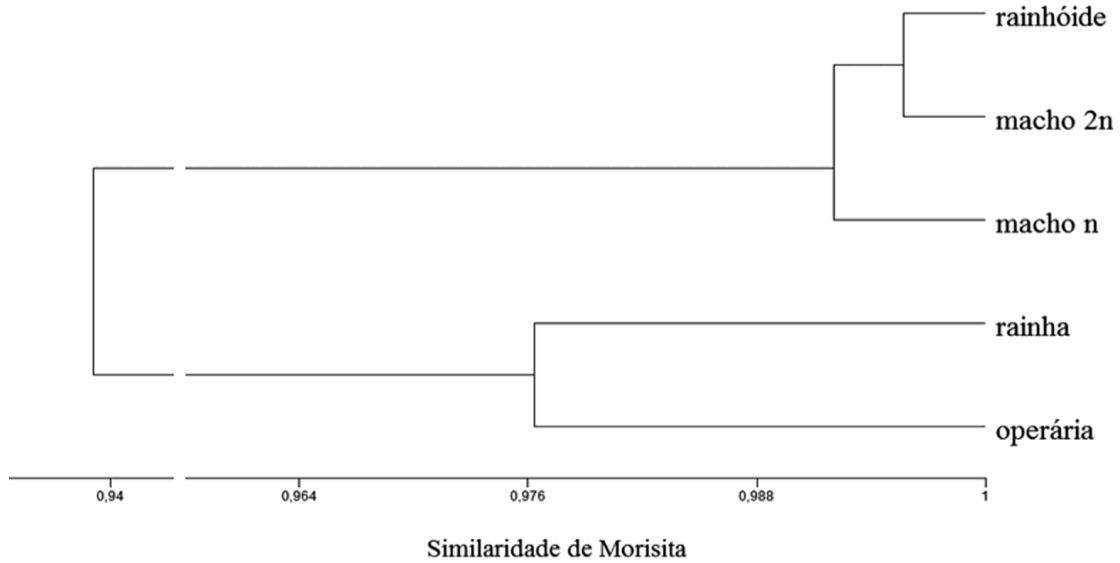
**Figura 5.** Micrografias eletrônicas de varredura mostrando detalhes de sensilas antenais de *M. quadrifasciata anthidioides*. **A:** sensila cética sem poro apical de macho 2n. **B:** sensila cética de rainha com um poro apical (cabeça de seta). **C:** sensila placóide (SP) de macho 2n. **D:** flagelômero 10 de rainha mostrando sensilas tricóides dos tipos I (ST I), II (ST II), V (ST V) e VI (ST VI), placóides (SP), celocônicas (CO) e ampuláceas (SA). **E:** sensilas celocônicas (CO) e ampuláceas (SA) de rainha.

**Tabela 1.** Números de sensilas antenais em cada classe de indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides*. Diferentes letras na mesma coluna indicam diferenças significativas. ANOVA,  $p < 0,05$ .

Categoria	Número de sensilas									
	Tricóide I	Tricóide II	Tricóide III	Tricóide IV	Tricóide V	Tricóide VI	Cética uniporo	Cética aporo	Placóide	Basicônica
operária	960,00 ( $\pm 222,56$ ) <sup>b</sup>	216,00 ( $\pm 30,14$ ) <sup>a</sup>	48,60 ( $\pm 12,75$ ) <sup>a</sup>	42,80 ( $\pm 9,03$ ) <sup>a</sup>	110,00 ( $\pm 15,13$ ) <sup>a</sup>	26,66 ( $\pm 2,88$ ) <sup>a</sup>	11,20 ( $\pm 1,48$ ) <sup>a</sup>	-	500,40 ( $\pm 123,26$ ) <sup>a</sup>	41,40 ( $\pm 4,33$ ) <sup>a</sup>
rainha	666,60 ( $\pm 123,78$ ) <sup>a</sup>	152,80 ( $\pm 16,57$ ) <sup>b</sup>	52,80 ( $\pm 11,84$ ) <sup>a</sup>	36,20 ( $\pm 6,97$ ) <sup>a</sup>	81,33 ( $\pm 14,57$ ) <sup>b</sup>	27,66 ( $\pm 8,08$ ) <sup>a</sup>	21,60 ( $\pm 7,56$ ) <sup>b</sup>	-	508,00 ( $\pm 154,16$ ) <sup>a</sup>	58,00 ( $\pm 1,78$ ) <sup>b</sup>
macho n	1184,60 ( $\pm 163,32$ ) <sup>b</sup>	94,20 ( $\pm 30,95$ ) <sup>c</sup>	77,60 ( $\pm 22,28$ ) <sup>a</sup>	42,80 ( $\pm 20,81$ ) <sup>a</sup>	48,66 ( $\pm 3,21$ ) <sup>c</sup>	18,00 ( $\pm 3,60$ ) <sup>b</sup>	-	23,60 ( $\pm 4,56$ ) <sup>a</sup>	1099,00 ( $\pm 131,29$ ) <sup>b</sup>	
macho 2n	1213,00 ( $\pm 48,76$ ) <sup>b</sup>	98,20 ( $\pm 14,82$ ) <sup>c</sup>	116,80 ( $\pm 12,71$ ) <sup>b</sup>	56,00 ( $\pm 24,08$ ) <sup>a</sup>	30,50 ( $\pm 2,12$ ) <sup>c</sup>	13,00 ( $\pm 1,41$ ) <sup>c</sup>	-	29,00 ( $\pm 2,54$ ) <sup>a</sup>	1186,60 ( $\pm 46,75$ ) <sup>b</sup>	
rainhóide	975,80 ( $\pm 58,37$ ) <sup>b</sup>	81,60 ( $\pm 23,75$ ) <sup>c</sup>	94,20 ( $\pm 27,23$ ) <sup>b</sup>	31,40 ( $\pm 15,5$ ) <sup>a</sup>	46,50 ( $\pm 4,65$ ) <sup>c</sup>	17,50 ( $\pm 5,19$ ) <sup>b</sup>	-	24,40 ( $\pm 6,87$ ) <sup>a</sup>	1087,20 ( $\pm 61,19$ ) <sup>b</sup>	

**Tabela 2.** Comprimento de cada sensila antenal de cada classe de indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides*. Diferentes letras na mesma coluna indicam diferenças significativas. ANOVA,  $p < 0,05$ .

Categoria	Comprimento das sensilas ( $\mu\text{m}$ )											
	Tricóide I	Tricóide II	Tricóide III	Tricóide IV	Tricóide V	Tricóide VI	Cética uniporo	Cética aporo	Placóide	Basicônica	Celocônica	Ampulácea
operária	15,14 ( $\pm 1,38$ ) <sup>a</sup>	13,75 ( $\pm 1,13$ ) <sup>a</sup>	26,75 ( $\pm 2,20$ ) <sup>a</sup>	17,40 ( $\pm 2,21$ ) <sup>a</sup>	19,63 ( $\pm 1,25$ ) <sup>b</sup>	20,81 ( $\pm 2,18$ ) <sup>b</sup>	17,10 ( $\pm 3,09$ ) <sup>a</sup>	-	15,29 ( $\pm 1,42$ ) <sup>a</sup>	8,93 ( $\pm 1,14$ ) <sup>a</sup>	1,72 ( $\pm 0,40$ )	0,52 ( $\pm 0,15$ )
rainha	13,78 ( $\pm 1,39$ ) <sup>b</sup>	15,04 ( $\pm 2,48$ ) <sup>a</sup>	26,67 ( $\pm 3,79$ ) <sup>a</sup>	18,04 ( $\pm 2,10$ ) <sup>b</sup>	30,08 ( $\pm 4,73$ ) <sup>a</sup>	32,42 ( $\pm 4,17$ ) <sup>a</sup>	18,69 ( $\pm 2,10$ ) <sup>a</sup>	-	13,64 ( $\pm 1,01$ ) <sup>b</sup>	9,23 ( $\pm 2,02$ ) <sup>a</sup>	2,51 ( $\pm 0,08$ )	0,73 ( $\pm 0,17$ )
macho n	6,80 ( $\pm 0,69$ ) <sup>c</sup>	7,82 ( $\pm 0,70$ ) <sup>b</sup>	13,77 ( $\pm 0,80$ ) <sup>b</sup>	18,51 ( $\pm 2,46$ ) <sup>b</sup>	19,26 ( $\pm 2,22$ ) <sup>b</sup>	21,62 ( $\pm 2,17$ ) <sup>b</sup>	-	8,43 ( $\pm 1,35$ ) <sup>a</sup>	8,09 ( $\pm 0,64$ ) <sup>c</sup>	-	-	-
macho 2n	6,10 ( $\pm 0,93$ ) <sup>c</sup>	7,35 ( $\pm 1,01$ ) <sup>b</sup>	13,94 ( $\pm 0,85$ ) <sup>b</sup>	12,74 ( $\pm 2,13$ ) <sup>c</sup>	19,07 ( $\pm 2,61$ ) <sup>b</sup>	20,09 ( $\pm 1,57$ ) <sup>b</sup>	-	8,55 ( $\pm 1,20$ ) <sup>a</sup>	8,63 ( $\pm 1,16$ ) <sup>c</sup>	-	-	-
rainhóide	8,26 ( $\pm 0,51$ ) <sup>d</sup>	8,81 ( $\pm 0,68$ ) <sup>b</sup>	16,54 ( $\pm 1,80$ ) <sup>b</sup>	15,50 ( $\pm 2,75$ ) <sup>a</sup>	19,09 ( $\pm 1,87$ ) <sup>b</sup>	27,00 ( $\pm 8,46$ ) <sup>b</sup>	-	9,06 ( $\pm 1,00$ ) <sup>a</sup>	9,31 ( $\pm 0,95$ ) <sup>c</sup>	-	-	-



**Figura 6.** Dendograma de similaridade de Morisita considerando a quantidade e os tipos das sensilas antenais presentes nas diferentes classes de indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides*. Análise de Cluster método UPGMA.

**Tabela 3.** Matriz de similaridade de Morisita considerando a quantidade e os tipos de sensilas presentes nas classes de indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides*.

	operária	rainha	macho n	macho 2n	rainhóide
operária	1				
rainha	0,976	1			
macho n	0,931	0,964	1		
macho 2n	0,924	0,96	0,994	1	
rainhóide	0,905	0,95	0,99	0,996	1

## 5 – DISCUSSÃO

A organização da antena de *M. quadrifasciata anthidioides* é similar a de outros himenópteros sociais, como por exemplo, *A. mellifera* que possui escapo, pedicelo e flagelo que é composto por 10 flagelômeros nas fêmeas e 11 nos machos (ESSLEN & KAISLING, 1976). Esse dimorfismo sexual em relação ao número de flagelômeros pode ser observado em algumas formigas do gênero *Camponotus* (NAKANISHI *et al.*, 2009; MYSORE *et al.*, 2010) e na espécie *D. lucida* (MARQUES-SILVA *et al.*, 2006). Porém, esse dimorfismo antenal não é regra se considerarmos a ordem Hymenoptera, pois, não é encontrado nos indivíduos das vespas parasitas *M. croceipes* e *Cotesia marginiventris* (Braconidae), onde a antena de ambos os sexos possui 16 flagelômeros (DAS *et al.*, 2010).

Entre as sensilas encontradas no flagelo antenal dos indivíduos de *M. quadrifasciata anthidioides*, as mais abundantes foram, em ordem, as ST I e as placóides. As placóides são encontradas em maior quantidade nos machos, sendo cerca de duas vezes mais abundantes que nas fêmeas. Uma maior quantidade de sensilas placóides nos machos não é exclusividade dessa espécie, sendo também o caso do parasitóide *M. croceipes* (OCHIENG *et al.*, 2000). Apesar das ST I serem as sensilas mais abundantes em *M. quadrifasciata anthidioides*, o mesmo não é visto em *C. japonicus*, onde a tr-I, que é a sensila correspondente a ST I, é a segunda sensila mais abundante nessa espécie. Por outro lado, as ST I e as tr-I estão presente em maior quantidade nas antenas das rainhas em comparação com as demais castas e sexo (NAKANISHI *et al.*, 2009).

A grande quantidade de sensilas tricóides não é exclusividade dessa espécie de abelha social, sendo que várias espécies de abelhas solitárias da tribo Emphorini possuem esse tipo de sensilas como o mais abundante no seu flagelo antenal (GALVANI *et al.*, 2012). Essa grande quantidade também é observada nas vespas parasitoides *M. croceipes* e *C. marginiventris* (DAS *et al.*, 2010) e em *Aphidius rhopalosiphi* (Braconidae), onde essas sensilas estão mais abundantes nas fêmeas (BOURDAIS *et al.*, 2006), enquanto que em *C. japonicus*, diferentemente das sensilas tricóides são as céticas as mais abundantes para ambos os sexos e castas (NAKANISHI *et al.*, 2009).

Vários subtipos de sensilas tricóides foram encontrados no flagelo antenal da espécie em estudo, mas ao contrário do descrito por alguns autores onde elas estão

inseridas em um soquete que as deixam elevadas em relação ao nível da cutícula (DAS *et al.*, 2010; MENG *et al.*, 2012;), as sensilas tricóides de *M. quadrifasciata anthidioides* estão inseridas em pequenas depressões em relação à cutícula. A ST I possui morfologia muito semelhante à sensila tricóide tr-I, descrita por Nakashini *et al.* (2010) para *C. japonicus*, de maneira que tr-I também possui o formato de uma lança inclinada no sentido da extremidade da antena. Diferente do encontrado em *M. quadrifasciata anthidioides*, nessa espécie de formiga, essa sensila possui vários poros dispostos em fileiras (NAKASHINI *et al.*, 2010). Por apresentar poros, esse tipo de sensila função é considerada olfativa (ZACHARUK, 1985). Dessa forma, é provável que ST I também tenha essa função em *M. quadrifasciata anthidioides*, apesar de aqui não ter sido verificada a presença de poros. Outra característica que dá suporte ao fato de que ST I desempenhe essa função é que Shanbhag *et al.* (1999) observaram que sensilas tricóides de base mais larga geralmente possuem função olfativa, e no caso de *M. quadrifasciata anthidioides*, essa também é a sensila tricóide com a base mais larga.

Através das análises de Similaridade de Morisita, a quantidade de ST agrupou as operárias e os machos em mesmo grupo de semelhança. Isso talvez ocorra porque, assim como as operárias, os machos do gênero *Melipona* também forrageiam. Isso acontece após deixarem a colônia, quando eles têm que viver por conta própria e forragear para conseguirem alimento (VELTHUIS *et al.*, 2005). Nesse sentido, a ST I, com função olfativa, poderia auxiliar na detecção de odores da fonte de alimento. Como a rainha, só sai da colônia para o vôo nupcial, a ST I não desempenharia esse papel.

Semelhante à ST II de *M. quadrifasciata anthidioides*, foi observada em *C. japonicus* uma ST II mais fina, embora maior que as de *M. quadrifasciata anthidioides*. Nesses dois casos essa sensila é mais abundante nas fêmeas (NAKANISHI *et al.*, 2009). Entretanto, em *C. japonicus*, a ST II possui poros, enquanto que em *M. quadrifasciata anthidioides* eles mais uma vez não foram observados. Uma sensila semelhante a ST II, e que também não possui poros, foi observada em duas espécies de parasitóides de ovos de Curculionidae, *Anaphes victus* e *Anaphes listronoti* (Hymenoptera: Mymaridae). Por estarem presentes nesse grupo específico de insetos, essas sensilas foram relacionadas com a função mecanorreceptora (van BAAREN *et al.*, 1999). Em algumas abelhas da tribo Emphorini também foram observadas sensilas semelhantes a ST II, chamadas sensilas tricóides B (ST B), distribuídas em toda região dorsal do flagelo, exceto o flagelômero 1. Como essa ST B não apresentou coloração positiva para nitrato de prata,

ela foi considerada uma sensila não porosa (GALVANI *et al.*, 2011). Por estar distribuída por quase toda superfície antenal de *M. quadrifasciata anthidioides* e por serem consideradas mecanorreceptoras, a ST II poderiam auxiliar as abelhas durante o vôo, indicando talvez a posição do vento.

A ST III foi alternativamente classificada como sensila antenal falciforme por Matiello (2008) em várias espécies de abelhas. E, ao contrário de *M. quadrifasciata anthidioides* que só possui essa sensila no primeiro segmento do flagelo, em outras espécies de abelhas, tais como *Oxea flavescens* (Andrenidae), *Megalopta insignia* (Halictidae), esse tipo de sensila aparece em outros flagelômeros (MATIELLO, 2008). Galvani *et al.* (2012) descreveram uma sensila com formato semelhante a ST III, que chamaram de cerdas. Contudo, essas apresentavam ranhuras longitudinais e não possuíam poros, de maneira que foi atribuída a elas a função de mecanorrecepção. Por essa sensila se localizar no primeiro flagelômero desses himenópteros pode ser mesmo que ela desempenhe função de identificação da posição da antena (OCHIENG *et al.*, 2000).

As ST IV de *M. quadrifasciata anthidioides* são caracterizadas pela presença de sulcos longitudinais e em espiral. Morfologia semelhante foi observada em outras espécies de abelhas, como *Melipona bicolor* e *Melitoma segmentaria* (MATIELLO, 2008). Segundo essa autora, essa sensila provavelmente possui função mecanorreceptora graças capacidade de movimento presente na base de sua estrutura, e também quimiorreceptora, quando os sulcos abrigam poros. Entretanto, a função de quimiorrecepção foi descartada em sensilas tricóides sulcadas presente em vespas parasitas *Anastatus japonicus* (Hymenoptera: Eupelmidae), *M. croceipes* e *C. margiventris* (Hymenoptera: Braconidae) e em abelhas da tribo Emphorini, onde não foi verificada a presença de poros sendo atribuída a essas sensilas a função de mecanorrecepção (OCHIENG *et al.*, 2000; DAS *et al.*, 2010; GALVANI *et al.*, 2012; MENG *et al.*, 2012). Em *M. quadrifasciata anthidioides* é possível também que a ST IV tenha função de mecanorrecepção por estar presente no primeiro flagelômero da antena e próximo ao pedicelo, sendo, portanto, proprioceptora, de maneira a auxiliar na percepção da posição da antena em relação à cabeça como descrito para outros himenópteros (OCHIENG *et al.*, 2000).

Sensilas semelhantes a ST V foram descritas em *M. scutellares* (Hymenoptera: Apidae) e foram chamadas de sensilas curvadas, onde foi vista uma variação das

sensilas nessa espécie em duas altitudes (200m de altitude e acima de 900m). Os indivíduos encontrados na menor altitude apresentavam menor quantidade de sensilas curvadas do que indivíduos presentes em localidades com maior altitude, o que pode representar uma adaptação a essa altitude (NASCIMENTO, 2012). Al Ghamdi (2006), Zakaria e Allam (2007) e Frasnelli *et al.* (2010) descreveram essa sensila como sensila tricóide B em abelhas melíferas, contudo elas estavam distribuídas em vários flagelômeros da antena e não foram consideradas quimiorreceptoras. Cruz-Landim (2009), entretanto, em sua revisão, descreveu essas sensilas em *A. mellifera*, *M. quadrifasciata* e *S. postica* como estruturas de extremidade curvada e paredes finas, tidas como quimiorreceptoras. As ST V ocorrem em maior quantidade nas fêmeas, podendo assim ser sensíveis aos hidrocarbonetos cuticulares (Blomquist & Bagnères, 2010) das companheiras de ninho principalmente de operárias, pelo fato delas permanecerem a maior parte da vida dentro do ninho. Entretanto, elas estão presentes nos machos também, pois eles passam parte da vida, mesmo que pequena, dentro do ninho, podendo, inclusive, reconhecer suas irmãs e desempenhar algumas tarefas dentro da colônia (tais como desidratação de néctar, trabalho com cerume, defesa do ninho, etc.) (revisado por NOGUEIRA-NETO, 1997).

Assim como a ST V, a ST VI também ocorre no quarto final do último flagelômero. Essas ST de extremidade reta também foram descritas em *M. scutellaris*, sendo mais abundante em indivíduos encontrados em altitude de 200m que em indivíduos que vivem em altitudes acima de 900m, o que novamente pode representar uma adaptação a essa altitude e aos fatores associados a ela, como maior incidência de ventos que podem dissipar mais os odores (NASCIMENTO, 2012). Baseado nisso se pode supor que a ST VI seja responsável pela percepção da velocidade e/ou direção do vento em *M. quadrifasciata anthidioides*.

As sensilas basicônicas são estruturas olfativas comuns em muitos grupos de insetos (MUSTAPARTA, 1973) e são caracterizadas por serem quimiorreceptoras, podendo ser consideradas receptoras olfativas, quando possuem vários poros, ou quimiorreceptora de contato, quando possuem apenas um poro (CHAPMAN, 1982; ZACHARUK, 1985). Em *M. quadrifasciata anthidioides* essas sensilas foram encontradas apenas nas fêmeas, possuindo um poro, o que possivelmente confere a ela a função de quimiorrecepção de contato, corroborando o observado em outras abelhas (ESSLEN & KAISLING, 1976; NISHINO *et al.*, 2009; FRASNELLI *et al.*, 2010). A

ausência das mesmas foram observadas em machos também de formigas (NAKANISHI *et al.*, 2009; MYSORE *et al.*, 2010). Nas formigas, as sensilas basicônicas podem exercer a função de quimiorreceptores de hidrocarboneto cuticulares, o que auxilia no reconhecimento de companheiras do ninho (OZAKI *et al.*, 2005; NAKANISHI *et al.*, 2009). Função semelhante possivelmente pode ser exercida pelas basicônicas das abelhas do presente trabalho.

Sensilas placóides são exclusivamente olfativas, sendo chamadas inclusive de discos ou placas olfativas, e são um dos tipos de sensila mais abundantes nas abelhas (McINDOO, 1914, citado por GRAMACHO *et al.*, 2003; OCHIENG *et al.*, 2000; revisado por CRUZ-LANDIM, 2009). Em *Bombus terrestris* (Apidae), foi verificada que quanto maior a antena da operária, e por conseqüência a quantidade das SP, maior é a capacidade olfativa dessas fêmeas (SPAETHE *et al.*, 2007). Foi ressaltado por Ochieng *et al.* (2000) que essas sensilas são utilizadas pelas fêmeas de vespas parasitóides na percepção de voláteis de plantas, que a auxilia na localização de um hospedeiro. Além disso, Gramacho *et al.* (2003) não encontraram diferença na quantidade de SP em abelhas melíferas africanizadas de colônias consideradas higiênicas e não-higiênicas, mesmo considerando que as mesmas desempenhem importante papel na detecção de crias doentes, feridas ou mortas.

Em *M. quadrifasciata anthidioides*, os machos possuem cerca do dobro de SP presentes nas fêmeas. É possível que nos machos essas sensilas estejam envolvidas na detecção de feromônios femininos, como é o caso de vespas parasitóides (OCHIENG *et al.*, 2000), principalmente no que diz respeito às rainhas virgens e recém-emergidas que são altamente atraentes, mais até que as acasaladas (revisado por EICKWORT & GINSBERG, 1980 e por NOGUEIRA-NETO, 1997). No entanto, as operárias também podem utilizar essas sensilas para detectar as rainhas recém-emergidas que se tornarem atrativas dentro do ninho. Assim essas rainhas deixariam de circular livremente pela colônia e passariam a enfrentar reações agressivas das operárias, podendo ser aprisionadas em *câmaras reais* ou potes vazios, e algumas espécies (revisado por NOGUEIRA-NETO, 1997). O fato das fêmeas de *M. quadrifasciata anthidioides* possuírem menor quantidade da SP pode ser justificado pelas mesmas terem que detectar o feromônio da rainha recém-emergida em um ambiente muito menor que o macho, que geralmente o faz em ambientes abertos.

As sensilas cétricas também apresentam dimorfismo sexual entre machos e fêmeas de *M. quadrifasciata anthidioides*. Nas fêmeas elas apresentam um poro terminal, enquanto que nos machos eles estão ausentes. Essas sensilas uniporo foram descritas em formigas do gênero *Camponotus* e para *A. mellifera* e foram consideradas quimiorreceptoras de contato (NAKANISHI *et al.*, 2009; FRASNELLI *et al.*, 2010). Essas sensilas em *Camponotus* apresentaram finas estrias longitudinais, o que não foi observado em *M. quadrifasciata anthidioides*.

A posição das sensilas cétricas levemente inclinada em direção à base da antena e contrária às demais sensilas em *M. quadrifasciata anthidioides*, poderia facilitar o contato das sensilas cétricas com objetos e superfícies externas (NAKANISHI *et al.*, 2009). Isso facilitaria o reconhecimento de companheiras de ninho pelas operárias da guarda, distinguindo-as de invasoras (INOUE *et al.*, 1999; STORT, 2002). Diferentemente das fêmeas, nos machos de *Melipona*, essas sensilas podem ser consideradas mecanorreceptoras devido à ausência de poros. Ochieng *et al.* (2000) consideraram as sensilas cétricas da vespa *M. croceipes* (Braconidae) como sendo mecanorreceptor e possivelmente proprioceptor que percebe o movimento e a posição da antena. Entretanto, de acordo com nossa interpretação, essa função de percepção da posição da antena não poderia ser executada pelas sensilas cétricas dos machos de *M. quadrifasciata anthidioides*, pois essas sensilas estão presentes em toda antena e não próximo ao pedicelo.

As sensilas celocônicas são higrorreceptoras, mas também com possível função de termorrecepção associada (REBORA, *et al.*, 2007). Em *M. quadrifasciata anthidioides* elas são encontradas somente nas fêmeas, sendo provavelmente muito importante para as operárias e rainhas (que precisam forragear atrás de recursos alimentares e sair da colmeia em um voo nupcial, respectivamente) (NOGUEIRA-NETO, 1997), uma vez que 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; WEIDENMULLER *et al.*, 2002).

Alguns autores classificam a função da sensila ampulácea como sendo receptora de CO<sub>2</sub> e de umidade e/ou temperatura (KUWABARA & TAKEDA, 1956; LACHER, 1964), entretanto, Kleineidan *et al.* (2000) as descreveram extensivamente em *Atta sexdens* e constataram sua função de receptor de CO<sub>2</sub>. Assim como em *M.*

*quadrifasciata anthidioides*, nesse gênero de formiga, essa sensila se agrupa na região dorso-lateral do último flagelômero da antena, sendo pouco abundante. Matiello (2008) também verificou a baixa ocorrência dessa sensila em várias espécies de abelhas e especulou que talvez isso se deva ao fato da função de percepção de CO<sub>2</sub> ser desempenhada por outras sensilas além da ampulácea ou que tal aspecto não tenha tanta relevância para as espécies estudadas pelo fato da maioria delas serem abelhas solitárias. As sensilas ampuláceas se concentram nos flagelômeros 10 das fêmeas de *M. quadrifasciata anthidioides*, assim como outros representantes da família Apidae (MORAES e CRUZ-LANDIM, 1972; STORT, 2002). A percepção da concentração de CO<sub>2</sub> é muito importante para os insetos sociais, pois assim, mesmo que de forma indireta, eles permitem monitorar a concentração de O<sub>2</sub> dentro do ninho (KLEINEIDAN *et al.*, 2000). Como em *M. quadrifasciata anthidioides* apenas as fêmeas habitam o ninho por toda sua vida, como esperado, as sensilas com essa função são exclusivas delas.

Outros estudos comparativos utilizando indivíduos de *M. quadrifasciata* (rainhas, operárias, macho n e 2n) foram realizados numa tentativa de compará-los através de ferramentas de bioquímica. Por exemplo, Borges *et al.* (2012) compararam hidrocarbonetos cuticulares nesses indivíduos e observaram a presença de 42 compostos diferentes, sendo que a maioria deles é compartilhada pelos quatro indivíduos. Contudo, alguns lipídios cuticulares, tais como tricosano, pentacoseno-2 e 7-metilheptacosano, das rainhas foram significativamente diferentes dos de machos e operárias. Resultados semelhantes com relação aos hidrocarbonetos cuticulares foram encontrados em abelhas das espécies *M. bicolor* (ABDALLA *et al.*, 2003), *M. scutellaris* (KERR *et al.*, 2004) e *S. quadripunctata* (NUNES *et al.*, 2009), onde as rainhas são diferentes dos machos e das operárias.

A separação baseada em diferentes compostos cuticulares entre rainhas e operárias não ocorre em *M. quadrifasciata anthidioides* no que diz respeito ao tipo e a quantidade de todas as sensilas antenais, onde as rainhas e as operárias são semelhantes entre si e diferentes dos machos (n e 2n). Nesse caso as fêmeas compartilham sensilas exclusivas que poderiam atuar no reconhecimento das companheiras de ninho e na manutenção do mesmo. Além disso, apesar das operárias e dos machos de *M. quadrifasciata anthidioides* serem semelhantes quanto à composição da cutícula, eles desempenham funções muito diferentes, algumas delas podendo ser regidas por

estímulos percebidos pelas sensilas antenais. Por isso, é coerente que possuam sensilas antenais diferentes quanto ao tipo e quantidade. Borges *et al.* (2012) ainda verificaram em *M. quadrifasciata*, que machos n e 2n são extremamente semelhantes, sendo difícil distingui-los quanto ao perfil de hidrocarbonetos cuticulares, assim com observado em *M. quadrifasciata anthidioides* com relação às sensilas antenais. Dessa forma também é razoável assumir que a diferença de ploidia entre esses machos não implica em diferenças quanto ao perfil de hidrocarbonetos cuticulares e nem mesmo quanto aos órgãos sensoriais de suas antenas. Mesmo com o perfil de hidrocarbonetos semelhante aos machos n, os 2n em geral são reconhecidos e mortos pelas operárias (GARÓFALO, 1973; GARÓFALO *et al.*, 1986; KERR *et al.*, 1996), o que indica que outras características são utilizadas no reconhecimento deles pelas mesmas. Além disso, estudos futuros são necessários para esclarecer se mesmo portando os mesmos órgãos sensoriais antenais dos machos n, os 2n são capazes de responder a estímulos da mesma forma que os n.

Além do perfil de hidrocarbonetos cuticulares, os níveis da expressão de dez genes variam entre os diferentes sexos e castas de *M. quadrifasciata* (incluindo machos 2n), recém-emergidos e com cinco dias de idade (BORGES *et al.*, 2011). Aqui, novamente as rainhas foram separadas dos machos n e 2n e operárias considerando a expressão gênica, sendo os machos 2n mais semelhantes aos machos n. As operárias são muito mais semelhantes aos machos que às rainhas, quanto à sua morfologia externa, e isso pode ser uma possível explicação para a semelhança quanto à expressão gênica observada por Borges *et al.* (2001), onde os machos e as operárias são semelhantes e diferentes das rainhas. Contudo, como mencionado anteriormente, esses três indivíduos desempenham funções distintas dentro do ninho, por isso, talvez as operárias não sejam semelhantes aos machos quanto à composição das sensilas antenais.

De acordo com o índice de similaridade de Morisita, podemos concluir que, apesar da aparência de rainha, o macho rainhóide se assemelha mais aos machos 2n com relação à antena e suas unidades sensoriais por apresentarem a antena com 11 flagelômeros, por apresentarem sensila cética sem poro apical, que foi observada exclusivamente nos machos, por não possuírem sensilas basicônicas, celocônicas, ampuláceas e céticas uniporo (exclusivas das fêmeas) e finalmente por possuírem as sensilas placóides em quantidade semelhante aos demais machos (que é, em média, o

dobro das fêmeas). Os rainhóides são mais semelhantes aos machos  $2n$  que ao macho  $n$ , possivelmente, por, nesse trabalho, eles serem derivados dos machos diploides.

Adicionalmente, o Índice de Similaridade de Morisita mostrou que fêmeas de *M. quadrifasciata anthidioides* são menos semelhantes entre si que entre os machos  $n$  e  $2n$  (vide Fig. 6). Isso acontece, talvez, pelo fato de que mesmo sendo fêmeas, as operárias desempenharem funções completamente diferentes das rainhas, tais como cuidados com a cria, limpeza e defesa do ninho, manipulação dos alimentos fora e dentro do ninho, forrageamento e outras. Já as rainhas são responsáveis pela postura de ovos viáveis e controlam o ninho através da liberação de feromônios que ajudam a manter a coesão e o funcionamento normal do mesmo, entre outras funções (NOGUEIRA-NETO, 1997). As fêmeas pertencem a castas diferentes, o que reflete na sua topografia e microanatomia antenal, nos machos essa diferenciação não existe, por conseguinte, os eles possuem antenas mais similares entre si que as fêmeas.

O HJ está envolvido no processo de determinação de castas e é o seu nível de concentração durante o desenvolvimento pós-embriônico que determina características morfológicas das fêmeas (ASENCOT & LENSKY, 1988; HARTFELDER *et al.*, 2006). Sabe-se que em *A. mellifera*, o HJ tem papel importante na determinação de características morfológicas derivadas dos discos imaginais (WIRTZ, 1973). Entretanto, essa determinação talvez obedeça a mecanismos ainda não conhecidos, já que o HJ não causou alteração no número de flagelômeros e nem na composição das sensilas dos machos rainhóides de forma que eles se assemelhem mais às rainhas do que aos machos  $2n$  no que diz respeito a esses aspectos.

Esse trabalho representa um importante passo para o conhecimento dos órgãos sensoriais de *M. quadrifasciata anthidioides* e pode servir como base para mais trabalhos nessa área com essa ou outras espécies de insetos. Contudo, mais estudos devem ser realizados para verificar a real presença ou ausência de poros nas sensilas antenais da presente espécie, a fim de inferir sua função e também na elucidação da função das sensilas em abelhas sociais. Para que isso seja feito, será necessário lançar mão de técnicas complementares a microscopia eletrônica de varredura, tais como: cortes histológicos, verificação ultraestrutural através do uso de microscopia eletrônica de transmissão ou técnicas de coloração com nitrato de prata, além de estudos com eletrofisiologia.

## 6 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALLA F C, JONES G R, MORGAN E D, CRUZ-LANDIM C. 2003. Comparative study of cuticular hydrocarbon composition of *Melipona bicolor* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera, Meliponini) workers and queens. *Genetics and Molecular Research*. 2: 191-199.
- AL GHAMDI A A. 2006. Scanning electron microscopic studies on antennal sensilla organs of adult honey bee workers in genus *Apis* (Hymenoptera: *Apidae*). *Bulletin of the Entomological Society in Egypt*. 83: 1-11.
- ASENCOT M, LENSKY Y. 1988. The effect of soluble sugars in stored royal jelly on the differentiation of the female honeybee (*Apis mellifera* L.) larvae to queens. *Insect Biochemistry*. 18(2): 127-133.
- BATALHA-FILHO H, MELO G A R, WALDSCHMIDT A M, CAMPOS L A O, FERNANDES-SALOMÃO T M. 2009. Geographic distribution and spatial differentiation in the color pattern of abdominal stripes of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera: *Apidae*). *Zoologia*. 26(2): 213-219.
- BLOMQUIST G J AND BAGNÈRES A G B A. 2010. *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology*. Cambridge University Press.
- BORGES A A, FERREIRA-CALIMAN M J, NASCIMENTO F S, CAMPOS L A O, TAVARES M G. 2012. Characterization of cuticular hydrocarbons of diploid and haploid males, workers and queens of the stingless bee *Melipona quadrifasciata*. *Insect Sociaux*. DOI 10.1007/s00040-012-0242-x.
- BORGES A A, HUMANN F C, CAMPOS L A O, TAVARES M G, HARTFELDER K. 2011. Transcript levels of ten caste-related genes in adult diploid males of *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, *Apidae*) - A comparison with haploid males, queens and workers. *Genetics and Molecular Research*. 34(4): 698-706.
- BOUDAIS D, VERNON P, KRESPI L, LANNIC J L, van BAAREN J. 2006. Antennal structure of male and female *Aphidius rhopalosiphii* DeStefani-Peres (Hymenoptera: Braconidae): description and morphological alterations after cold storage or heat exposure. *Microscopy Research and Technique*. 69: 1005-1013.

- BRANDSTAETTER A S, ENDLER A, KLEINEIDAM C J. 2008. Nestmate recognition in ants is possible without tactile interaction. *Naturwissenschaften*. 95: 601-608.
- CAMARGO C A. 1982. Longevity of diploid males, haploid males and workers of the social bee *Melipona quadrifasciata* Lep. (Hymenoptera, Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 55(1): 8-12.
- CAMARGO C A. 1974. Produção de machos diplóides de *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae). *Ciência e Cultura*. 26(7): 267.
- CAMARGO C A. 1977. Effect of juvenile hormone on diploid drones of *Melipona quadrifasciata* Lep. (Hymenoptera, Apidae). VIIIth Int. Congress IUSI, pp. 193-194.
- CAMPOS L A O. 1977. O hormônio juvenil nas abelhas: seu papel na diferenciação das castas e nos aspectos do controle social. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo. 67p. Tese de Doutorado.
- CHAPMAN R F. 1982. Chemoreception: The significance of receptor numbers. *Advances in Insect Physiology*. 16: 247-333.
- CHAPMAN R F. 1998. The insects: structure and function. Cambridge University Press. 4<sup>th</sup> ed. 788 p.
- CHEN H H, ZHAO Y X, KANG L. 2003. Antennal sensilla of grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in relation to food preferences and habits. *Journal of Biosciences*. 28: 743-752
- CRUZ-LANDIM C. 2009. Abelhas: Morfologia e função de sistemas. Editora Unesp - São Paulo. 1 ed. 408p
- DAS P, CHEM L, SHARMA K R, FADAMIRO H Y. 2010. Abundance of antennal chemosensilla in two parasitoid wasps with different degree of host specificity may explain sexual and species differences in their response to host-related volatiles. *Microscopy Research and Technique*. 74(10): 900-909.
- DIETZ A, HUMPHREYS W J. 1971. Scanning electron microscopy studies of antennal receptors of the worker honey bee including sensilla campaniformia. *Annals of the Entomological Society of America*. 64(4): 919-925.

- DUCKE A. 1916. Enumeração dos himenópteros coligidos pela Comissão e Revisão das espécies de abelhas do Brasil. Comissão de Linhas Telegráficas Estratégicas do Mato Grosso ao Amazonas. 35: 1-211.
- EICKWORT G C, GINSBERG H S. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. Annual Review of Entomology. 25: 421-446.
- ESSLEN J, KAISLING K E. 1976. Zahl und verteilung antennaler sensillen bei der honigbiene (*Apis mellifera* L.). Zoomorphology. 83: 227-251
- FAUCHEUX M J, KRISTENSEN N P, YEN S H. 2006. The antennae of neopseustid moths: morphology and phylogenetic implications with special reference to the sensilla (Insecta; Lepidoptera; Neopseustidae). Zoologischer Anzeiger. 245: 131-142.
- FERREIRA R P. 2011. Desenvolvimento do aparelho reprodutor de machos diplóides de *Melipona quadrifasciata* Lepeletier, 1836 sob a influência de hormônio juvenil. Dissertação de Mestrado. UFV, Viçosa, MG, 47p.
- FRASNELLI E, ANFORA G, TRONA F, TESSAROLO F, VALLORTIGARA G. 2010. Morpho-functional asymmetry of the olfactory receptors of the honeybee (*Apis mellifera*). Behavioural Brain Research. 209: 221-225.
- GALVANI G L, GONZÁLEZ A, ROIG-ALSINA A H, SETTEMBRINI B P. 2012. Distribution and morphometric studies of flagellar sensilla in Emphorini bees (Hymenoptera, Apoidea). Micron. 43(5): 673-687.
- GARÓFALO C A, ZUCCHI R, MUCCILLO G. 1986. Reproductive studies of a neotropical bumblebee, *Bombus atratus* (Hymenoptera, Apidae). Revista Brasileira de Genética. 9: 31-34.
- GARÓFALO C A. 1973. Occurrence of diploid drones in a neotropical bumblebee. Experientia. 19: 726-727.
- GILLOTT C. 2005. Entomology. Springer Press. 3th edition. Berlin, Germany. 834p.
- GODFRAY H C J. 1994. Parasitoids in: behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, New Jersey.
- GRAMCHO K P, GONÇALVES L S, STORT A C, NORONHA A B. 2003. Is the number of antennal plate organs (sensilla placodea) greater in hygienic than in non-hygienic Africanized honey bees? Genetics and Molecular Research. 2(3): 309-316.

- GULLAN P J, GRANSTON P S. 2004. The insects: an outline of entomology. Blackwell Publishing Ltd Press. 529 p.
- HANSSON B S. 1999. Insect Olfaction. Springer Press. Berlin, Germany. 338p.
- HARA K. 2003. Queen discrimination ability of ant workers (*Camponotus japonicus*) coincides with brain maturation. Brain, Behavior and Evolution. 62(1): 56-64.
- HARTFELDER K, MAKERT G R, JUDICE C C, PEREIRA G A G, SANTANA W C, DALLACQUA R, BITONDI M M G. 2006. Physiological and genetic mechanisms underlying caste development, reproduction and division of labor in stingless bees. Apidologie. 37: 144-163.
- HEARD T A. 1999. The role of stingless bees in crop pollination. Annual Review of Entomology. 44: 183-206.
- INOUE T, ROUBIK D W, SUKA T. 1999. Nestmate recognition in the stingless bee *Melipona panamica* (Apidae, Meliponini). Insectes Sociaux. 46: 208-218.
- ISIDORO N, BARTLET E, ZIESMANN J, WILLIAMS IH. 1998. Antennal contact chemosensilla in *Psylliodes chyrocephala* responding to cruciferous allelochemicals. Physiological Entomology. 23: 131-138.
- ISIDORO N, ROMANI R, BIN F. 2001. Antennal multiporous sensilla: their gustatory features for host recognition in female parasitic wasps (Insecta, Hymenoptera, Platygastridae). Microscopy Research and Technique. 55: 350-358.
- KERR W E, AKAHIRA Y, CAMARGO C A. 1975. Sex determination in bees. Iv. Genetic control of juvenile hormone production in *Melipona quadrifasciata* (Apidae). Genetics 81: 749-759.
- KERR W E, CARVALHO, G A, NASCIMENTO, V A. 1996. Abelha urucu, biologia, manejo e conservação. Ed. Fundação Acangaú, 144p.
- KERR W E, JUNGNICHEL H, MORGAN E D. 2004. Workers of stingless bee *Melipona scutellaris* are more similar to males than to queens in their cuticular compounds. Apidologie. 35: 611-618.
- KLEINEIDAM C, TAUTZ J. 1996. Perception of carbon dioxide and other "air-condition" parameters in the leaf cutting ant *Atta cephalotes*. Naturwissenschaften. 83: 566-568.

- KLEINEIDAN C, ROMANI R, TAUTZ J, ISIDORO N. 2000. Ultrastructure and physiology of the CO<sub>2</sub> sensitive sensillum ampullaceum in the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. *Arthropod Structure and Development*. 29: 43-55.
- KLOWDEN M J. 2007. *Physiological systems in insects*. Academic Press. 2 ed. 699p.
- KUWABARA M, TAKEDA K. 1956. On the hygrometric receptor of the honey bee *Apis mellifera*. *Physiological Ecology*. 7: 1-6.
- LOPES O, BARATA E N, MUSTAPARTA H, ARAÚJO O J. 2002. Fine structure of antennal sensilla basiconica and their detection of plant volatiles in the eucalyptus woodborer *Phoracantha semipunctata* Fabricius (Coleoptera: Cerambycidae). *Arthropod Structure & Development*. 31: 1–13.
- MARQUES-SILVA S, MATIELLO-GUSS C P, DELABIE J H C, MARIANO C S F, ZANÚNCIO J C, SERRÃO J E. 2006. Sensilla and secretory glands in the antennae of a primitive ant: *Dinoponera lucida* (Formicidae: Ponerinae). *Microscopy Research and Technique*. 69: 885-890.
- MATIELLO C P G. 2008. Estudo comparado das sensilas nas antenas das abelhas. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. Dissertação de mestrado. 58 p.
- McINDO N E. 1914. The olfactory sense of the honey bee. *Journal of Experimental Zoology*. 16: 265-346.
- MENG Z J, YAN S C, YANG C P, RUAN C C. 2012. Asymmetrical distribution of antennal sensilla in the female *Anastatus japonicus* Ashmead (Hymenoptera: Eupelmidae). *Microscopy Research and Technique*. DOI 10.1002/jemt.22032.
- MICHENER C D. 1990. Classification of the Apidae (Hymenoptera). *University of Kansas Science Bulletin*. 54: 75-153.
- MICHENER C D. 2000. *The bees of the world*. Baltimore & London: The Johns Hopkins University Press. 913p.
- MITCHELL B K, ITAGAKI H, RIVET M P. 1999. Peripheral and central structures involved in insect gustation. *Microscopy Research and Technique*. 47: 401-415.
- MORAES M M. 1988. Estudo morfológico e genético das antenas de abelhas da família Apidae (Hymenoptera, Apoidea). Tese (Doutorado em Zoologia). Instituto de Biociências de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista. 203p.

- MOURE J S, KERR W E. 1950. Sugestões para a modificação da sistemática do gênero *Melipona* (Hymen. - Apoidea). *Dusenía*. 1: 105-129.
- MUSTAPARTA H. 1973. Olfactory sensilla on the antennae of the pine weevil, *Hylobius abietis*. *Cell and Tissue Research*. 144: 559-571.
- MUSTAPARTA H. 1975. Responses of single olfactory cells in the pine weevil *Hylobius abietis* L. (Col.: Curculionidae). *Journal of Comparative Physiology*. 97: 271-290.
- MYSORE K, SHYAMALA B V, RODRIGUES V. 2010. Morphological and development analysis of peripheral antennal chemosensory sensilla and central olfactory glomeruli in worker castes of *Camponotus compressus* (Fabricius, 1787). *Arthropod Structure and Development*. 39: 310-321.
- NAKANISHI A, NISHINO H, WATANABE H, YOKOHARI F, NISHIKAWA M. 2009. Sex-specific antennal sensory system in the ant *Camponotus japonicus*: structure and distribution of sensilla on the flagellum. *Cell and Tissue Research*. 338: 79-97.
- NASCIMENTO M A. 2012. Estudos moleculares e morfológicos em abelhas do gênero *Melipona* (Hymenoptera). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais. 63 p. Tese de Doutorado.
- NATION J L. 2002. *Insect physiology and biochemistry*. CRC- Chemical Rubber Company Press, Florida. 485p.
- NISHINO H, NISHIKAWA M, MIZUNAMI M, YOKOHARIF. 2009. Functional and topographic segregation glomeruli revealed by local staining of antennal sensory neurons in the honeybee *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Neurology*. 515: 161-180.
- NOGUEIRA-NETO P. 1997. *A vida e a criação de abelhas indígenas sem ferrão*. Editora Nogueirapis, São Paulo, SP. 445 p.
- NUNES T M, TURATTI I C, MATEUS S, NASCIMENTO F S, LOPES N P AND ZUCCHI R. 2009. Cuticular hydrocarbons in the stingless bee *Schwarziana quadripunctata* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini): differences between colonies, castes and age. *Genetics and Molecular Research*. 8: 589-595.

- OCHIENG S A, PARK K C, ZHU J W, BAKER T C. 2000. Functional morphology of antennal chemoreceptors of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera Braconidae). *Arthropod Structure and Development*. 29: 231-240.
- ONAGBOLA E O, MEYER W L, BOINA D R, STELINSKI L L. (2008). Morphological characterization of the antennal sensilla of the Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae), with reference to their probable functions. *Micron*. 39: 1184-1191.
- OZAKI M, WADA-KATSUMATA A, FUJIKAWA K, IWASAKI M, YOKOHARI F, SATOJI Y, NISIMURA T, YAMAOKA R. 2005. Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science*. 309: 311-314.
- REBORA M, PIERSANTI S, ALMAAS T J, GAINO E. 2007. Hygroreceptors in the larva of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Physiology*. 53: 550-558.
- RENTHAL R, VELASQUEZ D, OLMOS D, HAMPTON J, WERGIN W P. 2003. Structure and distribution of antennal sensilla of the red imported fire ant. *Micron*. 34: 405-412.
- RESH V H, CARDÉ R T. 2003. *Encyclopedia of Insects*. Academic Press. California, USA. 1295p.
- SAÏD I, TAUBAN D, RENOUE M, MORI K, ROCHAT D. 2003. Structure and function of the antennal sensilla of the palm weevil *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera. Curculionidae). *Journal of Insect Physiology*. 49: 857-872.
- SCHWARZ H F. 1932. The genus *Melipona* IV. The type genus of the Meliponidae or stingless bee. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 63: 231-460.
- SHANBHAG S R, MÜLLER B, STEINBRECHT R A. 1999. Atlas of olfactory organs of *Drosophila melanogaster* 1. Types, external organization, innervation and distribution of olfactory sensilla. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 28: 377-397.
- SILVA C C A, CAPDEVILLE G, MORAES M C B, FALCÃO R, SOLINO L F, LAUMANN R A, SILVA J P, BORGES M. 2010. Morphology, distribution and

abundance of antennal sensilla in three stink bug species (Hemiptera: Pentatomidae). *Micron* 41: 289-300

SILVEIRA F A, MELO G A R, ALMEIDA E A B. 2002. *Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação*. Belo Horizonte, IDM Composição e Arte. 253 pp.

SIMÕES, T G. 2011. Efeitos do hormônio juvenil em fêmeas e machos de *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): características morfométricas. Dissertação de Mestrado. UFV, Viçosa, MG, 43p.

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

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

STORT A C. 2002. Estruturas sensoriais de alguns representantes da família Apidae. *Anais do V Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto – SP, Brasil*. 151-155p.

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

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

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

VAN BAAREN J, BOIVIN G, LANNIC J L, NÉNON J P. 1999. Comparison of antennal sensilla of *Anaphes victus* and *A. listronoti* (Hymenoptera, Mymaridae), egg parasitoids of Curculionidae. *Zoomorphology*. 119: 1-8.

VELTHUIS H H W, KOEDAM D, IMPERATRIZ-FONSECA V L. 2005. The males of *Melipona* and other stingless bees, and their mothers. *Apidologie*. 36: 169-185.

VET L E M, LEWIS W J, CARDE R T. 1995. Parasitoid foraging and learning. In: Carde´ RT, Bell WJ, editors. *Chemical ecology of insects 2*. New York: Chapman & Hall.

- WEIDENMULLER A, KLEINEIDAM C, TAUTZ J. 2002. Collective control of nest climate parameters in bumblebee colonies. *Animal Behaviour*. 63: 1065-1071.
- WHITING P W. 1943. Multiple alleles in complementary sex determination of *Habrobracon*. *Genetics*. 28: 365-382.
- WIRTZ P. 1973. Differentiation in the honeybee larva: A Histological, electron-microscopical and physiological study of caste induction in the *Apis mellifera mellifera* L. Departmente of Entomology, Agricultural University, Wageningen, The Netherlands. 155p. Tese de doutorado.
- WOYKE J. 1965. Genetic proof of the origin of diploid drones from fertilised eggs of the honeybee. *Journal of Apicultural Reseach*. 4: 7-11.
- WOYKE J. 1977. Cannibalism and brood-rearing efficiency in the honeybee. *Journal of Apicultural Reseach*. 13: 84-94.
- WYATT G R. 1992. Juvenile Hormone in insect reproduction a paradox? *Euopean Journal of Entomology*. 94: 323-333.
- YAN S C, MENG Z J, PENG L, LIU D. 2010. Antennal sensilla of the pine weevil *Pissodes nitidus* Roel. (Coleoptera: Curculionidae). *Microscopy Research and Technique*. 74(5): 389-396.
- ZACHARUK R Y. 1980. Ultrastructure and function of insect chemosensilla. *Annual Review of Entomology*. 25: 27-47.
- ZACHARUK R Y. 1985. Antenna and sensilla; in *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. (eds)G A Kerkut and L I Gilbert. Oxford: Pergamon. 6: 1-69.
- ZAKARIA ME, ALLAM SF. 2007. Effect of some aromatic oils and chemical acaricides on the mechanical defense behavior of honey bees against *Varroa* invasion and relationship with sensation responses. *Journal of Applied Scienses Research*. 3: 653-61.