

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

**Morfologia comparada do sistema reprodutor masculino das abelhas
Augochloropsis cupreola Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) e *Partamona
helleri* Friese (Hymenoptera: Apidae)**

Natan Martins da Silva
Magister Scientiae

VIÇOSA - MINAS GERAIS
2026

NATAN MARTINS DA SILVA

**Morfologia comparada do sistema reprodutor masculino das abelhas
Augochloropsis cupreola Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) e *Partamona
helleri* Friese (Hymenoptera: Apidae)**

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

Orientador: Jose Eduardo Serrao

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

S586m
2026

Silva, Natan Martins, 2000-

Morfologia comparada do sistema reprodutor masculino das abelhas *Augochloropsis cupreola* Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) e *Partamona helleri* Friese (Hymenoptera: Apidae) / Natan Martins Silva. – Viçosa, MG, 2026.

1 dissertação eletrônica (45 f.): il. (algumas color.).

Orientador: José Eduardo Serrão.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Geral, 2026.

Referências bibliográficas: f. 39-45.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2026.489>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Abelhas - Aparelho genital. 2. Hymenoptera.
3. Espermatogênese em animais. I. Serrão, José Eduardo, 1965-.
II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa de Pós-Graduação em Biologia Celular e Estrutural. III. Título.

CDD 22. ed. 595.79146

NATAN MARTINS DA SILVA

**Morfologia comparada do sistema reprodutor masculino das abelhas
Augochloropsis cupreola Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) e *Partamona
helleri* Friese (Hymenoptera: Apidae)**

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

APROVADA: 22 de julho de 2026.

Assentimento:

Natan Martins da Silva
Autor

Jose Eduardo Serrao
Orientador

Essa dissertação foi assinada digitalmente pelo autor em 25/08/2026 às 20:14:03 e pelo orientador em 26/08/2026 às 06:58:05. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **UIW6.4XAE.4NS9** e clique no botão 'Validar documento'.

Dedico este trabalho a todos aqueles que contribuem para a construção do conhecimento.

AGRADECIMENTOS

Ao Apiário Central da Universidade Federal de Viçosa, ao Núcleo de Microscopia e Microanálise, ao Laboratório de Termitologia e ao Laboratório de Citogenética de Insetos pelo suporte durante o desenvolvimento deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior I (CAPES), Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro.

Ao Professor Dr. José Eduardo Serrão pela orientação, confiança, paciência e por todo conhecimento compartilhado e construído desde o meu ingresso no Laboratório de Ultraestrutura Celular.

À todos do laboratório que me acolheram, me ajudaram e também riram das minhas piadas durante esses dois anos, especialmente à Ana Paula, Eldair, Elane, Érika, Gabriel, Giovanna, Jéssica, João, Júlia, Julia, Juliana, Laryssa, Matheus, Odair e Werônica.

Agradeço aos demais pesquisadores da Universidade Federal de Viçosa que, de alguma forma, contribuíram para minha formação durante o mestrado e me auxiliaram ao longo dessa jornada, entre eles, Ana, Allan, Maura, Maurício, Paulo e Witallo.

Agradeço aos integrantes e ex-integrantes do Grupo de Estudos sobre Abelhas (GEAB) e do Grupo de Estudos em Entomologia (INSECTUM) pela construção coletiva do conhecimento, pelas experiências compartilhadas e pelas amizades cultivadas.

Por último, e o mais importante, agradeço aos meus pais, à minha família e ao meu melhor amigo, João Paulo, por todo o apoio, incentivo e por acreditarem em mim durante essa trajetória. Agradeço também aos novos amigos que me acolheram nessa cidade, especialmente à Maria Victória, Matheus e Maurício, e àqueles que compartilharam comigo momentos jogando vôlei, lembrando-me de que não era apenas pelo esporte, mas por tudo aquilo que ele representa.

Este trabalho foi realizado com o apoio das seguintes agências de pesquisa brasileiras: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

RESUMO

SILVA, Natan Martins da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2026. **Morfologia comparada do sistema reprodutor masculino das abelhas *Augochloropsis cupreola* Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) e *Partamona helleri* Friese (Hymenoptera: Apidae).** Orientador: Jose Eduardo Serrao.

A compreensão da biologia reprodutiva e do sucesso evolutivo desses insetos ao longo de milhões de anos depende do conhecimento da morfologia dos sistemas reprodutores masculino e feminino. Neste trabalho, foi descrita a morfologia do sistema reprodutor masculino da abelha solitária *Augochloropsis cupreola* (Halictidae) e da social *Partamona helleri* (Apidae). Machos de *A. cupreola* foram analisados na fase adulta, enquanto machos de *P. helleri* foram analisados em diferentes estágios pupais (olho rosa, olho marrom, olho preto com corpo pigmentado e olho preto com asa pigmentada) e na fase de recém-emergidos. Em *A. cupreola*, uma cápsula escrotal espessa envolve um par de testículos em processo de degeneração, as porções pré-vesiculares dos ductos deferentes, as vesículas seminais esféricas e parte das porções pós-vesiculares dos ductos deferentes, permanecendo externos apenas as porções pós-glandulares dos ductos deferentes, o ducto ejaculatório e as glândulas acessórias. Em *P. helleri*, machos recém-emergidos apresentam uma cápsula escrotal envolvendo dois pares de testículos, cada um com quatro folículos, além das porções pré-vesiculares dos ductos deferentes, enquanto as vesículas seminais desenvolvidas, as porções pós-vesiculares dos ductos deferentes e o ducto ejaculatório dilatado permanecem externos. As principais mudanças graduais na morfologia do sistema reprodutor masculino de *P. helleri*, do estágio de pupa ao de macho recém-emergido, incluem a transformação dos testículos de alongados e delgados para ovais, o desenvolvimento dos folículos com zona de maturação para zona de transformação contendo espermatozoides agrupados em feixes, o desenvolvimento das vesículas seminais de pouco desenvolvidas para estruturas ovais bem desenvolvidas e a diferenciação dos ductos deferentes pós-vesiculares e do ducto ejaculatório. Ademais, foi observado o acúmulo de material acidófilo nos ductos deferentes pré-vesiculares e nas vesículas seminais, além de material basófilo nos ductos deferentes pós-vesiculares. As características histológicas do epitélio dessas estruturas sugerem uma progressão de atividade metabólica e secretora durante a maturação sexual em *P. helleri*. As variações descritas neste trabalho ampliam o conhecimento sobre o desenvolvimento e a morfologia do sistema reprodutor masculino de abelhas, além de apresentarem caracteres com potencial taxonômico diferentes

grupos.

Palavras-chave: anatomia; espermatogênese; histologia; Meliponini; testículos

ABSTRACT

SILVA, Natan Martins da, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2026. **Comparative morphology of the male reproductive system of the bees *Augochloropsis cupreola* Cockerell (Hymenoptera: Halictidae) and *Partamona helleri* Friese (Hymenoptera: Apidae).** Adviser: Jose Eduardo Serrao.

The understanding of the reproductive biology and evolutionary success of these insects over millions of years relies on knowledge of the morphology of the male and female reproductive systems. This study describes the morphology of male reproductive system of the solitary bee *Augochloropsis cupreola* (Halictidae) and the social bee *Partamona helleri* (Apidae). Adult males of *A. cupreola* were analyzed, whereas males of *P. helleri* were analyzed at different pupal stages (pink-eyed, brown-eyed, black-eyed with a pigmented body, and black-eyed with pigmented wings) as well as at the newly emerged stage. In *A. cupreola*, a thick scrotal capsule encloses a pair of degenerating testes, the pre-vesicular portions of the deferent ducts, the spherical seminal vesicles, and part of the post-vesicular portions of the deferent ducts, whereas the post-glandular portions of the deferent ducts, the ejaculatory duct, and the accessory glands remain external. In newly emerged *P. helleri* males, a scrotal capsule encloses two pairs of testes, each containing four follicles, as well as the pre-vesicular portions of the deferent ducts, whereas the developed seminal vesicles, the post-vesicular portions of the deferent ducts, and the enlarged ejaculatory duct remain external. The main gradual changes in the male reproductive system of *P. helleri* from the pupal stage to newly emerged males include the transformation of the testes from elongated and slender to oval, the development of follicles from a maturation zone to a transformation zone containing sperm bundles, the development of seminal vesicles from poorly developed to well-developed oval structures, and the differentiation of the post-vesicular deferent ducts and the ejaculatory duct. In addition, acidophilic material accumulated in the pre-vesicular deferent ducts and seminal vesicles, whereas basophilic material was observed in the post-vesicular deferent ducts. Histological characteristics of the epithelium of these structures suggest a progression of metabolic and secretory activity during sexual maturation in *P. helleri*. The variations described in this study expand current knowledge of the development and morphology of the male reproductive system in bees and provide characters with potential taxonomic value among different groups.

Keywords: anatomy; spermatogenesis; histology; Meliponini; testes

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	10
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	13
2.1 Abelhas.....	13
2.2 Morfologia do sistema reprodutor masculino.....	14
3 RESULTADOS.....	14
4 DISCUSSÃO.....	29
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39

1 INTRODUÇÃO

As abelhas são agrupadas em sete famílias (Andrenidae, Apidae, Colletidae, Halictidae, Megachilidae, Melittidae e Stenotritidae), totalizando aproximadamente 21.000 espécies descritas distribuídas por todos os biomas, exceto Antártica (Ascher; Pickering, 2024; Almeida *et al.*, 2025). No Brasil, com exceção de Melittidae e Stenotritidae, as demais famílias são registradas, abrangendo aproximadamente 2.000 espécies (Pedro, 2014; Ascher; Pickering, 2024; Oliveira *et al.*, 2026). Esses insetos desempenham papéis cruciais na manutenção dos ecossistemas e na conservação da biodiversidade, fornecendo serviços ecossistêmicos de provisão, regulação e culturais (Klatt *et al.*, 2014; Matias *et al.*, 2017). Esses serviços incluem a produção de mel, cera e própolis, a manutenção da biodiversidade e do funcionamento dos ecossistemas (Fusté-Forné *et al.*, 2026). Além de atividades relacionadas à educação, conservação e conhecimentos tradicionais envolvendo as abelhas (Matias *et al.*, 2017).

Mais de 77% das espécies de abelhas apresentam hábito de vida solitário, enquanto a socialidade e o parasitismo representam as outras estratégias de vida do grupo (Danforth *et al.*, 2019). Entretanto, a socialidade não é uma condição única, sendo um gradiente comportamental que abrange desde espécies estritamente solitárias até espécies altamente eussociais, incluindo formas intermediárias com diferentes níveis de cooperação e organização social (Silva, 2021). Espécies de Apini e Meliponini (Apidae) são eussociais, caracterizadas pelo cuidado cooperativo da prole, sobreposição de gerações e divisão reprodutiva do trabalho (Michener, 2007), e estão entre as abelhas mais utilizadas na agricultura (Klein *et al.*, 2007). Outras espécies sociais e solitárias também exercem papel fundamental na contribuição do aumento quantitativo e qualitativo de frutos e sementes, formando um conjunto funcional que potencializa os serviços ecossistêmicos de polinização em sistemas agrícolas e naturais, especialmente em culturas com maior diversidade de abelhas (Witter *et al.*, 2015; Bänisch *et al.*, 2021; Ramos *et al.*, 2026). Essa diversidade de abelhas reflete a ampla variação na história natural do grupo, que evidencia diferentes adaptações ambientais, morfológicas, comportamentais e reprodutivas entre espécies (Michener, 2007; Strobl *et al.*, 2019; Prendergast; Campbell, 2025).

A compreensão da biologia reprodutiva e do sucesso evolutivo das abelhas ao longo de milhões de anos depende diretamente do conhecimento morfológico dos

sistemas reprodutores femininos e masculinos, principalmente de células germinativas (Martins; Serrão, 2004; Dallai; Beutel, 2016; Raimundo *et al.*, 2025). Além disso, diferentes caracteres morfológicos dos sistemas reprodutores masculinos podem ser utilizados na descrição de novas espécies (Almeida *et al.*, 2025).

No geral, os sistemas reprodutores masculinos dos insetos são formados por um par de testículos, ductos deferentes, vesículas seminais, glândulas acessórias e um único ducto ejaculatório (Beutel *et al.*, 2014). Em *A. mellifera* Linnaeus (Apidae), os testículos têm origem durante o desenvolvimento larval e, no segundo ínstar, são constituídos por uma série de folículos (Cruz-Landim, 2009). Essas estruturas têm origem nos folhetos embrionários mesodérmico e ectodérmico, sendo os testículos e os ductos deferentes de origem mesodérmica, enquanto as porções terminais do sistema, como o ducto ejaculatório, são derivadas do ectoderma (Chapman, 2013).

As vesículas seminais de Hymenoptera, de modo geral, correspondem a dilatações dos ductos deferentes e têm como função primária o armazenamento dos espermatozoides (Kapil, 1962; Moreira *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2017). Em algumas espécies, entretanto, essas estruturas podem ser derivadas de dilatações do ducto ejaculatório e, portanto, apresentam revestimento cuticular em seu lúmen (Chapman, 2013). Além disso, diferentes espécies de abelhas têm variações nos caracteres anatômicos do sistema reprodutor masculino quanto ao tamanho, posição, presença e quantidade de estruturas (Swammerdam, 1738; Ferreira *et al.*, 2004; Araújo *et al.*, 2010; Araújo *et al.*, 2020). Sob aspectos histológicos e fisiológicos, o sistema reprodutor masculino apresenta variações na quantidade e organização de folículos testiculares, além de diferenças observadas em vesículas seminais e glândulas acessórias (Happ, 1984; Ferreira *et al.*, 2004; Araújo *et al.*, 2020; Klein *et al.*, 2021).

Nos insetos, a espermatogênese ocorre de forma organizada ao longo dos folículos, da região apical, onde se localiza o germário, até a região basal (Snodgrass, 1993). Esse processo de formação de espermatozoides é observado em zona de crescimento, maturação e redução, e de transformação (Büning, 1994). Em Hymenoptera, a espermatogênese ocorre predominantemente no estágio pupal e difere da observada na maioria dos animais diploides por apresentar particularidades relacionadas à manutenção cromossômica, devido à divisão abortiva do espermatócito primário, e à dinâmica dos centríolos durante a diferenciação espermática (Cruz-Landim *et al.*, 1980; Cruz-Landim; Dallacqua, 2002).

Apidae, maior família de abelhas, compreende a maioria das espécies com estudos anatômicos e histológicos do sistema reprodutor masculino de Anthophila (Swammerdam, 1738; Bishop, 1920; Ferreira *et al.*, 2004; Araújo *et al.*, 2005; Gracielle *et al.*, 2009; Brito *et al.*, 2010; Klein *et al.*, 2021), incluindo a ultraestrutura dos espermatozoides (Araújo *et al.*, 2012; Cruz-Höfling *et al.*, 1970; Hoage; Kessel, 1968; Lino-Neto *et al.*, 2000; Peng *et al.*, 1993; Zama *et al.*, 2004). Em contraste, para Halictidae, segunda maior família de abelhas, o conhecimento sobre o sistema reprodutor masculino permanece limitado, com a descrição anatômica em *Megalopta* sp. Smith, *Nomia melanderi* Cockerell e *Pseudaugochlora graminea* Fabricius (Ferreira *et al.*, 2004) e descrição de espermatozoides de *Agapostemon semimelleus* Cockerell, *Pseudaugochlora graminea*, *Augochlora esox* Vachal e *Dialictus* spp. Robertson (Halictidae) (Fiorillo *et al.*, 2005). Considerando a importância das abelhas na polinização de espécies de plantas silvestres e cultivadas em todo o mundo (Khan; Yogi, 2017), resultando na geração de bilhões de dólares em benefícios econômicos anualmente (Klein *et al.*, 2007; Giannini *et al.*, 2015; Almeida-Dias *et al.*, 2025), os estudos anatômicos e histológicos do sistema reprodutor masculino são fundamentais para ampliar o conhecimento sobre a biologia reprodutiva e a diversidade do grupo.

O gênero *Partamona* Schwarz (Apidae: Meliponini) compreende 34 espécies descritas de abelhas sociais sem ferrão, com comprimento corporal variando entre 4,5 e 7,0 mm, amplamente distribuído pela região Neotropical (Pedro; Camargo, 2003; Michener, 2007). No Brasil, mais de 20 espécies têm ocorrência registrada (Pedro, 2014), dentre as quais *Partamona helleri* Friese, que apresenta distribuição na Mata Atlântica e em áreas abertas do sudeste do Brasil (Pedro; Camargo, 2003). Operárias de *P. helleri* utilizam resina vegetal e terra como materiais para construção de ninhos, encontrados em uma variedade de locais, principalmente sob raízes de plantas epífitas (Camargo; Pedro, 2003). Dentre as abelhas-sem-ferrão, *P. helleri* tem sido amplamente utilizada em estudos toxicológicos, sendo considerada um importante organismo modelo para compreensão da diversidade das abelhas-sem-ferrão (Tomé *et al.*, 2015; Bernardes *et al.*, 2018; Araujo *et al.*, 2019; Botina *et al.*, 2020; Motta *et al.*, 2023).

Dentre as abelhas solitárias, o gênero *Augochloropsis* Cockerell (Halictidae) compreende 151 espécies descritas, com coloração variando de preta não metálica a diferentes tonalidades metálicas, com comprimento corporal variando entre 5 e 13 mm, amplamente distribuídas da Argentina ao México, com registros nas Antilhas,

Estados Unidos e Canadá (Michener, 2007; Celis; Cure, 2017; Ascher; Pickering, 2024). As espécies de *Augochloropsis* nidificam predominantemente no solo e exibem comportamento que varia de solitário a semissocial, sendo consideradas organismos modelo para compreensão da evolução do comportamento social das abelhas (Coelho, 2002). Análises filogenéticas recentes indicam desafios na taxonomia do grupo, especialmente quanto à delimitação e identificação das espécies (Celis; Cure, 2017; Celis; Melo, 2022; Portman *et al.*, 2022; Celis; Raemakers; Melo, 2024).

A importância das abelhas na polinização de plantas silvestres e cultivadas, o declínio da biodiversidade desses insetos e as limitações nas estratégias de conservação reforçam a necessidade crescente de ampliar o conhecimento sobre a diversidade e a biologia reprodutiva desses insetos (Goulson *et al.*, 2008; Potts *et al.*, 2010; Zattara; Aizen, 2021; Straub *et al.*, 2021; Almeida *et al.*, 2025). Entre os múltiplos fatores associados a esse declínio destacam-se as mudanças climáticas, a fragmentação e perda de habitats, competição com espécies invasoras e o uso indiscriminado de agrotóxicos (Nocelli *et al.*, 2012; Goulson *et al.*, 2015; Faita *et al.*, 2021; Chaves *et al.*, 2023). Nesse contexto, a descrição de novas espécies e de caracteres morfológicos que auxiliam a delimitação taxonômica é uma das principais estratégias para conservação de abelhas (Pyke *et al.*, 2023; Prendergast; Campbell, 2025). Neste estudo, o objetivo foi descrever caracteres com potencial taxonômico da morfologia do sistema reprodutor masculino de uma abelha Halictini solitária e de uma Meliponini eussocial, incluindo a organização dos testículos, o número de folículos testiculares, a presença e a localização das glândulas acessórias, além da morfologia dos ductos deferentes, das vesículas seminais e do ducto ejaculatório, contribuindo para ampliação do conhecimento sobre a história natural e a biologia reprodutiva desses insetos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Abelhas

Três machos adultos de *Augochloropsis cupreola* Cockerell (Halictidae: Halictini) foram coletados nos meses de março e abril de 2025 em flores de *Antigonon leptopus* Hook. & Arn., na área do Apiário Central da Universidade Federal de Viçosa em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20°45' S, 42°52' O). Os machos da abelha-sem-ferrão *P. helleri* foram obtidos nos meses de fevereiro e março de 2026 a

partir de pupas retiradas de discos de células de cria coletadas em duas colônias mantidas no mesmo local. Essas pupas foram classificadas de acordo com a coloração dos olhos em quatro fases: pupa de olho rosa; olho marrom; olho preto e tórax pigmentado; e olho preto e asa pigmentada. Para obtenção de machos recém-emergidos em até 48h, cada disco de células de cria foi mantido em placas de Petri a 28 ± 2 °C e umidade relativa de $70 \pm 5\%$ (Botina *et al.*, 2020).

2.2 Morfologia do sistema reprodutor masculino

Para descrição morfológica do sistema reprodutor masculino, foram analisados três machos adultos de *A. cupreola* e 32 machos de *P. helleri* nas fases de pupa de olho rosa (n = 5); pupa de olho marrom (n = 9); pupa de olho preto e tórax pigmentado (n = 7); pupa de olho preto e asa pigmentada (n = 7); e recém-emergido (n = 4). Os espécimes foram crioanestesiados individualmente a -5°C por cinco minutos e dissecados em tampão fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2 (PBS) sob estereomicroscópio. A seguir, os órgãos foram transferidos para solução fixadora de paraformaldeído 4% por 4 horas em temperatura ambiente e lavados em PBS. A seguir, os sistemas reprodutores masculinos foram fotografados em estereoscópio de alta-resolução Leica M205 FA (Leica Biosystems, Alemanha). Então, foram desidratados em série etanólica crescente (50, 70, 90 e 95%) e incluídas em resina glicol-metacrilato (Historesin, Leica Biosystems, Alemanha) conforme instruções do fabricante. Seções com 2 µm de espessura foram obtidas com navalha de vidro em micrótomo rotativo Leica RM2255 (Leica Biosystems, Alemanha) e dispostas em lâminas histológicas. Em seguida, as amostras foram coradas com hematoxilina de Harris e eosina; montadas com meio de montagem Entellan, analisadas e fotografadas em microscópio de luz Visoria B (Leica Biosystems, Alemanha) acoplado a câmera digital Flexacam i5 (Leica Biosystems, Alemanha). As estruturas e características morfológicas dos sistemas reprodutores foram mensuradas com auxílio do software ImageJ, versão 1.54g.

3 RESULTADOS

Em adultos de *A. cupreola*, o sistema reprodutor masculino consiste em uma cápsula escrotal, com 270 µm de altura e 360 µm de largura, contendo um par de testículos, de porções pré-vesiculares dos ductos deferentes, vesículas seminais esféricas e parte das porções pós-vesiculares dos ductos deferentes (Fig. 1A-C;

Tabela 1). Externamente à cápsula escrotal localizam-se as porções pós-glandulares dos ductos deferentes, o ducto ejacutório e as glândulas acessórias (Fig. 1A-C).

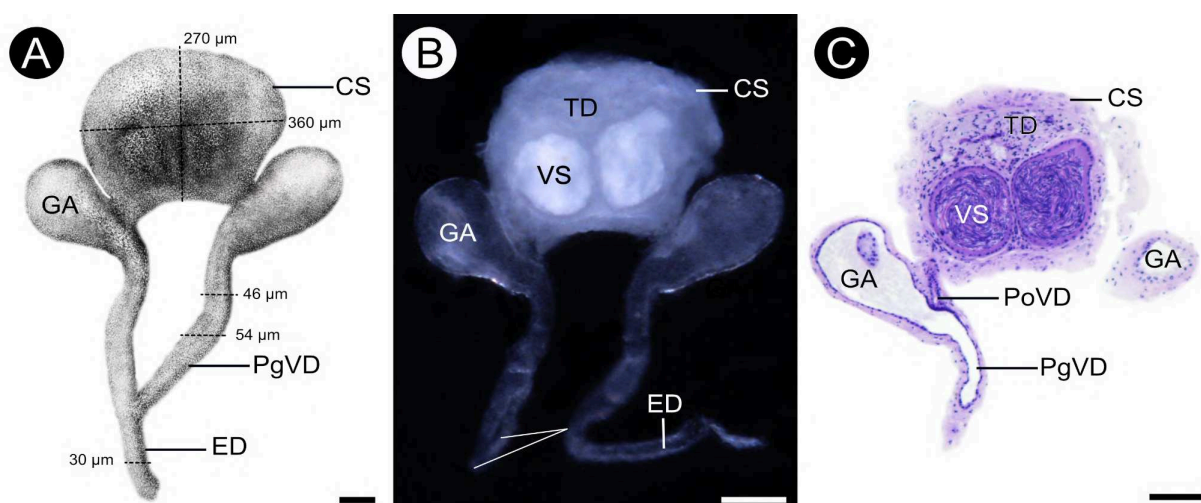


Figura 1. Morfologia do sistema reprodutor masculino de *Augochloropsis cupreola* (Halictidae). A-B) Anatomia evidenciando cápsula escrotal (CS) englobando testículos e vesículas seminais (VS), além de glândulas acessórias (GA), ducto deferente pós-glandular (PgVD) e ducto ejacutório (ED) externos. C) Seção longitudinal mostrando a cápsula escrotal (CS), testículos degenerados (TD), vesículas seminais (VS), ducto deferente pós-vesicular (PoVD), glândulas acessórias (GA) e ducto deferente pós-glandular (PgVD). Barras: A-C= 0,1 mm.

Tabela 1 - Características morfológicas e morfométricas do sistema reprodutor masculino de *Augochloropsis cupreola*

<i>A. cupreola</i>		
Estrutura	Dimensão / característica	Medida
Cápsula escrotal	Altura	270 µm
	Largura	360 µm
	Espessura do epitélio	35,9 ± 7,35 µm (24,1–48,7)
Glândulas acessórias	Espessura da camada muscular	12,9 ± 3,49 µm (7,18–19,4)
Ductos deferentes pós-glandulares	Largura	≈ 50 µm
Ducto ejacutório	Largura	≈ 30 µm

Fonte: Elaborado pelo autor.

A cápsula escrotal nessa espécie consiste em um epitélio espesso, com 35,9 ± 7,35 µm (24,1–48,7 µm), formado por células com núcleos ricos em cromatina descondensada e nucléolos evidentes (Fig. 1C; 2A). Os testículos apresentaram um aglomerado desorganizado de células sem delimitação evidente e com núcleos pleomórficos (Fig. 1C; 2A), o que impossibilitou a determinação do número de folículos na espécie.

Os ductos deferentes pré-vesiculares de *A. cupreola* consistem em lúmen com poucos espermatozoides livres, revestido por epitélio desorganizado, sem delimitação

celular evidente e com núcleos desestruturados (Fig. 2A). As vesículas seminais consistem em lúmen preenchido por espermatozoides livres, revestido internamente por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos basais com predomínio de cromatina descondensada e acúmulo de material basófilo na porção apical, além de camada muscular externa (Fig. 1C; 2A).

Os ductos deferentes pós-vesiculares consistem em lúmen revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada (Fig. 2B). Os ductos deferentes pós-vesiculares são observados parcialmente dispostos no interior da cápsula escrotal e na porção externa à cápsula, conectam-se aos curtos ductos das glândulas acessórias (Fig. 1C; 2B). As glândulas acessórias são constituídas por lúmen preenchido por material acidófilo, revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada, e externamente por camada muscular de $12,9 \pm 3,49 \mu\text{m}$ (7,18-19,4 μm) (Fig. 2B). Os ductos deferentes pós-glandulares têm organização semelhante àquela dos ductos deferentes pós-vesiculares, com lúmen revestido internamente por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada, porém diferem por apresentarem uma camada muscular externa (Fig. 2C). Os ductos deferentes pós-glandulares ($\approx 50 \mu\text{m}$; Fig. 1A) se unem em um único ducto ejaculatório ($\approx 30 \mu\text{m}$; Fig. 1A), constituído por lúmen revestido por camada cuticular, epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada, e externamente por camada muscular com núcleos esféricos e predomínio de cromatina descondensada e nucléolos evidentes (Fig. 3A-B).

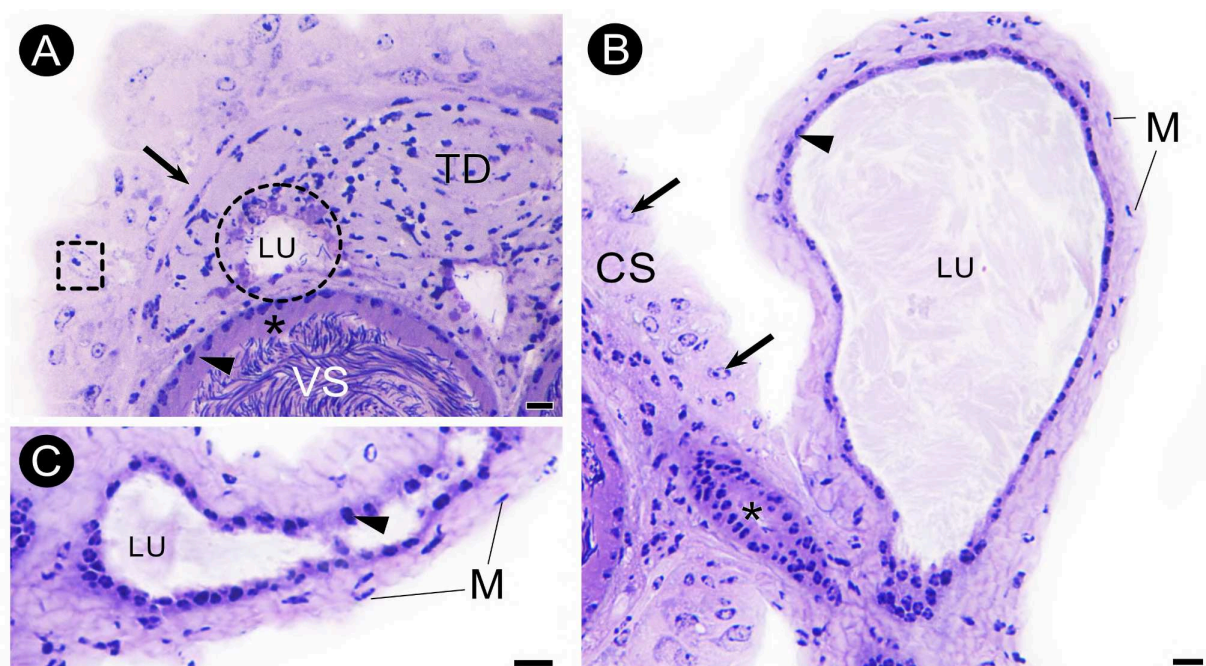


Figura 2. Micrografias do sistema reprodutor masculino de *Augochloropsis cupreola* (Halictidae). A) Detalhe da câmara escrotal com epitélio espesso constituído por células com núcleos ricos em cromatina descondensada e nucléolos evidentes (quadrado pontilhado); testículos degenerados (TD) apresentando um aglomerado desorganizado de células sem delimitação evidente e com núcleos pleomórficos, e envoltos por bainha peritoneal (seta); ducto deferente pré-vesicular (círculo pontilhado) constituído por lúmen (LU) com poucos espermatozoides, revestido por epitélio desorganizado, sem delimitação celular evidente e material nuclear desestruturado; vesícula seminal (VS) com lúmen (LU) preenchido por espermatozoides livres, revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos basais e predomínio de cromatina condensada (ponta de seta) e externamente por camada muscular (M). Note acúmulo de material basófilo na região apical do epitélio que reveste o lúmen da vesícula (asterisco). B) Detalhe da glândula acessória (GA) constituída por lúmen (LU) com material acidófilo, revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada (ponta de seta) e externamente por camada muscular (M) com núcleos alongados. Note ducto deferente pós-vesicular (PoVD) constituído por lúmen (asterisco) revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada. C) Ducto deferente pós-glandular constituído por lúmen (LU) revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada (ponta de seta) e externamente por camada muscular (M). Barras: 10 µm.

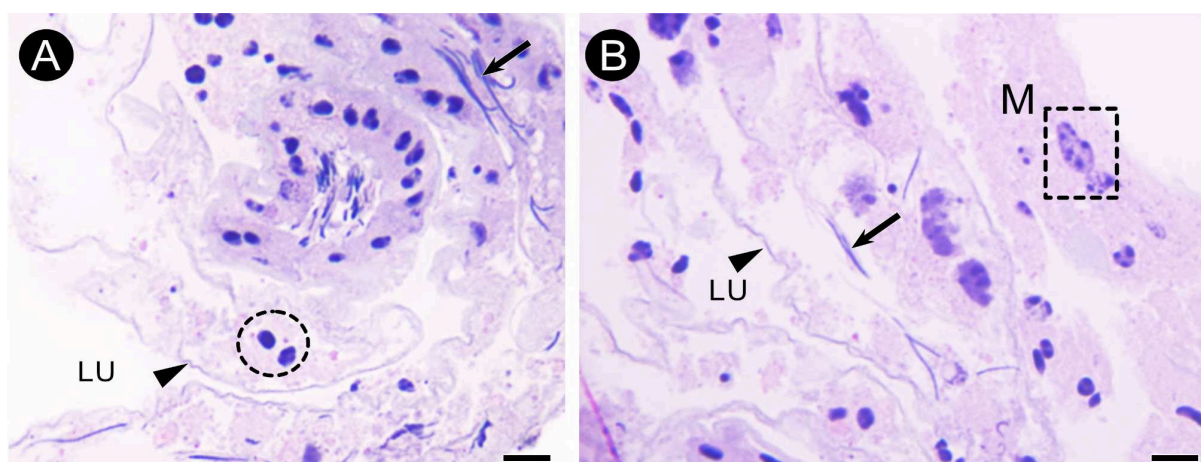


Figura 3. Micrografias do ducto ejacutório de *Augochloropsis cupreola* (Halictidae). A) Aspecto geral mostrando lúmen (LU) revestido por camada cuticular (ponta de seta), epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada (círculo pontilhado). B) Detalhe do ducto mostrando camada muscular com núcleos esféricos e predomínio de cromatina descondensada e

nucléolos evidentes (quadrado pontilhado). Note a presença de espermatozoides livres (setas) no lúmen. Barras: 10 μ m.

Em *P. helleri*, mudanças graduais na anatomia do sistema reprodutor masculino foram observadas ao longo do desenvolvimento pupal até a fase de adulto recém-emergido.

Na fase de pupa de olho rosa de *P. helleri* (Fig. 4A), os testículos são alongados e delgados, com aproximadamente 40 μ m de largura, enquanto as vesículas seminais são pouco desenvolvidas com 100 μ m de largura, não sendo observada a distinção anatômica entre os ductos deferentes pós-vesiculares e o ducto ejaculatório (Fig. 4B; Tabela 2). Na fase de pupa de olho marrom (Fig. 4C), os testículos são mais dilatados, com largura entre 170 e 190 μ m, e as vesículas seminais mais desenvolvidas, apresentando formato esférico e aproximadamente 140 μ m de largura, ainda sem distinção anatômica entre os ductos deferentes pós-vesiculares e o ducto ejaculatório (Fig. 4D). Nessa fase, os folículos testiculares podem ser visualizados através da cápsula escrotal, que apresenta aspecto transparente (Fig. 4D).

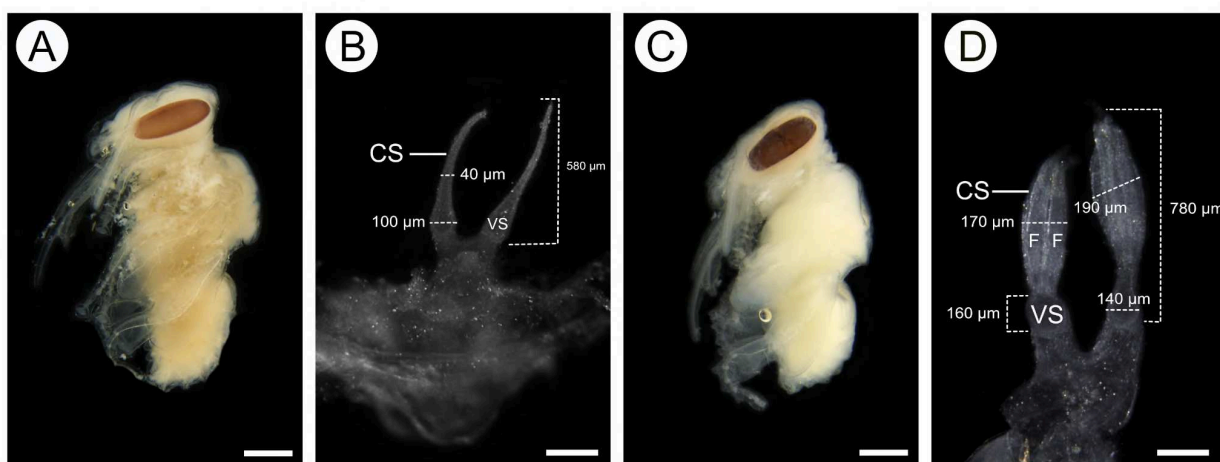


Figura 4. Diferentes estágios do desenvolvimento corporal e da anatomia do sistema reprodutor masculino de *Partamona helleri* (Apidae). A) Pupa de olho rosa. B) Anatomia do sistema reprodutor em pupa de olho rosa, com testículos alongados e delgados envoltos por cápsula escrotal (CS), vesículas seminais (VS) pouco desenvolvidas, e ausência de distinção anatômica entre os ductos deferentes pós-vesiculares e o ducto ejaculatório. C) Pupa de olho marrom. D) Anatomia do sistema reprodutor em pupa de olho marrom, com testículos mais dilatados envoltos por cápsula escrotal (CS), folículos testiculares (F) evidentes e vesículas seminais (VS) mais desenvolvidas, em formato esférico; sem distinção entre ductos deferentes pós-vesiculares e o ducto ejaculatório. Barras: A, C = 1 mm; B, D = 0,2 mm.

Tabela 2 - Características morfológicas e morfométricas do sistema reprodutor masculino de *Partamona helleri* em diferentes estágios de desenvolvimento

<i>P. helleri</i>			
Estrutura	Pupa de olho rosa	Pupa de olho marrom	A partir do estágio de pupa de olho preto e corpo pigmentado
Testículos (formato e dimensões)	Alongados e delgados; largura $\approx 40 \mu\text{m}$ altura $\approx 580 \mu\text{m}$	Mais desenvolvidos; largura $170\text{--}190 \mu\text{m}$ altura $\approx 780 \mu\text{m}$	Ovais; largura $> 860 \mu\text{m}$ altura $> 1.000 \mu\text{m}$
Vesículas seminais (formato e dimensões)	Pouco desenvolvidas; largura $\approx 100 \mu\text{m}$	Formato esférico; largura $\approx 140 \mu\text{m}$	Bem desenvolvidas; largura $> 230 \mu\text{m}$
Ductos deferentes pós-glandulares (largura)	sem distinção entre os ductos	sem distinção entre os ductos	$> 100 \mu\text{m}$
Ducto ejaculatório (largura)	sem distinção entre os ductos	sem distinção entre os ductos	$> 200 \mu\text{m}$

Fonte: Elaborado pelo autor.

A partir da fase de pupa de olho preto e corpo pigmentado (Fig. 5A), incluindo pupas de olho preto e asa pigmentada (Fig. 5B) e adultos recém-emergidos (Fig. 5C), os testículos apresentam formato oval, as vesículas seminais bem desenvolvidas com $230 \mu\text{m}$ de largura, sendo evidente a diferenciação entre os ductos deferentes pós-vesiculares e o ducto ejaculatório, este último com o dobro da largura do que os ductos deferentes pós-vesiculares (Fig. 5D-F). Além disso, os quatro folículos de cada testículo, observados após a remoção da cápsula escrotal, apresentam maior dilatação e são unidos em sua região basal ao ducto deferente pré-vesicular (Fig. 6A-B).

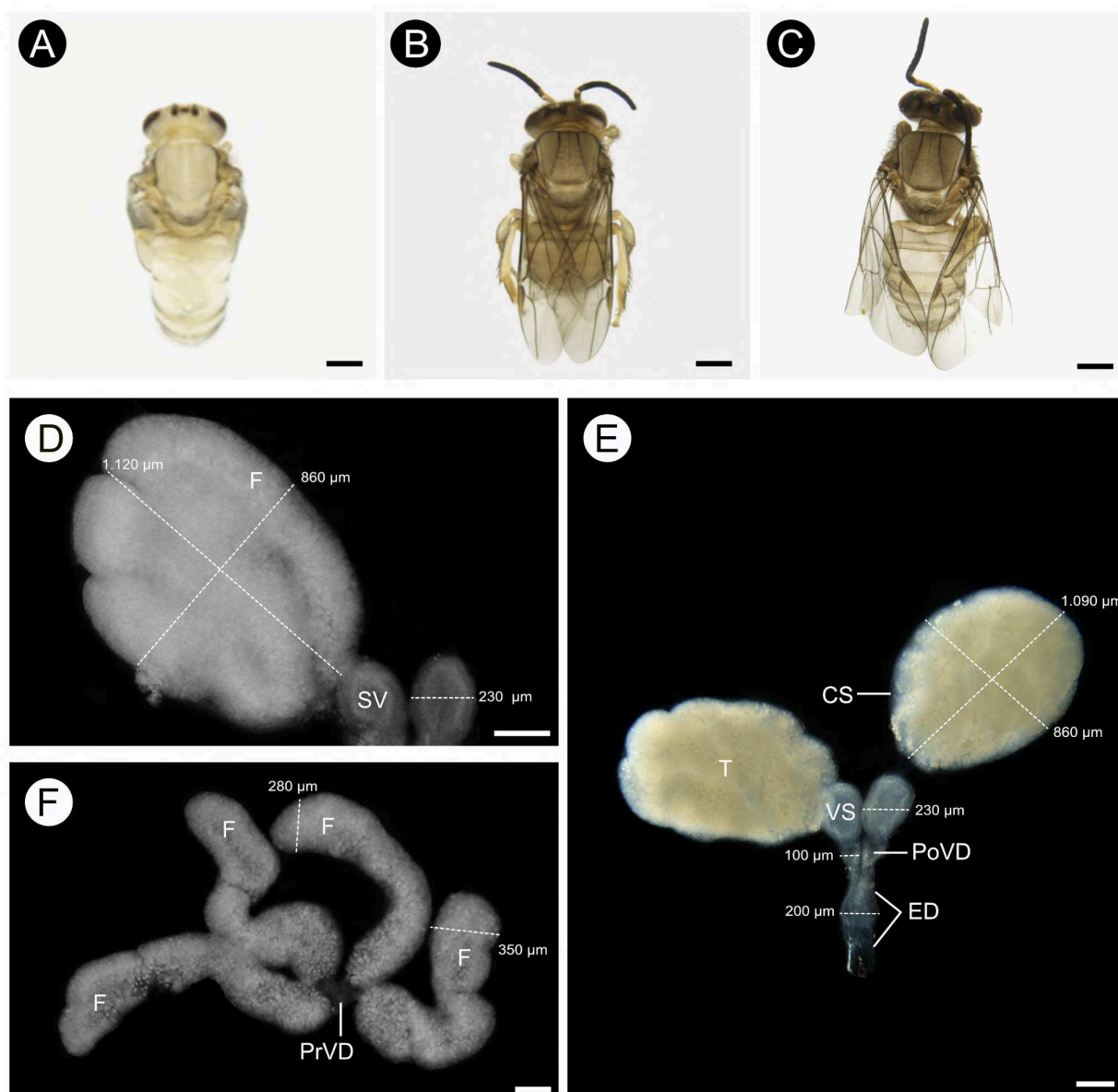


Figura 5. Diferentes estgios do desenvolvimento corporal e da anatomia do sistema reprodutor masculino de *Partamona helleri* (Apidae). A) Pupa de olho preto e corpo pigmentado. B) Pupa de olho preto e asa pigmentada. C) Adulto recém-emergido. D) Anatomia em pupa de olho preto e corpo pigmentado, com testculo (T) em formato oval envolto por cpsula escrotal, mostrando folculos (F) com maior dimetro, e vescula seminal (VS) oval desenvolvida. E) Anatomia em pupa de olho preto e asa pigmentada, com testculo (T) em formato oval envolto por cpsula escrotal (CS), vescula seminal (VS), ducto deferente ps-vesicular (PoVD) e um ducto ejaculatrio (ED) com maior dimetro. F) Folculos testiculares (F) sem cpsula escrotal, evidenciando ducto deferente pr-vesicular (PrVD) em pupa de olho preto e corpo pigmentado. Barras: A-C = 1 mm; D-F = 0,2 mm.

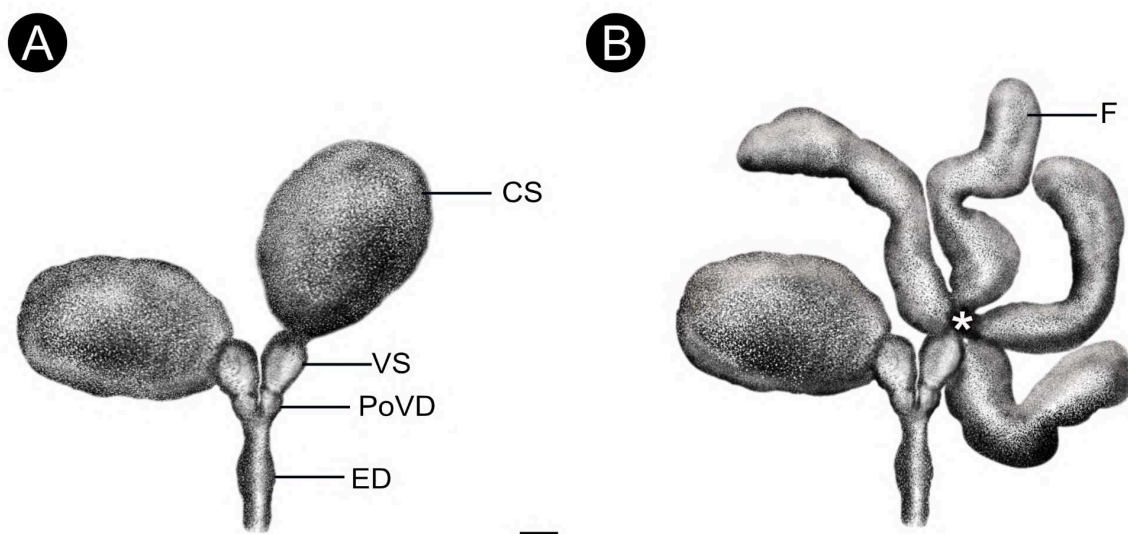


Figura 6. Anatomia do sistema reprodutor masculino de machos recém-emergidos de *Partamona helleri* (Apidae). A) Cápsula escrotal (CS) envolvendo testículos formados por quatro folículos dilatados (F) e ductos deferentes pré-vesiculares (asterisco), além de vesícula seminal (VS) desenvolvidas, ductos deferentes pós-vesiculares (PoVD) e um ducto ejaculatório dilatado (ED) externos. Barras: 0,2 mm.

A análise histológica revelou que pupas de olho rosa de *P. helleri* apresentam testículos constituídos por folículos com células somáticas e germinativas em diferentes estágios de desenvolvimento (Fig. 7A-B). Nessa fase, os folículos testiculares são unidos por uma cápsula escrotal que apresenta padrão epitelial semelhante ao da bainha peritoneal, dificultando a distinção entre essas estruturas (Fig. 7A). Cada folículo testicular é envolvido por uma bainha peritoneal que varia de epitélio simples cúbico, com núcleos esféricos e predomínio de cromatina descondensada, para epitélio simples pavimentoso com núcleos alongados, principalmente nas regiões de contato entre folículos adjacentes (Fig. 7A-B). Diferentes estágios de desenvolvimento de células germinativas são observados dentro dos folículos e correspondem à zona de maturação da espermatogênese, incluindo a presença dos espermatócitos primários, com núcleos volumosos com predomínio de cromatina descondensada (Fig. 7B); os espermatócitos secundários, células menores em comparação aos espermatócitos primários, com núcleos evidentes e um único nucléolo (Fig. 7B); e as espermatídes organizadas em rosetas, com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada (Fig. 7B). Os ductos pré-vesiculares são constituídos por epitélio com células esféricas com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada, sem lúmen evidente (Fig. 8A). Vesículas seminais são constituídas por lúmen revestido por epitélio simples prismático com núcleos esféricos apicais e predomínio de cromatina condensada, e

externamente uma única camada de bainha peritoneal formada por epitélio simples pavimentoso com núcleos alongados (Fig. 8B). Conforme descrito anteriormente, os ductos deferentes pós-vesiculares de pupas de olho rosa não são anatomicamente diferenciados, entretanto, histologicamente, esses ductos apresentam lúmen estreito revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e cromatina predominantemente condensada, sem camada muscular externa evidente (Fig. 8B). O ducto ejacutório é constituído por lúmen revestido por camada cuticular com epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e cromatina predominantemente condensada, sem camada muscular evidente (Fig. 8C).

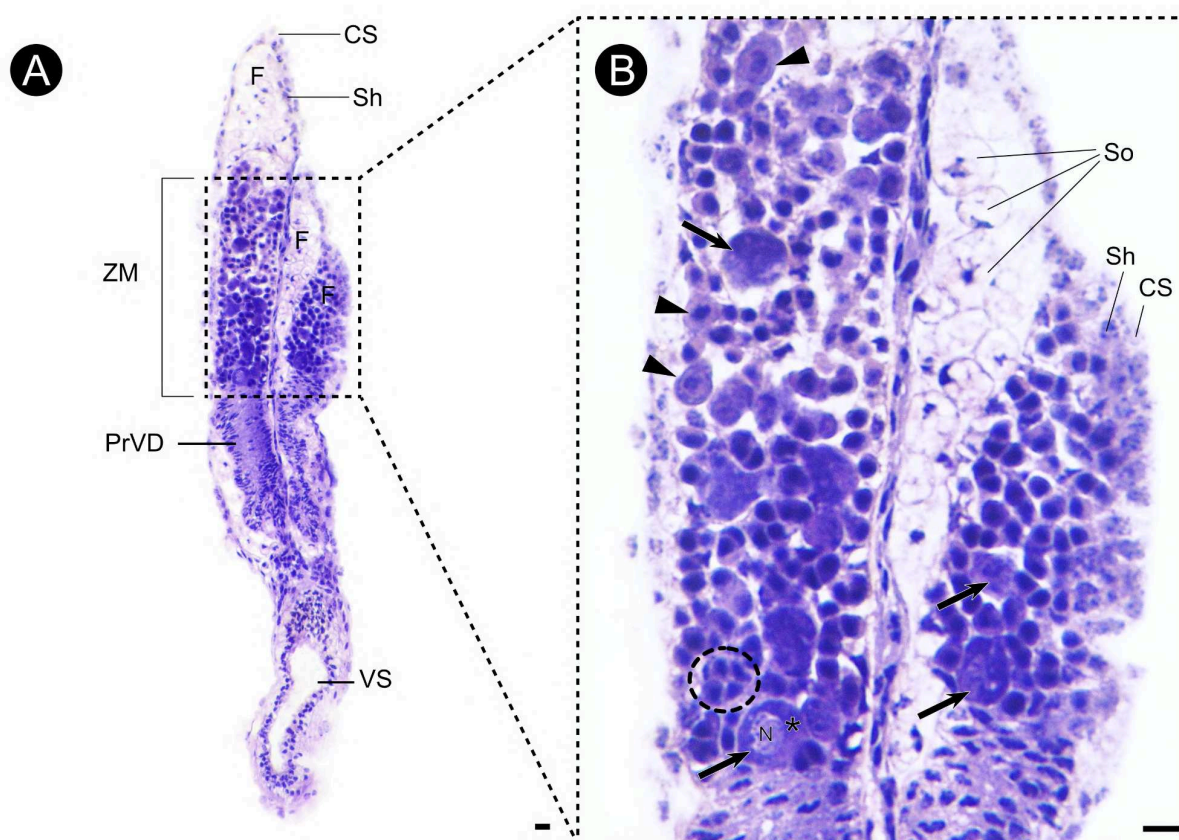


Figura 7. Micrografias do sistema reprodutor masculino de pupas de olho rosa de *Partamona helleri* (Apidae). A) Seção longitudinal mostrando folículos testiculares (F) envolvidos por bainha peritoneal (Sh) e cápsula escrotal (CS), ducto deferente pré-vesicular (PrVD) e vesícula seminal (VS), evidenciando zona de maturação (ZM) do folículo (F). B) Detalhe dos folículos envolvidos por bainha peritoneal (Sh) e cápsula escrotal (CS), com células somáticas (So), diferentes estágios de desenvolvimento células germinativas com espermatócitos primários (setas), evidenciando núcleo (N) volumoso com predomínio de cromatina descondensada e citoplasma (asterisco), espermatócitos secundários (pontas de seta) com núcleos evidentes e um único nucléolo, e espermatídes organizadas em rosetas com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada (círculo pontilhado). Barras: 10 μ m.

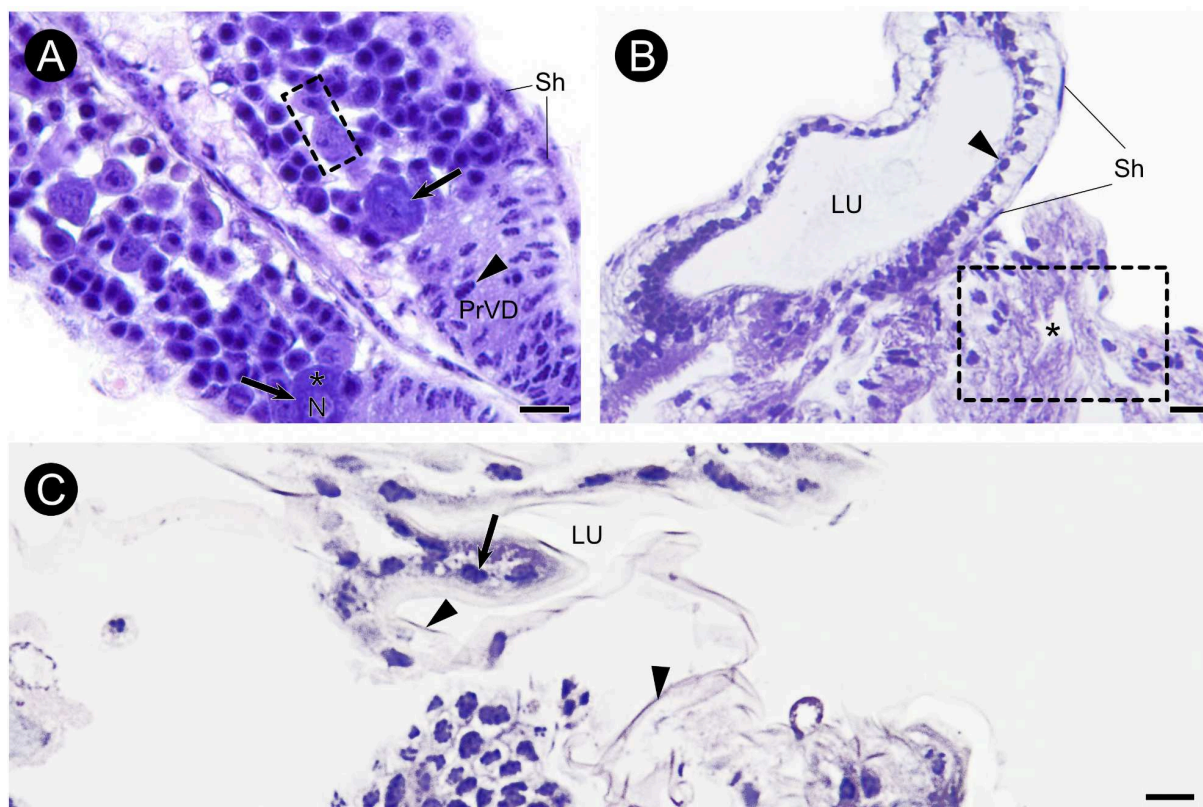


Figura 8. Micrografias do sistema reprodutor masculino de pupas de olho rosa de *Partamona helleri* (Apidae). A) Seção longitudinal dos folículos testiculares envolvidos por bainha peritoneal (Sh) evidenciando espermatócitos primários (setas) com núcleo (N) e citoplasma (asterisco), espermatócitos secundário em divisão celular (quadrado pontilhado) e ducto deferente pré-vesicular (PrVD) revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada, sem lúmen evidente (ponta de seta). B) Seção longitudinal da vesícula seminal constituída por lúmen (LU) revestido por epitélio simples prismático com núcleos esféricos apicais e predomínio de cromatina condensada, e externamente por bainha peritoneal (Sh) formada de epitélio simples pavimentoso com núcleos alongados; e ducto deferente pós-vesicular com lúmen estreito (asterisco), revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e cromatina predominantemente condensada (quadrado pontilhado). C) Seção longitudinal do ducto ejaculatório constituído por lúmen (LU) revestido por camada cuticular (pontas de seta), epitélio simples cúbico com células esféricas e cromatina predominantemente condensada (seta). Barras: 10 μ m.

Em pupas de olho marrom, a cápsula escrotal e a bainha peritoneal que revestem os folículos se distinguem, sendo cada uma formada por epitélio simples pavimentoso com células de núcleos alongados (Fig. 9A). Nessa fase, os ductos deferentes pré-vesiculares apresentam lúmen estreito contendo material acidófilo, revestido por células esféricas com limites celulares pouco evidentes (Fig. 9B).

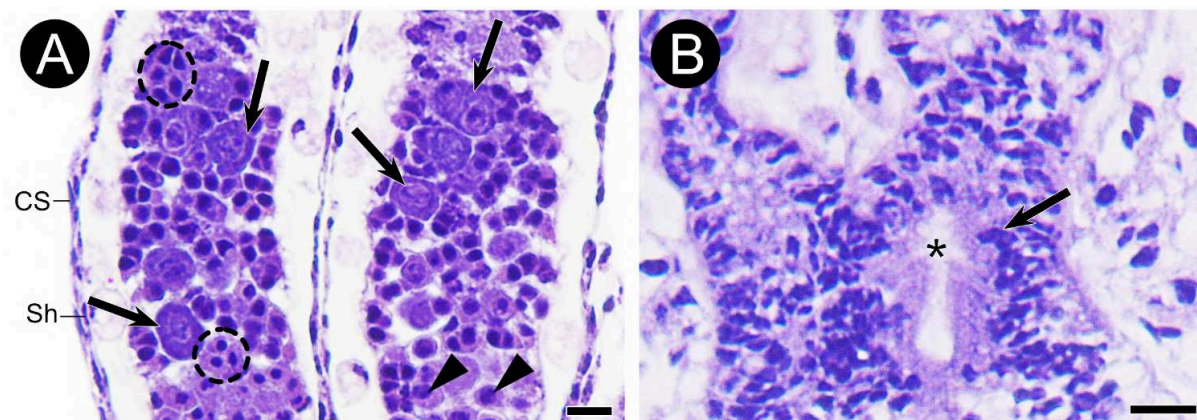


Figura 9. Micrografias do sistema reprodutor masculino de pupas de olho marrom de *Partamona helleri* (Apidae). A) Seção longitudinal de folículos testiculares envolvidos por bainha peritoneal (Sh) e cápsula escrotal (CS) formadas por epitélio simples pavimentoso com núcleos alongados, lúmen com espermatócitos primários (setas) com núcleo volumoso e predomínio de cromatina descondensada, espermatócitos secundários (pontas de seta) e espermatídes organizadas em roseta com núcleos esféricos e predomínio de cromatina condensada (círculo pontilhado). B) Seção longitudinal do ducto deferente pré-vesicular com lúmen (asterisco) revestido por células esféricas com limites celulares pouco evidentes e núcleos com predomínio de cromatina condensada (seta). Note acúmulo de material acidófilo no lúmen. Barras: 10 µm.

Em pupas de olho preto e corpo pigmentado, a espessura da cápsula escrotal é de $8,10 \pm 3,74$ µm (4,54-15,6 µm). Os folículos apresentam zona de transformação com espermatídes em processo de diferenciação em espermatozoides flagelados, os quais são organizados em feixes (Fig. 10A-C). Os ductos deferentes pré-vesiculares são constituídos por lúmen revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina descondensada, e externamente por camada muscular recoberta por bainha peritoneal (Fig. 10D). Nessa fase, esses ductos tornam-se progressivamente mais dilatados, sendo observado um maior acúmulo de material acidófilo na porção apical das células de revestimento interno em comparação com os ductos pré-vesiculares de pupas de olho marrom, além da presença de grânulos e invaginações da superfície basal (Fig. 10D).

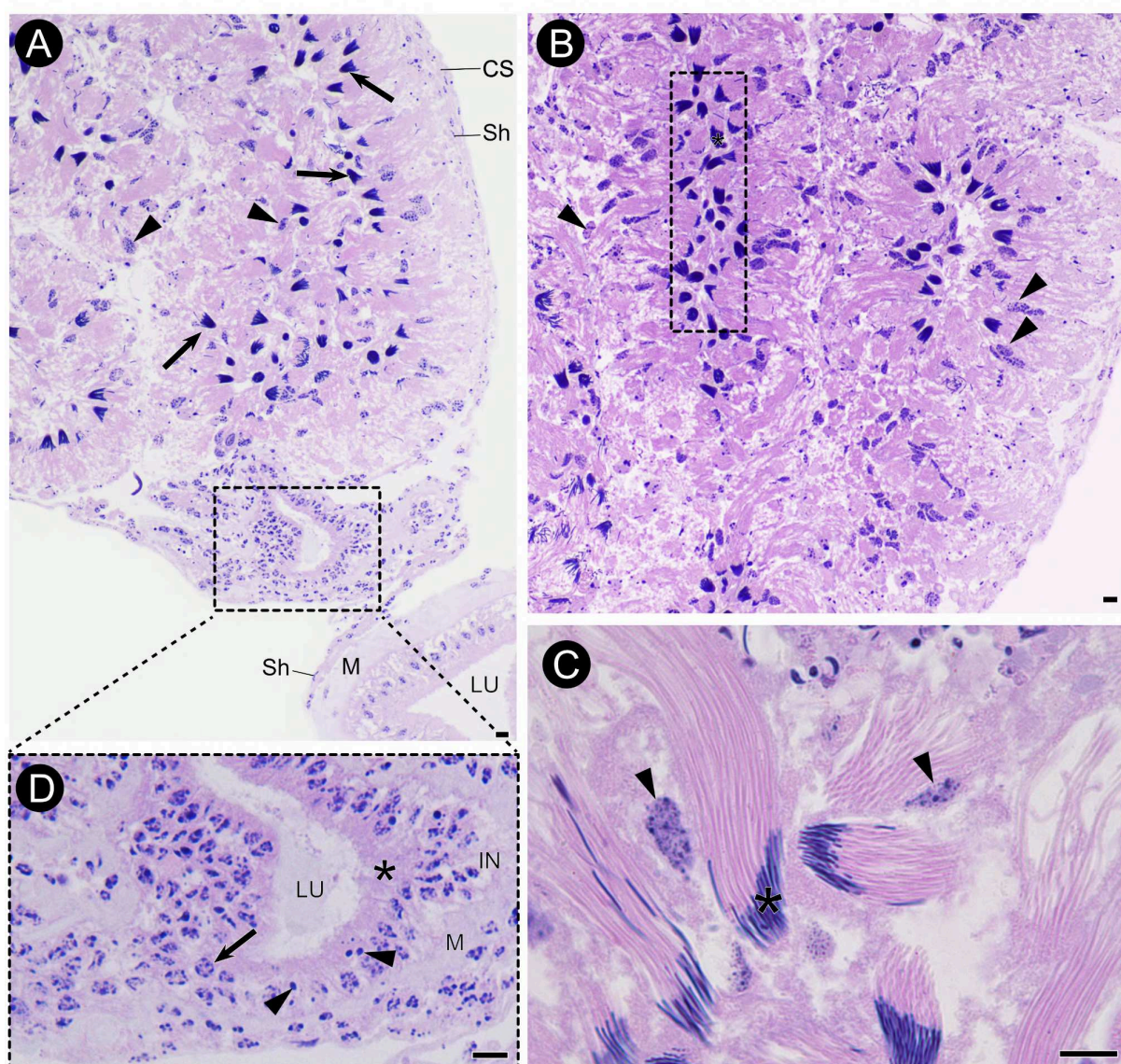


Figura 10. Micrografias do sistema reprodutor masculino de pupas de olho preto e corpo pigmentado de *Paratamona helleri* (Apidae). A) Seção longitudinal do testículo com folículos testiculares envolvidos por bainha peritoneal (Sh) e cápsula escrotal (CS) evidenciando feixes de espermatozoides (setas) e algumas células somáticas (pontas de seta); além do ducto deferente pré-vesicular (quadrado pontilhado); e vesícula seminal constituída por lúmen (LU), revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, e externamente por camada muscular (M) recoberta por bainha peritoneal (Sh) formada por epitélio simples pavimentoso. B) Detalhe dos folículos com feixes de espermatozoides (quadrado pontilhado) e algumas células somáticas (pontas de seta) C) Detalhe dos feixes de espermatozoides com núcleos (asterisco) e algumas células somáticas (pontas de seta). D) Detalhe do ducto deferente pré-vesicular constituído por lúmen (LU), revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina descondensada (seta), e externamente por camada muscular (M) recoberta por bainha peritoneal (Sh). Note acúmulo de material acidófilo (asterisco) no lúmen, presença de grânulos (ponta de seta) e invaginações da superfície basal (IN). Barras: 10 μ m.

As vesículas seminais de pupas de olho preto e corpo pigmentado são constituídas por lúmen revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, predomínio de cromatina descondensada e nucléolos evidentes, além de uma camada muscular espessa de $32,5 \pm 23,8 \mu\text{m}$ ($9,39\text{--}95,7 \mu\text{m}$) com núcleos esféricos e cromatina descondensada (Fig. 11A). Essas células epiteliais de revestimento das vesículas

seminais apresentam invaginações da superfície basal e é observado acúmulo de material acidófilo na porção apical (Fig. 11A). Os ductos deferentes pós-vesiculares apresentam lúmen preenchido por material basófilo, revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, predomínio de cromatina descondensada e nucléolos evidentes, além invaginações da membrana basal e uma camada muscular externa (Fig. 11B). O ducto ejaculatório segue o padrão observado nas fases anteriores, sendo constituído por lúmen revestido por camada cuticular, epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e cromatina descondensada, além da camada muscular externa.

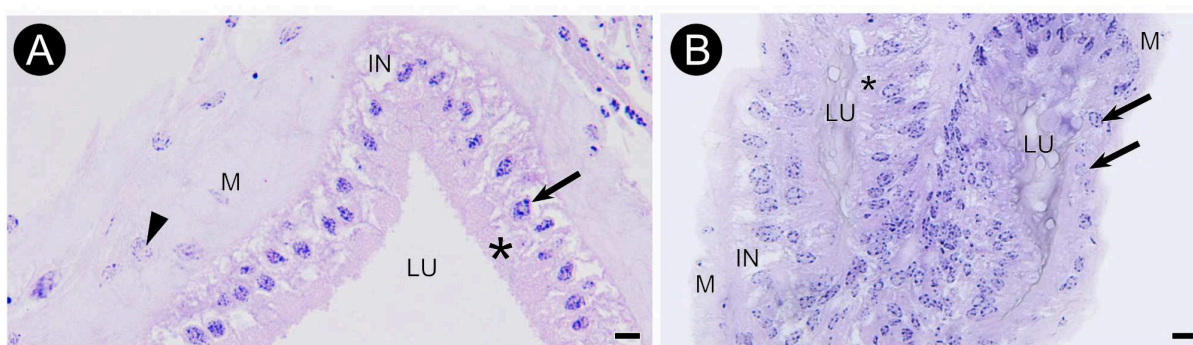


Figura 11. Micrografias do sistema reprodutor masculino de pupas de olho preto e corpo pigmentado de *Partamona helleri* (Apidae). A) Vesícula seminal constituída por lúmen (LU) revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, predomínio de cromatina descondensada e nucléolos evidentes (seta), e externamente por camada muscular (M) com núcleos esféricos e cromatina descondensada (ponta de seta). Note acúmulo de material acidófilo na superfície apical (asterisco) e invaginações da superfície basal (IN). B) Seção longitudinal do ducto deferente pós-vesicular constituído por lúmen (LU) preenchido por material basófilo, revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, predomínio de cromatina descondensada (setas), e externamente por camada muscular (M). Note a liberação de material basófilo na porção apical das células de revestimento (asterisco) e invaginações da superfície basal (IN). Barras: 10 μ m.

Em pupas de olho preto e asa pigmentada, a espessura da cápsula escrotal é de $10,4 \pm 4,23 \mu\text{m}$ (5,67-22,8 μm). Os folículos testiculares com vesículas citoplasmáticas na porção posterior dos flagelos e material amorfo unindo os espermatozoides em feixes nos folículos testiculares tornam-se evidentes (Fig. 12B-C). Além disso, os ductos deferentes pré-vesiculares passam a ser preenchidos por feixes de espermatozoides, não sendo mais observados acúmulo de material acidófilo na porção apical das células epiteliais, grânulos citoplasmáticos ou invaginações da superfície basal (Fig. 13A). As vesículas seminais apresentam poucos espermatozoides livres no lúmen juntamente com material acidófilo proveniente da porção apical das células epiteliais (Fig. 13B). Em comparação com a fase anterior, os ductos deferentes pós-vesiculares apresentam maior diâmetro do lúmen com $19,1 \pm 7,95 \mu\text{m}$ (11,6-34,0 μm) (Fig. 13C). O ducto ejaculatório é

constituído por lúmen revestido por camada cuticular sustentada por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos alguns com predomínio de cromatina descondensada e outros condensada, sendo recoberto por uma camada muscular (Fig. 13D).

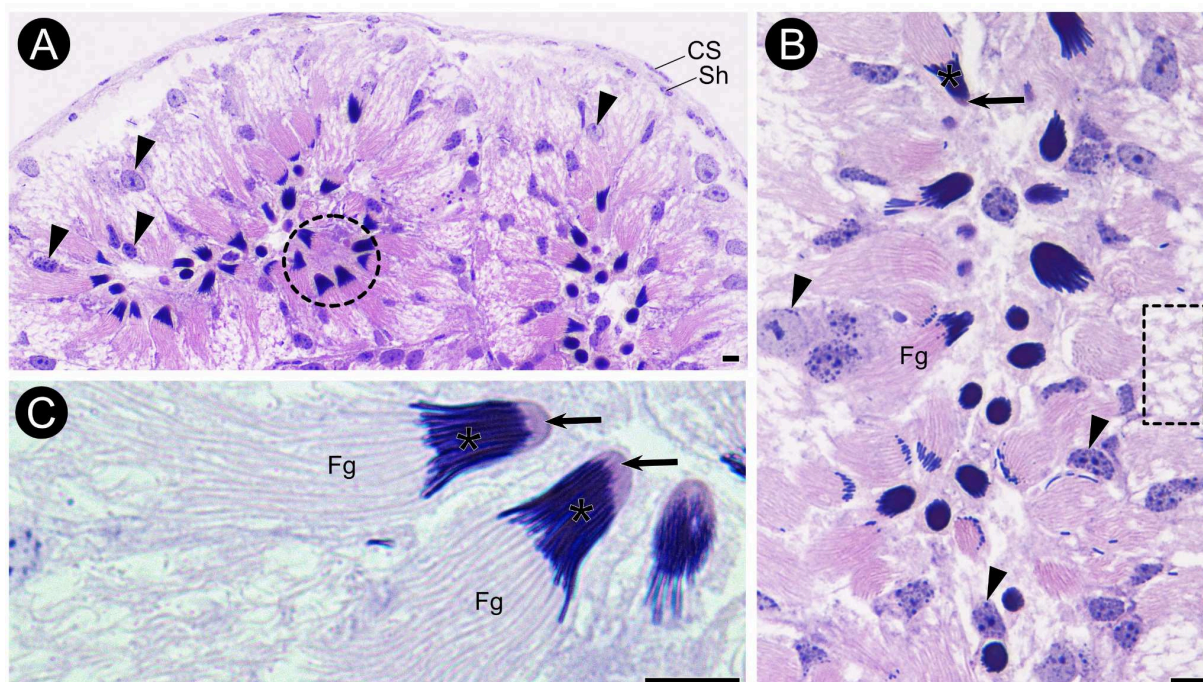


Figura 12. Micrografias do testículo de pupas de olho preto e asa pigmentada de *Partamona helleri* (Apidae). A) Seção longitudinal mostrando folículos testiculares envolvidos por bainha peritoneal (Sh) e cápsula escrotal (CS) contendo feixes de espermatozoides (círculo pontilhado) e células somáticas (pontas de seta). B) Detalhe do lúmen do folículo mostrando células somáticas (pontas de seta), e feixes de espermatozóides (seta) com núcleo (asterisco) e flagelos (fg) contendo vesículas citoplasmáticas na porção posterior (quadrado pontilhado). C) Feixes de espermatozoides unidos por capa de material amorfo (setas), bem como os núcleos (asteriscos) e flagelos (Fg). Barras: 10 μ m.

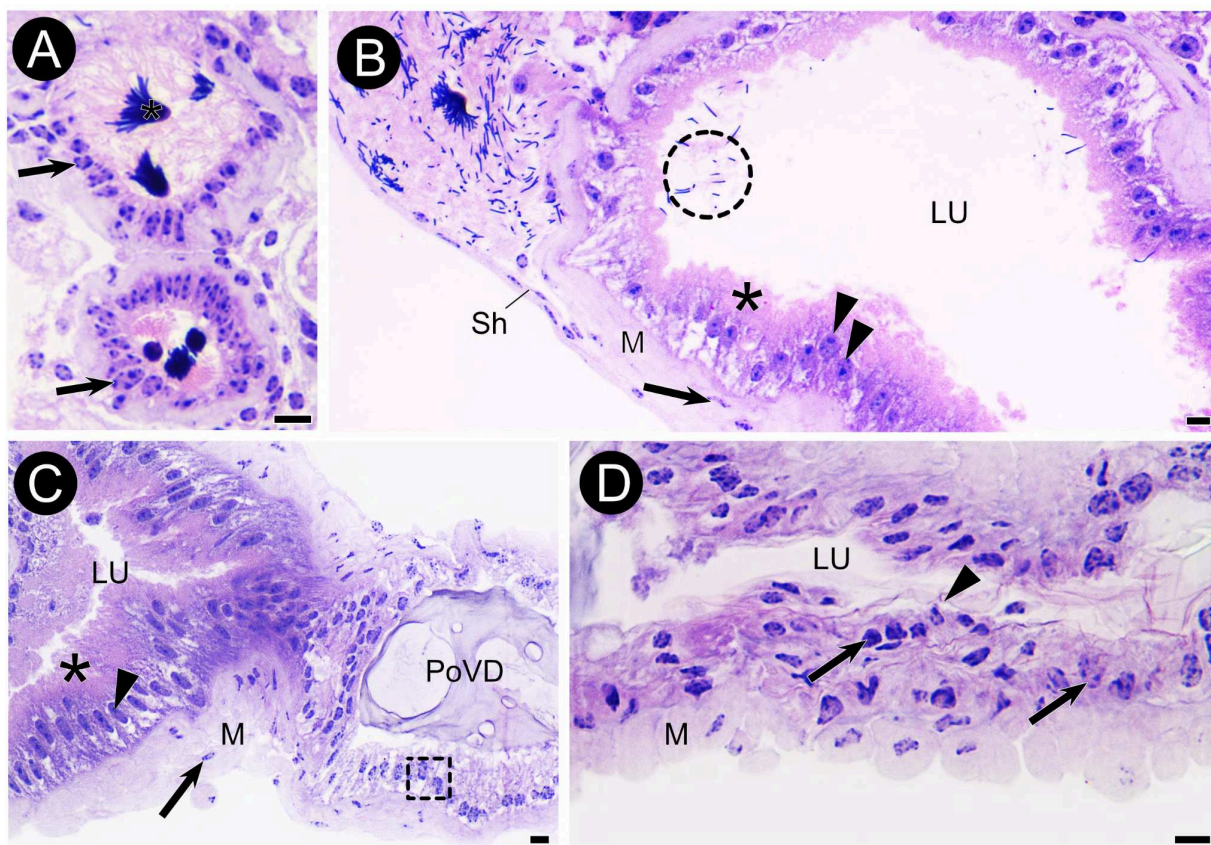


Figura 13. Micrografias do sistema reprodutor masculino de pupas de olho preto e asa pigmentada de *Partamona helleri* (Apidae). A) Seção longitudinal do ducto deferente pré-vesicular constituído por lúmen, preenchido por feixes de espermatozoides (asterisco), revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e predomínio de cromatina descondensada e nucléolos evidentes (setas). B) Seção longitudinal da vesícula seminal constituída por lúmen (LU) revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, predomínio de cromatina descondensada e nucléolos evidentes (pontas de seta) e revestimento externo por camada muscular (M) com células de núcleos alongados (setas) recoberta por bainha peritoneal (Sh) formada por epitélio simples pavimentoso. C) Transição entre a vesícula seminal e o ducto deferente pós-vesicular (PoVD) constituído por lúmen preenchido por material basófilo, revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, predomínio de cromatina descondensada e nucléolos evidentes (quadrado pontilhado). D) Seção longitudinal do ducto ejaculatório constituído por lúmen (LU), revestido por camada cuticular (ponta de seta) sustentada por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos (seta) recoberta por camada muscular (M). Barras: 10 µm.

Em adultos recém-emergidos, a cápsula escrotal e a bainha peritoneal dos folículos apresentam aspecto delgado e homogêneo, sem limites celulares ou núcleos evidentes (Fig. 14A). As vesículas seminais apresentam lúmen parcialmente preenchido por espermatozoides e núcleos das células do epitélio de revestimento do lúmen apresentam redução de tamanho em comparação às fases anteriores (Fig. 14B).

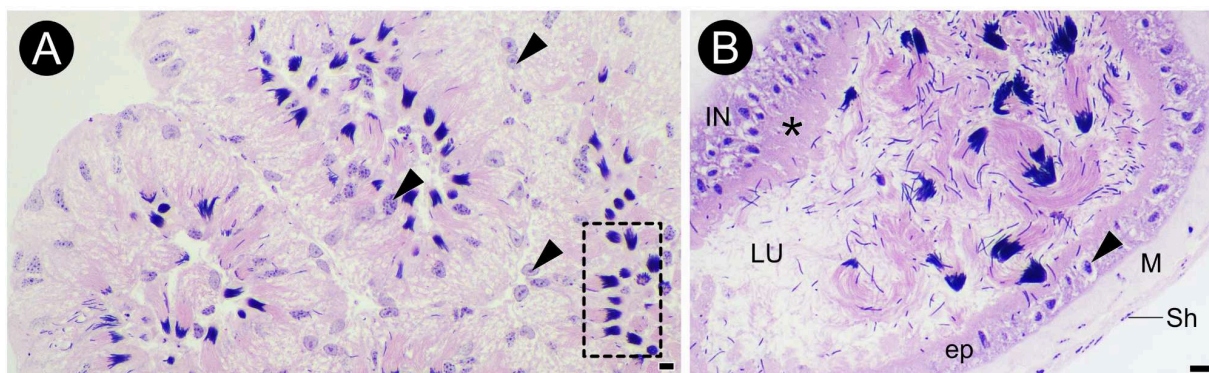


Figura 14. Micrografias do sistema reprodutor masculino de machos recém-emergidos de *Partamona helleri* (Apidae). A) Seção longitudinal do testículo evidenciando folículos testiculares com feixes de espermatozoides (quadrado pontilhado) e células somáticas (pontas de seta). B) Vesícula seminal constituída por lúmen (LU), preenchido por feixes de espermatozoides, revestido por epitélio simples cúbico (ep) com núcleo esféricos, predomínio de cromatina descondensada (ponta de seta), e externamente por camada muscular (M) recoberta por bainha peritoneal (Sh) formada por epitélio simples pavimentoso. Note acúmulo de material acidófilo na região apical das células epiteliais de revestimento (asterisco) e invaginações da superfície basal (IN). Barras: 10 µm.

4 DISCUSSÃO

A anatomia geral dos sistemas reprodutores masculinos é diferente entre *A. cupreola* e *P. helleri*. Em adultos de *A. cupreola*, o sistema reprodutor masculino apresenta cápsula escrotal envolvendo ambos os testículos e vesículas seminais, formando uma unidade globular, enquanto as glândulas acessórias, os ductos deferentes pós-glandulares e o ducto ejaculatório permanecem organizados externamente, similar ao observado em outros Halictidae, como *Megalopta* sp., *N. melanderi* e *P. graminea* (Ferreira *et al.*, 2004), evidenciando uma conservação morfológica do grupo. Entretanto, difere do observado em machos recém-emergidos de *P. helleri*, os quais apresentam um par de testículos, separados entre si, ductos deferentes, vesículas seminais e um ducto ejaculatório, sem glândulas acessórias. Essa ausência de glândulas acessórias em meliponíneos tem sido associada ao comportamento monândrico, no qual rainhas copulam com um único macho (Colonello; Hartfelder, 2005). Além disso, segundo Ferreira *et al.* (2004), a dinâmica evolutiva do sistema reprodutor masculino das abelhas segue a tendência de transição de testículos encapsulados, característica observada em grupos mais similares ao ancestral, para testículos separados entre si em grupos mais derivados. Essa tendência evolutiva corrobora com o observado em indivíduos de *A. cupreola*, com cápsula escrotal englobando ambos testículos, e em *P. helleri*, com testículos separados.

A diferença observada nos epitélios que constituem as cápsulas escrotais de *A. cupreola* e *P. helleri* pode ser associada à diferentes níveis de atividade funcional e organização estrutural. Em machos de *A. cupreola*, o epitélio constituído por células com núcleos com cromatina descondensada e nucléolos evidentes é similar ao observado na vespa parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae) (Souza *et al.*, 2021). Embora *D. longicaudata* apresente produção contínua de espermatozoides, a similaridade entre os epitélios das cápsulas escrotais de ambas espécies pode indicar a ocorrência de processos relacionados à síntese proteica e à manutenção tecidual, uma vez que a presença de núcleos com cromatina descondensada e nucléolos evidentes é associada à uma intensa atividade transcricional e produção de RNA ribossomal (Gomes *et al.*, 2012; Araujo *et al.*, 2020).

Em machos de *P. helleri*, a cápsula escrotal e a bainha peritoneal sofrem modificações graduais ao longo do desenvolvimento do sistema reprodutor masculino. Nas fases de pupa de olho rosa e de olho marrom, a variação de epitélio simples cúbico, com núcleos esféricos e predomínio de cromatina descondensada, para epitélio simples pavimentoso com núcleos alongados sugere uma transição de regiões de maior atividade metabólica para uma função predominantemente de revestimento. Alterações morfológicas semelhantes também foram observadas no epitélio das vesículas seminais de *Scaptotrigona xanthotricha* Moure (Apidae: Meliponini) durante o desenvolvimento (Araujo *et al.*, 2020). Em pupas de olho preto e corpo pigmentado e de olho preto e asa pigmentada, a cápsula escrotal e a bainha peritoneal formam estruturas bem delimitadas, ambas constituídas por epitélio simples pavimentoso, sugerindo uma condição intermediária com mudança completa na organização estrutural e uma redução da atividade metabólica dessas células, sendo similar ao observado em machos recém-emergidos de *Melipona mondury* Smith (Apidae: Meliponini) (Lima *et al.*, 2006). Em adultos recém-emergidos de *P. helleri*, a cápsula escrotal e a bainha peritoneal apresentam aspecto delgado e homogêneo, sem limites celulares ou núcleos evidentes, condição que pode estar relacionada aos estágios que antecedem a degeneração testicular descrita para outros Hymenoptera (Allard *et al.*, 2011; Klein *et al.*, 2021).

Testículos com quatro folículos testiculares envolvidos individualmente por uma bainha peritoneal em *P. helleri* seguem o padrão observado em outras espécies de Meliponini (Cruz-Landim *et al.*, 1980). No geral, famílias de abelhas mais similares ao

ancestral, como Colletidae, Andrenidae e Halictidae, apresentam três folículos em cada testículo (Ferreira *et al.*, 2004). Em Apidae, a maioria das espécies apresenta quatro folículos por testículo, sendo o gênero *Apis* Linnaeus um dos exemplos mais extremos, podendo apresentar mais de 250 folículos (Kapil, 1962; Klein *et al.*, 2021). Esse aumento no número de folículos testiculares tem sido associado a uma tendência evolutiva de aumento da produção de espermatozoides (Ferreira *et al.*, 2004).

Em *A. cupreola*, parte do interior da cápsula escrotal, constituído por aglomerados desorganizados de células, sem delimitação evidente e com núcleos pleomórficos, sugere degeneração dos folículos após término da espermatogênese. Esse padrão é associado a espécies com produção única de espermatozoides (Cruz-Landim; Dallacqua, 2002; Araújo *et al.*, 2020; Klein *et al.*, 2021), indicando que os machos analisados de *A. cupreola* se encontravam em estágio avançado de maturação sexual. O processo de degeneração dos testículos após o término da espermatogênese e transferência dos espermatozoides para as vesículas seminais, é observado em diferentes grupos de Hymenoptera, como espécies de abelhas solitárias e sociais (Araújo *et al.*, 2010; Klein *et al.*, 2021), vespas sociais (Vespidae) (Moors *et al.*, 2009), e formigas (Formicidae) (Wheeler; Kruttsch, 1992; Allard *et al.*, 2011). Em abelhas, esse processo tem sido associado à reabsorção testicular para nutrição do adulto (Cruz-Landim; Dallacqua, 2002).

Mudanças graduais na anatomia do sistema reprodutor masculino de *P. helleri* observadas ao longo do desenvolvimento pupal até a fase de adulto recém-emergido evidenciam o processo contínuo de maturação estrutural e fisiológica até o momento de maturidade sexual para a cópula, também foram observadas em *A. mellifera* e *S. xanthotricha* (Araújo *et al.*, 2020; Klein *et al.*, 2021). Em *P. helleri*, pupas de olho rosa, com testículos alongados e delgados e vesículas seminais pouco desenvolvidas, e pupas de olho marrom, com testículos de maior diâmetro e vesículas seminais mais desenvolvidas e de formato esférico, evidencia o processo contínuo de diferenciação morfológica do sistema reprodutor masculino ao longo do desenvolvimento pupal. Nesses estágios pupais, a ausência de distinção anatômica entre os ductos deferentes pós-vesiculares e o ducto ejaculatório evidenciam que o processo de diferenciação dessas estruturas ainda não está completo. Esse padrão é compatível com a origem ectodérmica do ducto ejaculatório e com o desenvolvimento dos ductos deferentes, os quais se estendem posteriormente e se conectam à invaginação

ectodérmica do disco imaginal (Heming, 2003; Cruz-Landim, 2009), indicando que a maturação do ducto ejacutório ocorre de forma tardia no período pós-embriónico. A partir da fase de pupa de olho preto e corpo pigmentado, incluindo pupas de olho preto e asa pigmentada e adultos recém-emergidos, os testículos apresentam formato oval e as vesículas seminais bem desenvolvidas e ovais, sendo evidente a diferenciação entre os ductos deferentes pós-vesiculares e o ducto ejacutório, o que indica um estágio mais avançado de maturação morfológica do sistema reprodutor masculino, similar ao observado em outros meliponíneos (Brito *et al.*, 2010; Ferreira *et al.*, 2019; Araújo *et al.*, 2020).

Neste estudo, os folículos testiculares de *P. helleri*, observados em diferentes estágios pupais e constituídos por células somáticas e germinativas em diferentes estágios de desenvolvimento, sugerem que a espermatogênese ocorre predominantemente durante o estágio pupal, conforme descrito para Hymenoptera (Cruz-Landim *et al.*, 1980; Cruz-Landim; Dallacqua, 2002). Em pupas de olho rosa e olho marrom *P. helleri*, a presença de espermátócitos primários, espermátócitos secundários e espermátides, caracteriza a zona de maturação e redução da espermatogênese, indicando intensa atividade meiótica durante essas fases do desenvolvimento (Cruz-Landim, 2009; Chapman, 2013). Nessa zona, os espermátócitos primários se dividem em espermátócitos secundários por meio da primeira divisão meiótica, os quais subsequentemente dão origem às espermátides após uma segunda divisão meiótica, padrão observado em Hymenoptera (Cruz-Landim, 2009).

Em pupas de olho preto e corpo pigmentado e em adultos recém-emergidos de *P. helleri*, a presença de espermátides em processo de diferenciação em espermatozoides flagelados caracteriza a zona de transformação (Büning, 1994), indicando que os estágios finais da espermatogênese dessa espécie ocorrem nesse estágio do desenvolvimento pupal. Esses espermatozoides têm sua origem a partir de um mesmo cisto espermático, no qual as células germinativas se desenvolvem de forma sincronizada, e portanto são organizados em feixes (Cruz-Landim *et al.*, 1980). Esses feixes de espermatozoides apresentam vesículas citoplasmáticas em sua porção posterior, sendo estas associadas à eliminação de citoplasma residual durante a diferenciação das espermátides (Sperry, 2012), como observado em machos recém-emergidos de *M. mondury* (Lima *et al.*, 2006).

A partir da fase de pupa de olho preto e asa pigmentada de *P. helleri*, os feixes de espermatozoides apresentam uma capa amorfa, que tem sido reportada como sendo de natureza glicoproteica e derivada de produtos das células císticas associadas ao desenvolvimento das células germinativas e à manutenção da organização dos espermatozoides durante os estágios finais da espermatogênese (Higginson; Pitnick, 2011; Burnett; Heinze, 2014). Em *Friesella schrottkyi* Friese (Apidae: Meliponini), os feixes de espermatozoides apresentam capa glicoproteica apenas a partir do nono dia após emergência (Brito *et al.*, 2010). Essa diferença temporal entre os representantes de Meliponini pode ser associada a formação e maturação prévia dos feixes de espermatozoides em *P. helleri*, indicando um adiantamento na maturação sexual da espécie. Diferenças no período necessário para a maturação sexual são relatadas entre espécies de abelhas e refletem distintas estratégias de desenvolvimento reprodutivo (Tasei *et al.*, 1998; Lima *et al.*, 2006; Klein *et al.*, 2021).

Os ductos deferentes pré-vesiculares de *A. cupreola*, com poucos espermatozoides livres no lúmen e epitélio desorganizado, sem delimitação celular evidente e com material nuclear desestruturado, sugerem redução da atividade celular e perda da funcionalidade estrutural (Araujo *et al.*, 2020). Essas características observadas nos ductos deferentes pré-vesiculares podem ser associadas diretamente ao processo de degeneração observado nos folículos, o qual se estenderia para os ductos após transporte total dos espermatozoides para as vesículas seminais (Dallacqua; Cruz-Landim, 2003; Cruz-Landim, 2009).

Em *P. helleri*, os ductos deferentes pré-vesiculares apresentam mudanças progressivas na dilatação do lúmen e na morfologia das células epiteliais ao longo do desenvolvimento, incluindo alterações no padrão de condensação da cromatina e na evidência dos nucléolos, sugerindo variações na atividade metabólica dessas células durante a maturação do sistema reprodutor masculino (Lodish *et al.*, 2021). O predomínio de cromatina condensada no epitélio dos ductos deferentes pré-vesiculares de pupas de olho rosa e olho marrom de *P. helleri* indica menor atividade transcricional, enquanto a presença de cromatina descondensada e nucléolos evidentes a partir da fase de pupa de olho preto e corpo pigmentado sugere aumento da atividade metabólica e sintética do epitélio (Araujo *et al.*, 2020).

Da fase de pupa de olho preto e corpo pigmentado até adultos recém-emergidos de *P. helleri*, a presença de invaginações da superfície basal,

presença de grânulos e o acúmulo de material acidófilo na porção apical das células epiteliais dos ductos deferentes pré-vesiculares são similares ao observado em pupas de *Melipona bicolor bicolor* Lepeletier (Apidae: Meliponini) (Cruz-Landim, 2009). Essas características podem reforçar a interpretação de aumento da atividade metabólica em comparação com as fases anteriores e sugerir maior atividade secretora do epitélio durante a maturação sexual dos machos de *P. helleri*. Em outras espécies de abelhas, como *S. xanthotricha* e *M. bicolor bicolor*, a produção de substâncias durante a maturação sexual ocorre predominantemente no epitélio da vesícula seminal, sendo observada também em ductos deferentes pré e pós-vesiculares (Dallacqua; Cruz-Landim, 2003; Araújo *et al.*, 2020). Portanto, essa atividade secretora pode estar relacionada à manutenção e transporte dos espermatozoides pelo sistema reprodutor masculino, uma vez que a produção dessas substâncias tem início antes da chegada dos feixes espermáticos aos ductos deferentes pré-vesiculares, como também observado em *M. bicolor bicolor* (Dallacqua; Cruz-Landim, 2003). Além disso, essas secreções podem estar associadas à manutenção da viabilidade e desempenho reprodutivo após a transferência dos espermatozoides para a fêmea (Dallacqua; Cruz-Landim, 2003).

A partir da fase de pupa de olho preto e asa pigmentada, há ausência de acúmulo de material acidófilo na porção apical das células epiteliais, de grânulos citoplasmáticos e de invaginações da superfície basal nos ductos deferentes pré-vesiculares, sugerindo redução da atividade secretora. Além disso, a presença de feixes espermáticos sugere que a espermatogênese se encontra em seus estágios finais, com a produção e diferenciação dos espermatozoides concluídas em parte dos folículos (Brito *et al.*, 2010; Higginson; Pitnick, 2011).

As vesículas seminais de adultos de *A. cupreola*, constituídas por lúmen preenchido por espermatozoides livres, revestido por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos basais com predomínio de cromatina condensada e acúmulo de material basófilo, e externamente por camada muscular, sugerem função predominantemente relacionada ao armazenamento dos espermatozoides, como observado em espécies de abelhas (Kapil, 1962), vespas (Moreira *et al.*, 2008) e formigas (Allard *et al.*, 2011). Embora o epitélio das vesículas seminais de *A. cupreola* não apresente evidências morfológicas de atividade secretora em adultos com estágio avançado de maturação sexual, como a presença de vesículas citoplasmáticas e de invaginações da membrana basal descritas para as abelhas solitárias *Thygater analis*

Lepeletier e *Melitoma segmentaria* Fabricius (Apidae: Apinae) (Araújo *et al.*, 2010), a presença de material basófilo no lúmen, por sua vez, pode sugerir que durante a maturação sexual, houve a produção e o acúmulo de substâncias pelas células epiteliais, as quais são posteriormente relacionadas à função de armazenamento.

Em *P. helleri*, mudanças histológicas observadas em vesículas seminais ao longo do desenvolvimento pupal até a fase de adulto recém-emergido também são relatadas para outras abelhas-sem-ferrão (Lima *et al.*, 2006; Brito *et al.*, 2010; Ferreira *et al.*, 2019; Araújo *et al.*, 2020). Vesículas seminais de pupas de olho rosa e olho marrom de *P. helleri*, constituídas por epitélio simples prismático com núcleos predominantemente ricos em cromatina condensada, são semelhantes às de pupas de olho rosa de *S. xanthotricha*; entretanto, nesta última espécie os núcleos apresentam cromatina descondensada, indicando maior atividade celular (Araújo *et al.*, 2020). O aumento da atividade epitelial em machos de *P. helleri* ocorre apenas a partir da fase de pupa de olho preto e corpo pigmentado, sendo similar ao descrito anteriormente para ductos deferentes pré-vesiculares. Ademais, assim como nos ductos deferentes pré-vesiculares, essas características podem reforçar a interpretação de aumento da atividade metabólica em comparação com as fases anteriores e sugerir uma atividade secretora do epitélio durante a maturação sexual dos machos de *P. helleri*, similar ao observado em machos de *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Apidae: Meliponini) (Ferreira *et al.*, 2019).

Em *P. helleri*, a presença de epitélio simples cúbico e o preenchimento das vesículas seminais por espermatozoides em adultos recém-emergidos com até dois dias de idade sugerem uma maturação sexual mais precoce. Em contraste, em *S. xanthotricha*, a transição para um epitélio simples cúbico ocorre apenas em adultos com cinco dias após a emergência, enquanto o preenchimento das vesículas por espermatozoides é observado aos seis dias (Araújo *et al.*, 2020). Mudanças na organização epitelial de vesículas seminais, associadas à transição de função secretora para armazenamento de espermatozoides, foram descritas para outras espécies de Meliponini, porém com cronologia de maturação diferente (Lima *et al.*, 2006; Brito *et al.*, 2010; Ferreira *et al.*, 2019). Em *M. mondury* e *F. schrottkyi*, o preenchimento das vesículas seminais por espermatozoides ocorre aos quatro e nove dias pós-emergência, respectivamente (Lima *et al.*, 2006; Brito *et al.*, 2010). Essas diferenças indicam variação interespecífica na velocidade de maturação das vesículas seminais durante o desenvolvimento sexual desses machos.

Além disso, machos recém-emergidos com epitélio das vesículas seminais apresentando redução no acúmulo de material acidófilo na porção apical, nas invaginações da superfície basal e no tamanho dos núcleos, pode sugerir uma redução da atividade metabólica do epitélio. Banin *et al.* (2005) relatam que o epitélio das vesículas seminais de machos adultos de *P. helleri* apresentam projeções semelhantes a microvilosidades e grande quantidade de pequenas mitocôndrias na região apical das células de revestimento interno, além de núcleos com agregados de cromatina e inúmeras inclusões similares a figuras mielínicas. Em conjunto, essas características sugerem que o epitélio das vesículas seminais de *P. helleri* apresenta o pico de atividade durante as etapas finais do estágio de pupa, seguido por uma diminuição gradual de sua atividade metabólica após o estabelecimento do armazenamento de espermatozoides, similar ao observado em machos de *M. quadrifasciata* (Ferreira *et al.*, 2019).

Em machos adultos de *A. cupreola*, os ductos deferentes pós-vesiculares e pós-glandulares são constituídos por lúmen revestido internamente por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, sendo similares ao observado nos ductos de *S. xanthotricha* e diferentes espécies do gênero *Centris* (Apidae) (Araújo *et al.*, 2010; Gomes *et al.*, 2012). Em *P. helleri*, a partir da fase de pupa de olho preto e corpo pigmentado, os ductos deferentes pós-vesiculares apresentam epitélio simples cúbico com núcleos esféricos, predomínio de cromatina descondensada e nucléolos evidentes, indicando aumento da atividade transcricional das células epiteliais. Associada a essas características, a presença de material basófilo no lúmen sugere o início do acúmulo de substâncias na região, possivelmente relacionado ao processo de maturação funcional dos ductos deferentes pós-vesiculares, o que também é observado em *S. xanthotricha* (Araújo *et al.*, 2020). Ademais, a presença de invaginações da superfície basal a partir da fase de pupa de olho preto e asa pigmentada, sugere o aumento da atividade metabólica e possível participação do epitélio na composição do conteúdo secretado para o lúmen, similar ao observado a partir da fase de pupas de olho marrom em *S. xanthotricha* (Araújo *et al.*, 2020). A similaridade morfofuncional entre os ductos deferentes pré-vesiculares, as vesículas seminais e os ductos deferentes pós-vesiculares pode estar associada à origem das vesículas seminais como dilatação dos ductos deferentes, característica observada na maioria dos Hymenoptera (Kapil, 1962; Moreira *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2017), o que pode explicar a ocorrência de atividade secretora não apenas nas vesículas seminais,

mas também nos ductos deferentes pré- e pós-vesiculares durante a maturação sexual.

Alguns estudos abordam a composição e a função do material presente nos ductos deferentes e nas vesículas seminais, ou ainda, as alterações morfológicas e histológicas do epitélio dessas estruturas ao longo da maturação sexual em espécies de Meliponini (Dallacqua; Cruz-Landim, 2003; Araújo *et al.*, 2005; Brito *et al.*, 2010; Ferreira *et al.*, 2019). Em vesículas seminais de machos adultos de *M. bicolor bicolor* e *S. xanthotricha*, os espermatozoides estão embebidos em material amorfo no lúmen, o qual tem sido sugerido como um produto secretório associado à sua manutenção (Dallacqua; Cruz-Landim, 2003; Araújo *et al.*, 2005). Além disso, em *F. schrottkyi* foram descritas modificações morfológicas e histológicas do epitélio das vesículas seminais, incluindo a ocorrência de secreção holócrina (Brito *et al.*, 2010), enquanto em *M. quadrifasciata*, juntamente com as modificações morfológicas e histológicas dessas estruturas, foram observadas alterações na presença de carboidratos, lipídios e proteínas associadas ao revestimento epitelial das vesículas seminais ao longo da maturação sexual dos machos (Ferreira *et al.*, 2019). Essas características e aquelas aqui observadas em *P. helleri* reforçam a necessidade de estudos adicionais sobre o desenvolvimento pós-embrionário dos ductos deferentes e vesículas seminais para a elucidação de suas modificações morfológicas, histológicas e funcionais ao longo da maturação sexual dos machos de meliponíneos, uma vez que essas abelhas não apresentam glândulas acessórias.

As glândulas acessórias de machos adultos de *A. cupreola* constituídas por lúmen preenchido por material acidófilo, revestido internamente por epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e externamente por camada muscular, são similares ao observado em machos adultos da abelha solitária *T. analis* (Araújo *et al.*, 2010). Em contraste, as glândulas acessórias de *M. segmentaria* e de outras espécies de Hymenoptera, são constituídas por epitélio prismático com núcleos esféricos e externamente por camada muscular (Ball; Vinson, 1984; Araújo *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2024). Essas diferenças evidenciam variação interespecífica das glândulas acessórias, associada ao estágio de desenvolvimento do inseto e ao tipo de secreção produzida, além de variações previamente descritas quanto ao tamanho, origem embrionária, formato e quantidade dessas glândulas em insetos (Happ, 1984).

Em *A. cupreola* e *P. helleri*, os ductos deferentes mais posteriores, pós-glandulares e pós-vesiculares, respectivamente, unem-se formando um único

ducto ejaculatório, constituído por um lúmen revestido por cutícula, epitélio simples cúbico com núcleos esféricos e recoberto externamente por uma camada muscular, sendo similar ao observado nas abelhas solitárias *M. segmentaria* e *T. analis* (Araújo *et al.*, 2010) e na formiga *Solenopsis invicta* Buren (Formicidae) (Ball; Vinson, 1984). No geral, os ductos ejaculatórios de insetos, por apresentarem origem ectodérmica, são revestidos internamente por cutícula produzida pelo epitélio simples subjacente, podendo apresentar regiões com diferenciação glandular (Chapman, 2013). Ademais, diferentemente do observado em *A. cupreola* e *P. helleri*, em espécies como *A. mellifera* e *M. bicolor bicolor* a camada muscular externa não é formada (Dallacqua; Cruz-Landim, 2003; Cruz-Landim, 2009), o que pode indicar uma variação interespecífica na estratégia de condução dos espermatozoides durante a cópula. Essa variação pode estar relacionada à ausência de necessidade de contração ao redor do ducto ejaculatório, uma vez que a pressão gerada pela contração da musculatura das vesículas seminais e dos próprios ductos deferentes durante a cópula seria suficiente para a propulsão do sêmen (Bishop, 1920). Além disso, em *A. cupreola*, a dilatação do ducto ejaculatório é semelhante à dos ductos deferentes, entretanto, em *P. helleri*, o ducto ejaculatório é mais dilatado em relação aos ductos deferentes. Variações anatômicas no ducto ejaculatório de diferentes espécies de abelhas têm sido associadas a uma tendência evolutiva de aumento do tamanho e da complexidade dessa estrutura (Ferreira *et al.*, 2004).

Em conjunto, este trabalho descreve a anatomia e a histologia dos sistemas reprodutores masculinos de *A. cupreola* e *P. helleri*. O sistema reprodutor masculino de *A. cupreola* segue o padrão observado em Halictidae e difere do descrito para Meliponini. Em *P. helleri*, a descrição e análise das mudanças graduais na morfologia do sistema reprodutor masculino, desde o estágio de pupa de olho rosa até machos recém-emergidos, evidencia o processo de maturação sexual dos machos e amplia o conhecimento sobre o desenvolvimento reprodutivo das abelhas. Por fim, os caracteres dos sistemas reprodutores masculinos de *A. cupreola* e *P. helleri* descritos neste estudo evidenciam o potencial taxonômico em estudos de abelhas, corroboram estudos prévios e ampliam o conhecimento sobre a história natural e a biologia reprodutiva desses insetos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLARD, D.; ITO, F.; AIKAWA, Y.; GOTOH, A.; BILLEN, J. Testes degeneration in ants: a histological study of *Gnamptogenys bicolor*. **Acta Zoologica**, v. 92, n. 4, p. 372-376, 2011.
- ALMEIDA, E. A.; LÓPEZ-URIBE, M. M.; PACKER, L.; PORTO, D. S.; CAMACHO, G. P. Bee systematics and conservation. **Sociobiology**, v. 72, n. 2, e11416, 2025.
- ALMEIDA-DIAS, J. M. V.; CAMPBELL, A. J.; MOURE-OLIVEIRA, D.; ALVES, D. A.; QUENZER, F. C. L.; RAMOS, J. D.; REHDER, C. P.; SOUSA, G. J. G.; BERRETTA, A. A.; MENEZES, C. Managed Africanized honey bees and native stingless bees increase Arabica coffee yields in southeastern Brazil. **Scientia Agricola**, v. 82, e20230049, 2025.
- ARAUJO, R. S.; BERNARDES, R. C.; FERNANDES, K. M.; LIMA, M. A. P.; MARTINS, G. F.; TAVARES, M. G. Spinosad-mediated effects in the post-embryonic development of *Partamona helleri* (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Environmental Pollution**, v. 253, p. 11-18, 2019.
- ARAÚJO, V. A.; FREITAS, F. V.; MOREIRA, J.; NEVES, C. A.; LINO-NETO, J. Morphology of male reproductive system of two solitary bee species (Hymenoptera: Apidae). **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 4, p. 595-600, 2010.
- ARAUJO, V. A.; SERRÃO, J. E.; ANTONINI, Y.; DIAS, L. G.; LINO-NETO, J. Structural changes in the male reproductive tract of the stingless bee *Scaptotrigona xanthotricha* Moure 1950 (Meliponini, Apidae) during sexual maturation. **Sociobiology**, v. 67, n. 4, p. 526-534, 2020.
- ARAÚJO, V. A.; SERRÃO, J. E.; MOREIRA, J.; BÃO, S. N.; LINO-NETO, J. Ultrastructure of spermatozoa in two solitary bee species with an emphasis on synapomorphic traits shared in the Family Apidae. **Microscopy Research and Technique**, v. 75, n. 1, p. 74-80, 2012.
- ARAÚJO, V. A.; ZAMA, U.; NEVES, C. A.; DOLDER, H.; LINO-NETO, J. Ultrastructural, histological and histochemical characteristics of the epithelial wall of the seminal vesicle of mature *Scaptotrigona xanthotricha* Moure males (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, v. 22, p. 193-201, 2005.
- ASCHER, J. S.; PICKERING, J. **Discover Life bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila)**. Draft-57, 27 fev. 2024. Disponível em: http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species. Acesso em: 16 maio 2026.
- BALL, D. E.; VINSON, S. B. Anatomy and histology of the male reproductive system of the fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae). **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, v. 13, n. 4, p. 283-294, 1984.
- BANIN, T. M.; BADKE, J. P.; SCORZA, L. C. T.; ZAMA, U.; DOLDER, H. Ultrastructure of seminal vesicle epithelium in *Partamona helleri* Friese (1900) (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, v. 22, supl., p. 67, 2005.

BÄNSCH, S.; TSCHARNTKE, T.; GABRIEL, D.; WESTPHAL, C. Crop pollination services: complementary resource use by social vs solitary bees facing crops with contrasting flower supply. **Journal of Applied Ecology**, v. 58, n. 3, p. 476-485, 2021.

BERNARDES, R. C.; BARBOSA, W. F.; MARTINS, G. F.; LIMA, M. A. P. The reduced-risk insecticide azadirachtin poses a toxicological hazard to stingless bee *Partamona helleri* (Fries, 1900) queens. **Chemosphere**, v. 201, p. 550-556, 2018.

BEUTEL, R. G.; FRIEDRICH, F.; YANG, X. K.; GE, S. Q. **Insect morphology and phylogeny: a textbook for students of entomology**. Berlin; Boston: De Gruyter, 2014.

BISHOP, G. H. Fertilization in the honey-bee: I. The male sexual organs: their histological structure and physiological functioning. **Journal of Experimental Zoology**, v. 31, p. 224-265, 1920.

BOTINA, L. L.; BERNARDES, R. C.; BARBOSA, W. F.; LIMA, M. A. P.; GUEDES, R. N. C.; MARTINS, G. F. Toxicological assessments of agrochemical effects on stingless bees (Apidae, Meliponini). **MethodsX**, v. 7, p. 100906, 2020.

BRITO, P.; ZAMA, U.; DOLDER, H.; LINO-NETO, J. New characteristics of the male reproductive system in the Meliponini bee, *Friesella schrottkyi* (Hymenoptera: Apidae): histological and physiological development during sexual maturation. **Apidologie**, v. 41, n. 2, p. 203-215, 2010.

BÜNING, J. **The insect ovary: Ultrastructure, previtellogenic growth and evolution**. London: Chapman & Hall, 1994.

BURNETT, W. E.; HEINZE, J. Sperm bundles in the seminal vesicles of sexually mature *Lasius* ant males. **PLoS One**, v. 9, n. 3, e93383, 2014.

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

CELIS, C. J.; CURE, J. R. Filogenia y clasificación taxonómica de los subgéneros de *Augochloropsis* (Hymenoptera: Halictidae). **Revista de Biología Tropical**, v. 65, n. 4, p. 1277-1306, 2017.

CELIS, C. J.; MELO, G. A. Taxonomic revision of *Augochloropsis* (Glyptochlora) Moure, a rare bee subgenus from the Amazon Basin (Hymenoptera: Halictinae). **Zootaxa**, v. 5182, n. 1, p. 21-40, 2022.

CELIS, C. J.; RAEMAKERS, I.; MELO, G. A. Discovery of the male of *Augochloropsis* (Glyptochlora) Moure (Hymenoptera, Apidae, Halictinae), with a revised diagnosis for the subgenus. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 64, e202464033, 2024.

CHAPMAN, R. F. **The insects: structure and function**. 5. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.

CHAVES, A.; FAITA, M. R.; NODARI, R. O. Effects of fungicides on the ultrastructure of the hypopharyngeal glands and the strength of the hives of *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Apidae). **Toxicology and Applied Pharmacology**, v. 459, 116340, 2023.

COELHO, B. W. T. The biology of the primitively eusocial *Augochloropsis iris* (Schrottky, 1902) (Hymenoptera, Halictidae). **Insectes Sociaux**, v. 49, n. 2, p. 181-190, 2002.

COLONELLO, N. A.; HARTFELDER, K. She's my girl-male accessory gland products and their function in the reproductive biology of social bees. **Apidologie**, v. 36, n. 2, p. 231-244, 2005.

CRUZ-HÖFLING, M. A.; CRUZ-LANDIM, C.; KITAJIMA, E. W. The fine structure of spermatozoa from the honey bee. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 42, p. 69-78, 1970.

CRUZ-LANDIM, C. **Abelhas: morfologia e função de sistemas**. São Paulo: Editora UNESP, 2009.

CRUZ-LANDIM, C.; BEIG, D.; DE MORAES, R. L. M. S. The process of differentiation during spermatogenesis in bees (Hymenoptera, Apidae). **Caryologia**, v. 33, n. 1, p. 1-15, 1980.

CRUZ-LANDIM, C.; DALLACQUA, R. P. Testicular reabsorption in adult males of *Melipona bicolor bicolor* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Cytologia**, v. 67, n. 2, p. 145-151, 2002.

DALLACQUA, R. P.; CRUZ-LANDIM, C. Ultrastructure of the ducts of the reproductive tract of males of *Melipona bicolor bicolor* Lepeletier (Hymenoptera, Apinae, Meliponini). **Anatomia, Histologia, Embryologia**, v. 32, n. 5, p. 276-281, 2003.

DALLAI, R.; GOTTARDO, M.; BEUTEL, R. G. Structure and evolution of insect sperm: new interpretations in the age of phylogenomics. **Annual Review of Entomology**, v. 61, n. 1, p. 1-23, 2016.

DANFORTH, B. N.; MINCKLEY, R. L.; NEFF, J. L. **The solitary bees: biology, evolution, conservation**. Princeton: Princeton University Press, 2019.

FAITA, M. R.; CHAVES, A.; NODARI, R. O. A expansão do agronegócio: impactos nefastos do desmatamento, agrotóxicos e transgênicos nas abelhas. **Desenvolvimento e Meio Ambiente**, v. 57, p. 79-105, 2021.

FERREIRA, A.; ABDALLA, F. C.; KERR, W. E.; CRUZ-LANDIM, C. D. Comparative anatomy of the male reproductive internal organs of 51 species of bees. **Neotropical Entomology**, v. 33, n. 5, p. 569-576, 2004.

FERREIRA, R. de P.; WERNECK, H. de A.; MALTA, J.; TEIXEIRA, A. das D.; CAMPOS, L. A. de O.; SERRÃO, J. E. Post-embryonic development of the seminal vesicle in the stingless bee *Melipona quadrifasciata* Lepeletier, 1836 (Apidae: Meliponini). **Sociobiology**, v. 66, n. 2, p. 287-292, 2019.

FIORILLO, B. S.; COELHO, A. A.; LINO-NETO, J.; BÃO, S. N. Structure and ultrastructure of the spermatozoa of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). **Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology**, v. 37, n. 1, p. 75-81, 2005.

FUSTÉ-FORNÉ, F.; NOGUER-JUNCÀ, E.; CRESPI-VALLBONA, M. Bee tourism: apiculture and sustainable development in rural areas. **Journal of Apicultural**

Research, v. 65, n. 1, p. 86-97, 2026.

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

GOMES, L. F.; BADKE, J. P.; ZAMA, U.; DOLDER, H.; LINO-NETO, J. Morphology of the male reproductive system and spermatozoa in *Centris* Fabricius, 1804 (Hymenoptera: Apidae, Centridini). **Micron**, v. 43, n. 6, p. 695-704, 2012.

GOULSON, D.; LYE, G. C.; DARVILL, B. Decline and conservation of bumble bees. **Annual Review of Entomology**, v. 53, n. 1, p. 191-208, 2008.

GOULSON, D.; NICHOLLS, E.; BOTÍAS, C.; ROTHERAY, E. L. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. **Science**, v. 347, n. 6229, 1255957, 2015.

GRACIELLE, I. M. S.; FIORILLO, B. S.; LINO-NETO, J.; BÃO, S. N. Morphology of the male reproductive system and spermiogenesis in *Hypanthidium foveolatum* (Alfken, 1930) (Hymenoptera: Apidae: Megachilinae). **Micron**, v. 40, n. 4, p. 419-425, 2009.

HAPP, G. M. Structure and development of male accessory glands in insects. In: **Insect ultrastructure**. Boston: Springer, 1984. p. 365-396.

HEMING, B. S. **Insect development and evolution**. Ithaca: Cornell University Press, 2003.

HIGGINSON, D. M.; PITNICK, S. Evolution of intra-ejaculate sperm interactions: do sperm cooperate? **Biological Reviews**, v. 86, n. 1, p. 249-270, 2011.

HOAGE, T. R.; KESSEL, R. G. An electron microscope study of the process of differentiation during spermatogenesis in the drone honey bee (*Apis mellifera* L.) with special reference to centriole replication and elimination. **Journal of Ultrastructure Research**, v. 24, p. 6-32, 1968.

KAPIL, R. P. Anatomy and histology of the male reproductive system of *Apis indica* Fab. (Apidae, Hymenoptera). **Insectes Sociaux**, v. 9, n. 1, p. 73-90, 1962.

KHAN, M. S.; YOGI, M. K. Insect crop pollinators. In: OMKAR (org.). **Industrial entomology**. Singapore: Springer, 2017. p. 397-412.

KLATT, B. K.; HOLZSCHUH, A.; WESTPHAL, C.; CLOUGH, Y.; SMIT, I.; PAWELZIK, E.; TSCHARNTKE, T. Bee pollination improves crop quality, shelf life and commercial value. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1775, 2014.

KLEIN, A. M.; VAISSIERE, B. E.; CANE, J. H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNINGHAM, S. A.; KREMEN, C.; TSCHARNTKE, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1608, p. 303-313, 2007.

KLEIN, C. D.; KOZII, I. V.; WOOD, S. C.; KOZIY, R. V.; ZABRODSKI, M. W.; DVYLYUK, I.; MEDICI DE MATTOS, I.; MOSHYNISKYY, I.; HONARAMOOZ, A.;

SIMKO, E. Testicular changes of honey bee drones, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), during sexual maturation. **Journal of Insect Science**, v. 21, n. 6, p. 3, 2021.

LIMA, M. A. P.; LINO-NETO, J.; CAMPOS, L. A. de O. Sexual maturation in *Melipona mondury* males (Apidae: Meliponini). **Neotropical Entomology**, v. 35, n. 3, p. 348-352, 2006.

LINO-NETO, J.; BÃO, S. N.; DOLDER, H. Sperm ultrastructure of the honey bee (*Apis mellifera*) (L.) (Hymenoptera, Apidae) with emphasis on the nucleus-flagellum transition region. **Tissue and Cell**, v. 32, n. 4, p. 322-327, 2000.

LIU, N. Y.; WU, G. X.; ZE, S. Z.; YANG, B.; ZHU, J. Y. Morphology and ultrastructure of the male reproductive system of the jewel wasp, *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae). **Journal of Asia-Pacific Entomology**, v. 20, n. 2, p. 577-582, 2017.

LODISH, H.; BERK, A.; KAISER, C. A.; KRIEGER, M.; BRETSCHER, A.; PLOEGH, H.; MARTIN, K. C.; YAFFE, M. **Molecular cell biology**. 9. ed. New York: W. H. Freeman, 2021.

MARTINS, G. F.; SERRÃO, J. E. A comparative study of the ovaries in some Brazilian bees (Hymenoptera: Apoidea). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 44, p. 45-53, 2004.

MATIAS, D. M. S.; LEVENTON, J.; RAU, A. L.; BORGEMEISTER, C.; VON WEHRDEN, H. A review of ecosystem service benefits from wild bees across social contexts. **Ambio**, v. 46, p. 456-467, 2017.

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

MOORS, L.; SCHOETERS, E.; COUDRON, K.; BILLEN, J. Morphological changes in the male accessory glands and testes in *Vespula vulgaris* (Hymenoptera, Vespidae) during sexual maturation. **Invertebrate Biology**, v. 128, n. 4, p. 364-371, 2009.

MOREIRA, P. A.; ARAÚJO, V. A.; ZAMA, U.; LINO-NETO, J. Morphology of male reproductive system in three species of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) Richards (Hymenoptera: Crabronidae). **Neotropical Entomology**, v. 37, n. 4, p. 429-435, 2008.

MOTTA, J. V. D. O.; CARNEIRO, L. S.; MARTÍNEZ, L. C.; BASTOS, D. S. S.; RESENDE, M. T. C. S.; CASTRO, B. M. C.; SERRÃO, J. E. Midgut cell damage and oxidative stress in *Partamona helleri* (Hymenoptera: Apidae) workers caused by the insecticide lambda-cyhalothrin. **Antioxidants**, v. 12, n. 8, 1510, 2023.

NOCELLI, R. C.; ROAT, T. C.; ZACARIN, E. C. S.; MALASPINA, O. Riscos de pesticidas sobre as abelhas. **Semana dos Polinizadores**, v. 3, p. 196-212, 2012.

OLIVEIRA, M. L.; NOGUEIRA, D. S.; ZANELLA, F. C. V.; SANTOS-SILVA, J. A. Meliponini Lepeletier, 1836. In: **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. 2026. Disponível em: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/5076>. Acesso em: 20 maio 2026.

PEDRO, S. R. M. The stingless bee fauna in Brazil (Hymenoptera: Apidae). **Sociobiology**, v. 61, n. 4, p. 348-354, 2014.

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

PENG, C. Y. S.; YIN, C. M.; YIN, L. R. Ultrastructure of honey bee, *Apis mellifera*, sperm with special emphasis on the acrosomal complex following high-pressure freezing fixation. **Physiological Entomology**, v. 18, n. 1, p. 93-101, 1993.

PORTMAN, Z. M.; ARDUSER, M.; LANE, I. G.; CARIVEAU, D. P. A review of the *Augochloropsis* (Hymenoptera, Halictidae) and keys to the shiny green Halictinae of the midwestern United States. **ZooKeys**, v. 1130, p. 103, 2022.

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

PRENDERGAST, K. S.; CAMPBELL, J. W. *Megachile (Hackeriapis) lucifer* (Hymenoptera, Megachilidae), a new megachilid with demon-like horns that visits the Critically Endangered *Marianthus aquilonaris* (Pittosporaceae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 98, p. 1017-1030, 2025.

PYKE, G. H.; PRENDERGAST, K. S.; REN, Z. X. Pollination crisis Down-under: has Australasia dodged the bullet? **Ecology and Evolution**, v. 13, n. 11, e10639, 2023.

RAIMUNDO, A. P. P.; SILVA, N. M.; PEREIRA, J. A.; SOUZA, A. M. da C.; FARIAS, J. A. P.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Ovary activation in virgin queens of *Plebeia lucii* Moure (Hymenoptera: Meliponini). **Sociobiology**, v. 72, n. 3, e11653, 2025.

RAMOS, J. D.; SANTOS, G. S.; SANTOS, C. F.; KAMINSKI, T. D. O.; CIONE, A. P.; ALVES, D. A.; QUENZER, F. C. L.; CAMPBELL, A. J.; PEREIRA, A. M.; THOMPSON, H.; QUEIROZ, A. C. M.; BENTO, J. M. S.; MENEZES, C. Stingless bees in coffee: yield gains and assessing neonicotinoid impact. **Frontiers in Bee Science**, v. 3, 1644205, 2026.

SILVA, J. Life history and the transitions to eusociality in the Hymenoptera. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, 727124, 2021.

SILVA, L. L.; COSSOLIN, J. F. S.; KLOSS, T. G.; ALVIM, J. R. L.; REIS, A. B.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Anatomy and histology of the male reproductive tract of the parasitoid wasp *Hymenoepimecis bicolor* (Brullé, 1846) (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Acta Zoologica**, v. 106, n. 1, p. 100-108, 2024.

SNODGRASS, R. E. **Principles of insect morphology**. Ithaca: Cornell University Press, 1993.

SOUZA, M. D. D. C.; GONÇALVES, M. P.; SOUZA, E. A. D.; BATISTA, W. O.; GIUSTOLIN, T. A.; CRUZ, C. G. D.; ALVARENGA, C. D. Anatomical and histochemical descriptions of the male reproductive system of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmed) (Hymenoptera: Braconidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 65, n. 3, e20210067, 2021.

SPERRY, A. O. The dynamic cytoskeleton of the developing male germ cell. **Biology of the Cell**, v. 104, n. 5, p. 297-305, 2012.

STRAUB, L.; VILLAMAR-BOUZA, L.; BRUCKNER, S.; CHANTAWANNAKUL, P.; KOLARI, E.; MAITIP, J.; STROBL, V.; NEUMANN, P.; WILLIAMS, G. R. Negative effects of neonicotinoids on male honeybee survival, behaviour and physiology in the field. **Journal of Applied Ecology**, v. 58, n. 11, p. 2515–2528, 2021.

STROBL, V.; STRAUB, L.; BRUCKNER, S.; ALBRECHT, M.; MAITIP, J.; KOLARI, E.; CHANTAWANNAKUL, P.; WILLIAMS, G. R.; NEUMANN, P. Not every sperm counts: Male fertility in solitary bees, *Osmia cornuta*. **PLoS ONE**, v. 14, n. 3, e0214597, 2019.

SWAMMERDAM, J. **Biblia naturae**: sive, Historia insectorum. Leydae: Apud Isaacum Severinum, Baldinum Vander Aa, Petrum Vander Aa, 1738.

TASEI, J. N.; MOINARD, C.; MOREAU, L.; HIMPENS, B.; GUYONNAUD, S. Relationship between aging, mating and sperm production in captive *Bombus terrestris*. **Journal of Apicultural Research**, v. 37, n. 2, p. 107-113, 1998.

TOMÉ, H. V. V.; BARBOSA, W. F.; CORRÊA, A. S.; GONTIJO, L. M.; MARTINS, G. F.; GUEDES, R. N. C. Reduced-risk insecticides in Neotropical stingless bee species: impact on survival and activity. **Annals of Applied Biology**, v. 167, n. 2, p. 186-196, 2015.

WHEELER, D. E.; KRUTZSCH, P. H. Internal reproductive system in adult males of the genus *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae: Formicinae). **Journal of Morphology**, v. 211, n. 3, p. 307-317, 1992.

WITTER, S.; NUNES-SILVA, P.; LISBOA, B. B.; TIRELLI, F. P.; SATTTLER, A.; BOTH HILGERT-MOREIRA, S.; BLOCHTEIN, B. Stingless bees as alternative pollinators of canola. **Journal of Economic Entomology**, v. 108, n. 3, p. 880-886, 2015.

ZAMA, U.; LINO-NETO, J.; DOLDER, H. Structure and ultrastructure of spermatozoa in Meliponini (stingless bees) (Hymenoptera: Apidae). **Tissue and Cell**, v. 36, n. 1, p. 29-41, 2004.

ZATTARA, E. E.; AIZEN, M. A. Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. **One Earth**, v. 4, n. 1, p. 114-123, 2021.