

Arquivos de Zoologia

ARQ. ZOOL. S. PAULO, VOL. 15(3): 177-290

27. VII. 1967

ESTUDO COMPARATIVO DE ALGUMAS GLÂNDULAS DAS ABE-LHAS (HYMENOPTERA, APOIDEA) E RESPECTIVAS IMPLICA-ÇÕES EVOLUTIVAS ¹

CARMINDA DA CRUZ LANDIM²

ABSTRACT

The present paper presents comparative studies of the salivary gland system (including mandibular gland, hypopharyngeal glands and salivary glands proper) of 78 bee species, belonging to the families Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae, Anthophoridae and Apidae, as well as studies of the wax and scent glands in the social Apidae (Bombini, Meliponini and Apini).

The aim of the comparisons, involving situation, histology, morphology and morphogenesis, was to elucidate possible evolutionary relationships among different groups.

It was confirmed that the histology of different glands was more or less constant, while localization, morphology and degree of differentiation differed considerably from group to group.

Bees considered primitive based upon other criteria, such as habits, external morphology, etc., showed, in general, the simpler and less differentiated glandular organization.

The results obtained lead to the conclusion that the evolutionary tendency is, in general, for an increase of secretive surface in each glandular system. Thus the Apidae possess the largest secretive surface among all bee groups examined. The only exception to this general tendency concerns the wax glands, whose secretive surface was larger in the Bombini than in the more specialized Meliponini and Apini. But it is still open to question whether or not the wax glands of *Bombus* are more efficient than those in the other two tribes.

However, it is apparent that in general the comparisons are more illuminating within subfamilies than between them. Nevertheless, an attempt has been made to apply the data to a tentative phylogenetic tree of bees so as to show the evolutionary level reached by each species examined in respect of its glandular development. To measure such degrees of development, each glandular system was given a numerical weight between zero and twenty, specialized types receiving higher values. In the phylogenetic tree presented, branching follows Michener (1944), and the sums of the above-mentioned scores (varying from zero to 140) are listed for all examined species.

1. Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo e inscrita no Departamento de Biologia Geral, para obtenção do grau de Doutor em Ciências.

2. Licenciada em História Natural pela Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo. Assistente do Departamento de Biologia Geral da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, São Paulo.

The following criteria of primitiveness and specialization were used:

<i>Character</i>	<i>Primitive</i>	<i>Specialized</i>
1. Salivary glands of head	absent	Present
2. Tubuli of thoracic salivary glands	long branching	Short, simple
3. Salivary excretor duct	broad, flattened, ending in small circular opening	Thin, cylindrical, ending in a dilation (salivarium)
4. Reservoir of thoracic salivary glands	present	absent
5. Cephalic salivary bursa	present	absent
6. Hypopharyngeal glands	restricted to hypopharyngeal plate	in a long cluster
7. Secretory portion of mandibular gland	relatively small	well developed
8. Wax glands	absent	present
9. Odoriferous glands of workers	present	absent
10. Sexual or cast differences in glands	absent	present
11. Axial excretory duct of hypopharyngeal glands	branching	not branching

INTRODUÇÃO

A evolução das abelhas tem sido encarada de diversos ângulos e nêstes últimos anos vimos trabalhando nêsse problema estudando-o através da morfologia, histologia e funções de algumas glândulas, especialmente do sistema salivar (glândulas salivares, mandibulares e hipofaríngeas), glândulas de cêra e de cheiro.

Êste trabalho se enquadra dentro de um grande plano de pesquisa que vem sendo desenvolvido no Departamento de Biologia Geral da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro e que tem por finalidade um estudo exaustivo de tudo que diz respeito à evolução dêsses interessantes insetos.

As glândulas das abelhas prestaram-se muito bem ao tipo de estudo que nos propusemos realizar, por objetivarem um belo exemplo da multiplicidade de funções que um mesmo órgão pode exercer em espécies diferentes de animais no decorrer da evolução, e fornecerem dados muito interessantes a respeito das interrelações dentro do grupo Apoidea.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Um dos primeiros pesquisadores a fazer um estudo sistemático de tôdas as glândulas presentes nos himenóptero foi Bordas, que publicou em 1895 um trabalho no qual fêz um apanhado geral da morfologia, histologia e homologia das glândulas das principais famílias das subordens dos Aculeata e dos Apocrita ou Clistogastra.

O trabalho de Bordas (1895) tem servido de base para os estudos de quase todos os autôres entomologistas, que se interessaram posteriormente pelo assunto, e é de grande importância por apresentar, ordenadamente, a descrição dos diferentes sistemas glandulares e por procurar sempre estabelecer homologias entre as glândulas correspondentes das diferentes espécies que analisou.

Em tempos mais recentes, outros pesquisadores se têm interessado pelo estudo das glândulas dos himenópteros. Especialmente Heselhaus (1922) e Snodgrass (1925), que como Bordas (1895), fizeram trabalhos que tratam de glândulas especiais e uma revisão de Ribbands (1953).

Daremos então a seguir, o que pudemos encontrar na literatura ao nosso alcance, sôbre as glândulas que foram assunto da nossa investigação.

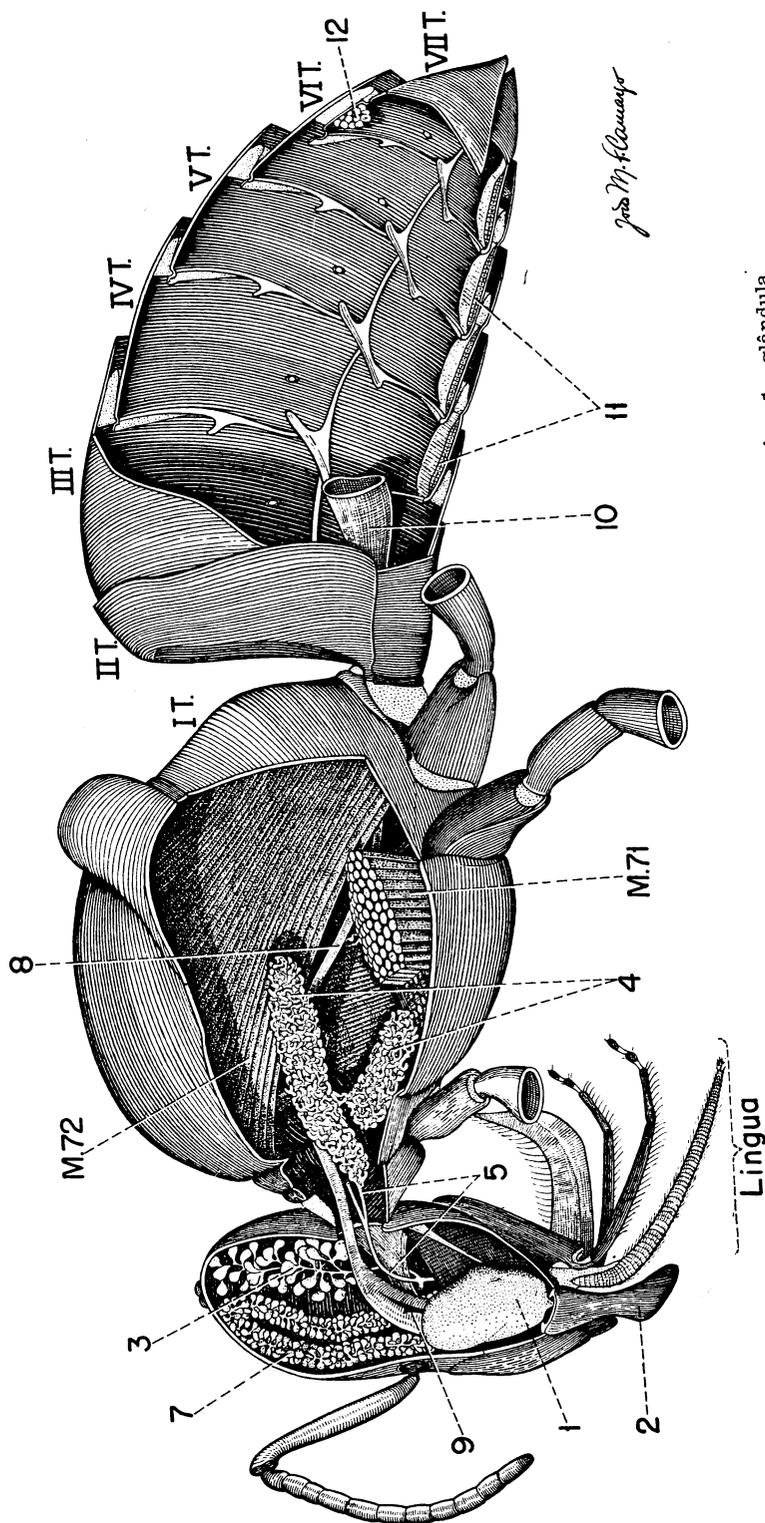
O SISTEMA SALIVAR

Bordas (1895) descreveu como fazendo parte do sistema salivar dos himenópteros, nada menos que nove pares diferentes de glândulas, quais sejam: 1. glândulas salivares torácicas; 2. glândulas salivares da cabeça; 3. glândulas supracerebrais; 4. glândulas laterofaríngeas; 5. glândulas mandibulares internas; 6. glândulas mandibulares externas; 7. glândulas sublinguais; 8. glândulas linguais; 9. glândulas sublabiais. Com raras exceções tôdas elas presentes nas espécies que estudou.

Os autôres (Heselhaus, 1922; Snodgrass, 1925; Ribbands, 1953) que posteriormente trabalharam no mesmo assunto (e mesmo os anteriores, como Schiemenz, 1883) não estão de acôrdo com Bordas (1895). Verificaram (e as nossas investigações concordam com êles, como veremos) que muitas das "glândulas" que descreveu não passam de acúmulos de células gordurosas ou cenócitos, os quais são muito frequentes em diversas partes do corpo dos insetos.

Heselhaus (1922), estudando várias espécies de abelhas solitárias e algumas de vespas, encontrou sômente as seguintes glândulas fazendo parte do sistema salivar: 1. glândulas faríngeas (=supracerebrais, sublinguais e laterofaríngeas de Bordas); 2. glândulas labiais (=salivares torácicas + salivares da cabeça e linguais de Bordas); 3. glândulas mandibulares (=mandibulares externas de Bordas); 4. glândulas postgenais (=mandibulares internas de Bordas); e 5. glândulas látero-frontais (tipo novo descrito por Heselhaus).

Snodgrass (1925) acha que as glândulas linguais e sublinguais de Bordas nada mais são que massas de tecido gorduroso, que as glândulas supracerebrais e laterofaríngeas são, na realidade, uma única glândula — a glândula faríngea ou hipofaríngea — e, quanto às glândulas mandibulares internas e sublabiais, êle nem sequer as menciona.



Esquema da localização de todas as glândulas estudadas, em *Apis*: 1, glândula mandibular; 2, mandíbula; 3, glândulas salivares da cabeça; 4, glândulas salivares torácicas; 5, ducto excretor das glândulas salivares; 7, glândula hipofaríngea; 8, esôfago; 9, farínge; 10, intestino seccionado na altura do papo; 11, glândula de cera; 12, glândula de cheiro; M-71 e M-72, musculatura do tórax.

De revisões posteriores do próprio Snodgrass (1956) e Ribbands (1953), conclui-se que pelo menos no que diz respeito a *Apis*, dos nove pares de glândulas constituintes do sistema salivar descritos por Bordas (1895), restam apenas três: 1. glândulas hipofaríngeas; 2. glândulas mandibulares; e 3. glândulas labiais (tabela I).

A. Glândulas mandibulares. As glândulas mandibulares foram pela primeira vez descritas por Meinert (1860) em *Apis*, depois novamente por Schiemenz (1883) em *Apis* e abelhas solitárias, o qual as denominou sistema IV, e finalmente por Bordas (1895), que generalizou a sua ocorrência a todos os himenópteros e as denominou mandibulares externas.

Estas glândulas são pares, localizando-se uma de cada lado da cabeça, em íntima relação com a mandíbula. O seu canal excretor fica na face interna da articulação da mandíbula com a cabeça, escorrendo a sua secreção, quando descarregada, por um sulco mandibular apropriado.

Segundo Bordas (1895), de uma maneira geral estas glândulas são saculares, sendo histològicamente formadas por três elementos distintos: 1. uma membrana basilar ou própria, muito fina e transparente, localizada externamente; 2. um epitélio secretor simples, intermediário; e 3. uma membrana íntima, quitinizada, interna. Com esta estrutura básica estão de acòrdo todos os autores que temos citado. No entanto, apenas em *Apis* o epitélio secretor ocupa tòda a extensão do saco glandular. Na maioria dos casos descritos por Bordas (1895), a sua localização, embora bastante variada, acha-se restrita apenas a certas porções dêle. Também o aspecto histològico do epitélio pode apresentar variações de espécie para espécie. Em *Bombus (Hortobombus) hortorum* e *Bombus (Agrobombus) pascuorum*, segundo Bordas (1895), o epitélio é formado por células isodiamétricas, frouxamente ligadas entre si. Já em *Cilissa*, parece tratar-se de um epitélio pseudoestratificado, com núcleos muito irregulares. Em tòdas as espécies descritas por Bordas (1895), as células secretoras são providas de canálculos intracelulares, que as percorrem e levam os produtos de sua atividade, através da íntima, até ao lúmen da glândula.

Heselhaus (1922) não se detém em descrever a morfologia das glândulas mandibulares das abelhas que examinou, mas descreve muito bem a histologia da porção secretora de *Bombus (Agrobombus) agrorum* (♀). Segundo êsse autor, as células glandulares dessa abelha são notáveis por apresentarem um canálculo interno muito desenvolvido e em cuja ponta se vê uma estrutura semelhante a uma escòva de lavar tubos de ensaio (rabdoma). Notou ainda que ao redor do canálculo se coloca uma densa massa de secreção, fortemente corável pela hematoxilina de Heidenhein, enquanto o citoplasma restante (periferia da célula) se apresenta muito vacuolizado. Das abelhas examinadas por Heselhaus (1922), apenas *Colletes* e *Apis* apresentavam o saco glandular inteiramente revestido por células glandulares, enquanto as demais apresentavam a porção secretora restrita a uma determinada região, embora esta pudesse apresentar maior ou menor desenvolvimento. Também no que diz res-

TABELA I
Correspondência entre as diversas denominações dadas às glândulas por diferentes autores

<i>Bordas (1895)</i>	<i>Schiemenz (1883)</i>	<i>Heselhaus (1922)</i>	<i>Snodgrass (1956)</i>	<i>Este trabalho</i>
1. Gls. supracerebrais	Sistema I	—	Gls. hipofaríngeas	Gls. hipofaríngeas
2. Gls. laterofaríngeas	Sistema I	Gls. faríngeas	Gls. hipofaríngeas	—
3. Gls. sublinguais	Sistema I	—	Tecido gorduroso	Tecido gorduroso
4. Gls. salivares da cabeça	Sistema II	Gls. labiais	Gls. postcerebrais	Gls. salivares da cabeça
5. Gls. salivares do tórax	Sistema III	Gls. labiais	Gls. salivares torácicas	Gls. salivares torácicas
6. Gls. mandibulares externas	Sistema IV	Gls. mandibulares	Gls. mandibulares	Gls. mandibulares
7. Gls. mandibulares internas	—	Gls. postgenais	—	—
8. Gls. linguais	Sistema V	Gls. glossais	Tecido gorduroso	Tecido gorduroso
9. Gls. sublabiais	—	—	—	—
—	—	10. Gls. laterofrontalis	—	Tecido gorduroso

peito à histologia, o autor citado não encontrou grandes variações, exceto em *Apis*, onde as células são na face interna, limitadas por uma membrana cuticular e penetradas por canais dessa mesma membrana.

Só recentemente, as glândulas de outras abelhas sociais que não as dos gêneros *Bombus* e *Apis* começaram a ser estudadas.

Nedel (1960) descreve essa glândula em *Trigona* (*Scaptotrigona*) *postica*. Verificou que o saco glandular é bifido, ficando uma parte localizada superiormente ao lobo ótico do cérebro e outra inferiormente, entre a musculatura da cabeça. Nessa abelha todo o saco superior e parte do inferior são formados por um epitélio cúbico simples (Fig. 1), cujas células são providas de grandes núcleos e canaliculos intracelulares, longos e delicados, que as percorrem enrolando-se ao redor do núcleo. A mesma morfologia para a glândula mandibular foi encontrada por Kerr & Cruz (1961) em *Trigona* (*Oxytrigona*) *tataira* (Est. 1, fig. 1), com a diferença de que apenas a parte anterior do saco glandular é secretora, enquanto a posterior funciona apenas como reservatório. Ambas as porções possuem aproximadamente o mesmo tamanho. A conformação das células em *tataira* é também diferente. Trata-se aqui de células achatadas, formando uma espécie de epitélio escamoso simples. Cada célula é provida de um canalículo nitidamente dividido em duas porções. Uma extracelular de calibre bastante grosso e reforço de quitina em espiral, semelhante ao que ocorre nas traquéias, e outra intracelular bem mais delicada. Ao entrar na célula, os canalículos formam um bulbilho ao qual podemos ver chegar ramificações extremamente finas (Est. 2) que lhe dão o aspecto de escôva de lavar vidros, já mencionado por Heselhaus (1922) para *Bombus*. O bulbilho sempre se forma encostado no núcleo, e em seguida a êle o canalículo se torna fino e muito delicado, forma sob a qual dá meia volta na célula (Kerr & Cruz, 1961). Exame ao microscópio eletrônico de células mandibulares de *Bombus* (Stein, 1962) demonstrou que o aspecto de escôva da parte terminal do canalículo intra-celular não é devido a ramificações finas dêste pois não há nenhuma parede limitante, mas simples "escorregadores" por onde a secreção é canalizada para o dútulo coletor.

Embora reste ainda muito que esclarecer a respeito da função da glândula mandibular, do conhecido podemos deduzir que, no curso de sua evolução, ela tem-se especializado nas mais diferentes funções. Assim, em *Bombus*, a sua secreção é usada pelos machos para atrair as fêmeas (Haas, 1946-1952). Em operárias de *Apis* a secreção é usada para dissolver a cêra (Orózi-Pal, 1957) fato que também se verifica em *Trigona* (*O.*) *tataira* (Kerr & Cruz, 1961). Nas rainhas de *Apis* a secreção dessa glândula constitui a chamada substância de rainha (responsável pela integração da colmeia). Experiências realizadas por Groot & Voogd (1954) e Butler (1956) e Butler, Callow & Johnston (1959) demonstraram que as operárias de uma colmeia sem rainha não providenciam a criação de outra rainha, se dentro da dita colmeia fôr conservado em extrato alcoólico das glândulas mandibulares renovado cada três dias, o corpo de uma rainha. Gary (1961) verificou que rainhas fecunda-

das de *Apis mellifera* cujas glândulas mandibulares haviam sido extraídas deixavam de exercer qualquer atração sobre as operárias, o que concorda com as experiências realizadas por Groot & Voogd (1954) e Butler (1956). O principal componente químico da secreção da glândula mandibular de operárias é o ácido 10-hidroxi-2-decenoico, o qual constitui a maior parte do componente gorduroso do alimento dado às larvas (Simpson, 1961). Em rainhas aparece um ácido diferente, ácido 9-oxo-2-decenoico (Callow & Johnston, 1960).

Nedel (1960) não concorda com esses autores, pois segundo os resultados de suas investigações, rainhas sem as glândulas mandibulares conseguem não só sobreviver mas também serem aceitas na colmeia. Então, para Nedel (1960), a função das glândulas mandibulares seria a de secretar um líquido odorífico que exerceria função atrativa sobre os machos. De qualquer maneira, a glândula mandibular das rainhas é mais desenvolvida que a das operárias, em *Apis*.

As trigonas superiores, de uma maneira geral, usam a secreção da glândula mandibular para a comunicação (Lindauer, 1956; Lindauer & Kerr, 1958 e 1960; Kerr & Cruz, 1961) por métodos variáveis que não cabe aqui discutir. *Trigona (O.) tataira* acrescenta à função de comunicação a de defesa (Kerr & Cruz, 1961) pois a secreção dessa glândula, a qual as abelhas liberam quando se sentem em perigo, é cáustica, provocando queimaduras. Supõe-se que essa seja a causa da existência de um canalículo excretor tão reforçado, como o relatado atrás.

B. Glândulas hipofaríngeas. As glândulas hipofaríngeas foram pela primeira vez descritas por Meckel (1946, *in* Ribbands, 1953) com o nome de glândulas supramaxilares. Posteriormente, foram redescritas por Schiemenz (1883) (sistema I), Bordas (1895), Heselhaus (glândulas faríngeas) (1922), Snodgrass (1956) (glândulas hipofaríngeas), etc.

As glândulas hipofaríngeas são muito desenvolvidas em operárias de *Apis*. Cada glândula consta de um canal quitinizado, muito longo, ao qual se unem grande número de grupos de células secretoras, organizadas sob a forma de ácinos (Schiemenz, 1883). O canal glandular é fortemente quitinizado, mas sem qualquer estrutura especial, e desemboca na chamada placa hipofaríngeas em um orifício de forma circular que leva a um reservatório (Heselhaus, 1922). Segundo as descrições de Bordas (1895), estas glândulas não apresentaram nas abelhas por ele estudadas quaisquer variações, a não ser no que diz respeito à morfologia e grau de desenvolvimento. Mas, Heselhaus verificou que em *Apis* os ácinos que se ligam ao ducto excretor são formados por grupos de células, enquanto em *Bombus*, nas abelhas solitárias e vespas, cada ácino é formado por uma célula única. As células secretoras, mesmo em *Apis* onde várias se agrupam para constituir um único alvéolo, conservam sempre sua independência e são providas internamente de um canalículo que por uma porção extracelular as liga ao conduto excretor final. As verificações de Heselhaus (1922) foram recentemente corroboradas por Kapil (1958) ao estudar *Apis indica*.

As glândulas hipofaríngeas, como já foi dito, são muito desenvolvidas em operárias de *Apis*, chegando cada glândula em *Apis mellifera* a alcançar, quando distendida, 1 a 1,5 cm (Kratky, 1931). Em *Bombus* essas glândulas são, igualmente, muito desenvolvidas, mas um pouco menores que em *Apis*, quando se leva em consideração o tamanho do animal (Heselhaus, 1922). Nas abelhas solitárias essas glândulas são geralmente muito pequenas em relação às correspondentes sociais e em muitos casos o ducto excretor final pode faltar e então os canaliculos provenientes de cada célula desembocam individualmente na placa hipofaríngea, conforme o verificado em *Anthidium* e outros himenópteros por Heselhaus (1922).

Histologicamente, as glândulas hipofaríngeas são muito parecidas nas diferentes espécies de abelhas, mas em *Apis* essas glândulas passam por um ciclo de desenvolvimento e regressão. Logo após a eclosão, as operárias têm as suas glândulas ainda pouco desenvolvidas; com cerca de 18 dias de idade, apresentam-nas no máximo de desenvolvimento e então as células se apresentam com o citoplasma muito granuloso e vacuolizado (Soudek, 1927). No fim da vida, quando a operária se torna campeira, essas glândulas regridem e as células se apresentam cheias de uma massa amarelada (Heselhaus, 1922).

A secreção dessas glândulas é nitidamente ácida e se cora fortemente pela eosina (Heselhaus, 1922) e acontece, às vezes, que diferentes ácinos apresentam diferentes características tintoriais (Schiemenz, 1883).

Do que se conhece da glândula hipofaríngea de *Apis*, pode-se deduzir que a sua função é produzir tôdas as larvas até 3 dias de idade e as rainhas durante tôda vida (Schiemenz, 1883; Langer, 1912), ou seja, a geléia real. Rösch (1925) verificou que o desenvolvimento das glândulas hipofaríngeas está bem ligado à alimentação, o que foi confirmado por Lindauer (1952) e Sakagami (1953). Estes autores verificaram ainda que essa correspondência pode mudar segundo as necessidades da colmeia (Rösch, 1930; Milojevic, 1939; Lindauer, 1952). Alguns autores, como Kratky (1931), pretendem ainda ter verificado a presença de enzimas (invertase e diástase) como componentes da secreção hipofaríngea, o que foi confirmado por Iglesent (1940). Finalmente, Zander & Becher (1925) verificaram através de transplante de larvas de celas de operárias para celas reais que o desenvolvimento da glândula hipofaríngea é determinado mais ou menos 3 dias após a eclosão.

C. Glândulas labiais. A denominação de glândulas labiais foi dada por Janet (1894) ao descrever as glândulas das vespas. Bordas (1895) as denominou glândulas salivares, mas Heselhaus (1922) voltou à designação primitiva, no que foi acompanhado por Snodgrass (1925). As glândulas labiais dos himenópteros adultos originam-se das glândulas de sêda da larva as quais, aliás, substituem. As glândulas salivares ou glândulas de sêda da larva originam-se de evaginações ectodérmicas do segmento labial da cabeça do embrião; daí Snodgrass (1925) preferir a designação de glândulas labiais.

Segundo Heselhaus (1922), as glândulas labiais são, na realidade, constituídas por três pares de glândulas: 1. glândulas torácicas, localiza-

das no tórax; 2. glândulas postcerebrais, localizadas na cabeça; e 3. glândulas glossais, localizadas na base da língua. Esses pares glandulares não estão presentes em todas as abelhas. Em *Apis* faltam as glândulas glossais, e nas abelhas solitárias as postcerebrais. Das abelhas examinadas por Heselhaus, apenas *Bombus* apresentava os três pares glandulares.

A glândula torácica (Fig. 2), também denominada glândula salivar torácica sistema III (Schiemenz, 1883), localiza-se na parte anterior, ventral do tórax, sob o tubo digestivo, em íntima relação com as traquéias que servem essa parte do corpo, às quais as vezes se acham aderidas (Snodgrass, 1956). A parte secretora dessa glândula em *Apis* é tubular, formada por um epitélio cúbico simples. Em geral são quatro por túbulo em corte transversal (Snodgrass, 1925; Kapil, 1958). Esses túbulos reúnem-se em grupos de 2, 3 ou mais para formar os ductos coletores, os quais se vão ligando uns aos outros e por fim terminam num reservatório. Do reservatório parte o ducto condutor de cada glândula do par torácico. Os ductos condutores dirigem-se para a frente, correndo de cada lado do esôfago, em direção à cabeça. Tão logo passam o forâmen occipital, os dois ductos se unem em um só (Snodgrass, 1956), que continua para a frente sob a faringe, em direção à língua.

Segundo Bordas (1895), as glândulas salivares torácicas estão presentes em todos os himenópteros, embora possa haver diferença quanto ao grau de desenvolvimento que apresentem.

Heselhaus (1922) verificou também diferenças histológicas conforme a espécie considerada. Em *Bombus* sp., a glândula é histologicamente igual a *Apis* mas, em algumas abelhas solitárias, ela apresenta uma organização peculiar. Em *Anthophora*, por exemplo, a glândula se apresenta alveolar e cada alvéolo formado por uma célula grande central, em torno da qual se encontra uma bainha de células chatas que se continua na parede dos ductos coletores. O canal coletor do ácino penetra dentro da célula grande central, a qual parece ser a efetuidora da secreção.

As glândulas postcerebrais (Fig. 3) ou salivares da cabeça, sistema II (Schiemenz, 1883), localizam-se no gênero *Apis* (uma de cada lado) contra as paredes látero-posteriores da cabeça, sob o cérebro. São formadas por massas alveolares em forma de pêra, as quais se reúnem em grupos para formar ductos coletores que eventualmente formam o ducto excretor de cada glândula. Segundo Snodgrass (1925), originam-se de evaginações do ducto excretor das glândulas torácicas durante a pupação. Consequentemente, os ductos condutores das glândulas salivares da cabeça se juntam ao ducto excretor do par torácico, mais ou menos a meio caminho entre o forâmen occipital e a lingual, para com êle formarem um ducto único que dá vazão à secreção salivar.

Os ductos das glândulas salivares possuem um espessamento espiral, interno, de quitina, muito semelhante ao das traquéias. O ducto excretor final, em *Apis*, termina em uma dilatação denominada salivário, localizada na base da glossa (Snodgrass, 1925).

Em *Bombus*, essas glândulas são morfológicas e histologicamente parecidas com o descrito para *Apis*, mas no ponto de união do ducto torácico com os das glândulas da cabeça, aparece uma dilatação achatada que não existe em *Apis* (Heselhaus, 1922).

Como já foi dito, as glândulas salivares da cabeça geralmente não foram verificadas em nenhuma das abelhas solitárias estudadas pelos autores citados, mas Schiemenz (1883) relata a presença em *Megachile* e *Coelioxys* de uma tal glândula, embora com características morfológicas e histológicas bem primitivas. Também Bordas (1895) relata a presença de um prenúncio da glândula postcerebral em *Osmia*.

As glândulas glossais ou sistema V (Schiemenz, 1883) ou glândulas linguais (Bordas, 1895) foram descritas pela primeira vez por Leydig (1859, in Heselhaus, 1922) e em *Bombus* localizam-se no lugar onde o canal salivar desemboca na língua. Trata-se de células isoladas, cada qual com o seu próprio ducto excretor, os quais desembocam individualmente no chamado "cribum" da língua. Heselhaus (1922) encontrou essas glândulas também em *Xylocopa*, *Anthophora*, *Anthidium*, *Coelioxys*, *Nomada*, *Halictus* e *Osmia*, mas ressalva que frequentemente elas são muito pouco desenvolvidas e, então, difíceis de se ver. O maior desenvolvimento ocorre em *Bombus*, onde o número de células, que as constituem, anda ao redor de 70-80 células (Heselhaus, 1922).

A função das glândulas labiais não está ainda bem esclarecida. A secreção das glândulas salivares é misturada ao néctar que as abelhas colhem e com êle é engolida e é também usada para limpar o corpo da rainha (Simpson, 1961). Embora Ribbands (1953) ache que os testes de digestão indicam que dos sucos das glândulas do sistema salivar é o das labiais que têm maior poder digestivo, o mesmo Simpson verificou que a secreção dessas glândulas não contém invertase.

A secreção da glândula salivar torácica é muito aquosa e Heselhaus (1922) supõe que nas abelhas solitárias ela forneça o material com que é revestido internamente o ninho. Nas abelhas que usam cêra para construção do ninho êle atribui o papel de fornecedora de água. A secreção da glândula salivar da cabeça é oleosa e seria utilizada (em *Apis*) para dissolver a cêra. Quanto à glândula glossal, parece que o papel de sua secreção é produzir uma graxa para lubrificar as superfícies do exoesqueleto lingual que sofrem atrito. Segundo Heselhaus (1922), haveria muitos agrupamentos glandulares dêsse tipo, espalhados por várias regiões do corpo das abelhas. Denominou essas glândulas de tegumentais.

GLÂNDULAS DE CÊRA

A cêra é usada pelas abelhas para construção do ninho, mas apenas as abelhas sociais a produzem e utilizam em larga escala. Muitas abelhas solitárias usam substâncias semelhantes em composição, mas que não são propriamente a mesma coisa que a cêra das abelhas sociais; alguns halictídeos, no entanto, revestem a superfície interna das celas de cria com uma camada de cêra (Sakagami & Michener, 1962).

Na literatura que consultamos, encontramos ainda uma referência de von Ihering (1903) a respeito da produção de cêra por uma abelha solitária do gênero *Euglossa*, fato êste que foi observado por Moebius.

Mas, apesar de todos os Apinae sociais, desde *Bombus*, produzirem cêra, as glândulas responsáveis pela sua elaboração só foram descritas para *Apis*.

Nas operárias de *Apis*, todos os esternitos do IV ao VII, apresentam em sua parte anterior, duas zonas de superfícies polidas (uma de cada lado) que são denominadas placas de cêra ou espelhos de cêra. Sob a cutícula que constitui estas zonas se encontram os quatro pares de glândulas responsáveis pela produção de cêra.

Dreyling (1903) descreveu as glândulas de cêra e estudou seu funcionamento em *Apis*. Segundo êsse autor, essas glândulas nada mais são que uma especialização da hipoderme que reveste internamente o exoesqueleto das abelhas. Dreyling (1903) e autores que posteriormente se interessaram pelo assunto, como Rösch (1927), verificaram ainda que o grau de desenvolvimento da glândula varia com a idade da abelha e as necessidades urgentes da colmeia.

Numa abelha recém-emergida, a hipoderme dos espelhos de cêra apresenta-se como um epitélio achatado, no qual é impossível perceber o limite entre as células, portanto, em tudo semelhante à hipoderme do resto do corpo. Mas, à medida que a operária avança em idade, e sua atividade na colmeia aumenta, as células da região citada começam a alongar-se verticalmente e a separação entre elas torna-se nítida. O desenvolvimento prossegue com o aparecimento de espaços claros entre as células e chega ao máximo quando a abelha se acha ativamente produzindo cêra ao redor dos 12-18 dias de idade (Rösch, 1927). Nêsse estágio, as células se apresentam muito altas, estriadas longitudinalmente, contendo numerosos grânulos basófilos no seu interior, e separadas entre si por largos espaços vazios (Reiman, 1952). Em idade avançada, passado o período de produção de cêra, essas glândulas envolvem, voltando as células ao estado primitivo indiferenciado (Snodgrass, 1956).

A cutícula quitinosa sôbre a zona secretora dos esternitos é, segundo Lewke (1950), provida de poros por onde a secreção seria eliminada, mas Reiman (1952) não conseguiu comprovar a existência dêsses poros. Sabemos que a cêra produzida forma escamas sôbre a cutícula, sendo daí retirada pela abelha com o auxílio do par de patas posterior. Reiman (1952) acredita que a cêra atravesse a cutícula dissolvida em alguma secreção especial, muito volátil, e que na superfície externa por evaporação do dissolvente, as moléculas de cêra se condensam e esta endureça.

Como já tivemos oportunidade de mencionar, Heselhaus (1922) descreve agrupamentos das chamadas glândulas tegumentais em várias regiões do corpo das abelhas solitárias, especialmente nas articulações do exoesqueleto e lhes atribui a função de lubrificadoras. Em alguns casos, como em *Bombus*, por exemplo, a descrição dêsse autor, coincide

quase completamente com a descrição que acabamos de dar para as glândulas de cêra. As glândulas post-genais são desse tipo. Em outros casos as glândulas tegumentais se apresentam semelhantes ao descrito para as glândulas glossais. Lukoschus (1962) verificou que as glândulas post-genais de *Apis* não só passam por um ciclo de secreção semelhante ao das glândulas de cêra, como são diferentes na rainha e operária.

GLÂNDULAS DE CHEIRO OU GLÂNDULAS DE NASSANOV

Quando uma operária do gênero *Apis* curva a parte posterior do seu abdômen para baixo, ela expõe uma área larga e pálida que geralmente fica recoberta pela parte livre do VI tergito. Essa região corresponde a uma porção pouco quitinizada do VII tergito (Snodgrass, 1956). Sob essa região se localiza a glândula de cheiro, cuja secreção é responsável pelo odor característico da colmeia.

A estrutura dessa glândula foi descrita por McIndoo (1914) e Jacobs (1924). Segundo esses autores, ela é constituída por um agrupamento de células livres, mais ou menos esféricas, cada uma das quais provida de um delicado canalículo excretor, cujo início ocorre dentro da célula em um espaço claro que dominaram ampulha. O canalículo se abre diretamente para o exterior através da cutícula da região anterior do VII tergito. As abelhas dobram o abdômen e expõem ao ar a região do tergito em que desemboca a glândula, em diversas situações como, por exemplo, ao redor de uma fonte de alimento, na entrada da colmeia, etc.. Segundo Frisch & Rösch (1926) e Kaltoven (1951), tratar-se-ia de um tipo de comunicação.

Os dois autores citados concordam em que a glândula de cheiro não aparece nos machos de *Apis*, mas discordam quanto à sua presença na rainha, sendo que McIndoo (1914) é a favor de sua presença.

Como vemos, a descrição das glândulas de cheiro de *Apis*, coincide com a descrição dada por Heselhaus (1922) para as glândulas glossais, exceto no que diz respeito à localização.

MATERIAL E MÉTODOS

MATERIAL

O material utilizado em nossos estudos incluiu as glândulas integrantes do sistema salivar de todas as abelhas que tivemos à nossa disposição e mais as glândulas de cêra e de cheiro dos Apinae sociais.

A classificação usada é a de Michener (1944) até tribo, exceto para os Anthophoridae para os quais nos baseamos em opinião de Moure & Kerr (com. verbal). Os nomes científicos dos meliponídeos foram dados de acordo com o que é comumente aceito no laboratório de Biologia Geral da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro.

Foram examinados as seguintes formas:

I. Colletidae

1. Colletinae

A. Paracolletini

- a. *Trichocolletes venustus* (Smith), ♂ ♀, Ipswich, Queensland, Australia
- b. *Paracolletes tuberculatus insularis* (Cockerell), ♂ ♀, Stradbrake, Queensland, Australia

2. Hylaeinae

- a. *Heterapoides bacillarius* (Cockerell), ♂ ♀, Queensland, Australia
- b. *Meroglossa torrida* Smith, ♂ ♀, Yaamba, Queensland, Australia

II. Andrenidae

1. Oxaeinae

- a. *Oxaea flavescens* Klug, ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil

2. Panurginae

A. Panurgini

- a. *Perdita lacteipennis* Swenk & Cockerell, ♀, Lake View, Kansas, USA
- b. *Psaenythia atriventris* Schrottky, ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil

III. Halictidae

1. Halictinae

- a. *Halictus halictus* ssp., ♂, Rieti, Italia
- b. *Megalopta* sp., ♂ ♀, Barro Colorado Island, Canal Zone, Panamá
- c. *Augochlora aurinasis* (Vachal), ♂ ♀, Presidente Venceslau, SP, Brasil
- d. *Augochlora pura* (Say), ♂ ♀, Lawrence, Kansas, USA
- e. *Augochloropsis brachycephala* Moure, ♂ ♀, Brasil
- f. *Pseudogochloropsis graminea* Smith, ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- g. *Dialictus (Chloralictus)* sp., ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil

- h. *Dialictus (Chloralictus) versatus* (Robertson), ♂ ♀, Lone Star Lake, Kansas, USA
- i. *Dialictus (Chloralictus) rhytidophorum* Moure, ♂ ♀, Curitiba, PR, Brasil
- j. *Dialictus (Chloralictus) opacum* Moure, ♂ ♀, Presidente Venceslau, SP, Brasil

2. Nomiinae

- a. *Nomia pulchribalteata* Cameron, ♀, B. River, Papua, Northeast New Guinea

IV. Megachilidae

1. Lithurginae

- a. *Lithurgus* sp., ♂, sem localidade

2. Megachilinae

A. Anthidiini

- a. *Hypantidioides gregaria* (Schrottky), ♂, Presidente Venceslau, SP, Brasil

B. Megachilini

- a. *Megachile (Austromegachile) susurans* Holiday, ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- b. *Megachile (Pseudocentron) curvipes* Smith, ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- c. *Creightonella frontalis* (Fabricius), ♂, Korema, Papua, Gulf District, New Guinea

V. Anthophoridae

1. Anthophorinae

A. Amphorini

- a. *Melitoma segmentaria* (Fabricius), ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil

B. Eucerini

- a. *Melissodes nigroenia* (Smith), ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- b. *Thygater analis* (Lepelletier), ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil

- c. *Peponapis* sp., ♀, Cuernavaca, Mexico

C. Ericrocini

- a. *Ciphomelissa diabolica* Friese, ♀, Rio Claro, SP, Brasil

D. Hemisiini

- a. *Epicharis (Triepicharis) schrottkyi* Friese, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 b. *Epicharis (E.) rustica flava* Cockerell, ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil

E. Exomalopsini

- a. *Paratetrapedia* sp., ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 b. *Tapinotaspoides tucumana* Vachal, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 c. *Exomalopsis auropilosa* (Spinola), ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 d. *Exomalopsis fulvofasciata* Smith, ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 e. *Exomalopsis (E.)* sp., ♀, Rio Claro, SP, Brasil

F. Centridini

- a. *Centris (Paraemisias) fuscata* Lepeletier, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 b. *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 c. *Centris (Melanocentris) collaris* Lepeletier, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 d. *Centris (Melanocentris) pectoralis* Burmeister, ♂ ♀, Rio Claro, SP, Brasil
 e. *Centris (Melanocentris) xanthocnemis* Lepeletier, ♂, Rio Claro, SP, Brasil

2. Xylocopinae

A. Ceratinini

- a. *Exoneura hamulata* Smith, ♂ ♀, Queensland, Australia
 b. *Allodapula simillima* Smith, ♂ ♀, Queensland, Australia

- c. *Ceratina curcubitae*, ♂, Rieti, Italia

B. Xylocopini

- a. *Lestis bombylans* (Fabricius), ♀, Cadalaba, Queensland, Australia
- b. *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) sp., ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- c. *Xylocopa* (*Stenoxylocopa*) *nogueirai* Hurd, ♀, Cosmópolis, SP, Brasil
- d. *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *hirsutissima* Maild, ♂ ♀, Mogi Mirim, SP, Brasil

VI. Apidae

1. Apinae

A. Euglossini

- a. *Euplusia violascens* (Mocsari), ♂, Rio Claro, SP, Brasil
- b. *Euglossa* (*E.*) *cordata* L., ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- c. *Eulaema* (*Apeulaema*) *nigrita* Lepeletier, ♀, Rio Claro, SP, Brasil

Abelhas sociais

B. Bombini

- a. *Bombus morio* (Swederus), ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- b. *Bombus atratus* Franklin, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- c. *Bombus* sp., ♂ ♀, Rieti, Italia

C. Meliponini

- a. *Meliponula bocandei* (Spinola), ♀, Dande, Luanda, Angola
- b. *Dactylurina staudingeri* (Gribodo), ♀, Morogoro, Tanganyka
- c. *Lestrimelitta limao* (Smith), ♀, Carira, Sergipe, Brasil
- d. *Lestrimelitta ehrardti* Friese, ♀, Castro, PR, Brasil
- e. *Melipona m. marginata* Lepeletier, ♂ ♀, Poços de Caldas, MG, Brasil

- f. *Melipona s. scutellaris* Latreille, ♀, Riachuelo, SE, Brasil
- g. *Melipona fasciata rufiventris* Lepeletier, ♂ ♀ ♀, Meaípe, Guarapari, ES, Brasil
- h. *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier, ♀ ♀, Piracicaba, SP, Brasil
- i. *Trigona (Hypotrigona) araujoii* Michener, ♀, Dande, Luanda, Angola
- j. *Trigona (Plebeia) droryana* Friese, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- k. *Trigona (Frieseomelitta) silvestrii* Friese, ♀, Cosmópolis, SP, Brasil
- l. *Trigona (Frieseomelitta) freiremaiaii* Moure, ♂ ♀, Guarapari, ES, Brasil
- m. *Trigona (Tetragonisca) jaty* Smith, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- n. *Trigona (T.) amalthea* Oliver, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- o. *Trigona (Partamona) cupira* Friese, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- p. *Trigona (T.) spinipes* Fabricius, ♀, Rio Claro SP, Brasil
- q. *Trigona (T.) h. hyalinata* Lepeletier, ♀, Rio Claro, SP, Brasil
- r. *Trigona (Scaptotrigona) postica* Latreille, ♂ ♀ ♀, Piracicaba, SP, Brasil
- s. *Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha* Moure, ♀, Pirapora do Bom Jesus, SP, Brasil
- t. *Trigona f. fulviventris* Guérin, ♀, Ilha do Cardoso, PR, Brasil
- u. *Trigona (Oxytrigona) tataira flaveola* Friese, ♀, Presidente Venceslau, SP, Brasil
- v. *Trigona (Cephalotrigona) capitata* Moure, ♀, Cosmópolis, SP, Brasil

D. Apini

- a. *Apis florea* Fabricius, ♀, Colombo, Ceilão
- b. *Apis dorsata* Fabricius, ♀, Colombo, Ceilão
- c. *Apis cerana indica* Fabricius, ♀, Colombo, Ceilão
- d. *Apis c. cerana* Fabricius, ♀, Hong Kong, China
- e. *Apis m. mellifera* L., ♂ ♀ ♀, Rio Claro, SP, Brasil *

* Possivelmente descendentes de abelhas de Portugal e da Alemanha, introduzidas de 1858 para cá (Nogueira Neto, *in litt.*)

f. *Apis mellifera ligustica* Spinola, ♂ ♀ ♀, Rio Claro, SP, Brasil

Como se vê, foram estudadas 77 espécies de abelhas, distribuídas por várias subfamílias e tribos das famílias: Colletidae, Andrenidae, Halictidae, Megachilidae e Apidae, segundo a classificação de Michener (1944), tendo, portanto, faltado apenas representantes dos Melittidae e Fidellinae (Fidellidae) que foi colocada como família independente por Michener & Moure (1957). Podemos ver também que os exemplos examinados provieram das mais diferentes localidades do mundo e que muitas vezes houve abelhas, do mesmo gênero, naturais de continentes diferentes, o que julgamos muito interessante quando se pretende estudar mudanças evolutivas, embora a distribuição das diferentes espécies não seja ainda quantitativa e qualitativamente suficiente.

MÉTODOS

A nossa intenção ao iniciar este trabalho foi a de estudar a localização, morfologia, histologia e ciclo de desenvolvimento de algumas glândulas das abelhas, estabelecendo, sempre que possível, as linhas evolutivas seguidas na aquisição desta ou daquela especialização que, por ventura, encontrássemos nos diferentes grupos. Assim, os métodos de que lançamos mão foram aqueles já consagrados para esses fins.

Para estudar a localização e morfologia das glândulas, usamos o método de dissecação sob estereoscópio.

Quase sempre o material dissecado havia sofrido fixação prévia com a mistura de Dietrich:

Álcool a 96%	17 cc
Formol a 40%	6 cc
Ácido acético glacial	2 cc
Água destilada	28 cc

ou de Weaver & Thomas:

Água destilada	100 cc
Formol a 40%	5 cc
Hidrato de cloral	20 gr
Ácido acético glacial	2,5 cc

O fixador de Dietrich é bom, conservando bem a estrutura do material e penetrando com relativa facilidade, mesmo através da quitina, mas torna o material aderente e quebradiço, dificultando, portanto, a dissecação. Já o de Weaver & Thomas (1956) tem, além de todas as qualidades do primeiro, a vantagem de não dificultar a dissecação. Preferimo-lo, por isso, para as fixações prévias.

Esporadicamente usamos também outros fixadores e também recebemos material de outras localidades, em fixadores diferentes.

A fixação prévia dos exemplares que coletamos pessoalmente teve sempre duração entre 24 e 48 horas, depois do que, no caso de não serem utilizados imediatamente, eram transferidos para álcool 70%, para conservação.

Quando as disseções foram feitas sem fixação prévia, usamos como meio de perfusão, durante as mesmas, solução fisiológica:

Água destilada	1000	cc
NaCl	7,5	gr
Na ₂ HPO ₄	2,38	gr
KH ₂ PO ₄	2,72	gr

a qual foi eficiente para as nossas necessidades.

Frequentemente usamos um corante morfológico para melhor distinguir as glândulas dos demais tecidos adjacentes. Neste caso, preferimos o Azul de Nilo em solução aquosa a 1%, porque demonstrou ter maior afinidade para com elas.

Para estudo e desenho da configuração anatômica, os sistemas glandulares foram isolados do animal e montados em glicerina ou em água simplesmente, conforme a necessidade. Para maior precisão, todos os esboços foram desenhados com auxílio de uma câmara clara Zeiss Winkle.

As lâminas para o estudo da histologia e citologia das glândulas foram, em parte, preparadas pelo método comum de inclusão em parafina; em parte, por simples amassamento de partes da glândula com corante especial, entre lâmina e lamínula. O exame foi feito com microscópio Zeiss, contraste de fase e as fotografias obtidas com o fotomicroscópio Zeiss.

O material que incluímos foi cortado de 8 a 12 μ de espessura e corado com hematoxilina Delafield e eosina em solução alcoólica a 1% para estudo da histologia.

Muitas vezes as células glandulares apresentavam os núcleos com forma muito irregular e em processo acentuado de degeneração, de maneira que chegamos a ficar em dúvida acerca da distribuição do material nuclear. Para resolver nossas dúvidas, usamos coloração de Feulgen.

Para as técnicas de amassamento usamos de preferência a orceína ou carmim acético a 1%. Este método revelou-se muito bom, pois as glândulas são estruturas delicadas, com pequena densidade de células, por isso, prestando-se ao exame por simples compressão entre lâmina e lamínula. Ademais, esse método conserva melhor as relações estruturais de uma parte e outra, facilitando a interpretação e auxiliando mesmo na compreensão dos cortes. A única desvantagem desse método é uma certa dificuldade que existe em tornar essas lâminas permanentes.

Fizemos também algumas preparações totais em que as glândulas depois de coradas com hematoxilina ou carmim, eram desidratadas e montadas em bálsamo.

A maioria das células das glândulas que estudamos é provida de canaliculos intracelulares, e alguns acham que eles são de material

quitinoso, enquanto outros têm opinião diversa. Para testar o material formador dos canaliculos usamos Azul de Anilina em solução aquosa a 3%, levemente acetificada, a qual, segundo Kenedy (1932), serve para evidenciar a quitina, que cora de azul.

Preocupamo-nos, ainda, com a origem e desenvolvimento das glândulas que estudamos. Procuramos acompanhar as transformações que sofrem desde o embrião até à vida adulta. Para o estudo do desenvolvimento embrionário e pós-embriônico, isto é, das transformações ocorridas durante a fase larval e a pupação, coletamos material de uma colmeia experimental de *Melipona quadrifasciata anthidioides*, que foi mantida em temperatura constante. Os ovos, larvas e pupas coletados tinham idade conhecida, visto que as celas onde a rainha depositava os ovos eram marcadas com um número e a hora e data registradas em correspondência com este. Esse material foi, na maioria das vezes, fixado com a mistura de Bouin, incluído em parafina, cortado com 12-15 μ de espessura e corado com hematoxilina Delafield e eosina.

Para o estudo do ciclo do desenvolvimento no adulto, tomamos animais com várias idades e em vários estágios de atividade.

SISTEMA SALIVAR

Quando fizemos a revisão da literatura existente sobre as glândulas das abelhas, tivemos a oportunidade de discutir a discrepância que existe entre os diferentes autores quanto ao número real de pares de glândulas que constituem o sistema salivar. Algumas das "glândulas" descritas como tal mostraram com exames posteriores mais acurados, não passarem de oenócitos ou massa de glóbulos de gordura, e outras não estão presentes em tôdas as abelhas.

Nós preferimos incluir no sistema salivar apenas as glândulas que aparecem em todos os Apoidea, discutindo as demais isoladamente. Assim, ficam fazendo parte desse sistema os seguintes pares de glândulas: 1. glândulas labiais ou salivares propriamente ditas; 2. glândulas mandibulares; 3. glândulas hipofaríngeas.

GLÂNDULAS SALIVARES

Snodgrass (1925), apesar de justificar e até mesmo preferir a designação de glândulas labiais para estas glândulas, usa muitas vezes a denominação de glândulas salivares que havia sido dada por Bordas (1895). Nós preferimos essa última denominação por várias razões: a) por serem o par homólogo das chamadas glândulas salivares dos outros insetos; b) por terem sua origem embrionária ligada às glândulas de seda da larva, as quais são geralmente denominadas glândulas salivares; e c) por a desembocadura do seu ducto excretor final ter uma localização tal (na base da língua), que o produto dessas glândulas é imediatamente misturado com o alimento colhido, ou ingerido pela abelha.

Como já foi dito atrás, as glândulas salivares das abelhas constam de um par de glândulas torácicas, que está presente em tôdas as abelhas e um par de glândulas localizadas na cabeça, que só aparece em algumas.

Descreveremos a seguir a morfologia e histologia dessas glândulas nas abelhas por nós estudadas.

Morfologia e localização. As glândulas salivares das abelhas não formam órgãos ou estruturas compactas como as glândulas salivares de animais superiores. Como já dissemos atrás, ao fazer a revisão bibliográfica, um, dois, ou mais túbulos ou alvéolos reúnem-se para formar um ducto. Esses ductos reúnem-se em canais coletores, os quais se vão também unindo uns aos outros, formando canais de calibre cada vez maior, até que chegamos a formação dos canais condutores da glândula e da reunião destes a um canal excretor. Não há nenhum tecido ou substância intercelular cimentando ou preenchendo os espaços deixados entre os elementos citados. Assim, o conjunto fica com o aspecto de um cacho que é imediatamente percebido ao exame com, estereoscópio. A compacidade do conjunto poderá, no entanto, ser maior ou menor segundo a proporção entre o grau de desenvolvimento da porção secretora e os canais encarregados de transportar os produtos aos locais de utilização.

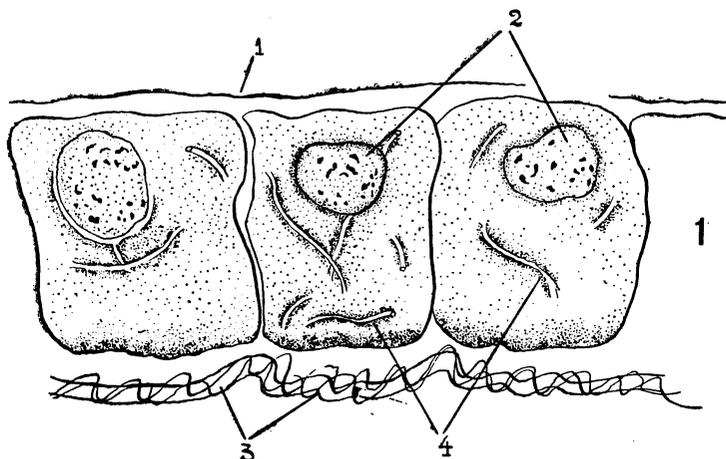


Fig. 1: Epitélio secretor da glândula mandibular de *Trigona (Scaptotrigona) postica* Lat. (1. membrana própria; 2. núcleo; 3. membrana íntima; 4. canaliculo intracelular).

Segundo pudemos observar, pelas dissecções que fizemos de várias abelhas dos mais diferentes grupos, a localização das glândulas salivares torácicas é bem constante.

A figura 2 mostra numa vista superior do tórax a localização das glândulas salivares torácicas em *Melipona quadrifasciata anthidioides*, mas poderia servir como ilustração para qualquer das abelhas por nós estudadas.

O grau de desenvolvimento que apresentam as glândulas salivares torácicas pode variar, mas encontramos geralmente cada membro do par formado por três ramos. Os ramos maiores ficam colocados ventralmente, de cada lado do tubo esofágiano; um dos menores localiza-se dorsalmente, entre o pronoto e a musculatura longitudinal indireta do tórax e o outro mais lateralmente sob a traquéia que parte do 1.º espiráculo do tórax.

Aliás, nas glândulas salivares torácicas estão em íntima relação com as traquéias que servem a região do corpo onde se localizam, sendo às vezes difícil separar umas das outras.

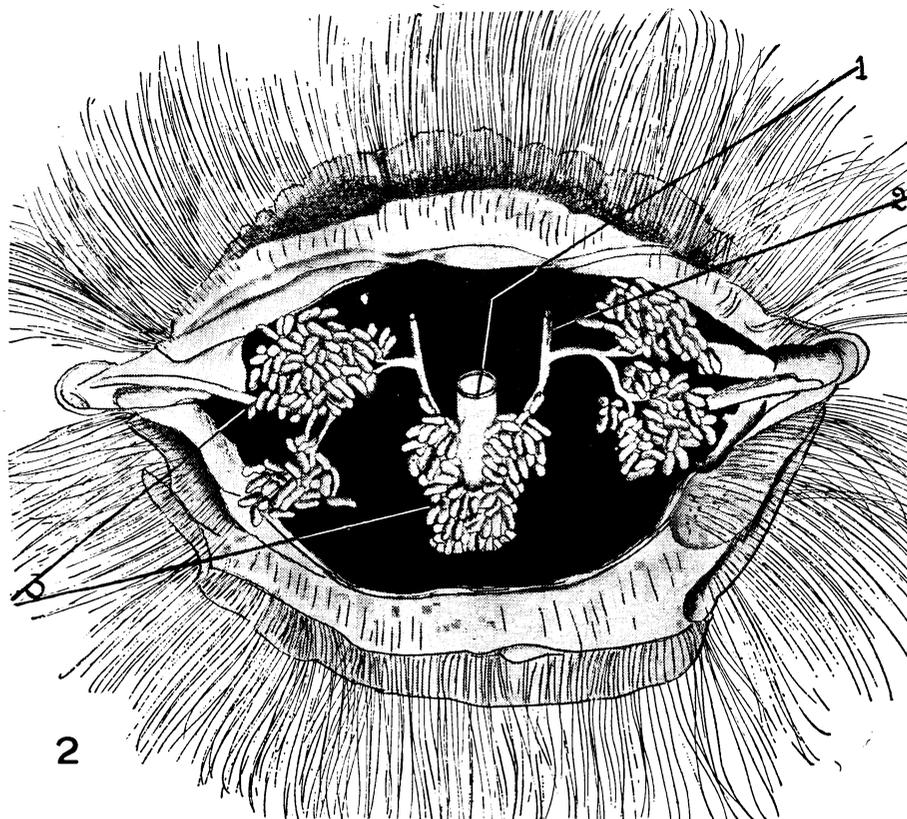


Fig. 2: Localização das glândulas salivares de *Melipona quadrifasciata antidioides* Lep. (1, tubo esofágiano; 2, ducto excretor; 3, túbulos secretores).

Já a localização das glândulas salivares da cabeça não é tão uniforme. Em *Apis*, a massa de alvéolos glandulares acha-se empacotada nas regiões látero-posteriores da cabeça, sob o cérebro. O mesmo ocorre em *Bombus*, *Euplusia* e *Euglossa* que têm as glândulas salivares da cabeça muito desenvolvidas e formadas por massas alveolares compactas, muito parecidas com as de *Apis*.

No esquema que segue, apresentamos os vários tipos de glândulas salivares da cabeça e os gêneros de abelhas onde ocorrem.

1. Glândulas alveolares
 - A. Massa compacta: *Apis*, *Melipona* (exceto *marginata*), *Bombus*, *Euplusia*, *Euglossa*, *Eulaema*.
 - B. Grupos esparsos: *Melipona marginata*, *Trigona*, *Dactylurina*, *Lestrimelitta*, *Meliponula*.

2. Expansões achatadas do ducto excretor final
 - A. Ramificadas: *Megagchile*, *Creightonella*.
 - B. Não ramificadas.
 - a. bilaterais: *Nomia*
 - b. unilaterais: *Centris* (P.) *fuscata*, *Centris* (H.) *collaris*.
3. Glândula salivar da cabeça ausente
Demais abelhas examinadas.

Em *Melipona quadrifasciata*, *scutellaris* e *rufiventris* (Fig. 3), a localização já se modifica um pouco. De uma maneira geral, a posição das glândulas fica deslocada um pouco para baixo. Cada glândula salivar da cabeça de *Melipona* é formada por dois ramos dos quais o maior se localiza látero-anteriormente sobre o cérebro, junto à glândula mandibular, e o menor, um pouco mais para trás sob o lobo ótico, mas sobre a musculatura da cabeça que aciona a mandíbula.

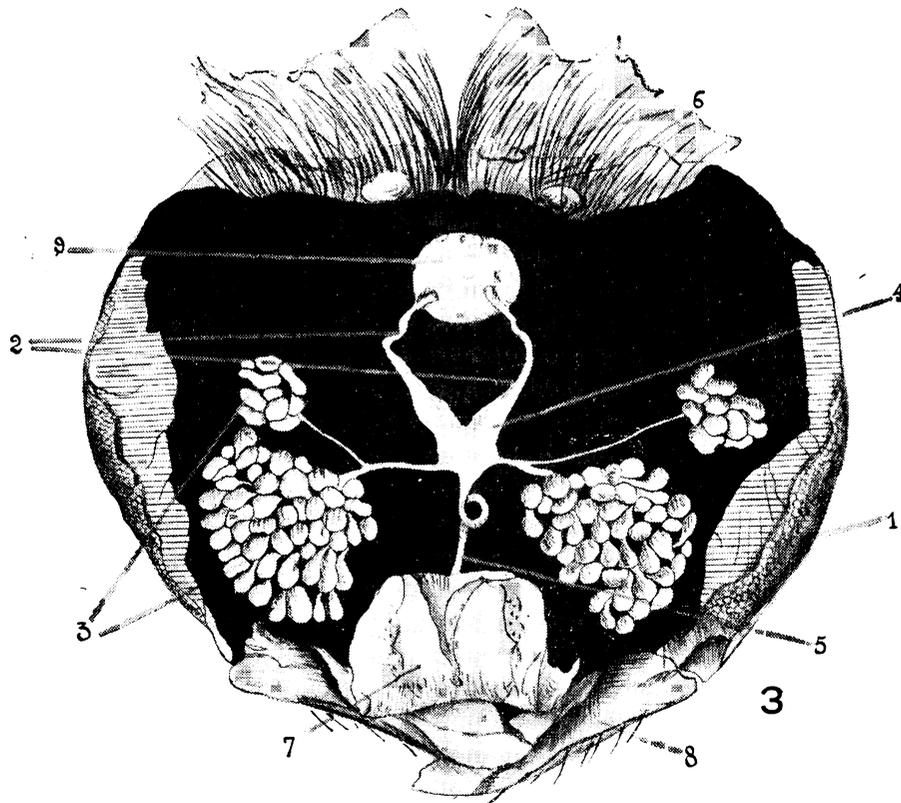


Fig. 3: Localização das glândulas salivares da cabeça de *M. quadrifasciata* (1, olho; 2, ductos das glândulas salivares torácicas; 3, alvéolos secretores; 4, bolsa salivar; 5, ducto excretor final; 6, ocelos; 7, língua; 8, mandíbula; 9, forâmen occipital).

Em *Trigona*, as glândulas salivares da cabeça constam de pequenos e numerosos ramos ou grupos de alvéolos na ponta de ductos relativamente longos formando, portanto, um conjunto muito menos denso que nas abelhas até agora citadas. Os grupos esparsos de alvéolos ficam, então, espalhados sobre e sob o cérebro. O mesmo sucede em *Melipona marginata* que apresenta glândulas salivares intermediárias entre as melíponas mais especializadas (*Melipona quadrifasciata*, *C. rufiventris*).

Entre os Apinae, só encontramos glândulas salivares na cabeça das abelhas já citadas, mas *Centris* (Fig. 4) apresenta expansões laterais de um lado do ducto excretor final das glândulas salivares, que poderiam ser interpretadas como prenúncio de uma glândula na cabeça.

Entre as abelhas colocadas inferiormente na escala filogenética, encontramos prenúncio de glândula salivar na cabeça em *Nomia pulchribalteata* (Halictidae) (Fig. 5), o qual consta de pequenas expansões laterais na porção intra-craniana do ducto excretor das glândulas salivares.

Maior desenvolvimento encontramos em *Megachile (P.) curvipes* (Fig. 6) e *Creightonella frontalis* (Fig. 7) (Megachilidae), que possuem glândula bem desenvolvida, com algumas ramificações, mas com aspecto primitivo.

As glândulas salivares da cabeça, nas abelhas sociais e em *Euglossa cordata*, *Euplusia violacens* e *Eulaema nigrita* que lhes são taxonomicamente próximas, são formadas por alvéolos em forma de pêra (Fig. 8-11), os quais se apresentam cheios de um líquido claro e de aspecto oleoso. Nas trigonas, os alvéolos formadores dessa glândula não apresentam a forma de pêra bem característica — são mais esféricos — e *Trigona (T.) amalthea (=trinidadensis)* é um caso extremo, apresentando alvéolos enormes e completamente esféricos.

Usando o Azul de Nilo, como corante morfológico, durante a dissecação, notamos que os alvéolos se tingiam de uma cor que variava desde o alaranjado (trigonas) até ao vermelho púrpura (*M. scutellaris* e *Euplusia violacens*). O Azul de Nilo é indicador de pHs altos. Quando “vira” para vermelho, isso indica pH ao redor de 12, portanto, altamente alcalino. Segundo Smith (1924, in Langeron, 1949) e Cain (1947), a coloração com Azul de Nilo permite distinguir os lipídios neutros (triglicerídeos) que se coram de vermelho, dos ácidos graxos que se coram de azul. O valor histoquímico de tal corante foi, no entanto, pôsto em dúvida por vários autores. Relatamos essa ocorrência apenas como curiosidade, sem querer tirar nenhuma conclusão, mesmo porque não é finalidade deste trabalho o estudo histoquímico das glândulas das abelhas, o que será, talvez, assunto de pesquisas posteriores. Mas, Heselhaus (1922) relata que a secreção das glândulas salivares da cabeça de *Apis* é pordurosa e alcalina, o que concorda com as nossas observações para as demais abelhas.

As glândulas salivares da cabeça de *Creightonella frontalis* (Fig. 7) se apresentam como duas ramificações do ducto salivar final, nas quais a parte secretora não se distingue muito bem dos ductos respon-

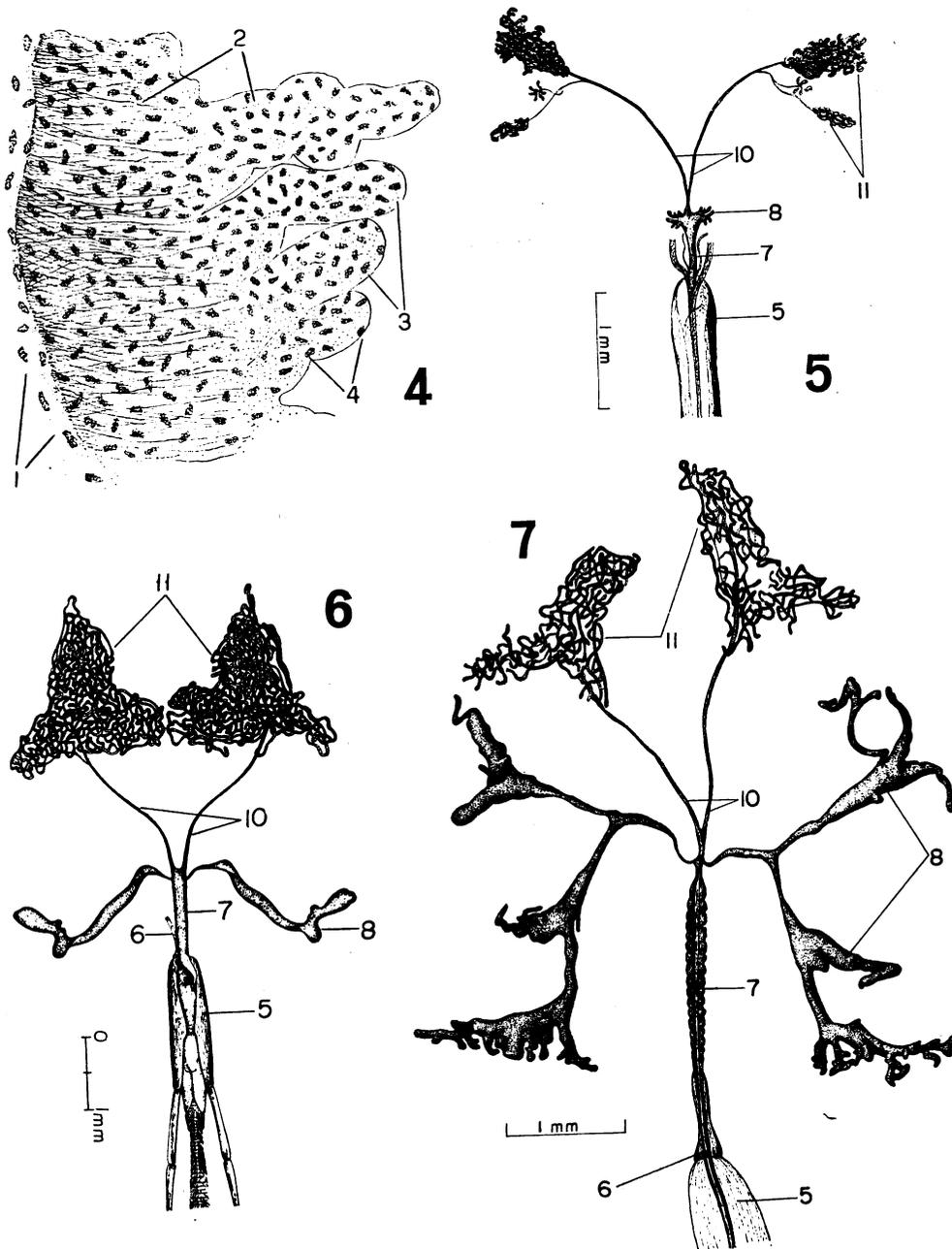


Fig. 4: Ducto excretor de *Centris tarsata* Smith (1, parede externa do ducto excretor; 2, espessamento de quitina; 3, projeções digitiformes unilaterais; 4, núcleos das células de projeções). Sistema salivar: fig. 5, *Nomia pulchrianteata* Cameron; fig. 6, *Megachile curvipes* Smith; fig. 7, *Creightonella frontalis* (Fab.) (5, premento; 6, postmento; 7, ducto excretor salivar; 8, glândulas salivares da cabeça (em *N. pulchrianteata*, prenúncio da glândula salivar); 10, região do forâmen occipital; 11, glândulas salivares torácicas).

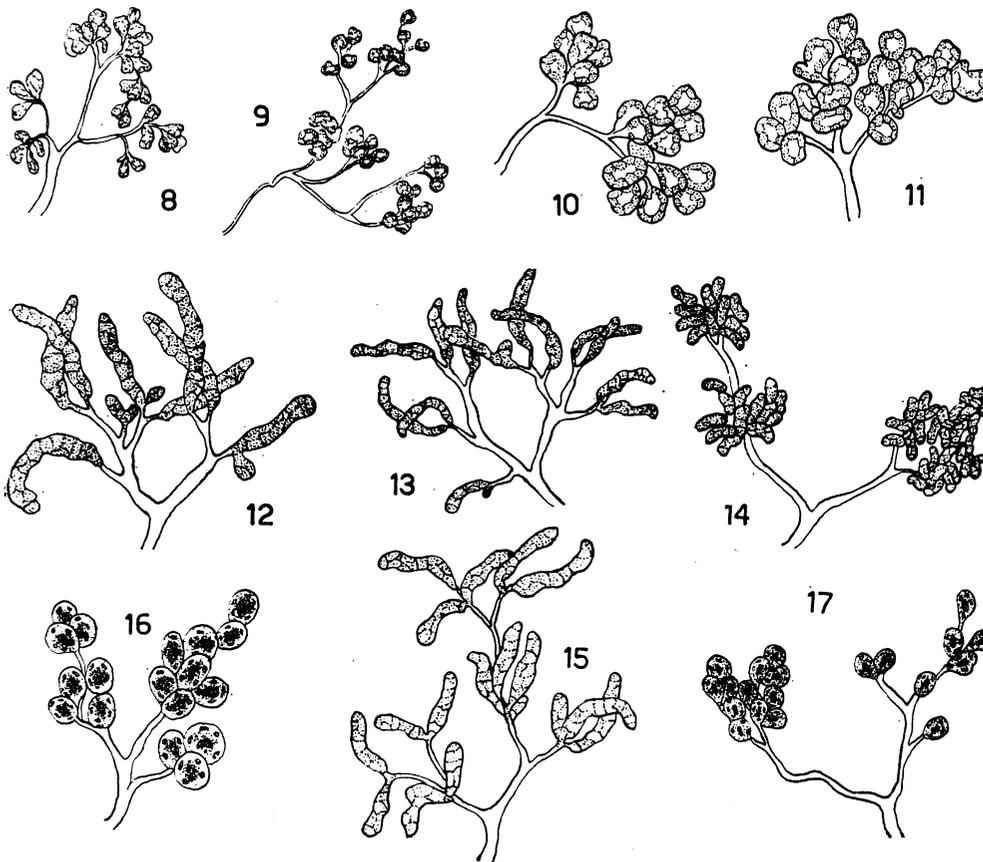
sáveis pela eliminação da secreção. O conjunto mostra-se como uma série de ramos achatados, apresentando nas extremidades pequenas projeções globulosas. O mesmo pode ser dito a respeito das glândulas de *Megachile* (Fig. 6), com a diferença de tratar-se de uma só ramificação.

Em *Nomia* (Fig. 5) o prenúncio glandular consta apenas de dois pares de pequenas projeções de cada lado do ducto salivar na cabeça e em *Centris* (Fig. 4) de várias expansões digitiformes unilaterais.

A parte secretora das glândulas salivares torácicas (Fig. 8-17) apresenta-se ora em forma de ácinos ou alvéolos, ora em forma de túbulos, como se pode ver em seguida:

1. Túbulos curtos não ramificados

Apis, *Melipona*, *Trigona*, *Dactylurina*, *Meliponula*, *Lestrimelitta*, *Bombus*, *Euplusia*, *Euglossa* e *Eulaema*.



Parte secretora da glândula salivar da cabeça: 8, *Melipona*; 9, *Trigona*; 10, *Apis*; 11, *Bombus*. Parte secretora da glândula salivar torácica: 12, *Oxaea*; 13, *Apis*; 14, Meliponini; 15, *Bombus*; 16, *Centris*; 17, *Pseudogochloropsis*.

2. Túbulos longos e ramificados
Oxaea, *Perdita*, *Psaenythia*, *Nomia*, *Lithurgus*, *Hypantidioides*, *Megachile*, *Creightonella*, *Ciphomelissa*, *Exoneura*, *Allodapula*, *Ceratina*.
3. Túbulos tipo Exomalopsini
Exomalopsis, *Tapinotaspoides*, *Paratetrapedia*, *Paracolletes*, *Trichocolletes*.
4. Túbulos alveolares
Peponapis sp.
5. Alvéolos
Meroglossa, *Melitoma*, *Lestis*, *Xylocopa*, *Epicharis*, *Centris*.

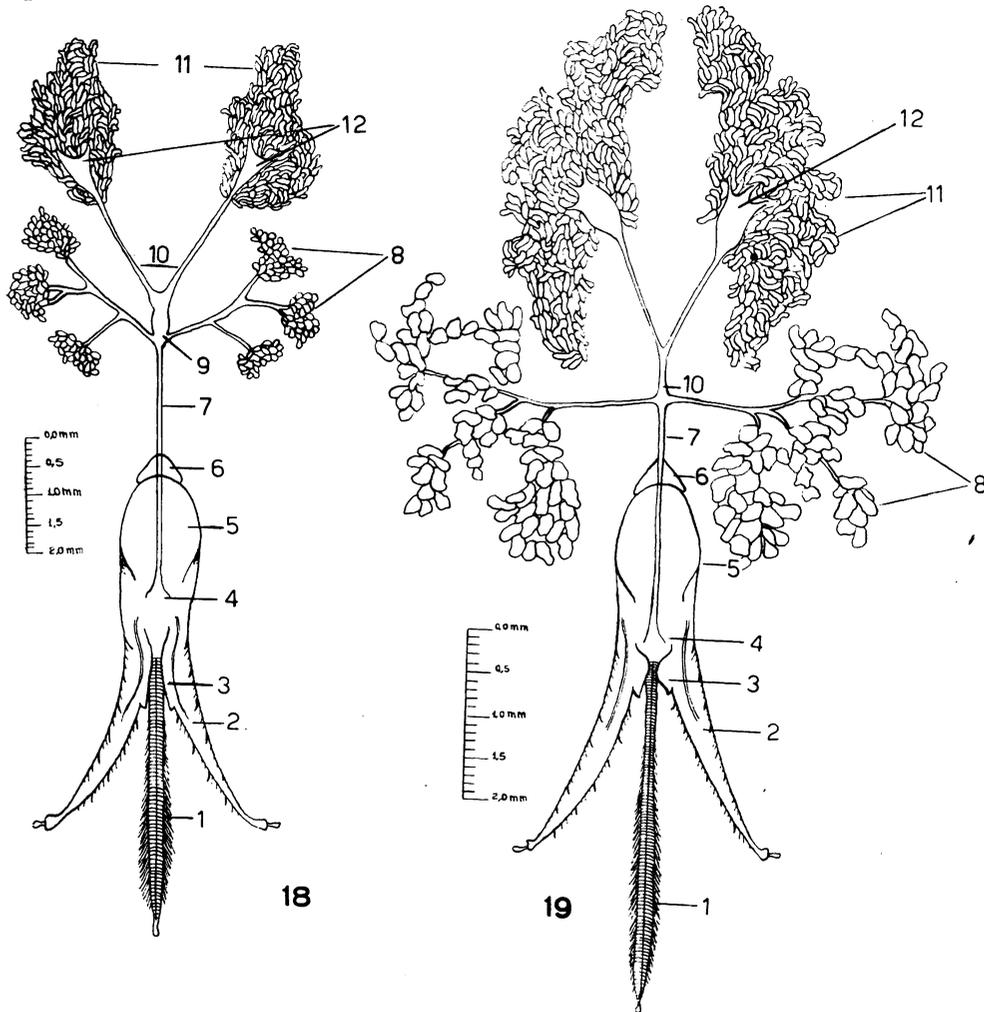
Encontramos a forma tubular em: *Trichocolletes venustus*, *Paracolletes tuberculatus insularis* (Paracolletini); *Oxaea flavescens*, *Perdita lacteipennis*, *Psaenythia atriventris* (Andrenidae); *Nomia pulchribalteata* (Nomiinae); *Lithurgus* sp., *Hypantidioides gregaria*, *Megachile* (A.) *susurans* e *M. (P.) curvipes*, *Creightonella frontalis* (Megachilidae); *Melissodes nigroenia*, *Thygater analis* (Eucerini); *Ciphomelissa diabolica* (Ericrocini); *Exoneura hamulata*, *Allodapula simillina*, *Ceratina curcubitae* (Ceratini); *Paratetrapedia* sp., *Tapinotaspoides tucumana*, *Exomalopsis* (Exomalopsini); *Euplusia violacens*, *Euglossa cordata* e *Eulaema nigrata* (Euglossini) e em tôdas as abelhas sociais (Bombini, Meliponini e Apini) por nós estudadas. O comprimento dos túbulos é variável, sendo que nas abelhas sociais êles são geralmente mais curtos e não ramificados, enquanto nas abelhas ditas mais primitivas êles se apresentam mais longos e frequentemente ramificados.

Em sòmente uma abelha, das que examinamos, encontramos glândulas mistas, isto é, túbulos-alveolares e isso acontece em *Peponapis* sp. (Eucerini). De qualquer maneira podemos imaginar, e veremos que a histologia dessas glândulas nos autoriza a tanto, que existem todos os estágios intermediários entre os túbulos longos e os alvéolos típicos. Encontramos a forma alveolar em *Meroglossa torrida* (Hylaeinae); em tôdas as Halictinae por nós examinadas; *Melitoma segmentaria* (Eucerini); *Letis bombylans*, *Xylocopa* (Xylocopini); *Epicharis rustica flava* e *E. schrottkyi* (Hemisiini); e *Centris* (Centridini).

As glândulas salivares, tanto torácicas como da cabeça, são estruturas pares. Adotamos (seguindo Snodgrass, 1956), o nome de ductos coletores, para os canais iniciais, de pequeno calibre, que são formados imediatamente pela reunião daqueles diretamente ligados às unidades secretoras e aos de calibre imediatamente superior que se forma da reunião dêstes, por serem êstes os que coletam a secreção proveniente das referidas unidades. Chamamos ducto condutor ao canal único que conduz a secreção de um dos membros do par, e canal secretor comum ao formado pela reunião dos dois ductos condutores, sendo, portanto, o canal excretor do par de glândula considerado.

Em *Bombus* (Fig. 18) e *Apis* (Fig. 19) os canais coletores de maior calibre terminam numa dilatação em forma de saco, o chamado reser-

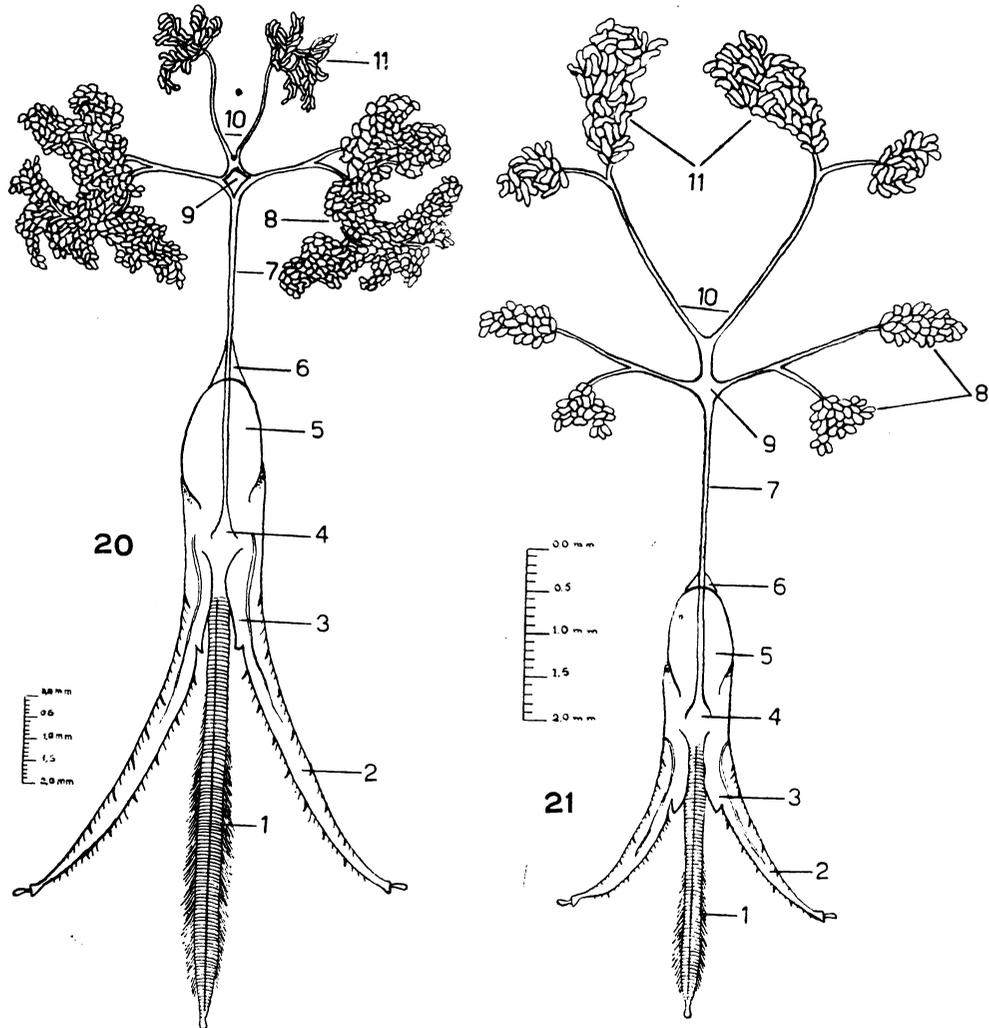
vatório, do qual, então, parte o canal condutor da glândula. Das abelhas que examinamos só encontramos esta estrutura nêstes dois gêneros; nas outras não existe tal reservatório — os ductos coletores finais se reúnem para formar diretamente o ducto condutor.



Sistema salivar: fig. 18, *Bombus atratus* Franklin; fig. 19, *Apis mellifera ligustica* Spinola (1, glossa; 2, palpo labial; 3, paraglossa; 4, salivarium; 5, premento; 6, postmento; 7, ducto excretor salivar; 8, glândulas salivares da cabeça; 9, bôlsa salivar; 10, região do forâmen occipital; 11, glândulas salivares torácicas; 12, reservatório das glândulas salivares).

Os ductos condutores das glândulas salivares torácicas se dirigem para a frente separadamente, e em geral só se unem para formar um ducto excretor comum após passarem o forâmen occipital, portanto, já dentro da cabeça. Das abelhas que estudamos, sômente em *Apis* e em *Augochloropsis brachycephala* (Halictinae) os ductos se unem ainda no

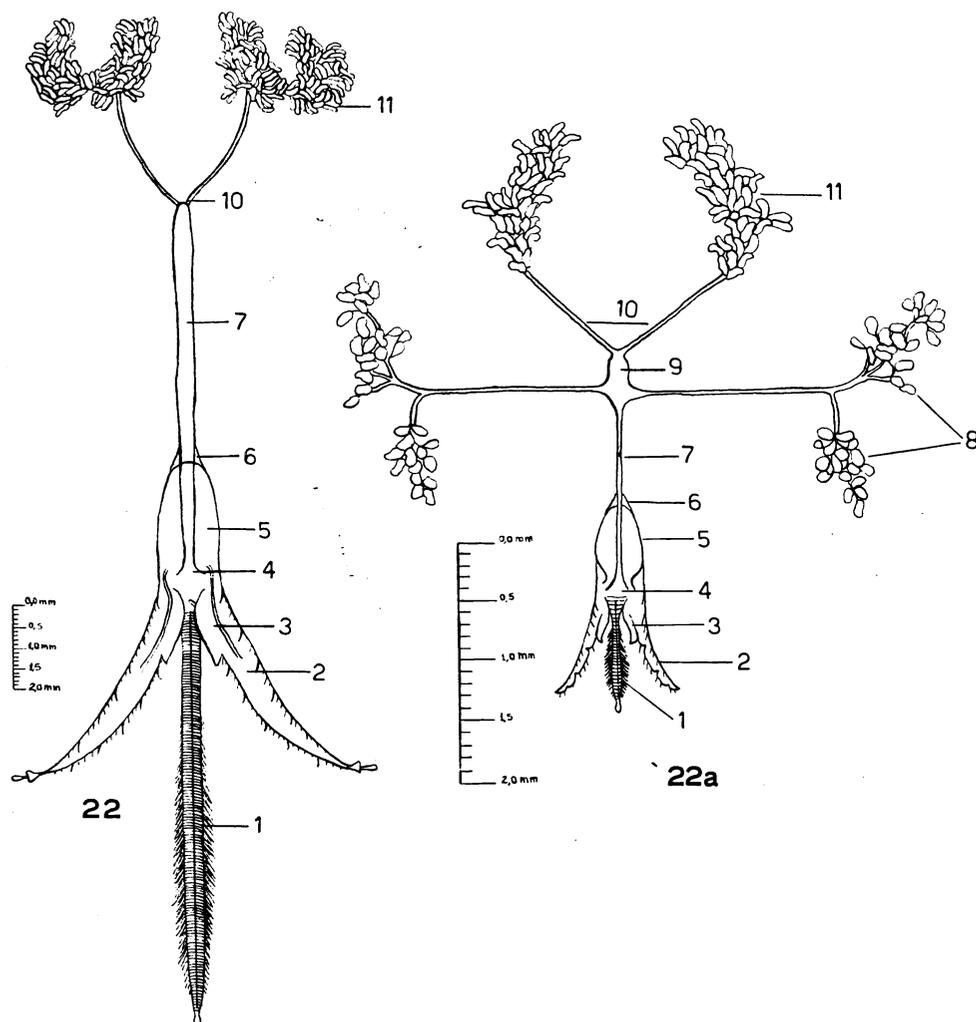
protórax. Os ductos condutores das glândulas salivares da cabeça desembocam, um de cada lado, no ducto excretor comum da glândula torácica e daí por diante passam a formar com êle o que chamamos ducto excretor final das glândulas salivares (Fig. 19). Fora *Apis*, as abelhas que têm as glândulas salivares da cabeça bem desenvolvidas (*Euplusia violacens*, *Euglossa cordata*, *Eulaema nigrata*, Bombini e Meliponini, examinados, Fig. 20-22a), apresentam dentro da cabeça uma espécie de bolsa achatada onde desembocam os ductos das salivares torácicas e das salivares da cabeça e de onde parte o ducto excretor final. Essa bolsa



Sistema salivar: fig. 20, *Euplusia violacens* Loesari; fig. 21, *Melipona s. scutellaris* Lat. (1, glossa; 2, palpo labial; 3, paraglossa; 4, salivarium; 5, premento; 6, postmento; 7, ducto excretor salivar; 8, glândulas salivares da cabeça; 9, bolsa salivar; 10, região do forâmen occipital; 11, glândulas salivares torácicas).

salivar fica colocada sob a faringe (junto à sua base), a meio caminho entre o forâmen occipital e a base da língua.

O ducto excretor final é, nas abelhas com glândulas salivares na cabeça, fino e cilíndrico e desemboca em uma dilatação na base da língua. Nas abelhas que não possuem glândulas salivares na cabeça, ou que as possuem pouco desenvolvidas (*Nomia pulchribalteata*, *Creightonella frontalis*) o ducto excretor final das glândulas salivares é geralmente largo e achatado dorso-ventralmente (Fig. 22). Êste ducto corre sôbre o



Sistema salivar: fig. 22, *Centris collaris* Lep.; fig. 22a, *Trigona tatairea flaveola* Friese (1, glossa; 2, palpo labial; 3, paraglossa; 4, salivarium; 5, premento; 6, postmento; 7, ducto excretor salivar; 8, glândulas salivares da cabeça; 9, bolsa salivar; 10, região do forâmen occipital; 11, glândulas salivares torácicas).

assoalho da cabeça, acompanhando por assim dizer todos os seus acidentes topográficos e apresentando-se por isso muito dobrado e pregueado transversalmente. Em algumas abelhas que não têm glândula salivar na cabeça, principalmente nas consideradas mais primitivas (Colletidae) êsse ducto pode apresentar-se cilíndrico e fino, contudo, sempre mais calibroso que nas primeiras. Além disso, é frequente que o ducto apresente apenas uma porção fina, enquanto a maior parte se conserva alargada.

Enquanto nas abelhas com ducto excretor fino e cilíndrico, sociais ou próximas sistematicamente dêsse grupo (*Euplusia violacens*, *Englossa cordata* e *Eulaema nigrita*) a desembocadura das glândulas se dava num salivarium, dilatação colocada na base da língua, nas demais abelhas, com ducto excretor largo e chato que se afina ao penetrar na glossa e termina por apenas um orifício.

Não fizemos nenhuma referência, durante esta exposição, à localização e morfologia das glândulas salivares de *Lestrimelitta limao* e *L. ehrardti*, *Dactylurina staudingeri* e *Meliponula bocandei*, mas quanto às duas primeiras, podemos dizer que são exatamente do tipo *Trigona*, enquanto *Meliponula bocandei* apresenta-se no que se refere à glândula salivar da cabeça como tipo intermediário entre *Melipona* e *Trigona*, isto é, conjuntos alveolares um pouco mais compactos que os encontrados nas trigonas.

Sempre que tivemos oportunidade de estudar mais que uma espécie de cada gênero, verificamos que no que diz respeito à morfologia e localização, com exceção de um caso das trigonas (*Trigona (T.) amalthea*, fig. 23), não ocorre nenhuma diferença interespecífica.

Ao relatarmos a morfologia das glândulas salivares da cabeça das trigonas, havíamos mencionado o fato de os alvéolos secretores dessas abelhas tenderem para a esfericidade, enquanto nas demais eram piriformes. Em *Trigona (T.) amalthea* êles são acentuadamente esféricos e acham-se envolvidos por uma membrana muito fina e transparente, formando um bloco único (Fig. 23). Além disso, no que se refere à glândula torácica, aparece um novo elemento. Além da parte tubular comum a todos os meliponídeos, aparece de mistura com ela um conjunto de alvéolos esféricos, semelhantes aos da cabeça, mas, maiores que êstes e que inclusive tem ductos excretores próprios, que se enrolam sobre os ductos condutores das glândulas torácicas e desembocam independentes dêles na bolsa salivar da cabeça (Fig. 23). Êsses alvéolos se apresentam completamente cheios de secreção. Em *Periplaneta* (barata) a glândula salivar torácica é dotada de um vasto reservatório com ducto excretor próprio, semelhante ao que aqui ocorre (Day, 1951).

Histologia. Os nossos estudos da histologia das glândulas salivares da cabeça das diversas abelhas que as possuem revelam que a sua organização é muito uniforme. Em tôdas as abelhas por nós estudadas (com exceção de *Creightonella frontalis*), as glândulas salivares da cabeça podem ser classificadas como multicelulares acinosas, sendo os ácinos formados por um epitélio cúbico simples.

Podemos distinguir dois tipos diferentes de alvéolos. Alvéolos cujas células apresentam núcleos grandes, localizados na base da célula e citoplasma granuloso, basofílico (cora-se pela hematoxilina) (Est. 1, fig. 2) e alvéolos cujo citoplasma se apresenta mais eosinofílico e muito vacuolizado. Estes últimos, conforme o estágio secretor do alvéolo, podem-se apresentar com as células parcialmente destruídas. O aspecto geral dessas células indica que a secreção celular é armazenada dentro delas em vacúolos, os quais vão crescendo por fusão de uns com outros, até provocarem o arrebentamento da membrana celular em sua parte livre. Não conseguimos nem neste último tipo de alvéolo, nem no primeiro, dis-

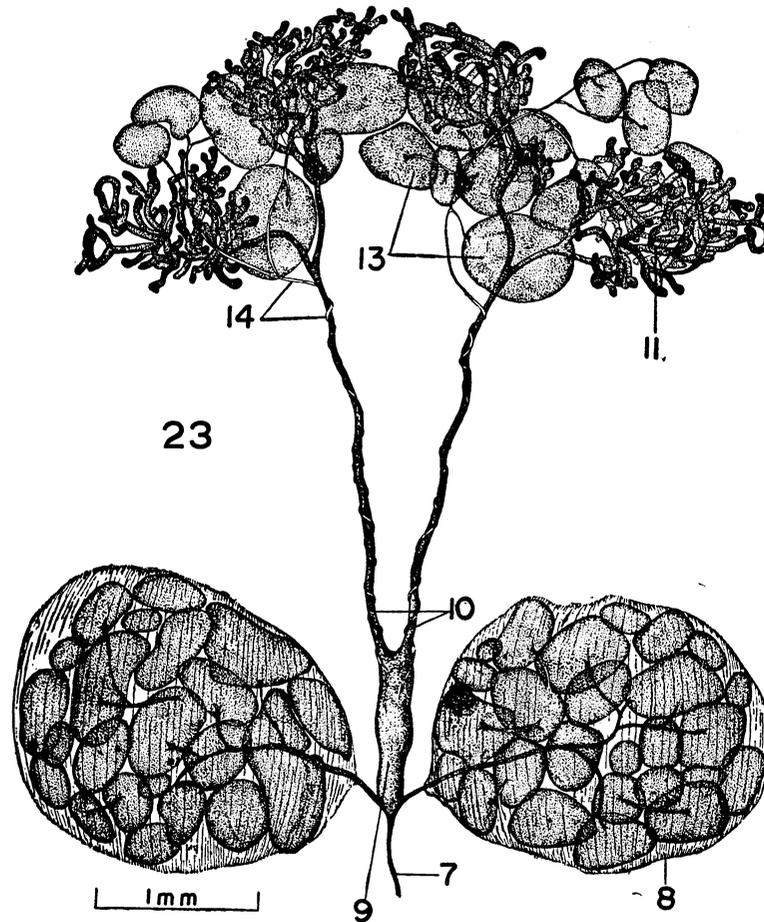


Fig. 23: Sistema salivar de *Trigona (T) amalthea* Olivier (7, ducto excretor salivar; 8, glândulas salivares da cabeça; 9, bôlsa salivar; 10, região do forâmen occipital; 11, glândulas salivares torácicas; 13, alvéolos torácicos; 14, ducto excretor dos alvéolos torácicos).

tinguir quaisquer canálculos ou poros na membrana celular que permitissem a liberação para a luz da glândula e o fato de aparecerem células das quais praticamente só restaram o núcleo e alguns resíduos de citoplasma ao seu redor, parece indicar que se trata de uma glândula apócrina (Est. 3, fig. 1). A luz da glândula é geralmente bastante grande e contínua com o ducto. Os alvéolos são envolvidos por uma membrana basilar muito fina.

Sendo, então, os ductos coletores contínuos com os alvéolos, é possível perceber a transição entre um e outro. A princípio são formados por um epitélio cúbico simples, cujas células se vão achatando, tornando-se finalmente escamosas. Às vezes, nos ductos de menor calibre, apenas uma célula se curva para formar o contorno do canal, semelhante ao que ocorre nos capilares sanguíneos. O achatamento das células ocorre à medida que o diâmetro interno do canal aumenta de sorte que até certo ponto o diâmetro externo dos condutores permanece o mesmo, a despeito de o interno ser maior. Todos esses ductos, desde as primeiras ramificações, apresentam-se internamente com reforços de quitina em espiral, muito semelhantes aos que ocorrem nas traquéias. A íntima quitinosa parece não se estender aos alvéolos.

A organização dos ductos das glândulas salivares é a mesma, sejam eles coletores, condutores ou excretores. São então essencialmente formados por uma camada de células externas e por uma íntima quitinosa, com reforços dispostos em espiral. Nas abelhas que possuem ducto excretor final fino (sociais e próximas desse grupo) e glândulas salivares da cabeça de tipo complicado, as células que lhe formam a parede são achatadas, escamosas. Nas abelhas que possuem o ducto largo e achatado as células são mais altas; apresentam o citoplasma estriado na periferia e os reforços de quitina mais desenvolvidos, formados por várias espirais de quitina entrelaçadas (Fig. 27).

A bolsa salivar apresenta-se, em *Bombus* (Est. 1, fig. 2), formada por um epitélio cúbico simples de células bastante grandes, sendo as suas membranas internas quitinizadas. Já em *Trigona* e *Melipona* a organização histológica é um pouco diferente. As células que formam suas paredes são achatadas, apresentando o mesmo aspecto das que formam os canais coletores. Os reforços internos são também diferentes. Enquanto em *Bombus* se trata apenas de quitinização da membrana celular interna, nos meliponídeos aparece uma íntima quitinosa, com reforços dispostos em espiral.

Em *Apis* não se encontra a bolsa salivar, de resto, a histologia das glândulas salivares da cabeça é em tudo semelhante à que acabamos de descrever.

As glândulas salivares da cabeça dos *Megachile* que examinamos e de *Creightonella frontalis* são de um tipo que podemos considerar primitivo, pelo fato de não ser perfeitamente distinguível a parte secretora dos ductos. Como se pode ver nas figuras 6 e 7, as glândulas constam de expansões achatadas com pequenas lobulações periféricas. Tanto as

expansões como as lobulações (prenúncio de alvéolos) que consideramos aqui a parte mais provavelmente secretora, apresentam a mesma estrutura dos ductos salivares dessa abelha. Trata-se de células cúbicas com reforços internos de quitina. Algumas células dos glóbulos terminais apresentam-se vacuolizadas, outras com citoplasma granuloso.

Cabe, talvez, dizer aqui que em *Euplusia*, *Euglossa* e *Bombus* frequentemente os ductos coletores apresentam-se alargados no ponto de ligação com os alvéolos, lembrando as expansões achatadas de *Creightonella frontalis*.

As projeções digitiformes que mencionamos em *Centris* são formadas por células que apresentam as mesmas características daquelas que formam a parede do seu ducto excretor final (Fig. 4), inclusive com estrias no citoplasma. Na região onde o ducto excretor apresenta as projeções digitiformes, os reforços de quitina não dão volta completa ao lúmen do ducto. De um lado êles se dobram e do outro penetram pela expansão a dentro (Fig. 4).

Enquanto a organização histológica das glândulas salivares da cabeça é, de maneira geral, bastante uniforme, a das glândulas torácicas apresenta diversidade maior.

Conforme já tivemos oportunidade de frisar, as glândulas salivares torácicas podem ser tubulares ou acinosas e entre êsses dois tipos podemos encontrar formas transicionais.

No caso das glândulas tubulares, os túbulos podem apresentar-se longos ou curtos, ramificados ou não, mas mesmo sem levar em conta êstes dois fatos, podemos ainda distinguir três tipos diferentes de glândulas tubulares.

Um dêles é um tubo semelhante ao descrito por Snodgrass (1925) e Kapil (1958), respectivamente para *Apis mellifera* e *Apis cerana indica*. É o tipo encontrado em *Bombus* (Est. 3, fig. 2), meliponídeos (Fig. 24), *Apis dorsata*, *A. florea*, *Euplusia violacens*, *Euglossa cordata* e *Eulaema nigrita*. Os túbulos secretores são formados por células cúbicas parecidas com as da glândula salivar da cabeça, porém maiores que aquelas e com o citoplasma mais granuloso. É também menos frequente encontrarem-se células vacuolizadas. As células têm por isso um aspecto mais íntegro, menos danificado. A luz do túbulo é pequena, menor que a dos alvéolos e revestida internamente por uma íntima quitinosa com aspecto semelhante à dos ductos.

Por outro lado, pareceu-nos em alguns casos que existem canaliculos intercelulares, muito delicados, destinados à eliminação da secreção, mas não conseguimos material suficientemente bom para assegurá-lo com certeza. Se não existem canaliculos, a íntima deve ser de qualquer maneira permeável à secreção.

Como no caso dos alvéolos secretores das glândulas salivares da cabeça, os túbulos das torácicas são também envolvidos por uma membrana basilar muito fina.

Os túbulos até agora descritos são sempre relativamente curtos e não ramificados. Ao segundo tipo pertencem os tubos longos e ramificados. Tais tubos são encontrados nos Andrenidae, Nomiinae, Megachilidae, Ericrocini e Ceratinini que estudamos.

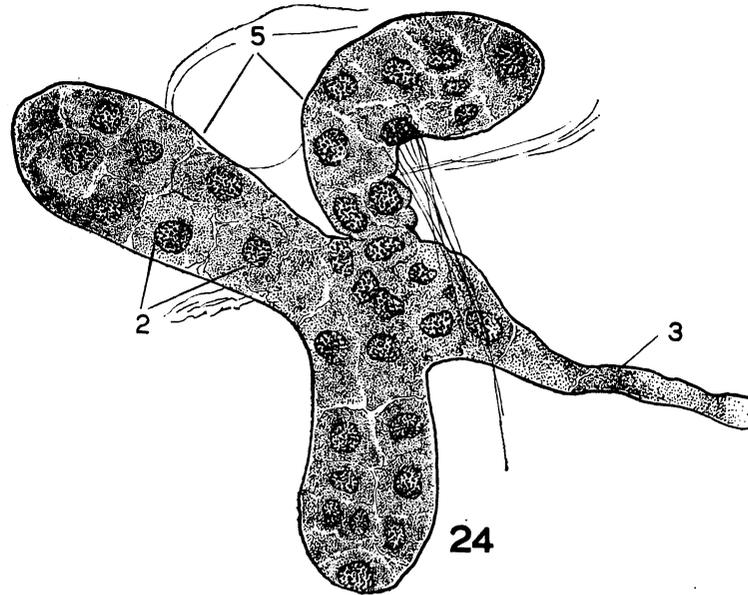


Fig. 24: Túbulos secretores de *Melipona quadrifasciata* (amassamento em carmin acético a 1%) (2, núcleos de células secretoras; 3, ducto coletor; 5, túbulos secretores).

Nêsses túbulos, a organização das células e sua forma não é bem perceptível, isto é, não se pode dizer que seja uma camada de células cúbicas limitando uma luz central. As células são mais ou menos isodiamétricas e dispõem-se irregularmente, formando um todo maciço percorrido por um canal quitinoso de diâmetro grande e com espessamentos espiralados de ponta a ponta. Esse canal caminha, por assim dizer, abrindo caminho entre as células ou contornando-as, de sorte que tem percurso muito sinuoso e muitas vêzes excêntrico (Est. 4, fig. 1). É contínuo com a íntima dos condutos coletores. As células secretoras dêstes túbulos apresentam-se, com frequência, vacuolizadas.

O terceiro tipo foi por nós encontrado nos representantes dos Exomalopsini (*Exomalopsis*, *Tapinotaspoidea* e *Paratetrapedia*), *Paracolletes* e *Trichocolletes*. Nêstes, os túbulos têm uma organização tôda especial (Fig. 25 e Est. 4, fig. 2); os túbulos são curtos, cada um formado por duas ou mais células grandes (Fig. 25) envolvidas por uma bainha de células menores achatadas. As células internas são grandes e possuem núcleos muito irregulares, alongados, às vêzes, quase lineares. O citoplasma é muitíssimo vacuolizado, basofílico e percorrido por canais intracelulares de grande diâmetro, mas sem espessamentos. Essas células ficam enfileiradas umas atrás das outras e separadas entre si por células

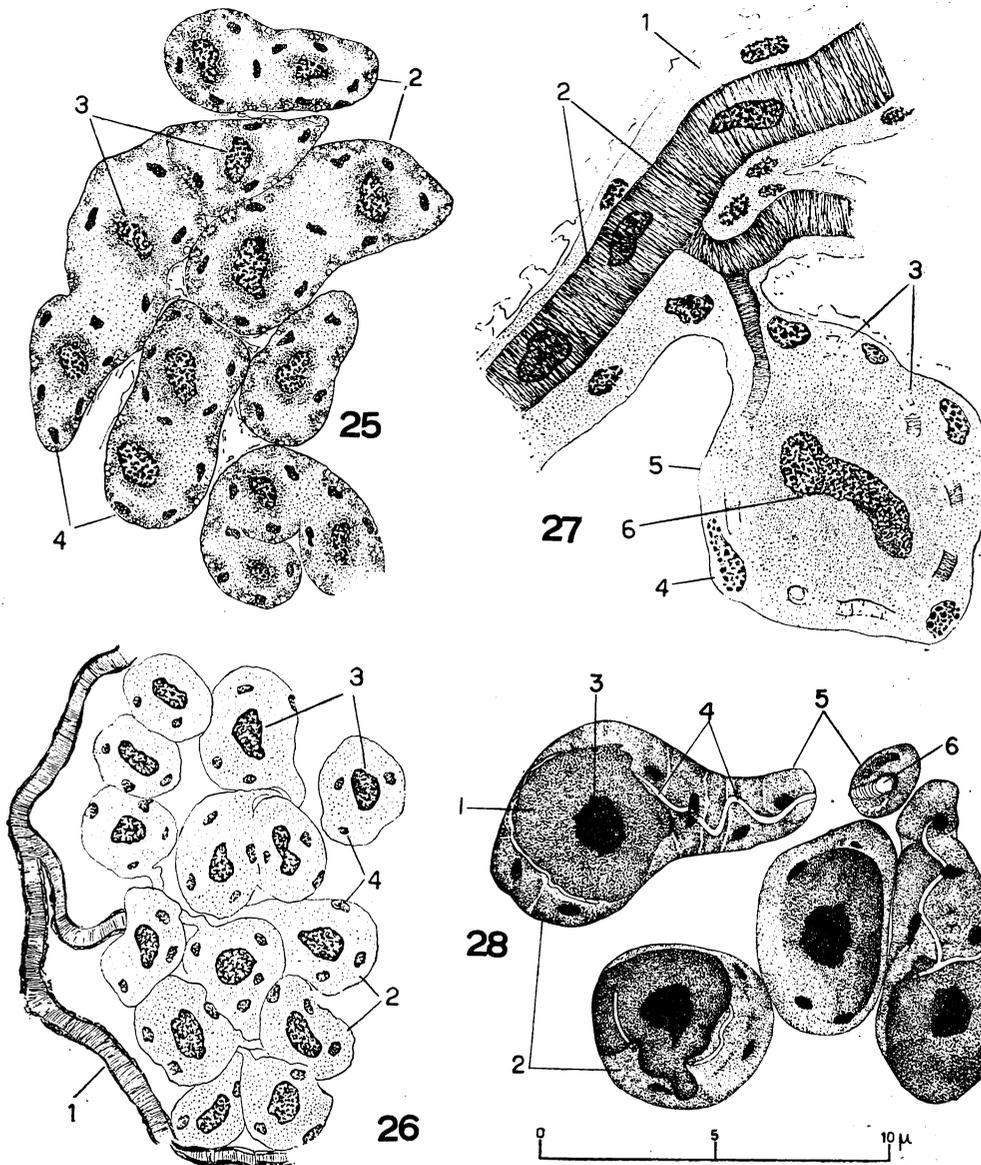


Fig. 25, túbulos secretores da glândula salivar torácica de *Exomalopsis* (2, túbulos secretores; 3, núcleos das células glandulares; 4, núcleos das células secretoras); fig. 26, glândula torácica de *Pseudaugochloropsis graminea* (1, ducto excretor; 2, ácinos; 3, núcleos das células secretoras; 4, núcleos das células da bainha); fig. 27, ácino e ducto coletor da glândula salivar torácica de *Centris collaris* (1, parede do ducto coletor; 2, espessamento de quitina; 3, ducto coletor intracelular; 4, núcleos das células da membrana envolvente; 5, ácino; 6, núcleo da célula secretora); fig. 28, glândula salivar torácica de *Melissodes nigroensis* (1, célula secretora; 2, célula da membrana basal; 3, núcleos da célula secretora; 4, luz do canal coletor intracelular; 5, canal coletor do ácino; 6, luz do canal com espessamento de quitina).

da bainha envolvente. As células grandes ficam, por assim dizer, ensacadas dentro da bainha formada pelas células periféricas, as quais formam na parte proximal a parede do túbulo excretor. A íntima desse ducto é contínua com o canal intracelular. Parece-nos que as células internas são as células glandulares propriamente ditas, ou seja, as células secretoras enquanto as externas correspondem à membrana basilar, muito desenvolvida no caso. Formam um epitélio escamoso simples, com núcleos ovais, ricos em grãos de cromatina, muito parecidos aos núcleos dos ductos coletores e excretores. O citoplasma dessas células é estriado na periferia.

A organização geral da glândula salivar destas abelhas, isto é, a maneira como os túbulos se agrupam para formar os ductos coletores e estes o ducto condutor e por fim o excretor, é aquela já descrita. Os ductos condutores e excretores são internamente revestidos por uma íntima quitinosa com espessamentos helicoidais como nas demais abelhas, e as suas paredes externas são formadas por uma bainha de citoplasma com núcleos ovais iguais aos das células envolventes dos túbulos. Não se percebe a separação entre essas células.

Quanto às glândulas acinosas, podemos distinguir dois tipos diferentes conforme o número de células que formam os alvéolos.

Os alvéolos ou ácinos dessas glândulas são histologicamente parecidos com o que foi descrito atrás, isto é, células grandes centrais envolvidas por uma bainha de células achatadas. A diferença entre eles está apenas no número de células grandes que constituem a unidade secretora. Enquanto nos Exomalopsini, *Trichocolletes* e *Paracolletes* que estudamos, nós tínhamos várias células enfileiradas, formando uma estrutura alongada que denominamos por analogia, tubo, apesar de ser ela sólida; aqui, o número de células alcança no máximo dois, formando uma estrutura globulosa. Os dois tipos de glândulas alveolares que distinguimos são separáveis, então, segundo sejam formados por uma única ou por duas células secretoras. Em *Augochlora pura*, *Augochloropsis brachycephala* (Halictinae); *Peponapis* sp. (Eucerini) e *Lestis bombylans* (Xylocopini), as glândulas são alveolares formadas por duas células grandes, secretoras. Em *Meroglossa torrida* (Hylacinae); *Pseudaugochloropsis gramineae*, *Chloralictus opacum*, *Lasioglossum* (Halictinae); *Xylocopa* (Xylocopini); e *Centris* (Centridini), os alvéolos são formados por uma única célula grande central envolvida por uma membrana constituída da maneira já citada (Fig. 26). O citoplasma da célula secretora apresenta um aspecto vesiculoso, devido à presença de numerosos pequenos vacúolos em seu interior (Figs. 27 e 28) e é percorrido por um canal intracelular bastante grosso. O seu núcleo apresenta-se muito irregular.

Em cortes não se percebem as células envolventes, isto porque se trata de um epitélio fino e delicado, mas um ponto ou noutro pode-se perceber uma linha mais escura limitando as células secretoras ou as estrias de seu citoplasma (Fig. 29).

Com preparações totais (a glândula levemente amassada entre lâmina e lamínula com carmim acético a 1%) conseguimos melhores resul-

tados. Em *Centris (Melanocentris) collaris* (Fig. 27) pudemos, com êsse método, verificar a presença de um canal intracelular de grande calibre, apresentando espessamentos helicoidais semelhantes aos da membrana íntima dos ductos coletores. Tal canal percorre a periferia da célula secretora, aparentemente localizando-se entre ela e as células da membrana basilar e parece ser contínuo com o ducto do ácino, cujo revestimento externo é, por seu turno, contínuo com o que denominamos membrana basilar.

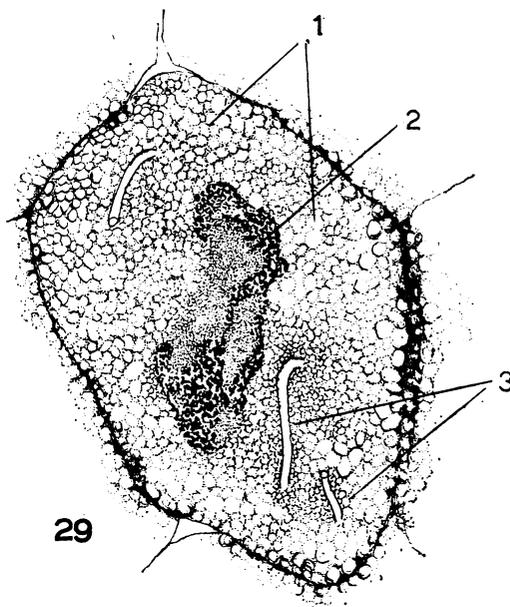


Fig. 29, célula secretora da glândula salivar torácica de *Xylocopa* (1, vacúolos citoplasmáticos; 2, núcleo; 3, canaliculo coletor intracelular).

GLÂNDULAS MANDIBULARES

As glândulas mandibulares são encontradas em todos os himenópteros, e nas abelhas são sobretudo importante, devido às diversas funções que desempenham, o que é expresso por uma grande variedade de formas e graus de desenvolvimento diferente.

Morfologia e localização. As glândulas mandibulares são formadas por um par de estruturas ôcas, saculares, colocadas uma de cada lado da cabeça, em íntima relação com a mandíbula, donde o seu nome. Geralmente quando se arranca com cuidado a mandíbula de uma abelha, aderida a ela vem sempre a correspondente glândula mandibular. O orifício excretor dessa glândula abre-se na superfície interna superior da membrana que articula a mandíbula com o resto da cabeça. Conseqüentemente, quando as mandíbulas estão fechadas, o orifício de passagem da secreção também o está e quando elas estão abertas a saída está livre. Além disso, o que tudo indica é que os movimentos das mandí-

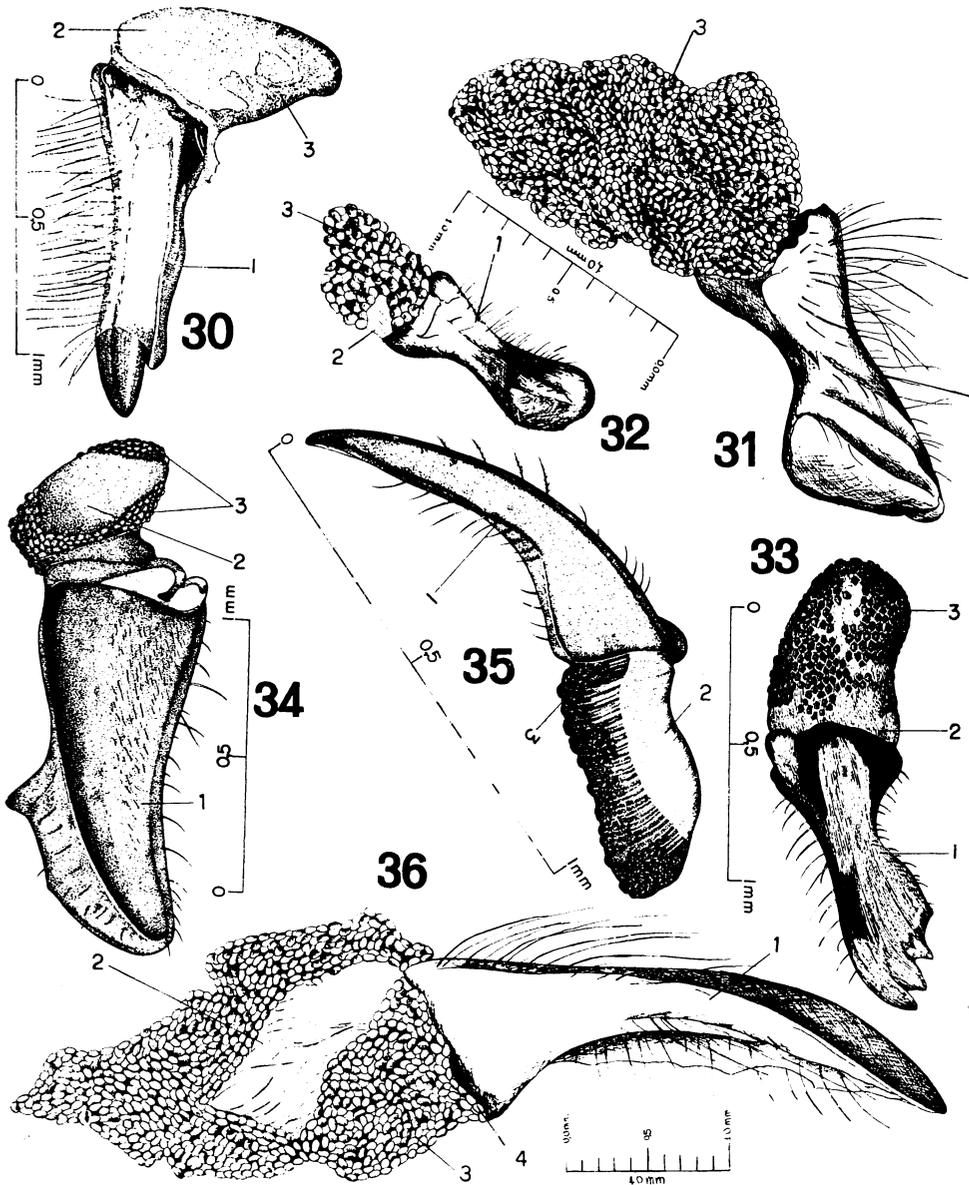
bulas ajudam na eliminação da secreção. É frequente observarmos que as abelhas que estão utilizando a secreção mandibular, por exemplo, as trigonas quando estão "marcando" o caminho da colmeia à fonte de alimento, ou *Trigona (Oxytrigona) tataira* (cuja secreção mandibular é usada como arma de ataque) quando está atacando, fazem repetidos movimentos de abertura e fechamento da mandíbula, deixando finalmente sôbre a superfície, onde se acham, uma gotícula líquida.

São êstes os tipos de glândulas mandibulares nos Apoidea:

1. Totalmente secretoras
 - A. Pequenas: *Trichocolletes*, *Paracolletes*, *Meroglossa*, *Pseudaugochloropsis*, *Lasioglossium*, *Augochlora*, *Megalopta*, *Augochloropsis*, *Perdita*, *Hypantidioides*, *Creightonella*, *Apis florea*.
 - B. Médias: *Nomia*, *Peponapis*, *Trigona fulviventris*, *Apis dorsata*, *Apis mellifera*.
 - C. Grandes: *Oxaea*.
2. Tipo *Melipona*: *Exomalopsis*, *Tapinotaspoidea*, *Paratetrapedia*, *Epi-charis*, *Lestis*, *Xylocopa*, *Centris*, *Euplusia*, *Eulaema*, *Euglossa*, *Bombus*, *Meliponula*, *Dactylurina*, *Melipona*, *Trigona* (exceto *fulviventris*, *tataira*, *postica* e *xanthotricha*).
3. Bífida
 - A. Pequenas: *Ciphomelissa*.
 - B. Grandes: *Lithurgus*, *Megachile*, *Ceratina*, *Lestrimelitta*, *Trigona (Oxytrigona) tataira*, *Trigona (Scaptotrigona) postica* e *xanthotricha*.

Já dissemos no início que as glândulas mandibulares são saculares, portanto, são glândulas que possuem uma luz bastante ampla em relação à espessura da parede. Há, no entanto, algumas variações desta estrutura básica. Grosso modo, podemos separar as glândulas mandibulares em dois grupos, levando em conta a forma da glândula e distribuição das células secretoras.

Na maioria das abelhas por nós estudadas, podemos com o simples auxílio do estereoscópio, distinguir duas porções nitidamente diferentes, numa glândula mandibular. Uma porção se apresenta menos transparente e com a superfície rugosa ou granulosa e é a parte secretora da glândula, a outra se apresenta como um saco formado por paredes finíssimas, muito transparentes e constitui um reservatório. Geralmente, nessas abelhas as duas porções se acham distintamente delimitadas e ocupando determinadas posições que dão à glândula um aspecto característico. Existem, entretanto, insetos em que uma distinção é impossível sem o auxílio do microscópio.

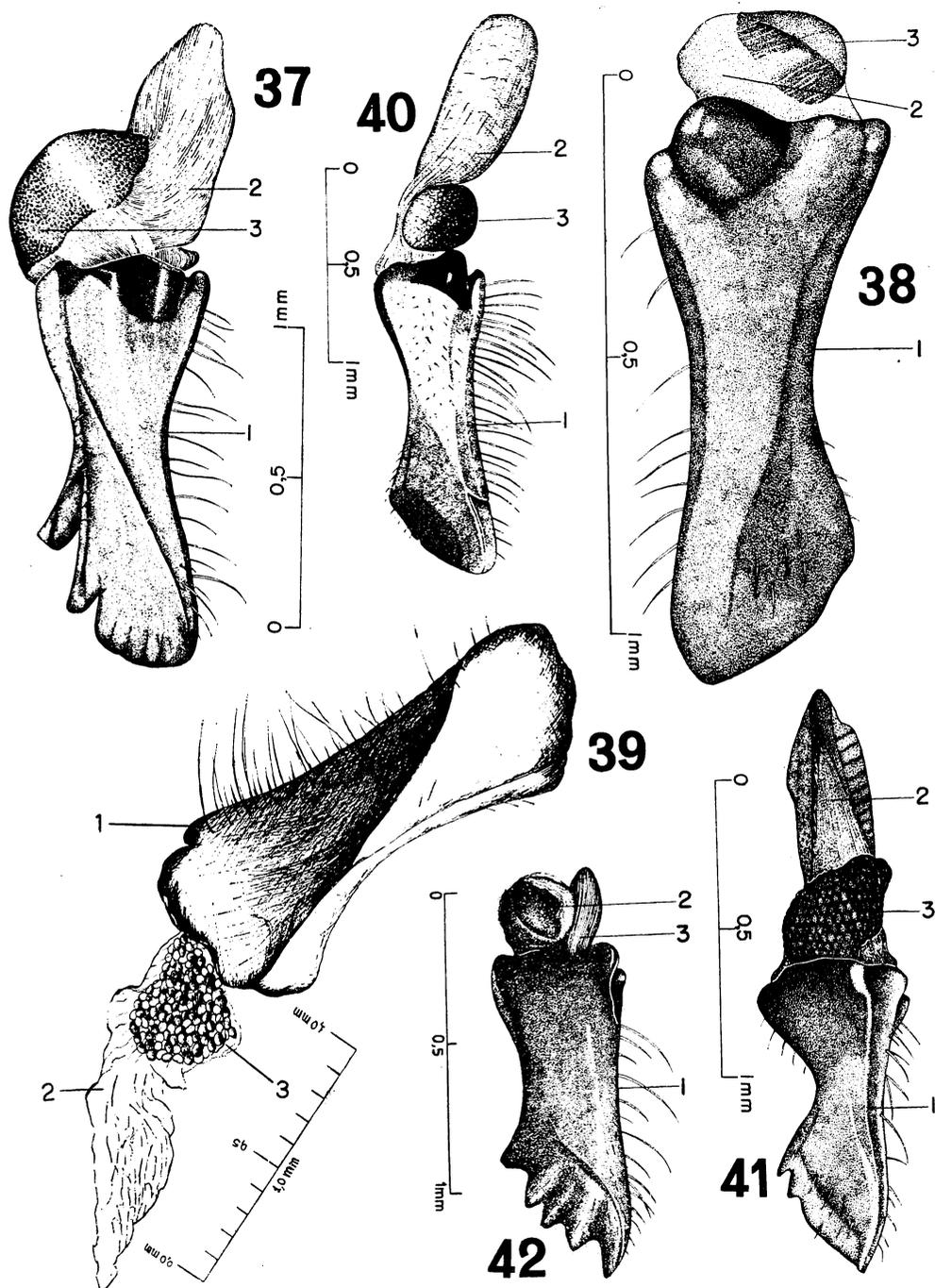


Glândula mandibular: fig. 30, *Trichocolletes venustus* Smith; fig. 31, *Apis dorsata* Fab.; fig. 32, *Apis florea* Fab.; fig. 33, *Trigona f. fulviventris* Guérin; fig. 34, *Trigona capitata* Smith; fig. 35, *Psaenythia atriventris* Schrottky; fig. 36, *Oxaea flavescens* Klug (1, mandíbula; 2, reservatório; 3, parte secretora).

No que diz respeito à forma, conforme a nossa referência anterior, podemos separar dois grupos de abelhas: 1) as que têm glândulas simples, constituídas de um único saco glandular; e 2) as que apresentam glândulas bifidas, isto é, o saco glandular, parcialmente dividido em dois. Aliás, poderíamos dizer que essa divisão em dois lobos já se esboça na maioria das abelhas que examinamos pelo simples isolamento da porção secretora do reservatório, e que a condição bifida corresponde a um extremo devido a um desenvolvimento maior duma destas partes, geralmente a secretora. Quanto à distribuição das células secretoras, o 1.º grupo divide-se em dois subgrupos: a) saco único, cujas paredes são totalmente formadas por células secretoras; b) saco único, em que é perfeitamente distinguível uma porção secretora de um reservatório. Como já dissemos atrás, este tipo de glândula constituiria, por assim dizer, uma forma de transição entre o 1.º e o 2.º grupo.

Para facilitar o nosso trabalho, consideraremos então que as glândulas mandibulares das nossas abelhas podem ser distribuídas em dois grupos distintos, levando em conta o que foi dito atrás. Naturalmente as cousas dentro dos organismos vivos não são tão esquemáticas como seria conveniente para as nossas descrições e por isso existirão glândulas que não se enquadrarão muito bem em nenhum destes grupos, o que, por certo, não invalidará a divisão feita.

Glândulas pertencentes ao 1.º grupo, subgrupo *a* encontramos em *Apis*, *Trigona fulviventris*, *Trigona (Cephalotrigona) capitata*, *Peponapis* sp., *Psaenythia atriventris*, *Perdita lacteipennis*, *Oxaea flavescens*, *Megalopta* sp., *Augochlora pura*, *Augochloropsis brachycephala*, *Pseudaugochloropsis graminea*, *Lasioglossum*, *Nomia pulchribalteata* e *Paracolletis tuberculatus* (Fig. 30). Apesar de considerarmos tôdas essas abelhas como pertencentes ao 1.º grupo, somente em *Apis mellifera*, *A. dorsata* e *A. cerana indica* (Fig. 31), as glândulas mandibulares se mostram realmente revestidas em sua totalidade por células secretoras. Apresentam-se como estruturas cônicas, nas quais se nota uma bipartição pouco acentuada em dois lobos. O lobo maior fica colocado mais externa e inferiormente, enquanto o menor, mais interna e superiormente. A cabeça das abelhas, quando em posição normal, fica mais ou menos perpendicular em relação ao resto do corpo, portanto as partes anterior e posterior, correspondem ao que seria em outras regiões do corpo dorsal e ventral, ou seja, inferior e superior. Consideramos "internas" as estruturas que se acham deslocadas mais para o plano central da cabeça. Esta divisão em lobo é apenas externa, não chega a interessar a luz da glândula. Já em *Apis florea* (Fig. 32), há uma pequena região da glândula junto à base da mandíbula, onde não aparecem elementos secretoras. Em *Trigona f. fulviventris* (Fig. 33), o saco glandular é único, cilíndrico, sem qualquer lobulação e as células secretoras distribuem-se descontinuamente por todo êle, apresentando-se pontos onde a condensação é um pouco maior. Praticamente o mesmo ocorre em relação a *Trigona (Cephalotrigona) capitata* (Fig. 34) cujo saco glandular é, no entanto, bem menor que em *fulviventris*. Também em *Peponapis* sp., a glândula mandibular apresenta grupos de células secretoras espalhadas



Glândula mandibular: fig. 37, *Meliponula bocandei* (Spinola); fig. 38, *Melipona m. marginata* Lep.; fig. 39, *Melipona s. scutellaris* Lat.; fig. 40, *Melipona fasciata rufiventris* Lep.; fig. 41, *Trigona spinipes* (Fab.); fig. 42, *Trigona cupira* Friese (1, mandíbula; 2, reservatório; 3, parte secretora).

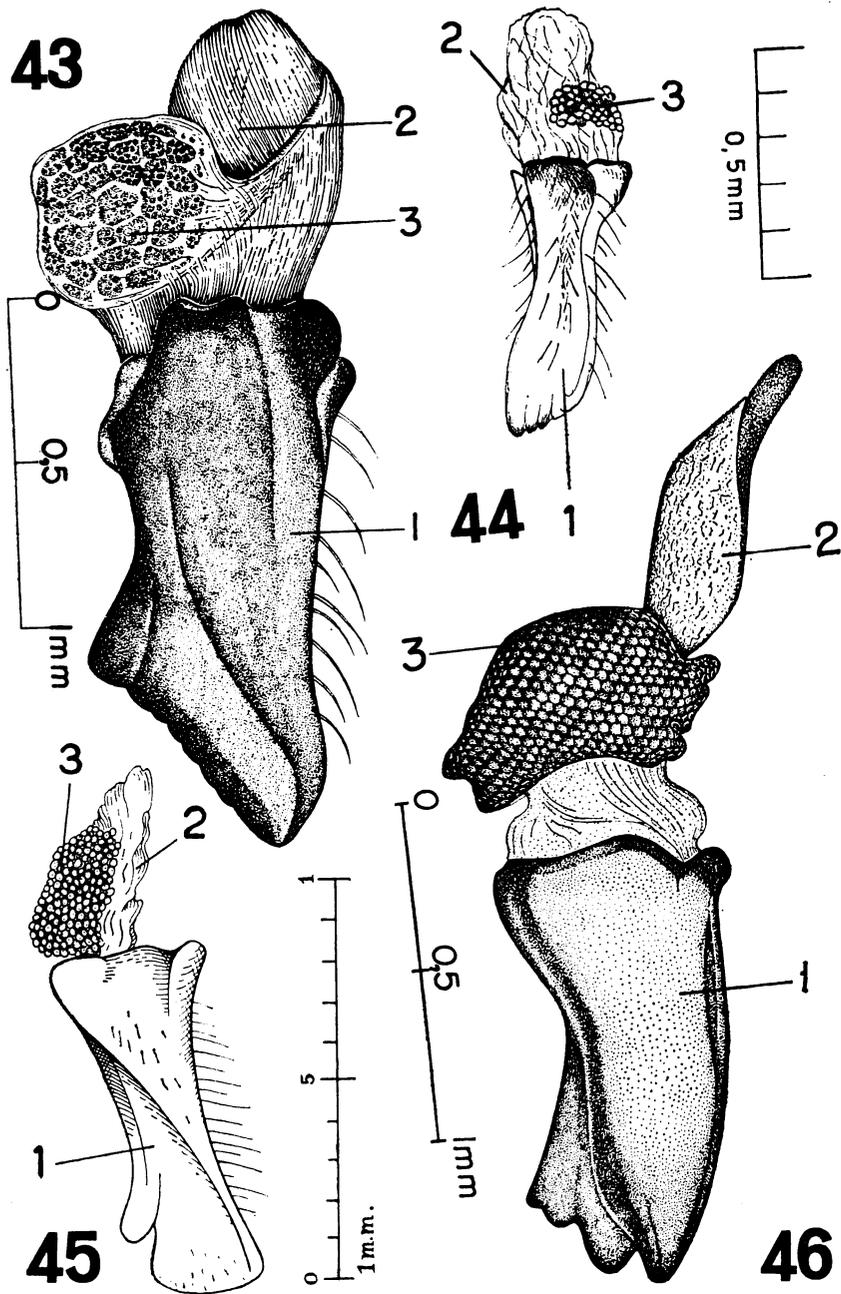
regularmente por todo o saco glandular, fato parecido com o observado por Foresti (com. verbal), em formigas. *Psaenythia atriventris* (Fig. 35) apresenta o saco glandular alongado, cilíndrico e com células apenas na sua metade interna, mas em *Perdita lacteipennis* a glândula é pequena, globular e totalmente secretora. Em *Oxaea flavescens*, a glândula é até certo ponto bem parecida com a de *Apis dorsata*, mas há uma pequena região colocada entre um lobo e outra que é membranosa, isto é, sem células secretoras (Fig. 36). Esta espécie é, entre as abelhas primitivas, a que possui maiores glândulas mandibulares. As suas glândulas ocupam a região látero-anterior do cérebro, logo acima da mandíbula, recobrando totalmente o lobo ótico. Todos os halictídeos que apresentam este tipo de glândula a têm muito reduzida.

É comum encontrarmos na dissecação as glândulas mandibulares cheias de líquido, principalmente a parte que chamamos reservatório. Esse líquido tem geralmente aspecto oleoso, cor amarelada e o cheiro característico da espécie. Em *Oxaea*, encontramos-la cheia de um líquido de cor e aspecto leitosos, no qual não notamos nenhum odor especial.

As abelhas pertencentes ao 1.º grupo *b*, isto é, nas quais uma porção secretora e um reservatório são nitidamente distintos, a divisão da glândula mandibular em dois lobos se acentua. O maior é quase sempre membranoso (reservatório) e se localiza sob o lobo ótico do cérebro, entre a musculatura que movimenta a mandíbula, enquanto o menor (secretor) fica superiormente logo acima da base desse apêndice. Pertencem a esse grupo: todas as melíponas e as trigonas inferiores (Figs. 37-45), os Bombini (Fig. 47), os Euglossini (Fig. 46), os Exomalopsini (Fig. 48), os Hemissini (Fig. 49), os Xylocopini (Fig. 50), os Centridini (Fig. 51) e *Trichocolletes venustus*.

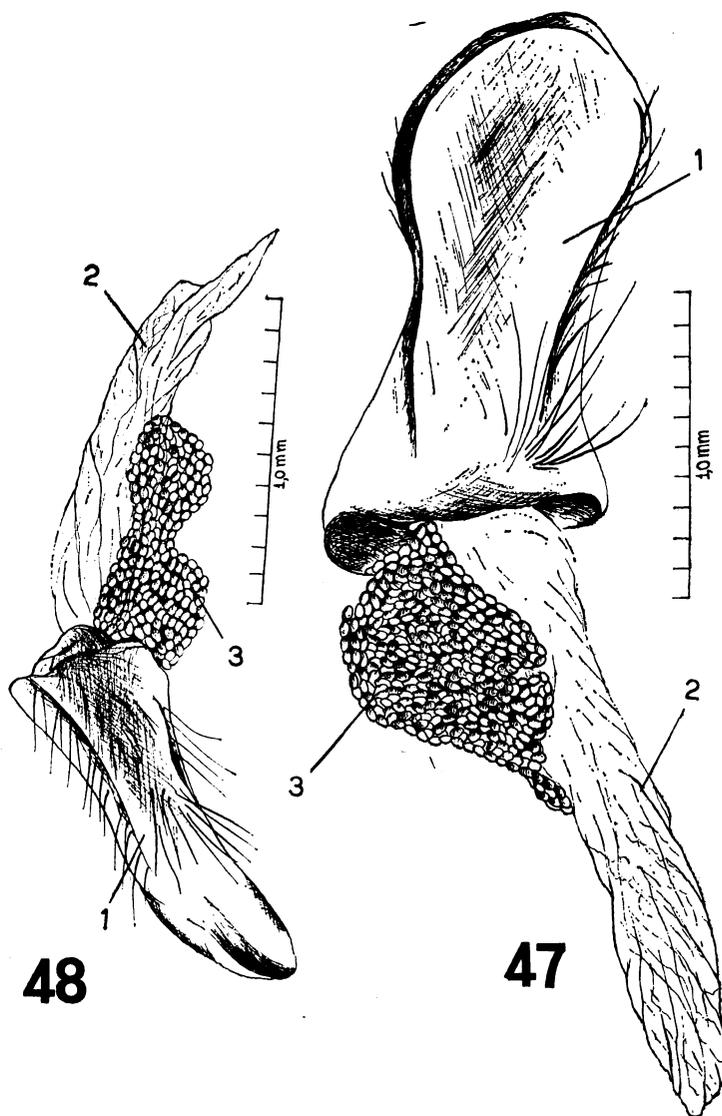
O grau de desenvolvimento da parte secretora, em relação à do reservatório, pode variar, sendo muito reduzida em alguns casos como, por exemplo, em *Trigona (H.) araujoii* (Fig. 44). Como no caso anterior, aqui também pode haver uma certa variação quanto à forma e localização da região secretora. Assim, em *Trichocolletes venustus* a parte secretora ainda se coloca superiormente, mas é muito mais desenvolvida que o reservatório.

Ao segundo grupo, isto é, abelhas com glândulas bifidas, pertencem: as trigona superiores (*Trigona (S.) postica*, *Trigona (O.) tataira* (Est. 2), *Trigona (S.) xanthotricha*, *Lestrimelitta lima* e *erhardti* (Fig. 52); *Lestis bombylans* (Xylocopini), *Ceratina curcubitae*, *Allodapula simillima*, *Exoneura hamulata* (Ceratinini); *Ciphomelissa diabolica*; *Melitoma segmentaria* (Fig. 53); *Lithurgus* sp., *Hypantidioides gregaria* (Fig. 54), *Megachile (P.) curvipes* (Fig. 55) e *Meroglossa torrida* (Fig. 56). Estas glândulas são formadas por dois sacos glandulares que se acham reunidos na base da mandíbula. Um deles localiza-se dorsalmente, sobre o lobo ótico do cérebro e o outro ventralmente, entre a musculatura da mandíbula (Fig. 57). A extensão ocupada pelas unidades secretoras e a sua distribuição por estes dois sacos é bem variável.



Glândula mandibular: fig. 43, *Trigona (T.) amathea* Olivier; fig. 44, *Trigona (Hypotrigona) araujo* Michener; fig. 45, *Dactylurina staudingeri* Gribodo; fig. 46, *Euglossa (E.) cordata* (L.) (1, mandíbula; 2, reservatório; 3, parte secretora).

Em *Trigona (S.) xanthotricha* elas ocupam todo o saco anterior e sòmente êste. Em *Lestrimelitta limao* e *ehradti* elas se distribuem na parte inferior do saco superior. Em *Lestis bombylans* e *Exoneura hamulata*, a glândula é também pequena e as células secretoras se distribuem na face inferior do saco superior e na superior do inferior. Em *Ceratina curcubitae* as células secretoras aparecem formando grupos que se



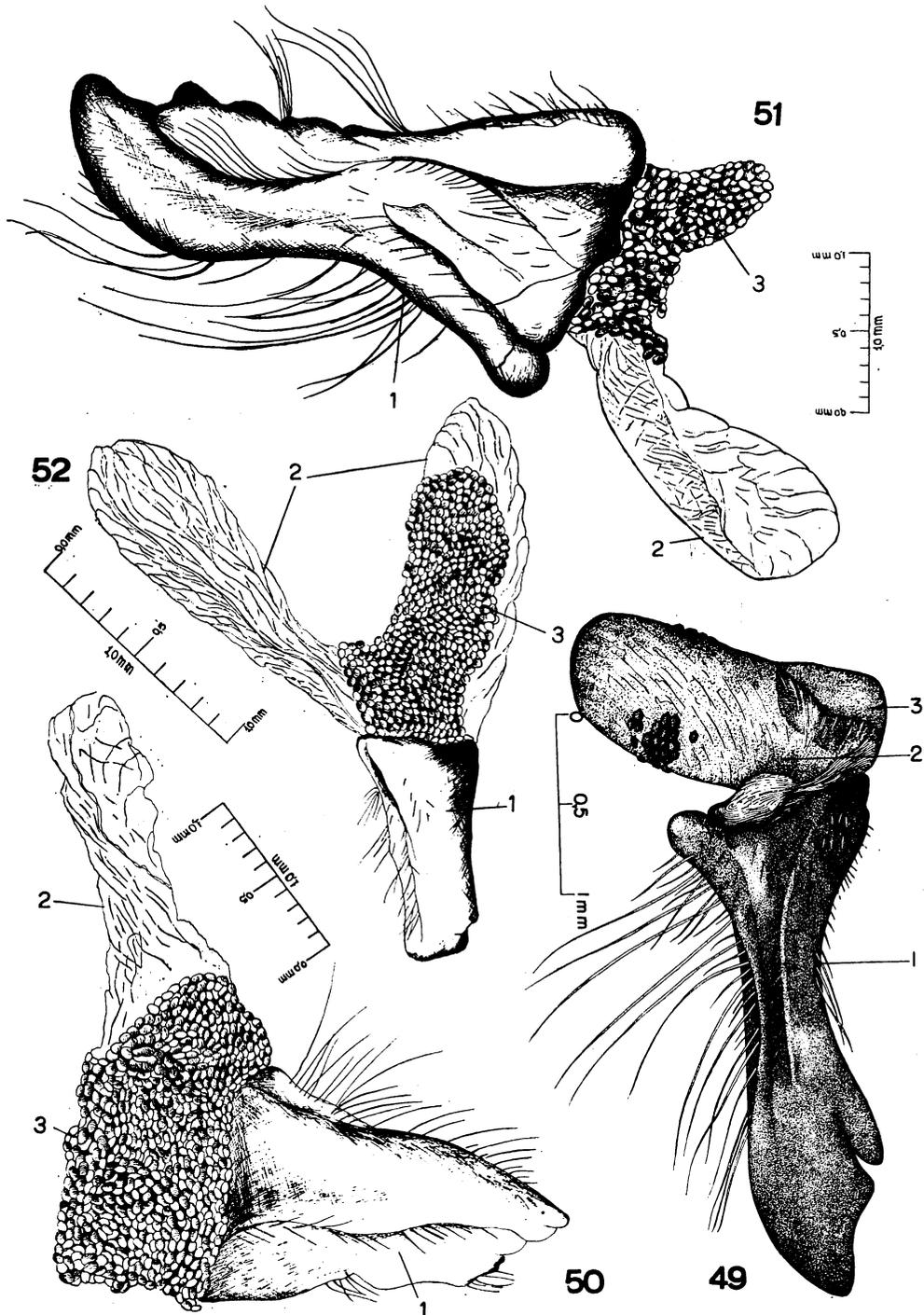
Glândula mandibular: fig. 47, *Bombus morio* Swederus; fig. 48, *Exomalopsis (E.)* sp. (1, mandíbula; 2, reservatório; 3, parte secretora).

distribuem pelos dois sacos. Geralmente os agrupamentos têm uma cor acastanhada a qual não é devida à secreção e cuja causa não pudemos detectar. Um revestimento marrom na glândula mandibular aparece também em *Lithurgus* sp.. Em *Ciphomelissa diabolica* o saco superior é totalmente secretor, mas grupos isolados de células avançam pelo inferior que é predominantemente reservatório. Aderidas às paredes da glândula aparecem massas escuras que não conseguimos identificar. *Melitoma segmentaria* possui uma glândula do tipo de *Trigona xanthotricha*, com a diferença de que os sacos glandulares se mostram bem mais finos (Fig. 53). *Hypanthiodioides gregaria* apresenta uma glândula pequena, formada por dois sacos globulares cujas células secretoras se localizam nos polos livres (Fig. 54). Em *Meroglossa torrida* (Fig. 56) a porção secretora também se acha condensada na extremidade livre dos sacos, mas êstes são longos e finos.

Histologia. Se quanto à morfologia as glândulas mandibulares apresentam uma tal diversidade, no que se refere à histologia elas são bem mais uniformes. De maneira geral sempre podemos reconhecer nestas glândulas três elementos: a) uma membrana basilar externa; b) epitélio de revestimento (secretor ou formador de parede do reservatório); e c) íntima quitinosa, interna. Podemos ainda dizer que a estrutura da íntima e da membrana basal se manteve constante em tôdas as abelhas que examinamos. Trata-se, em ambos os casos, de membranas muitíssimo finas nas quais podemos ver de longe alguns núcleos alongados, com a diferença que a íntima é cutinizada. A mesma uniformidade, ou pelo menos uma uniformidade tão grande, não se verifica no que diz respeito ao epitélio de revestimento.

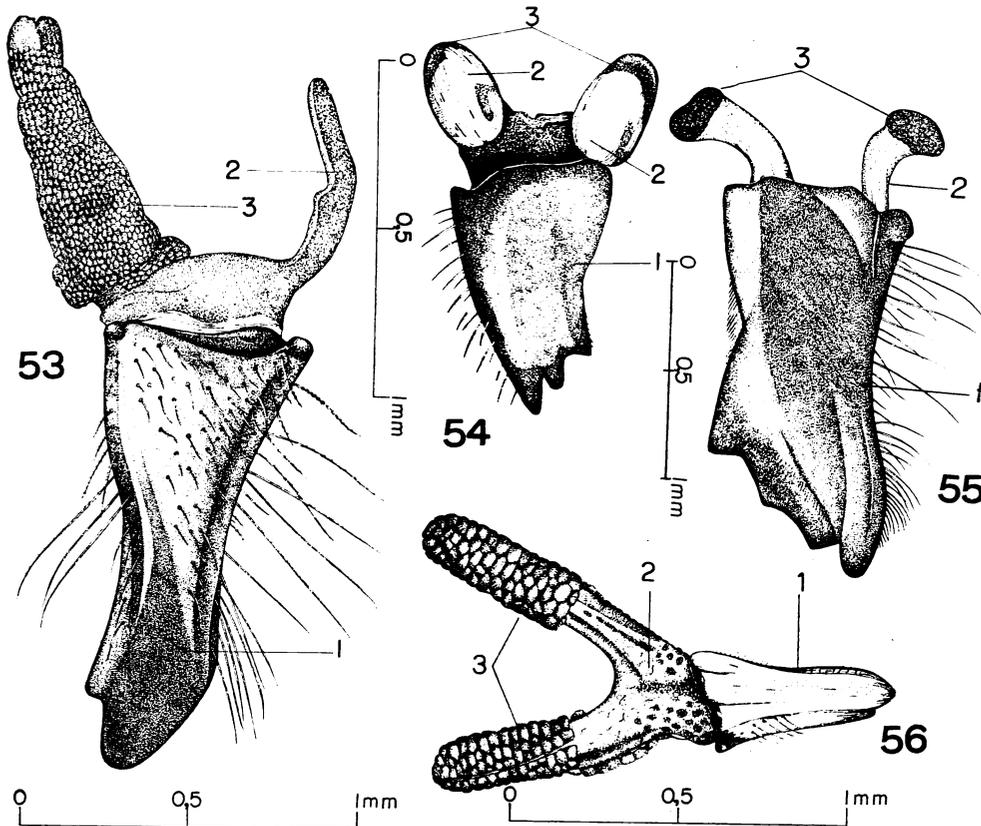
O reservatório, como vimos ao falarmos da morfologia, é um saco de paredes muito finas e na maioria dos casos tem sua parede formada por um epitélio escamoso simples, células, portanto, bem achatadas, mas em *T. (S) xanthotricha* e *T. (O.) tataira* (Est. 2) as células são cúbicas. Vistos em preparação total, os reservatórios de epitélio mais fino têm geralmente o aspecto mostrado pela figura 58.

Já no que se refere às células secretoras, nem sempre podemos falar em epitélio. Em *Apis* e nas abelhas cujas células secretoras formam um revestimento mais ou menos contínuo para o saco glandular, por exemplo, nas trigonas superiores, *Melitoma segmentaria*, *Meroglossa torrida*, etc., trata-se realmente de um epitélio, mas nas abelhas cujas células se acham isoladas em grupos ou formando uma massa globular pequena na base da mandíbula (primeiro grupo b), as células não se acham cimentadas entre si; são mantidas juntas apenas pela membrana basilar, mas, uma vez que esta seja arrebatada, mostram-se independentes e acentuadamente esféricas. Tôdas as células glandulares são providas de um canalículo excretor que percorre internamente a célula e libera a secreção na luz da glândula, perfurando a íntima. Em *Apis dorsata* as células secretoras formam um epitélio simples, de células grandes e núcleos bem esféricos. Essas células são percorridas por canalículos intracelula-



Glândula mandibular: fig. 49, *Epicharis rustica flava*; fig. 50, *Xylocopa hirsutissima* Maild; fig. 51, *Centris tarsata* Smith; fig. 52, *Lestrimelitta lima* (Smith) (1, mandíbula; 2, reservatório; 3, parte secretora).

res que Heselhaus (1922) interpretou como sendo invaginações da íntima quitinosa, mas como é sabido (Autrum & Kneitz, 1959), êles se originam de uma camada interna de células que regride após sua formação. Supomos que a íntima seja remanescente dessa camada de células.



Glândula mandibular: fig. 53, *Melitoma segmentaria* (Fab.); fig. 54, *Hypantidioides gregaria* (Schrottky); fig. 55, *Megachile curvipes* Smith; fig. 56, *Meroglossa torrida* Smith (1, mandíbula; 2 reservatório; 3, parte secretora).

Nedel (1960) descreve uma organização histológica muito parecida com a de *Apis* para *T. (S.) postica* e nós encontramos o mesmo para *T. (S.) xanthotricha* (Est. 5, fig. 2). Em *T. (O.) tataira* (Est. 6), porém, as cousas são diferentes (Kerr & Cruz, 1961). Aqui o epitélio é escamoso simples, o núcleo das células é muito irregular e o canalículo excretor, embora dentro da célula seja muito delicado, na sua porção extracelular é muito reforçado e de diâmetro excepcionalmente grande para o caso. Em *Lestrimelitta limao* e *ehrdti* (Fig. 59), o epitélio é também escamoso simples, mas o aspecto dos canalículos é bem diferente de *tataira*. Dentro da célula êsse canalículo se apresenta com muitas ramificações delicadas e por entre essas ramificações distribui-se o mate-

rial nuclear. As ramificações partem de dentro do núcleo e ao redor dêsse ponto forma-se um grande vacúolo. Dentro do material nuclear encontramos vacúolos pequenos e alguns nucléolos. As ramificações do dútulo espalham-se por tôda célula. Na sua porção extracelular o cana-

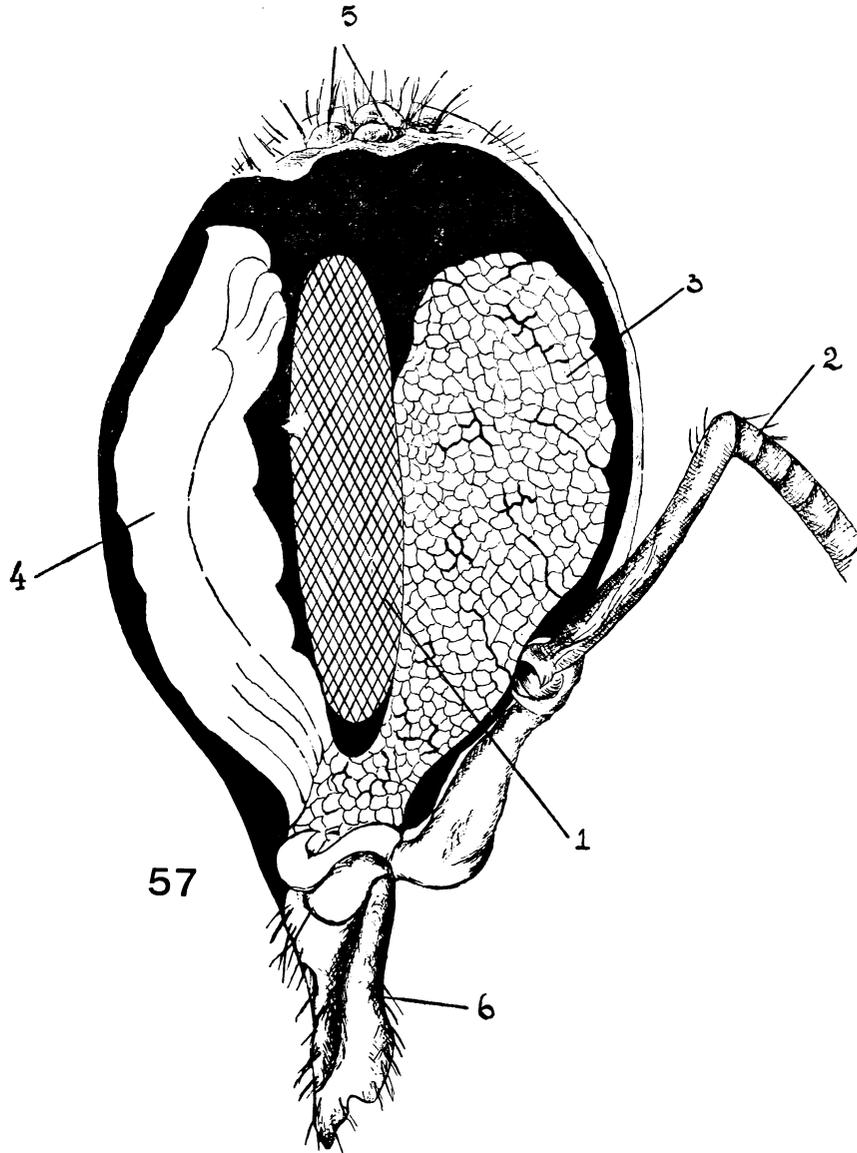


Fig. 57: Localização de uma glândula mandibular bífida em *T. (O.) tataira* (apud Kerr & Cruz, 1961) (1, lobo ótico; 2, antena; 3, saco glandular; 4, saco glandular inferior; 5, ocelos; 6, mandíbulas).

lículo de *Lestrimelitta* mostra-se também muito grosso, mas menos quitinizado e portanto mais flexível que em *tataira*. Esse fato é perceptível por êle apresentar-se frequentemente dobrado. Em ambos os casos êsses canalículos se abrem na íntima. O seu calibre aumenta da célula para a desembocadura.

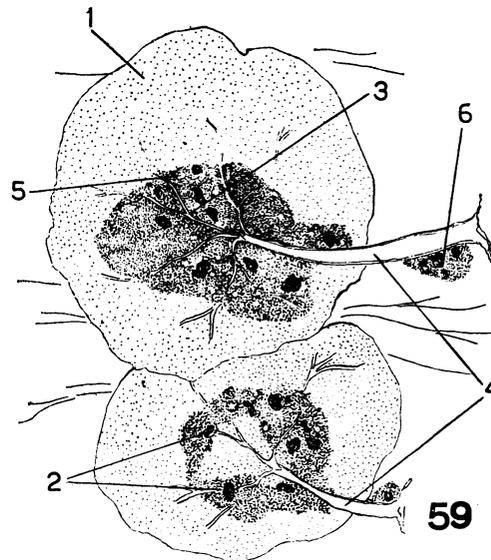
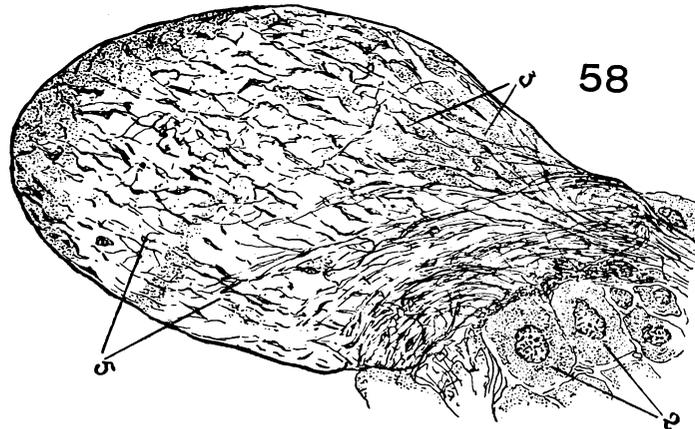


Fig. 58: Reservatório da glândula mandibular de *Melipona quadrifasciata* (2, células glandulares; 3, núcleos das células formadoras do reservatório; 5, estrias da parede do reservatório); fig. 59: Epitélio secretor da glândula mandibular de *Lestrimelitta lima* (amassamento em orceína acética a 1%) (1, célula secretora; 2, núcleo da célula; 3, ramificações intracelulares do canaliculo coletor; 4, parte extracelular do canaliculo; 5, vacúolos nucleares; 6, núcleo da célula que originou o canaliculo).

Nas abelhas cujas células secretoras não formam um epitélio, os canaliculos são geralmente bastante longos (ligam as células ao reservatório) em sua porção extracelular e também mais finos. Em todos representantes do gênero *Melipona* que examinamos, as células secretoras apresentam canaliculos intercelulares semelhantes aos de *Bombus* (Fig. 61). Como vemos, os canaliculos são bastante delicados, mas

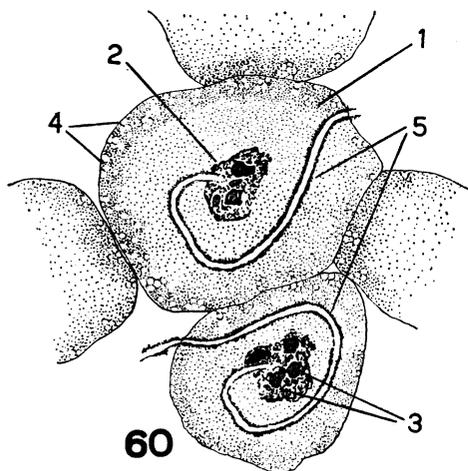


Fig. 60: Células secretoras da glândula mandibular de *Oxaea flavescens* Klug (1, célula secretora; 2, núcleo da célula; 3, nucléolos; 4, vacúolos citoplasmáticos; 5, parte intracelular do canaliculo).

mesmo assim na desembocadura podem apresentar-se alargados em forma de funil e fortemente quitinizados (Fig. 61). Desembocadura desse tipo encontramos também em *Peponapis* sp. e em *Hypantidioides gregaria* na base da mandíbula há uma espécie de membrana quitinosa, onde as células desembocam através de canais reforçados.

A figura 60 mostra as células secretoras de *Oxaea flavescens* e podemos ver que a parte intracelular do canaliculo excretor se apresenta plumulosa, com o aspecto de uma escova de lavar tubos de ensaio. Isso mesmo já tinha sido percebido por Kerr & Cruz (1961) em *Trigona (O.) tataira* (Est. 2 e Est. 6), mas até agora não conseguimos identificar o tipo de ramificações que dão esse aspecto ao dútulo. Seriam canaliculos ou simples estriação do citoplasma que circunda o dútulo.

O núcleo das células glandulares com frequência se mostra irregular, devido a estrangulamentos que sofre por parte do canaliculo que se enrola ao seu redor e muitas vezes até o penetra. O citoplasma mostra-se muito granuloso e basofílico. O material basofílico apresenta tendência acentuada para localizar-se acompanhando o percurso do canaliculo, de maneira que o encontramos no centro de uma massa de citoplasma mais denso e mais fortemente corada pela hematoxilina.

Segundo pudemos deduzir dos testes de coloração para quitina que fizemos, os canálculos são dêsse material, mesmo dentro da célula.

Nedel (1960) menciona a presença de células glandulares colocadas intramandibularmente. Não conseguimos constatar essa observação. De fato encontramos dentro da mandíbula de muitas abelhas células esféricas, às vêzes, muito vacuolizadas (Fig. 62) mas nas quais não conseguimos perceber qualquer canálculo excretor, por isso estamos inclinados a crer que se trate de células gordurosas.

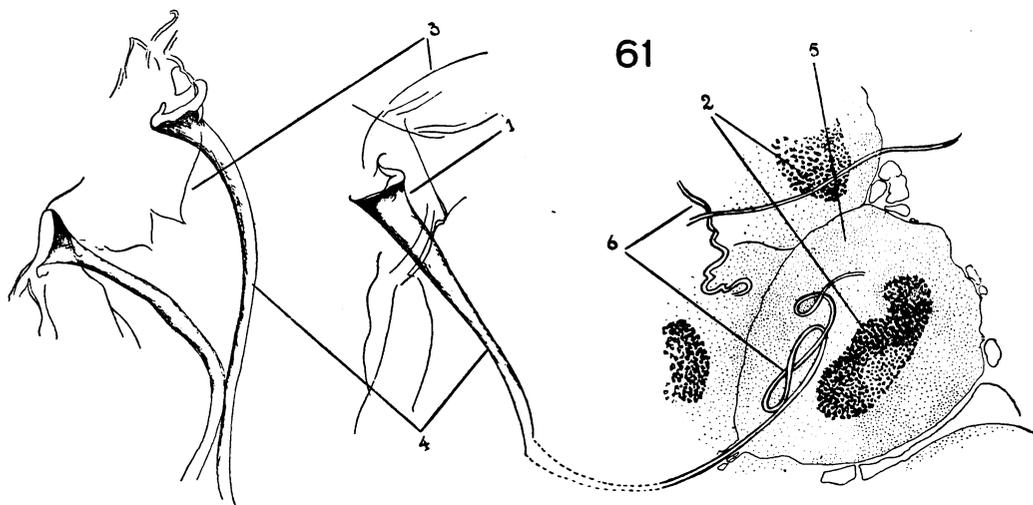


Fig. 61: Células secretoras e canálculos coletores da glândula mandibular de *Bombus morio* Swederus (1, parte terminal dilatada do canálculo; 2, núcleos das células secretoras; 3, membrana íntima; 4, canálculo coletor; 5, célula secretora; 6, parte intracelular do canálculo).

GLÂNDULAS HIPOFARÍNGEAS

Estas glândulas têm recebido diferentes nomes de diferentes autores. Têm sido inclusive denominadas glândulas de geléia real, tendo em vista a função que desempenham nas abelhas sociais onde elas são responsáveis pela secreção do alimento que as operárias dão à cria jovem e à rainha. No entanto, a denominação mais correta, tendo em vista sua origem e localização, é a de glândulas hipofaríngeas (Snodgrass, 1925) ou faríngeas (Ribbands, 1953), pois se acham ligadas à faringe na desembocadura.

Morfologia e localização

As glândulas hipofaríngeas são duas estruturas situadas na parte mediana-anterior da cabeça, uma de cada lado da faringe, desembocando seus ductos excretores na chamada placa hipofaríngea.

Esta localização manteve-se a mesma em tôdas as abelhas que foram examinadas, mas a morfologia, assim como o grau de desenvolvimento, é variável de grupo para grupo:

1. De cacho longo

- A. Ramificado: *T. (O.) tataira*, *T. (S.) postica*, *T. (S.) xanthotricha*.
- B. Não ramificado: *Apis*, *Melipona* e demais trigonas. *Meliponula*, *Dactylurina*, *Lestrimelitta*.

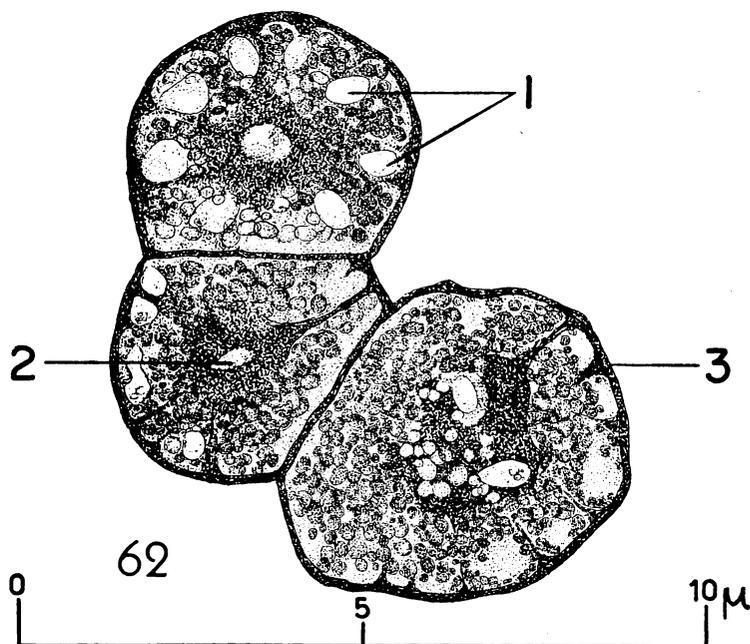


Fig. 62: Células intramandibulares de *Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha* (corte de 10 μ , H.E.) (1, vacúolos; 2, núcleos; 3, capa do citoplasma basofílico).

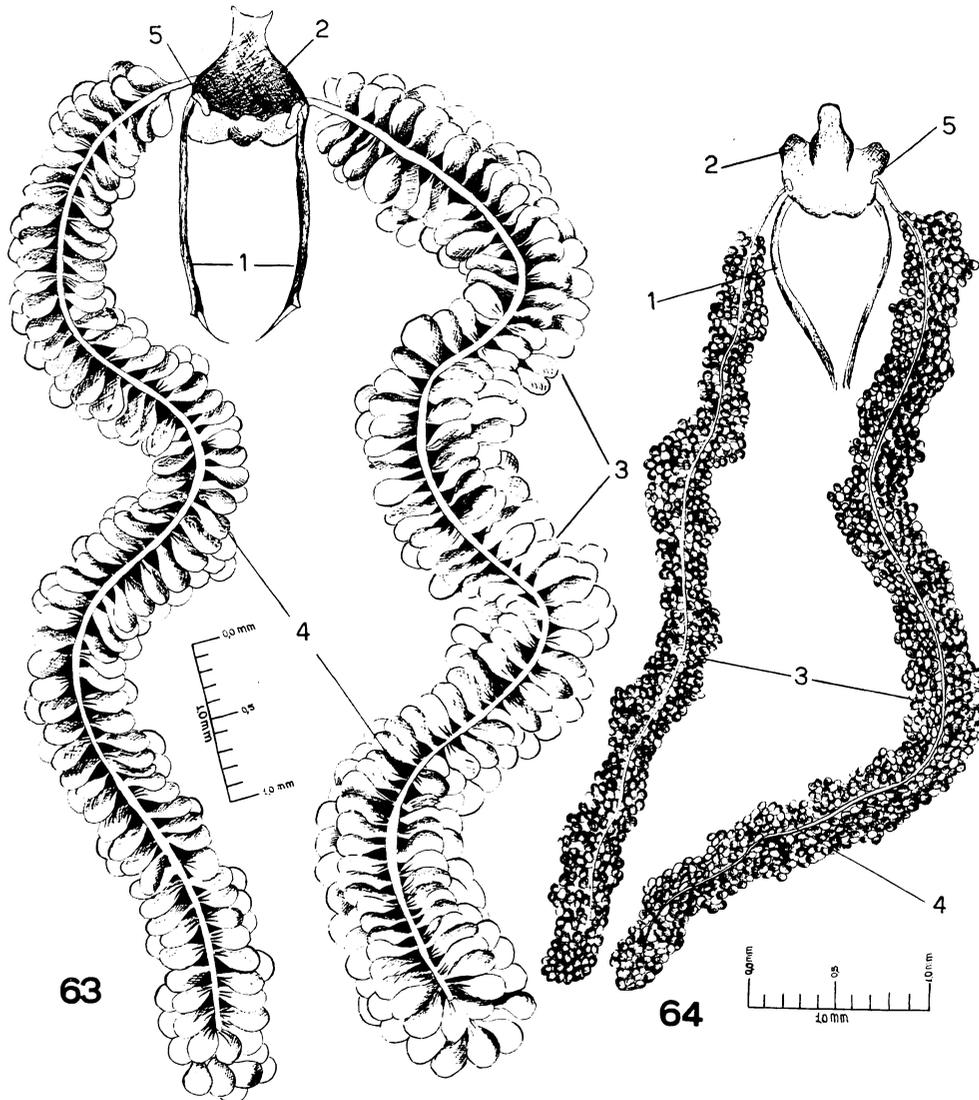
2. De cacho curto

- A. Com ducto excretor visível: *Eulaema*, *Euglossa*, *Bombus*.
- B. Com ducto excretor invisível: *Pseudaugochloropsis*, *Lasioglossum*, *Augochlora*, *Melitoma*, *Xylocopa*, *Centris*, *Euplusia*.

3. Desembocadura individual: *Trichocolletes*, *Paracolletes*, *Augochloropsis*, *Nomia*, *Oxaea*, *Perdita*, *Lithurgus*, *Hypantidioides*, *Megachile*, *Creightonella*, *Ceratina*, *Exomalopsis*, *Ciphomelissa*, *Peponapis*, *Epicharis*, *Lestis*.

Nas abelhas sociais (Apini, Meliponini, Bombini) as glândulas hipofaríngeas são muito desenvolvidas. Apresenta-se como um par de longos cachos que se enrolam e dão voltas no espaço deixado pela parte do

exoesqueleto que forma o teto da cabeça e o cérebro. Em *Apis* (Fig. 63), *Melipona* (Fig. 64) e *Trigona* (Fig. 65) essa glândula é tão grande que, quando completamente distendida, ultrapassa, às vezes, um centímetro de comprimento e as suas voltas recobrem completamente a face anterior do cérebro. Nos Euglossini (*Euglossa cordata* (Fig. 66) e *Eulaema nigrita*) as glândulas são também em forma de cachos longos mas não chegam a se enrolar sobre o cérebro.



Glândula hipofaríngea: fig. 63, *Apis dorsata* Fab.; fig. 64, *Melipona quadrifasciata* (1, bastão hipofaríngeo; 2, placa hipofaríngea; 3, ácidos; 4, ducto excretor axial; 5, orifício excretor).

A glândula é alveolar e os alvéolos prendem-se a um ducto excretor axial, bem visível nestas abelhas, por canais muito delicados. Em *Apis* o ducto excretor axial não é ramificado e nem tão pouco os canais alveolares; o mesmo se verifica em *Bombus* (Fig. 67), onde, aliás, a glândula hipofaríngea é bem mais curta. Em *Trigona*, frequentemente o canal axial se mostra ramificado (ramos curtos) e os canalículos dos alvéolos também dão a impressão de o serem, porque dois ou mais se unem para ligarem-se ao ducto final. Geralmente o ducto axial tem as paredes externas completamente lisas, mas em *Melipona* êle se mostra escamoso.

O ducto axial termina em uma dilatação na placa hipofaríngea e, segundo Heselhaus (1922), existe aí um mecanismo que permite abrir ou fechar a saída da secreção, de modo que a dilatação funcionaria como um reservatório.

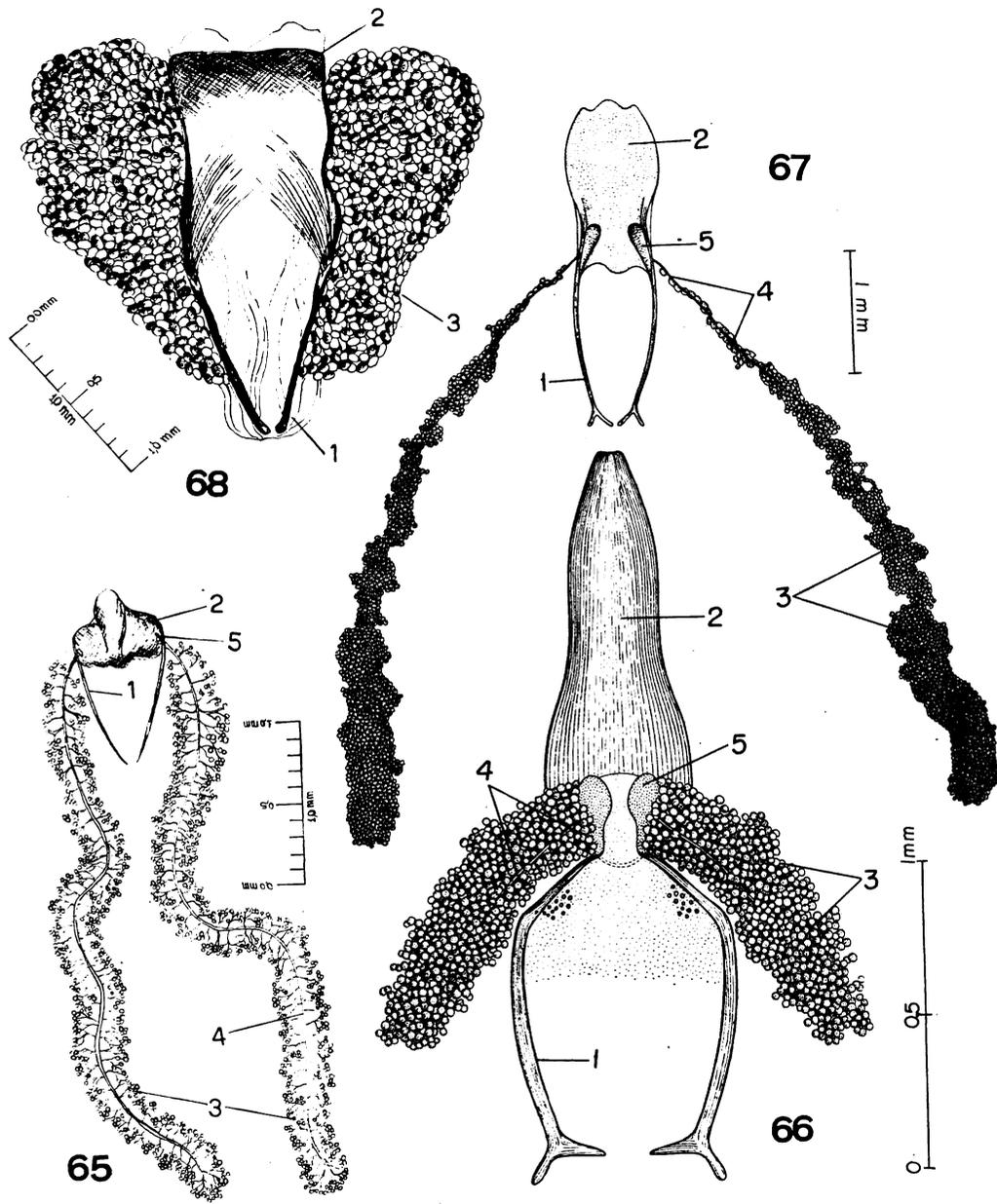
Em *Euglossa cordata* (Fig. 66) e *Eulaema nigrita*, os cachos glandulares, como já foi dito, são bem mais curtos, embora tenham essencialmente a mesma organização descrita atrás.

Em abelhas primitivas, as glândulas hipofaríngeas são menos desenvolvidas, não chegam a formar um cacho longo como o que acabamos de descrever, mas ficam os seus ácidos empacotados de cada lado da placa hipofaríngea, ou aderidos à sua superfície inferior. O ducto excretor axial não é visível e às vezes não existe.

Em *Xylocopa*, *Centris* (Fig. 68), *Epicharis flava*, *Lasioglossum* (*Chloralictus*) *opacum*, *Augochlora pura*, *Megalopta* sp., *Pseudaugochloropsis graminea* (Fig. 69) e *Megachile* (*P.*) *curvipes* (Fig. 70), os ácidos desembocam ainda num ducto comum, correspondente ao ducto axial do cacho, o qual, no entanto, só é visível quando aquêles são afastados. O seu aspecto mostra-se então igual ao dos Apinae, diferindo apenas pela extensão, pois a massa glandular, como já dissemos, fica empacotada dos lados da placa hipofaríngea. A maneira de desembocadura dêste ducto é ainda a mesma já descrita.

No caso de os alvéolos glandulares se acharem espalhados na face inferior da placa hipofaríngea, geralmente não existe ducto excretor comum e a glândula mostra um grau de redução ainda maior que o relatado anteriormente. Possuem glândula dêste tipo: *Paracolletes*, *Trichocolletes*, *Meroglossa torrida*, *Oxaea flavescens* (Fig. 71), *Perdita lacteipennis*, *Augochloropsis brachycephala*, *Lasioglossum*, *Nomia pulchribalteata* (Fig. 72), *Lithurgus* sp., *Hypantidioides gregaria*, *Ciphomelissa diabolica*, *Peponapis* sp., *Exoneura hamulata*, *Allodapula similima*, *Ceratina curcubitae*, *Lestis bombylans*, *Paratetrapedia* e *Exomalopsis*. Nestas abelhas, cada ácido desemboca individualmente, por um canalículo bastante fino, na placa hipofaríngea a qual se mostra então, crivada de pequenos orifícios.

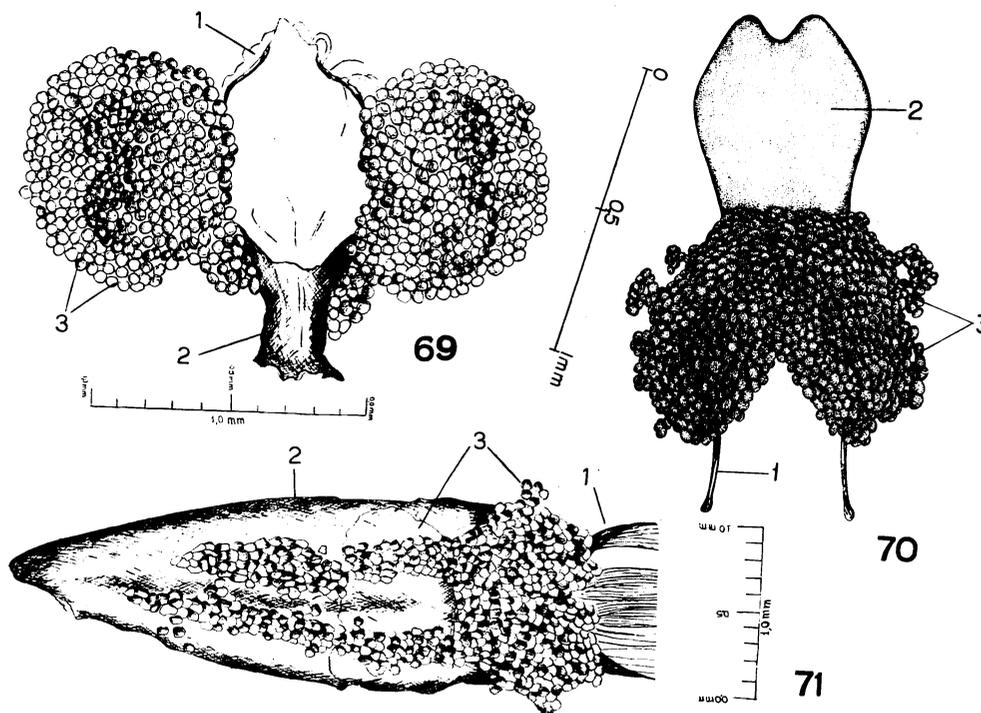
Conforme podemos ver do acima exposto, existem três tipos de glândulas hipofaríngeas: 1. glândulas em cacho longo; 2. glândulas em cacho



Glândula hipofaríngea: fig. 65, *Trigona postica*; fig. 66, *Euglossa cordata*; fig. 67, *Bombus atratus* Franklin; fig. 68, *Centris pectoralis* Burmeister (1, bastão hipofaríngeo; 2, placa hipofaríngea; 3, ácinos; 4, ducto excretor axial; 5, orifício excretor).

curto, concentrado dos lados da placa hipofaríngea; e 3. glândulas com ácidos isolados.

Histologia. Como já vimos, as glândulas hipofaríngeas são sempre acinosas. São também unicelulares, isto é, cada ácino é constituído de uma única célula.



Glândula hipofaríngea: fig. 69, *Pseudogochloropsis graminea*; fig. 70, *Megachile curvipes* Smith. Fig. 71, glândula mandibular de *Oxaea flavescens* Klug (1, bastão hipofaríngeo; 2, placa hipofaríngea; 3, ácidos).

Kapil (1958) descreve as glândulas hipofaríngeas de *Apis cerana indica* como formadas por ácidos pluricelulares, cujas células formam uma espécie de epitélio cúbico simples, mas conservam a sua individualidade pela retenção de um canal condutor próprio. Verificamos em *Apis dorsata* e *Apis florea* que o postulado por Kapil (1958) é verdadeiro também para estas espécies, discordamos apenas quanto à formação do epitélio. Nos *Apis* que examinamos encontramos os ácidos formados por várias células mantidas juntas por uma membrana basilar muito fina que, quando arrebenta, libera as células, que então se apresentam quase esféricas.

Cada célula possui um canaliculo que conduz os seus produtos até ao ducto excretor final. Esse canaliculo se origina intracelularmente e dá várias voltas no citoplasma antes de abandonar a célula. Todos os

canalículos provenientes das células formadoras de um alvéolo são mantidos juntos, enfeixados, pela membrana basilar do alvéolo e desembocam também juntos sem, contudo, perder sua individualidade. Por isso o pedúnculo que liga o alvéolo ao ducto axial em *Apis* aparece bastante grosso e curto.

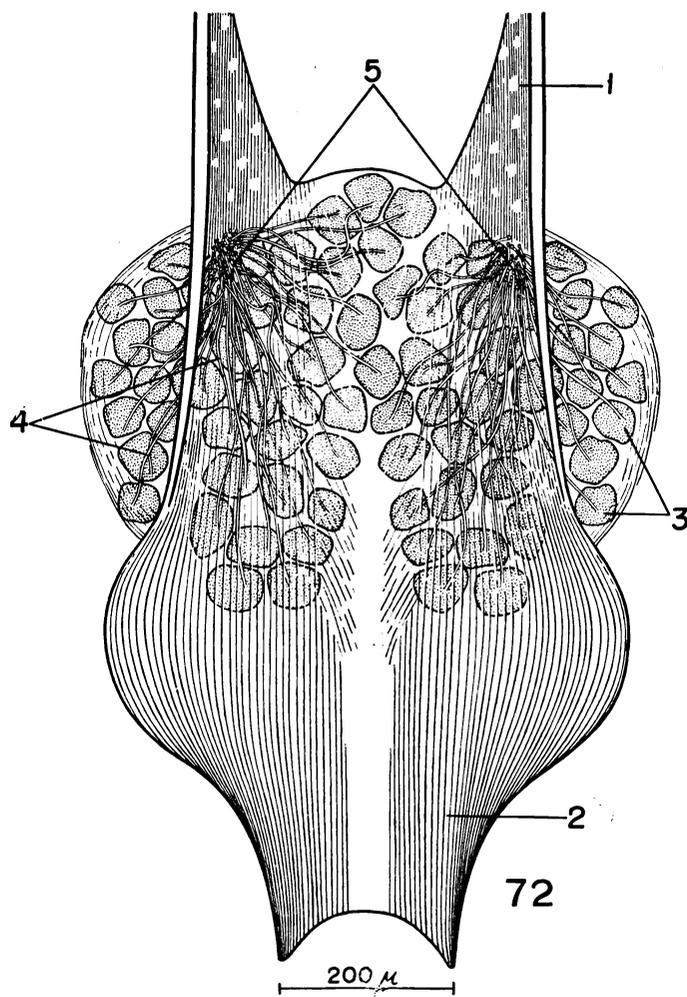


Fig. 72: Glândula mandibular de *Nomia pulchribalteata* (1, bastão hipofaríngeo; 2, placa hipofaríngea; 3, ácinos; 4, canalículos excretórios; 5, crivos formados pela desembocadura dos canalículos).

As abelhas do gênero *Apis* são as únicas que possuem alvéolos multicelulares na glândula hipofaríngea. As demais abelhas, mesmo aquelas que a têm morfológicamente parecida à de *Apis*, como os Meliponini,

Bombus, *Euplusia*, *Euglossa* e *Eulaema*, têm, no entanto, os ácinos glandulares formados por uma única célula.

Em *Trigona (O.) tataira* (Fig. 73), as células são grandes e esféricas, providas de núcleos também grandes, ricos em grânulos de cromatina e vacuolizados. O ducto de cada célula possui uma parte intracelular que dá voltas em tórno do núcleo e que às vêzes parece penetrá-lo. Aderido à parte extracelular de cada canaliculo condutor, pode-se ver um núcleo que supomos seja o núcleo da célula que deu origem ao dito canaliculo. Os ductos condutores desembocam em grupos no canal excretor final ora em dobras em forma de funil, ora em projeções laterais curtas. Ao desembocar, formam uma pequena dilatação.

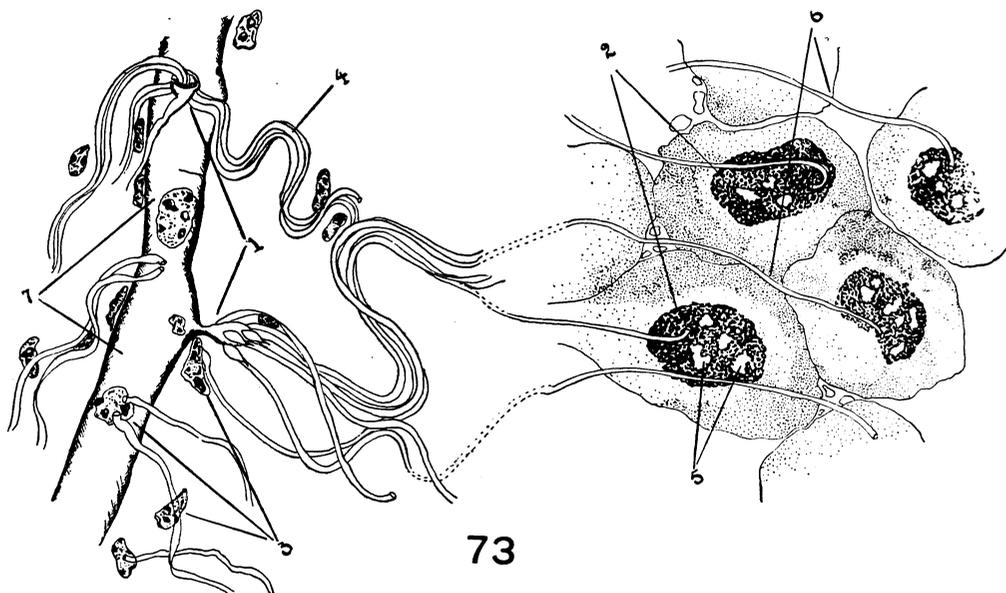


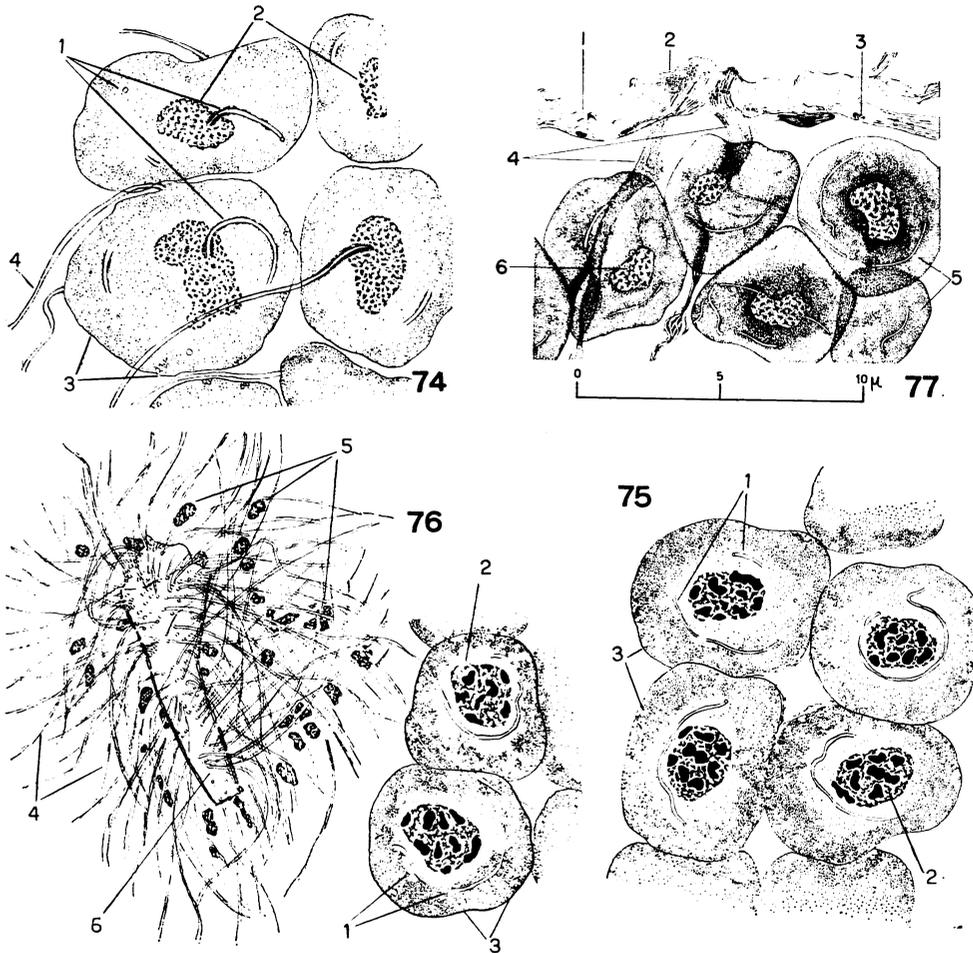
Fig. 73: Alvéolos da glândula hipofaríngea de *T. (O.) tataira* (1, desembocadura dos ductos coletores; 2, núcleos das células; 3, núcleos dos canaliculos; 4, feixe de canaliculos; 5, vacúolos nucleares; 6, canaliculos intracelulares; 7, ducto excretor).

O canal excretor é quitinizado, mas não apresenta os espessamentos que ocorrem nos condutores das glândulas salivares. Externamente êle é recoberto por uma membrana basilar ou própria, cujos núcleos são semelhantes àqueles dos canaliculos.

Nos demais Apinae a estrutura da glândula hipofaríngea é essencialmente essa que acabamos de descrever para *Trigona (O.) tataira*, com a diferença de que, às vêzes, o ducto axial é ramificado (*Trigona (S.) postica*) ou externamente cheio de escamas (*Melipona*).

A histologia da glândula hipofaríngea é, portanto, muito uniforme, mesmo nas abelhas nas quais elas diferem bastante, morfológicamente, das citadas.

Geralmente encontramos células de dois tipos nessas glândulas. Algumas, cujo citoplasma se apresentava granuloso e basofílico e outras, em que êle se apresentava mais vacuolizado, sendo que os vacúolos maiores se localizavam na periferia da célula. Pareceu-nos que há predominância de um ou outro tipo, segundo o estágio da atividade glandular. Quando a célula se apresenta com citoplasma granuloso, os grânulos geralmente se condensam em tôrno dos canaliculos, como acontecia nas



Células secretoras da glândula hipofaríngea: fig. 74, *Pseudaugochloropsis graminea* Smith; fig. 75, *Oxaea flavescens* Klug; fig. 76, *Centris tarsata* Smith (fragmento do ducto excretor) (1, canaliculo condutor intracelular; 2, núcleo da célula secretora; 3, vacúolos citoplasmáticos; 4, canaliculos condutores; 5, núcleos dos canaliculos; 6, canal excretor). Fig. 77, glândula hipofaríngea de *Xylocopa nogueirai* Hurd (1, camadas de quitina da placa hipofaríngea; 2, desembocadura dos canaliculos excretor; 3, núcleos das membranas que formam a placa hipofaríngea; 4, canaliculo excretor; 5, canaliculos intracelulares; 6, núcleo das células secretoras. Corte de 10 μ , H.E.).

glândulas mandibulares. Os núcleos das células, nem sempre se apresentam com a forma representada na figura 73. Muitas vezes eles aparecem com aspecto bem irregular, estrangulados pelo canalículo, chegando ao cúmulo de encontramos em *Bombus*, algumas células com núcleos lineares.

Em *Pseudaugochloropsis graminea* (Fig. 74), por exemplo, as células glandulares diferem daquelas de *Trigona* apenas no tamanho e no aspecto do núcleo. Aqui, ele se apresenta rico em nucléolos os quais se tornam sobretudo evidentes, quando a glândula é corada com azul de anilina. Às vezes tem-se impressão que os canalículos, em sua porção intracelular, apresentam poros em sua membrana, mas não conseguimos preparações bastante nítidas para nos permitir uma afirmação categórica. Os canalículos de *Pseudaugochloropsis graminea* não formam agrupamentos ao desembocar no ducto axial, o qual se apresenta então totalmente crivado de orifícios com distribuição ao acaso e regular.

Em *Oxaea*, a glândula é muito reduzida e cada célula se acha ligada por seu canalículo diretamente à placa hipofaríngea. Nesta abelha tornamos a encontrar a porção intracelular do canalículo com aspecto plumuloso (Fig. 75), como já havíamos encontrado em células de glândulas mandibulares.

As células da glândula hipofaríngea das *Centris* que examinamos (Fig. 76) e também das *Xylocopa* (Fig. 77) têm ainda aquela mesma organização já descrita. Porém, em *Xylocopa*, uma parte dos ácinos desemboca no ducto axial, enquanto outra parte desemboca individualmente na placa hipofaríngea. Em corte (Fig. 77), a placa hipofaríngea apresenta-se formada por várias membranas quitinosas, pregueadas, semelhantes ao tecido elástico das artérias. Podemos vêr que os canalículos ai chegam e desembocam aos grupos, sem, contudo, perderem sua individualidade.

Resumindo, podemos dizer que nas abelhas por nós estudadas encontramos as glândulas hipofaríngeas com localização constante, e uma histologia também pouco variada.

OUTRAS GLÂNDULAS DO SISTEMA SALIVAR

Leydig (1859, *apud*, Heselhaus, 1922), Schiemenz (1883), Bordas (1895) e Heselhaus (1922) descrevem, ainda, como fazendo parte do sistema salivar das abelhas, as glândulas glossais, as quais estariam presentes em *Bombus* e abelhas mais primitivas que estas.

Apesar de Heselhaus (1922) dar indicações relativamente precisas sôbre a localização dessas glândulas em *Bombus* ("desembocam entre a língua e a chamada base lingual posterior"), sôbre seu número de células (70 a 80) e o aspecto histológico, não conseguimos detectá-las nas espécies de *Bombus* brasileiras ou estrangeiras, e nem tão pouco nas outras espécies de abelhas que examinamos.

De tôdas as glândulas até aqui descritas por autores anteriores, ficamos então, como já foi dito no início dêste capítulo, com três pares de glândulas apenas, fazendo parte do sistema salivar: 1) glândulas salivares, pròpriamente ditas; 2) glândulas mandibulares; e 3) glândulas hipofaríngeas, as quais estão com maior ou menor grau de complicações, presentes em tôdas as abelhas.

DESENVOLVIMENTO DAS GLÂNDULAS DO SISTEMA SALIVAR

Como já dissemos ao nos referirmos aos materiais e métodos do nosso trabalho, uma das nossas preocupações foi justamente a de estabelecer as transformações sofridas pelas glândulas, durante os diferentes estágios da vida dos animais em questão.

DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO E PÓS-EMBRIONÁRIO

Naturalmente seria impossível seguir o desenvolvimento de tôdas as abelhas que estudamos, primeiro pela impossibilidade de conseguirmos ovos, larvas e pupas de tôdas elas e, segundo, pela enorme soma de trabalho que isso requeria em preparação de lâminas. Por isso, para o estudo do desenvolvimento embrionário e pós-embrionário, usamos apenas uma espécie de abelha (*Melipona quadrifasciata anthidioides*), da qual obtivemos então, ovos, larvas e pupas com idades conhecidas.

Dos três pares de glândulas componentes do sistema salivar, os quais vimos de descrever, somente o par salivar está presente desde o embrião, sob a forma de glândulas de sêda ou salivares da larva.

Nelson (1915), estudando o desenvolvimento embrionário de *Apis mellifera*, chegou à conclusão de que o primeiro esbôço das glândulas de sêda aparece entre 48 e 50 horas após a postura do ôvo e que êste se origina como uma invaginação do segmento labial do embrião.

Por nosso lado verificamos que em *Melipona quadrifasciata* o início dessa invaginação se dá entre 90 e 93 horas, portanto, bem mais tarde que em *Apis*. Aliás, em *Melipona* todo o desenvolvimento embrionário é mais lento que em *Apis*, pelo menos nas condições em que foi estudada (30.°C). Enquanto em *Apis* a eclosão da larva se dá entre 74 e 76 horas, em *Melipona quadrifasciata* o rompimento do córion só ocorre entre 120 e 126 horas.

A glândula de sêda aparece num embrião de 93 horas (Fig. 78) como uma evaginação do segmento labial simples, na porção inicial e um pouco mais para trás dividida em dois ramos que se colocam látero-ventralmente ao tubo digestivo. À medida que o embrião aumenta em idade, a glândula que tem, portanto, a forma de dois tubos com uma desembocadura comum, aumenta em comprimento de tal sorte que, por ocasião do nascimento, ela ocupa quase todo o comprimento do embrião. Praticamente não ocorre nenhuma modificação na estrutura da glândula de sêda durante a fase final da embriogênese. Apenas a glândula, que é formada a princípio por um cordão maciço de células, vai mostrando

pouco a pouco um lúmen no seu interior e no momento da eclosão aparece, então, como um tubo longo limitado por um epitélio cúbico simples (Fig. 79).

A boca do embrião abre-se um pouco acima do ponto de desembocadura das glândulas salivares.

As modificações que ocorrem nessas glândulas durante a fase larval dizem mais respeito à atividade da glândula que propriamente a mudanças estruturais.

Inicialmente, as células glandulares apresentam-se com grandes núcleos colocados bem centralmente, e citoplasma denso e homogêneo (Fig. 80). Quando a larva tem aproximadamente 150 horas, começam a aparecer vacúolos dentro das células e uma região mais clara entre o núcleo e o citoplasma (Est. 7, fig. 1). No lúmen da glândula encontramos então algum material precipitado, em forma de fios. A quantidade de secreção do lúmen da glândula, assim como a basofilia das células glandulares, aumenta daí em diante até atingir o máximo ao redor de

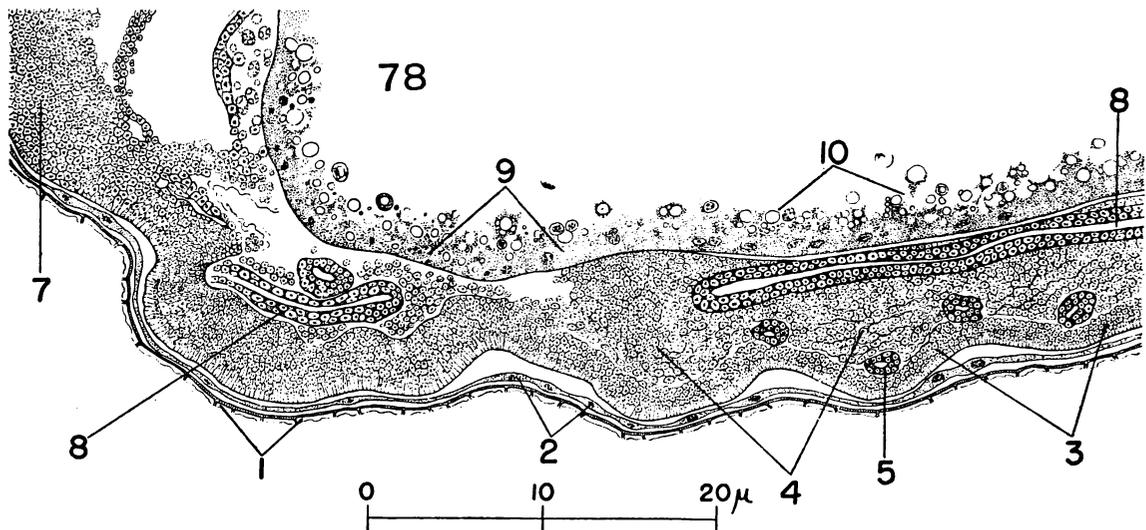


Fig. 78: Embrião de *Melipona quadrifasciata anthidioides* com 93 horas de idade (corte de 8 μ , H.E.) (1, córion; 2, membrana vitelina; 3, ectoderma; 4, mesoderma; 5, traquéias; 7, cérebro; 8, glândula de sêda; 9, intestino; 10, glóbulos de vitelo dentro do intestino).

250 horas, quando seu lúmen se apresenta totalmente cheio com uma secreção amarelada, com aspecto de celofane amassado (Fig. 81).

Já nêsse estágio a glândula mostra sinais evidentes de degeneração. As células aparecem separadas umas das outras e muito vacuolizadas e geralmente após a fixação o núcleo aparece separado do citoplasma.

Verificamos que a pupação se inicia ao redor das 350 horas nessas abelhas (em *Apis* inicia-se ao redor de 280 horas). Nessa fase inicial da pupação e na que a precede imediatamente, todo o corpo do animal se acha invadido por uma grande quantidade de tecido adiposo, que dificulta a fixação e exame do material. Só voltamos por isso a ter material conveniente para nossos estudos na fase mediana-final da pupação, isto é, de 450 horas em diante. A esta altura do desenvolvimento já estão presentes tôdas as glândulas do sistema salivar e não ficou

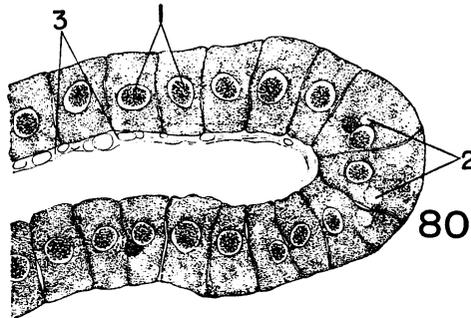
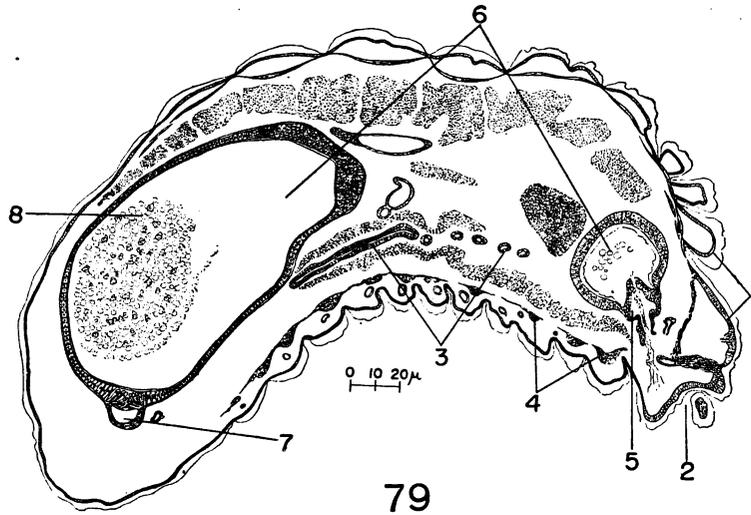


Fig. 79: Corte longitudinal (8μ , H.E.) de uma larva de 130 horas (1, epiderme; 2, cabeça; 3, glândula de sêda; 5, proventriculo; 6, intestino médio; 7, intestino posterior; 8, alimento); fig. 80: Glândula de sêda de uma larva de 130 horas (1, núcleos; 2, pequenos vacúolos citoplasmáticos; 3, secreção no lúmen da glândula).

muito clara para nós a maneira pela qual se originaram, motivo por que pretendemos continuar nossas investigações nêsse campo.

As glândulas salivares da cabeça e do tórax no fim da pupação já se acham completamente formadas, mas seus alvéolos e túbulos só alcançam o tamanho máximo por volta dos 15 dias de vida do adulto. No adulto recém-emergido, os alvéolos são pequenos e praticamente sem luz.

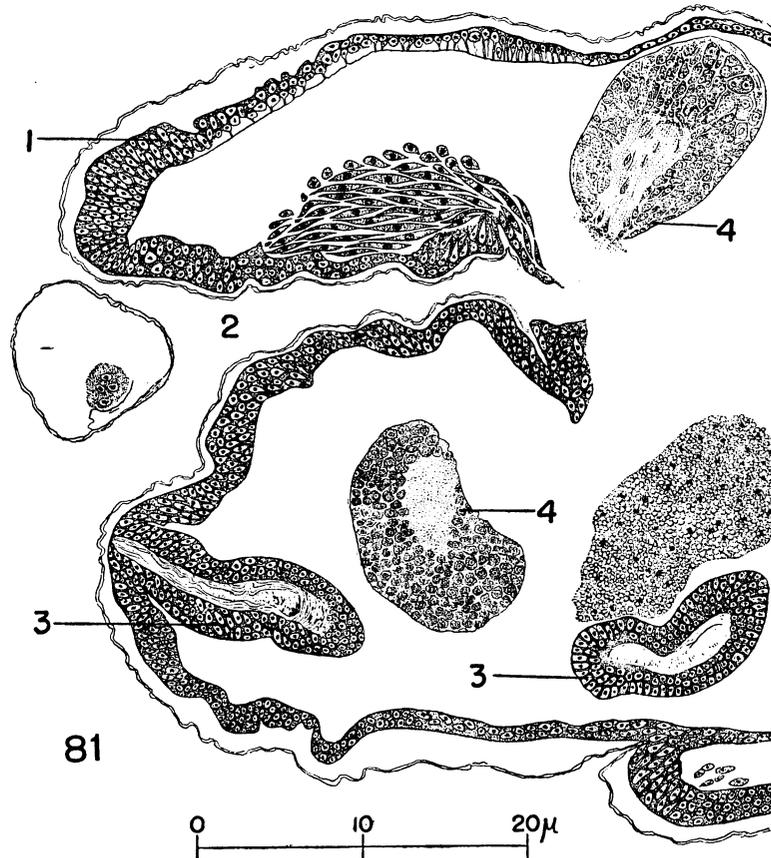


Fig. 81: Corte da parte anterior de uma larva de 250 horas (1, epiderme; 2, boca; 3, desembocadura da glândula salivar com secreção; 4, gânglio nervoso).

As glândulas hipofaríngeas só se mostram nítidamente na fase final da pupação. As células que formarão seus alvéolos aparecem formando cordões por entre os corpos gordurosos da cabeça e ao redor dêsses cordões encontramos sempre células achatadas, com núcleos fusiformes, cuja origem não pudemos precisar. Essas células estão ligadas à formação dos canaliculos coletores dos alvéolos. Pareceu-nos que o ducto axial e os

alvéolos (células secretoras) com seus canalículos coletores se originariam independentemente, mas escapou-nos os processos pelos quais terminam unidos. O ducto axial da glândula hipofaríngea origina-se de um divertículo da faringe, segundo tudo indica. As abelhas recém-emergidas ainda não apresentam a glândula hipofaríngea bem desenvolvida. As células formadoras dos alvéolos são pequenas e aparecem vacuolizadas, sugerindo a presença de gordura no citoplasma, a qual seria dissolvida durante a preparação das lâminas. Esses vacúolos reaparecem em fase mais avançada da vida do inseto adulto.

As glândulas mandibulares são formadas por invaginações dos segmentos mandibulares, as quais aparecem como pequenas bolsas.

Examinamos pupas de *Trigona (O.) tataira* em fase final de desenvolvimento, com o fito de estabelecer a origem do canalículo intracelular das glândulas mandibulares. Nêsse estágio, as células glandulares são ainda bastante altas (cúbicas) e o canalículo no seu interior muito reduzido. As relações morfológicas existentes entre essas células, os canalículos e a íntima parecem indicar que é esta última camada de células que origina os canalículos. Aliás, como já tivemos oportunidade de mencionar algures, tanto nas glândulas mandibulares, como nas hipofaríngeas, encontramos sempre um núcleo aderido ao canalículo. Por ocasião do nascimento a glândula mandibular já se acha no seu desenvolvimento máximo e durante a vida vai apresentando sinais de regressão, embora muito lenta. Em indivíduos com 40-50 dias de idade esta glândula apresenta sinais bem evidentes de degenerescência.

DESENVOLVIMENTO NO ADULTO

As glândulas do sistema salivar que maiores variações apresentam durante a vida adulta, são as glândulas hipofaríngeas. Segundo o verificado por diversos pesquisadores, como já foi citado na revisão de literatura, essas glândulas são nas abelhas sociais, responsáveis por uma secreção que faz parte da alimentação das larvas e da rainha — a geléia real. É sabido também que as operárias de uma colmeia, tanto em *Apis* como nos meliponídeos, dividem entre si os trabalhos a realizar e que essa divisão se faz principalmente de acôrdo com a idade apesar das necessidades. Já que essas glândulas são produtoras de substâncias alimentares esperamos encontrá-las mais desenvolvidas nas operárias que estejam executando funções de alimentadoras na colmeia.

As operárias de *Apis* executam êsse tipo de serviço por volta dos 6 a 8 dias de idade (Ribbands, 1953) e, de fato, nesta fase podemos verificar que as glândulas se apresentam no máximo de desenvolvimento, o que, aliás, já havia sido observado por Snodgrass (1925). Em operárias muito jovens, recém-emergidas, os alvéolos glandulares se apresentam menores e com um aspecto mais ou menos murcho. Nas operárias muito velhas, campeiras, isto é, que estão trabalhando na coleta de alimento fora da colmeia, a glândula hipofaríngea mostra sinais evidentes

de regressão, isto é, o aspecto geral da glândula volta a ser mais ou menos aquêle da abelha recém-emergida.

As glândulas de *Apis mellifera* são muito bem conhecidas, pois já foram material de estudo de vários pesquisadores, como já citados na revisão de literatura; contudo, nada se sabia a respeito das mesmas glândulas dos meliponídeos, e nós quisemos saber se o mesmo ciclo de desenvolvimento ocorria.

A idade das operárias de *Melipona quadrifasciata* pode ser reconhecida pela coloração da pelugem que lhes recobre o tórax e das faixas do seu abdômen (Kerr, no prelo).

As abelhas jovens, recém-nascidas, apresentam pelugem branca e faixas cinza-claro sobre fundo marrom bem claro. Nêstes animais, a glândula da geléia se apresenta bem extensa, mas com os alvéolos pequenos. As células alveolares se mostram com aspecto que descrevemos para a pupa de *Trigona (O.) tatairei*.

Segundo Kerr & Santos Neto (1953), as operárias de *Melipona quadrifasciata* trabalham como alimentadoras com idade de 10 a 20 dias, portanto, quando a sua pelugem se apresenta marrom-escura e as bandas amarelas sobre fundo marrom. Nesta fase, as glândulas apresentam alvéolos muito grandes e esféricos e as células que os constituem, além de terem citoplasma vacuolizado, contêm em seu interior numerosos grânulos basofílicos que formam uma massa densa em torno dos canaliculos excretorios intracelulares.

As abelhas campeiras, capturadas fora da colmeia, apresentam pelugem marrom bem escuro e faixas amarelo-forte sobre fundo preto. Nelas é bem evidente o processo de involução, em ocorrência nas glândulas hipofaríngeas. Os alvéolos aparecem com forma irregular, de tamanho muito menor, de maneira que deixam bem visíveis os canaliculos que os ligam ao ducto axial. As células apresentam-se ainda mais vacuolizadas, com o núcleo muito irregular, e com grande afinidade por corantes basofílicos, o que indica uma degeneração cromática (picnose) do seu material.

Em *Trigona (S.) postica* pudemos observar em linhas gerais o mesmo ciclo de desenvolvimento. Essas abelhas apresentam as suas glândulas com o máximo desenvolvimento por volta dos 35-40 dias de idade, o que coincide com a função de alimentadoras que, conforme o observado por Hebling, Kerr & Kerr (1962), exercem nessa ocasião.

Estudamos as variações desenvolvimentais das glândulas apenas nas abelhas sociais, das quais tínhamos colmeias à disposição e, por isso mesmo, facilidade de obter exemplares com várias idades. Esse tipo de estudo foi impossível com as abelhas solitárias que capturamos em flôres ou nos foram enviadas dos mais diversos lugares, pois não lhes podíamos avaliar a idade. Mas, é de esperar que nessas abelhas, as glândulas hipofaríngeas não sofram o ciclo de desenvolvimento-regressão que acabamos de descrever, visto que a função dessas glândulas e a maneira como funcionam são provavelmente outras.

Quanto às glândulas salivares da cabeça e tórax, pouco é o que podemos dizer. Em abelhas bem jovens elas mostram-se, contudo, menos

desenvolvidas e com aparência de não estarem ainda desempenhando suas funções com a força total. As modificações que ocorrem nestas glândulas durante a vida da abelha não são grandes, mas contudo são maiores nas glândulas salivares da cabeça que nas glândulas salivares do tórax.

As glândulas salivares não sofrem depois de alcançarem o seu desenvolvimento máximo, tanto quanto pudemos observar, qualquer mudança involutiva com o avanço da idade.

As glândulas mandibulares de abelhas recém-emergidas apresentam os sacos glandulares menores e menos transparentes, isto é, com paredes mais grossas que em abelhas mais velhas, devido às células serem bem mais altas do que no fim da vida da abelha, quando então aparecem sinais de desgaste celular. Supomos que o aumento posterior de tamanho dos sacos glandulares não seja devido propriamente a um crescimento (aumento do número ou do tamanho das células), mas a um estiramento devido ao acúmulo de secreção no seu interior, porque a glândula se torna então mais transparente, com paredes mais delicadas (devido à diminuição na altura das células), mormente no que diz respeito ao reservatório. Geralmente os reservatórios das abelhas bem jovens não estão vazios, mas cheios de um líquido leitoso. Em abelhas mais idosas, esse líquido é substituído por uma substância de aspecto e cor amarelo-transparente, com o cheiro característico da espécie.

DIFERENÇAS ENTRE AS CASTAS

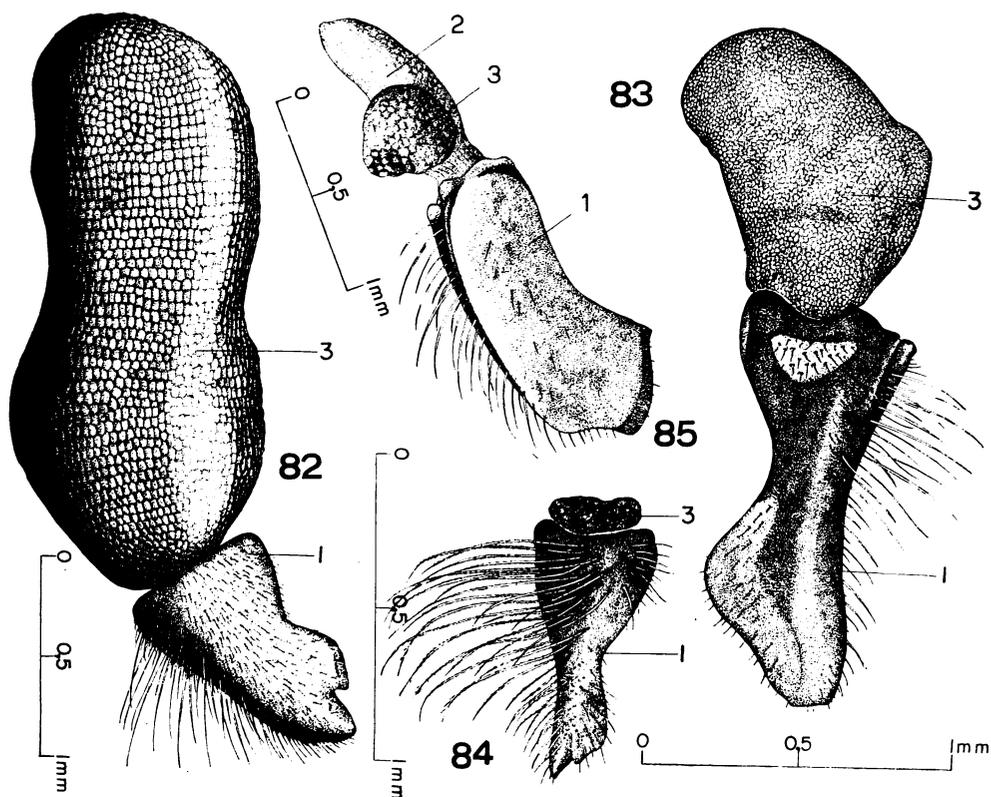
Dentro de uma colmeia temos três castas de indivíduos com funções específicas e diferentes. Duas destas castas são do sexo feminino e a terceira é constituída pelos machos, cuja função, pelo menos nas sociedades mais evoluídas, é apenas a de fornecedor das células sexuais masculinas, durante o acasalamento. Das fêmeas temos a rainha, que é sempre uma só (fecundada) por colônia e cuja função é a de mãe, isto é, ela tem a seu cargo a reprodução, a postura de ovos e somente isso, e as operárias, que dividem entre si todas as demais atividades (alimentação, construção, limpeza, defesa, etc.).

Já havia sido verificado por Snodgrass (1956) e também o foi por outros autores anteriores e posteriores, que em *Apis* as glândulas mandibulares e hipofaríngeas são diferentes, nas diferentes castas.

Quizemos verificar se o mesmo sucedia no que se refere às abelhas que tínhamos ao nosso dispor.

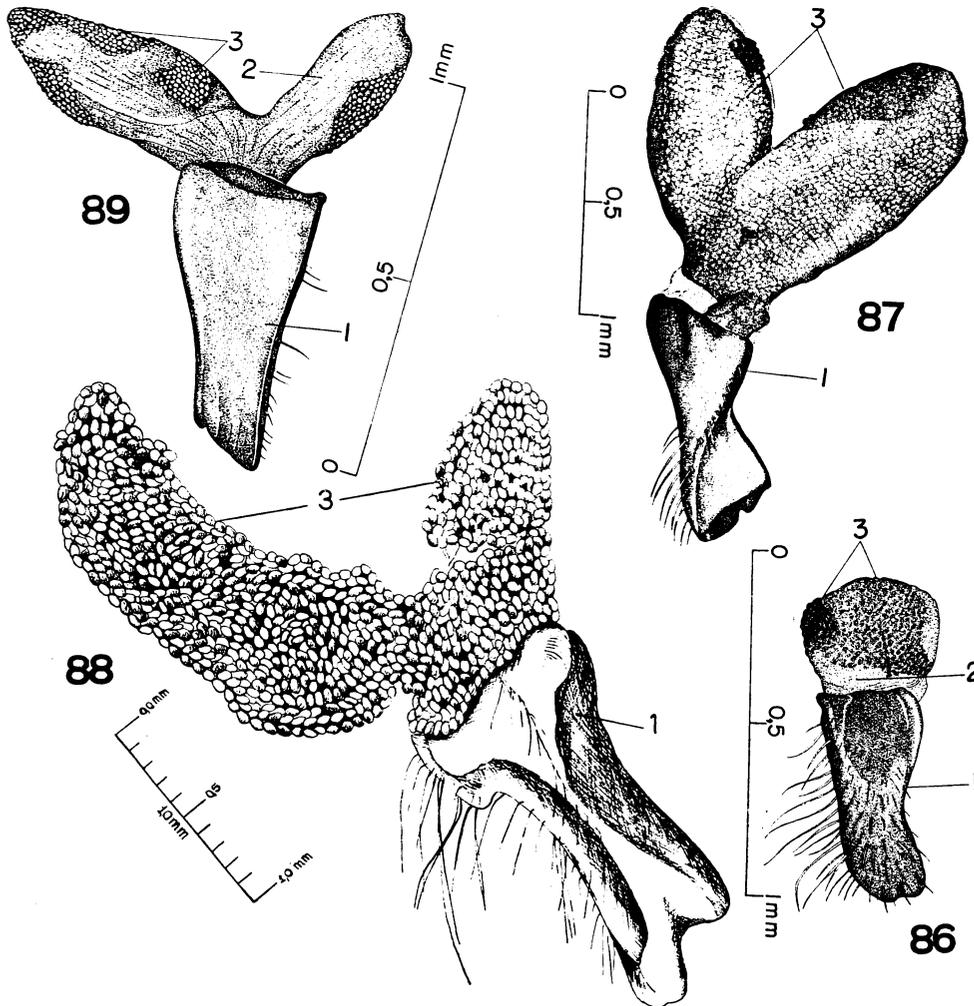
Verificamos que em *Apis mellifera ligustica* a glândula mandibular da rainha (Fig. 82) é muitíssimo grande, a da operária (Fig. 83), de tamanho médio e a do macho (Fig. 84), muitíssimo reduzida. O desenvolvimento maior da glândula da rainha está de acordo com a sua função de produtora de substância de rainha (Groot & Voogd, 1954; Butler, 1956), a qual é distribuída por trofolaxis aos demais componentes da colmeia e é responsável pela integração da colônia. As variações são, no entanto, apenas quanto ao tamanho, porque, histologicamente as glân-

dulas das três castas se mostram iguais entre si e ao que já descrevemos para *Apis*, anteriormente. Quanto à glândula hipofaríngea, verificamos que ela só é bem desenvolvida nas operárias. Na rainha e no macho, praticamente só resta dela o ponto de desembocadura na placa hipofaríngea. As glândulas salivares na rainha apresentam aspecto completamente normal, enquanto no macho a salivar da cabeça é reduzida em relação à da operária. O cérebro do macho e especialmente os lobos óticos são muito desenvolvidos, e quase não deixam espaço para o desenvolvimento dos outros órgãos cefálicos. As glândulas salivares da cabeça ficam, por isso, espremidas contra a parede posterior do exoesqueleto da cabeça, sem possibilidade de alcançarem maior tamanho. Não notamos qualquer diferença no desenvolvimento das glândulas da rainha virgem para a fecundada. Examinamos rainhas de *Melipona quadrifasciata*, *Melipona rufiventris* e *Melipona marginata*, tôdas virgens, e verificamos que a glândula hipofaríngea era completamente ausente, mas, a mandibular, perfeitamente idêntica à da operária (Fig. 85). As glân-



Glândula mandibular de *Apis mellifera ligustica*: fig. 82, rainha; fig. 83, operária; fig. 84, zangão. *Melipona fasciata rufiventris*: glândula mandibular; fig. 85, rainha (1, mandíbula; 2, reservatório; 3, parte secretora).

dulas salivares também mostram desenvolvimento normal, apenas os alvéolos da glândula salivar da cabeça eram menores que os da operária e vazios de secreção, o que pode ser atribuído à pouca idade dos indivíduos. Examinamos também machos de *Melipona quadrifasciata* e *marginata* e verificamos que as suas glândulas são em tudo e por tudo semelhantes às das operárias.



Glândula mandibular. *Trigona postica*: fig. 86, macho; fig. 87, rainha. *Xylocopa hirsutissima*: fig. 88, macho. *Lestrimelitta lima*: fig. 89, macho (1, mandíbula; 2, reservatório; 3, parte secretora).

Das trigonas, examinamos machos de *T. (S.) postica* e verificamos que as glândulas salivares são normais, as mandibulares muito reduzidas (Fig. 88) constituídas de um saco único totalmente secretor, e a

glândula de geléia um pouco menor em comprimento que na operária e com o aspecto de glândula em regressão. Examinamos rainhas fecundadas dessa mesma espécie e de *T. (O.) tataira*. As glândulas mandibulares têm o aspecto geral de uma glândula de operária recém-emergida (Fig. 87), isto é, os sacos glandulares menores e mais compactos preenchidos com líquido leitoso. O cheiro característico da espécie não é perceptível nessa secreção. Em *Lestrimelitta erhardti*, a glândula mandibular do ♂ tem o aspecto da figura 89. A glândula de geléia é muitíssimo reduzida em *postica* e é completamente ausente em *tataira*. As glândulas salivares torácicas se apresentam normais e as da cabeça com alvéolo pequenos e vazios de secreção.

Em *Bombus*, as castas são ainda pouco diferenciadas, e a divisão de trabalho entre elas não é muito acentuada (Brian, 1952). A rainha, só depois de fundado o ninho e do nascimento dos primeiros filhos, passa a exercer exclusivamente a função de reprodutora, embora alguns halictídeos cheguem ao nível de *Bombus* em organização, com início de segregação de castas (Sakagami & Michener, 1962); de uma maneira geral não ocorrem diferenças estruturais ou histológicas nas glândulas dos dois sexos, mas em *Xylocopa* a glândula mandibular do macho (Fig. 88) é mais desenvolvida que a da fêmea e totalmente secretora. Em *Oxaea*, entretanto, verifica-se o inverso; a glândula é muito desenvolvida na fêmea e reduzidíssima no macho.

FUNÇÕES DAS GLÂNDULAS DO SISTEMA SALIVAR

É pouco o que temos a dizer a respeito da função das glândulas salivares das abelhas, mesmo porque não era nossa intenção fazer investigações nêsse sentido, ao iniciarmos êste trabalho. Contudo, durante a realização de nossas observações, alguma coisa surgiu que julgamos de interêsse relatar.

De uma maneira geral, a composição química dos produtos glandulares das abelhas, mesmo de *Apis*, é mal conhecida, e isso dificulta estabelecer o ponto e maneira de ação dêsses produtos. Contudo, alguma coisa já é sabida pela observação do comportamento das abelhas e de suas glândulas e mesmo por tentativas de conseguir sinteticamente os seus produtos.

A substância de rainha (produzida pelas glândulas mandibulares das rainhas de *Apis*) foi isolada por Butler, Callow & Johnston (1959) e Barbier, Lederer, Reichstein & Schindler (1960) sob estado cristalino, e mais tarde verificou-se que se tratava do ácido céto-9-deceno-2-transoico (Callow & Johnston, 1960; Barbier & Lederer, 1960). Posteriormente os mesmos autores conseguiram sintetizar uma substância biologicamente ativa, semelhante à natural (Callow & Johnston, 1960; Barbier, Lederer & Nomura, 1960). A composição química da geléia real de *Apis* já está também estabelecida. Êsse é o produto das glândulas hipofaríngeas, pelo menos durante um certo período da vida das operárias. As glândulas mandibulares das operárias produzem uma substância utilizada na moldagem da cêra. Em meliponídeos, especialmente nas trigo-

nas, sabemos que a secreção mandibular das operárias é usada na comunicação, defesa, etc. e que nas mamangabas é usada para atrair os machos para o acasalamento. Heselhaus (1922) acha que as glândulas salivares torácicas das abelhas solitárias produzem a água ou os materiais necessários para a construção dos ninhos.

Nós, durante as nossas observações, percebemos que a secreção das glândulas salivares da cabeça e mandibulares dos meliponídeos têm a capacidade de dissolver a cêra. Chegamos a essa verificação acidentalmente. Tentávamos fazer de um pedaço de cêra sôbre uma lâmina o ponto de apôio para nossas disseções e verificamos que o líquido que extravasara das glândulas salivares da cabeça e mandibulares recém-dissecadas amolecia a cêra sôbre a qual estavam colocadas. Experimentamos, então, retirar essas glândulas e colocá-las sôbre uma camada de cêra para observarmos ao estereomicroscópico. Depois de um certo tempo, a cêra ao redor dessas estruturas tornava-se fluida e notava-se um afundamento das glândulas de cêra.

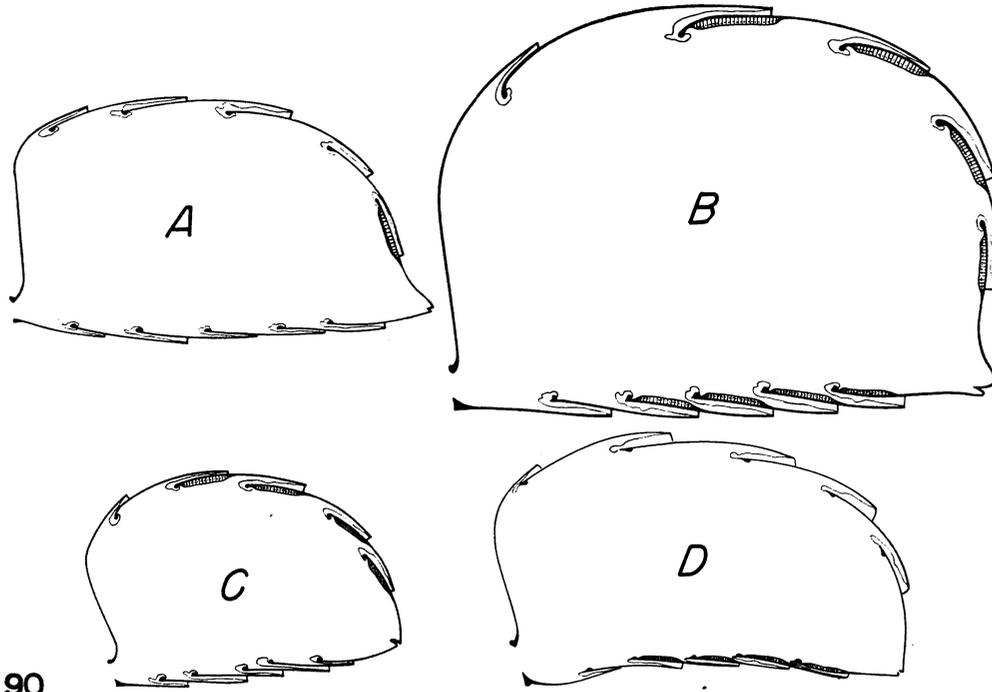
GLÂNDULAS DE CÊRA

As glândulas de cêra nas abelhas nada mais são que uma especialização da hipoderme que reveste internamente o exoesqueleto de certas regiões do abdômen.

Só estudamos estas glândulas nas abelhas que sabidamente, através de relatos encontrados na literatura, produzem cêra. No entanto, examinamos algumas abelhas que são sistematicamente próximas dos apíneos, como *Xylocopa*, a fim de verificar se encontraríamos qualquer estrutura semelhante nesses indivíduos. Não encontramos. Achamos, no entanto, que a nossa escolha foi infeliz, pois *Xylocopa* faz ninhos em pedaços de pau ôcos (bambus, etc.) e parece não utilizar nenhum revestimento para a cavidade. Seria interessante verificar se as abelhas que revestem seus ninhos com substâncias semelhantes ou completamente diferente da cêra, apresentariam êsse tipo de glândula, como alguns halictídeos.

Localização. Já vimos que as glândulas de cêra de *Apis* localizam-se ventralmente, ocupando, segundo Snodgrass (1956), do IV ao VII externito (Fig. 90-D). Nos meliponídeos (*Trigona* e *Melipona*), verificamos que a localização é dorsal (Fig. 90-C), ocupando a especialização hipodérmica do IV ao VII tergito. Sôbre as glândulas de cêra a camada de quitina é muito fina formando um disco especial (espêlho de cêra) cujo aspecto varia de espécie para espécie, servindo inclusive como bom característico taxonômico. *Bombus* tem glândulas tanto dorsal como ventralmente. As especializações ventrais ocupam, como em *Apis*, do IV ao VII externito, as dorsais, como nos meliponídeos, do IV ao VII tergito. Encontramos em von Ihering (1903) uma referência a um relato de Moebius sôbre o fato de ser o ninho de *Euglossa* revestido internamente de cêra. Estudando *Englossa cordata*, encontramos em alguns exemplares um epitélio semelhante ao que forma as glândulas das abelhas citadas anteriormente, forrando internamente o VI tergito;

em outros exemplares nada pudemos verificar. É sabido que as glândulas de cêra regridem depois de passada a sua fase ativa de secreção. Talvez possamos atribuir a isso o fato de algumas euglossas não apresentarem a glândula. Examinamos também *Eulaema nigrita*, mas nela não pudemos constatar a presença do epitélio secretor, no entanto, não podemos afirmar que essa abelha não a possua porque o número de exemplares examinados foi reduzido.



90

Fig. 90: Esquema da localização das glândulas de cêra: A, *Euglossa cordata*; B, *Bombus*; C, meliponídeos; D, *Apis*.

As glândulas de cêra não ocupam toda a extensão do tergito ou esterno no qual estão localizadas, mas formam duas ilhas de tecido glandular, uma de cada lado, deixando uma estreita faixa mediana livre.

Histologia e desenvolvimento. Depois do período ativo, a glândula pode sofrer uma regressão, chegando o epitélio glandular ao estado primitivo indiferenciado (Fig. 91-D). Geralmente, a regressão das glândulas de cêra não se dá imediatamente após terminado o ciclo de secreção; é frequente então, encontrarem-se abelhas campeiras não muito velhas com essas glândulas relativamente bem desenvolvidas ainda. É talvez por isso que, em caso de necessidade da colônia, essas abelhas podem voltar a produzir cêra. Em meliponídeos verificamos ser mais frequente abelhas campeiras com a glândula desenvolvida quando a colmeia era pouco populosa.

A hipoderme que se diferencia em epitélio glandular durante o período ativo da produção de cêra, ao se diferenciar não readquire o aspecto que se vê na figura 91-A, mas mostra alguns sinais de degenerescência (Fig. 91-D).

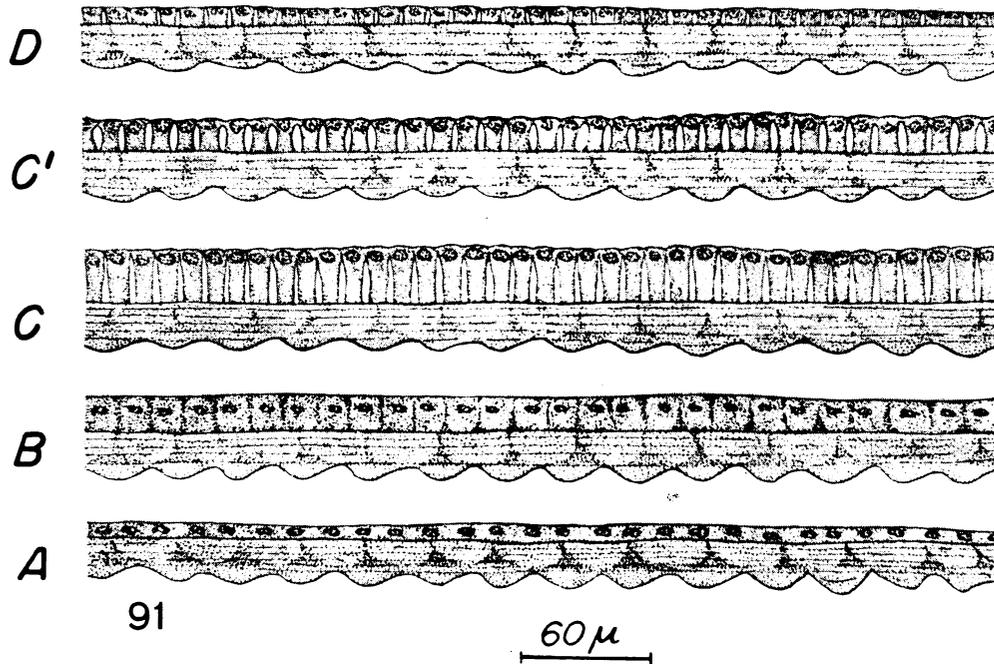


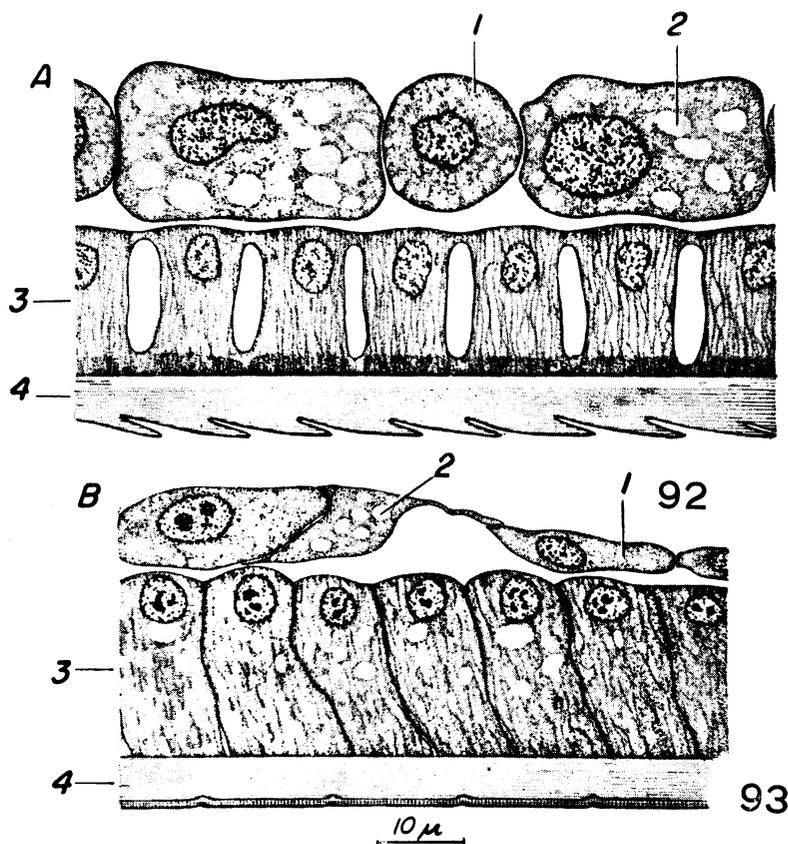
Fig. 91: Esquema do ciclo de secreção das glândulas de cêra: A, antes do início da secreção; B, fase inicial; C, fase de atividade máxima; C', fase final da secreção; D, involução das glândulas.

Durante a secreção da cêra é possível verem-se células de gordura e oenócitos em íntima relação com as células glandulares. Principalmente as células gordurosas ficam justapostas à superfície do epitélio secretor e, quando suas células mostram a altura máxima, elas aparecem achatadas e menores que as encontradas em outras regiões do corpo (Fig. 93). Essa ocorrência faz supor que os glóbulos de gordura e oenócitos desempenham algum papel na elaboração da cêra. Talvez as células de gordura cedam os lipídeos que encontram na composição da cêra, dos quais seriam armazenadoras.

Durante o período de máxima atividade, as células deixam entre si espaços que são atravessados por pontes intercelulares que podem ser vistas em corte transversal do epitélio (Est. 8, fig. 2).

Não notamos nenhuma diferença histológica básica entre os diferentes gêneros ou diferentes espécies de abelhas que estudamos. Em tôdas, o ciclo evolutivo-degenerativo do epitélio secretor de cêra e a sua histologia, revelaram-se essencialmente os mesmos. Mesmo em *Euglossa*

cordata, onde as glândulas ainda não são bem desenvolvidas (ocupam somente o VII tergito), o aspecto histológico da glândula em pleno desenvolvimento é o mesmo.



Relações entre o epitélio secretor de cêra, oenócitos e corpos gordurosos: fig. 92, fase inicial da secreção da cêra; fig. 93, fase de máximo desenvolvimento (1, oenócito; 2, célula de gordura; 3, epitélio secretor de cêra; 4, exoesqueleto).

Sabemos que a cêra forma escamas sôbre a cutícula que recebe a região secretora, mas não sabemos como, depois de produzida pelas células secretoras, ela atinge o exterior atravessando a quitina. Já vimos que alguns autores, como Lewke (1950), optam pela existência de poros para sua eliminação na cutícula, enquanto outros, como Reimann (1952), negam a existência de qualquer estrutura especial.

Nas abelhas que estudamos não conseguimos verificar qualquer estrutura especial na quitina que recobre as regiões glandulares, exceto em *Bombus*. A quitina geralmente apresenta estriação perpendicular à hipoderme, resultado da retração dos prolongamentos das células que a secretam. Em princípio, pensamos que essa estrutura facilite o escoamento da cêra fluida, e pode ser que isso seja verdade, mas esta disposição

não é específica das zonas produtoras de cêra, porque a quitina de todo o corpo das abelhas a apresenta. No entanto, em *Bombus*, onde a quitina é notadamente espessa, constatamos a presença de uma estriação especial e também de alguns poros cheios com material amorfo basofílico (cora-se pela hematoxilina) (Fig. 94).

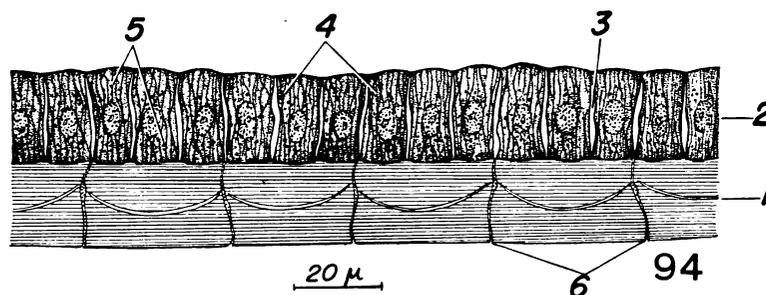


Fig. 94: Glândula de cêra de *Bombus* (1, exoesqueleto; 2, epitélio secretor; 3, espaço intercelular; 4, estrias no citoplasma das células secretoras; 5, grãos basofílicos; 6, poros na quitina).

Em *Bombus*, as glândulas de cêra são mais desenvolvidas dorsalmente, sendo êste maior desenvolvimento caracterizado por células mais altas e com maior quantidade de granulações basofílicas no interior.

Glândulas intramandibulares. Nos serviços de construção e reparação da colmeia, as abelhas usam as patas e as mandíbulas para manipularem a cêra. Foi verificado por Orözi-Pál (1957) que em *Apis* a secreção produzida pelas glândulas mandibulares das operárias é de grande importância nos trabalhos com cêra. Essa secreção tem a capacidade de amolecer a cêra, tornando-a mais facilmente moldável. Verificamos, como já relatamos em outra oportunidade, que a secreção das glândulas mandibulares dos meliponídeos tem a mesma propriedade (Kerr & Cruz, 1961).

Fazendo cortes histológicos de mandíbulas de operárias de *Melipona quadrifasciata*, verificamos a ocorrência de um epitélio em tudo semelhante ao da glândula de cêra no período mais ativo de secreção, intramandibularmente colocado. Notamos também a presença intramandibular de oenócitos e células de gordura em relação com êsse epitélio (Est. 8, fig 1). Por outro lado, a cutícula de quitina da mandíbula apresenta nessa abelha poros cheios de matéria amorfa basófila semelhante ao que descrevemos para *Bombus*.

A nossa intenção ao realizar êsses cortes era a de procurar uma glândula intramandibular, mencionada por Nedel (1960) que seria constituída de células esféricas providas de canaliculos intracelulares. Não conseguimos constatar a presença de tal glândula. Tendo no entanto encontrado um tal epitélio dentro da cavidade mandibular, resolvemos proceder a cortes em outras abelhas. Assim é que examinamos outras espécies de *Melipona* (*scutellaris*, *rufiventris*, *marginata*), várias espécies de *Trigona* (*postica*, *jaty*, *spinipes*), *Apis* e *Bombus*, tendo em todos

os casos constatado a presença do epitélio acima descrito dentro da mandíbula das operárias. Nas abelhas solitárias que examinamos (*Xylocopa hirsutissima*, *Euglossa cordata*), encontramos apenas uma hipoderme comum revestindo internamente a mandíbula e, preenchendo-lhe a cavidade, oenócitos e células gordurosas.

Havíamos pensado, a princípio, que fôsse somente a secreção da glândula extramandibular a responsável pelo amolecimento da cêra, mas a presença de uma estrutura semelhante à glândula cerífera dentro da mandíbula, nos fez pensar que talvez êsse epitélio tivesse também alguma atuação. Usando o procedimento de colocar as glândulas em contato com a cêra e observar ao microscópio o resultado, verificamos que tanto as glândulas mandibulares como o executado das próprias mandíbulas têm a capacidade de tornar a cêra mais fluida.

Vimos que Reimann (1952) acredita que a cêra atravessasse o exoesqueleto quitinoso dissolvida em alguma secreção especial, talvez produzida pelas próprias células glandulares, e que na superfície externa essa substância se evaporaria e a cêra se condensaria. Pensamos que não será absurdo admitir que o epitélio intramandibular produza um dissolvente semelhante ao imaginado por Reimann (1952).

Diferenças entre as castas. Segundo Wheeler (1928), tanto os machos como operárias e rainhas produzem cêra nas abelhas do gênero *Bombus*. De fato, verificamos que as glândulas de cêra estão presentes nas três castas, embora sejam visivelmente menores no macho. Apesar da presença de glândulas de cêra no macho, ainda é duvidoso se êles ajudam na construção da colmeia ou não.

Em *Apis*, segundo Snodgrass (1925), as glândulas de cêra só estão presentes nas operárias, fato que também pudemos comprovar.

Kerr (1951) observou a produção de cêra pelos machos de *Melipona marginata* e *M. scutellaris*, mas nós só conseguimos encontrar as glândulas correspondentes em zangões de *M. marginata* que ainda não haviam deixado o interior da colmeia. Em trigonas não encontramos epitélio desenvolvido em machos nem sequer nas espécies mais primitivas como *T. (F.) silvestrii* e *freiremaiai*, mas em *Meliponula bocandei* êle aparece nas mesmas condições que em *M. marginata*. Nas operárias encontramos sempre glândulas bem desenvolvidas, assim como nas rainhas. Aliás, recebemos do Dr. Kerr uma rainha virgem de *Trigona (Scaptotrigona) bipunctata* que apresentava nas costas escamas de cêra, portanto, as glândulas não só existem nas rainhas de meliponídeos, como são ativas na produção da cêra.

As glândulas de cêra das rainhas de meliponídeos são exatamente iguais às das operárias. Assim, também, as glândulas das diferentes castas de *Bombus* não mostram entre si qualquer diferença de localização ou histologia, apenas as dos machos são um pouco menos desenvolvidas.

No que se refere à glândula de cêra intramandibular, encontramos-a não só nas operárias como em rainhas das melíponas e trigonas que examinamos. Não verificamos sua presença em zangões de nenhuma das abelhas que possuem esta glândula.

AS GLÂNDULAS DE CHEIRO

Cada colmeia tem um odor característico, que torna possível aos habitantes reconhecerem as suas companheiras e distinguí-las de estranhos, portanto, servindo como um meio de comunicação, conforme já foi dito na revisão de literatura. Esse odor, em *Apis*, é devido à evaporação da secreção produzida por certas células glandulares, ou seja, pela glândula de cheiro.

Localização e histologia. A glândula de cheiro foi descrita em *Apis* por McIndoo (1941) e Jacobs (1924). Está localizada na parte anterior do VII tergito, na porção em que este é recoberto pelo VI. Verificamos a presença desta glândula, com esta mesma localização, em operárias de *Bombus* e rainhas de meliponídeos. Não pudemos encontrá-la nem em machos, nem em operárias de meliponídeos.

Como a glândula de cêra se localiza ventralmente em *Apis* e dorsalmente em meliponídeos e como não havíamos encontrado a glândula de cheiro nêstes últimos, surgiu a hipótese, apesar da estrutura completamente diferente, de que as glândulas de cheiro de *Apis* pudessem ser um relicto evolutivo das glândulas de cêra dorsais presentes em meliponídeos e *Bombus*. A presença da glândula de cêra e de cheiro juntas em rainhas de *Melipona* e *Trigona* (Est. 9, fig. 2 e Fig. 95) nos permitiu pôr de lado essa hipótese.

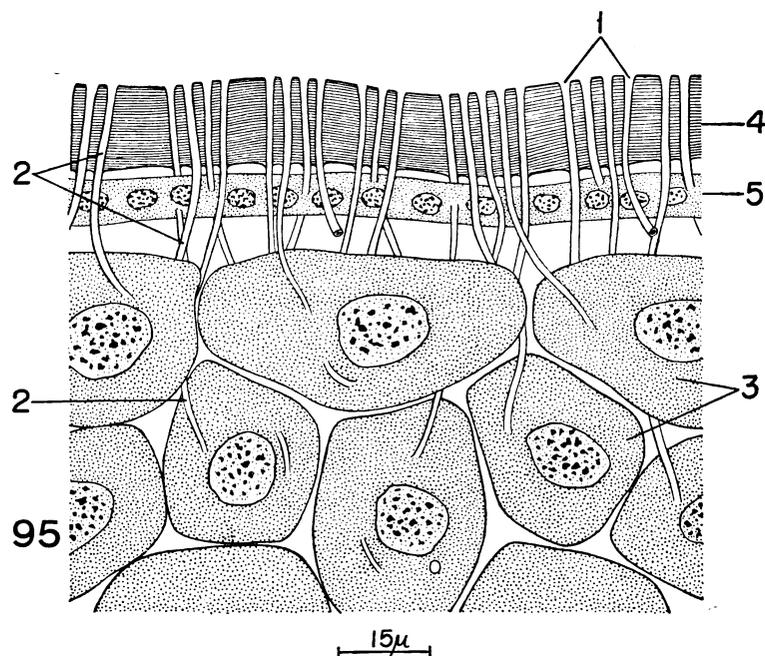


Fig. 95: Glândula de cheiro de rainha de *T. (T.) bipunctata* (1, pontos de abertura dos canaliculos da glândula de cheiro; 2, canaliculos; 3, células secretoras; 4, quitina; 5, glândula de cêra).

Em *Apis* a glândula de cheiro é constituída por um agrupamento de células, cada uma das quais provida de um delicado canaliculo individual, o qual se inicia intracelularmente em um espaço claro denominado ampulha (McIndoo, 1914; Jacobs, 1924).

Os dois autores citados concordam em que a glândula de cheiro não aparece nos zangões, mas discordam quanto à sua presença na rainha. Examinamos algumas rainhas virgens e fecundadas de *Apis mellifera ligustica* e estamos com Jacobs (1924) pela ausência da glândula de cheiro em rainhas de *Apis* pelo menos na subespécie *ligustica*.

A localização da glândula de cheiro em rainhas das melíponas e trigonas que estudamos é a mesma que em operárias de *Apis*, e o aspecto histológico é também, em linhas gerais, o mesmo. Trata-se de um grupo de células mais ou menos esféricas, cada uma das quais equipada com seu próprio canaliculo, o qual é quitinoso e se inicia dentro da célula. O canaliculo dá várias voltas no citoplasma ao redor do núcleo, antes de deixar a célula. O citoplasma ao seu redor é em geral mais densamente corável pela hematoxilina. O núcleo das células glandulares é esférico, de tamanho médio para grande e possui em seu interior grânulos esparsos de cromatina (Fig. 95).

Os canalículos abrem-se individualmente, através da quitina para o exterior. O ponto para onde convergem ao desembocar é uma depressão na cutícula (Est. 9, fig. 1). Cada canaliculo tem adaptado a si, na parte mais próxima à desembocadura, um núcleo pequeno e fusiforme, provavelmente remanescente da célula que o originou.

Entre as células secretoras da glândula de cheiro, encontram-se células menores, oenócitos e células de gordura.

DISCUSSÕES E CONCLUSÕES

O estudo da localização, morfologia e histologia das glândulas das abelhas revelou-se muito interessante para o conhecimento das interrelações dos diferentes grupos destes insetos e do mesmo grupo, dando, inclusive, boas indicações para o conhecimento das linhas evolutivas seguidas no caminho de certas especializações.

Discussão

Discutiremos então, a seguir, cada um dos caracteres que, na nossa opinião, revelam um pouco da história evolutiva das abelhas.

No que se refere às glândulas salivares das abelhas, a primeira coisa que nos chama a atenção é a presença de glândulas salivares na cabeça de algumas abelhas e a sua ausência em outras. Enquanto o par salivar torácico aparece em todos os himenópteros e naturalmente em todas as abelhas, a aquisição do par salivar da cabeça só aparece como realidade definitiva nos Apinae. Somente em abelhas pertencentes a esta sub-família (Euglossini, Bombini, Meliponini e Apini) as glândulas salivares da cabeça se mostram bem desenvolvidas e parecem ter realmente uma função especializada na vida desses animais, pois, só aqui a sua estrutura se apresenta dinâmica, isto é, pode ser relacionada com um determinado

tipo de atividade e inclusive apresentando em seu interior os produtos resultantes dessa atividade (líquido oleoso dentro dos alvéolos).

Fora dos Apinae podemos dizer que na cabeça encontramos apenas esboços glandulares primitivos.

Os Halictidae, apesar de serem abelhas consideradas primitivas, apresentam grande diversidade de formas, especialmente no que diz respeito à arquitetura dos ninhos e ao comportamento. Encontramos entre essas abelhas vários estágios de uma evolução social que, se é de maneira geral diferente do conhecido nos Apinae, não deixa, por outro lado, de ser bastante complicada. Segundo a árvore filogenética, em que Michener (1944) sugere o parentesco das diferentes sub-famílias e tribos de abelhas, a família Halictidae compreende três subdivisões: 1. Halictidae, a mais primitiva das três, na qual não encontramos glândulas salivares na cabeça; 2. Nomiinae, na qual elas se esboçam; 3. Dufoureae, de que não obtivemos nenhum exemplar.

Em *Nomia pulchribalteata* (Fig. 5), as glândulas salivares da cabeça são tão reduzidas que se torna pomposo denominá-las glândulas e é impossível pretender atribuir-lhes qualquer significado funcional. Essa abelha foi o único espécime que conseguimos das Nomiinae, o que é de veras lamentável. Achamos muito interessante encontrar em um grupo de abelhas consideradas primitivas, mas tão diversificado como o dos halictídeos, um esboço de glândula salivar na cabeça, mas, devido à insuficiência de material, ficamos sem saber se em outros gêneros ou espécies esse prenúncio glandular atinge maiores proporções e chega a ter expressão funcional.

Outra família onde encontramos esboços salivares na cabeça é a dos Megachilidae. Sabemos que este grupo de abelhas apresenta caracteres tão especializados que até certo ponto os isola e os coloca à distância dos outros Apoidea. Compõem esta família os Lithurginae e Megachilinae, mas glândulas salivares só aparecem neste último grupo que, aliás, parece ser mais evoluído em relação aos dois primeiros, pela sua posição na árvore de Michener (1944). Aqui os esboços glandulares são mais desenvolvidos que em *Nomia*. Mais em *Creightonella frontalis* (Fig. 7) que em *Megachile (P.) curvipes* (Fig. 6). No entanto, parece-nos ainda duvidoso que sejam já estruturas ativamente secretoras, pelo menos no que se refere a *Megachile*. O que dá a estas glândulas um aspecto primitivo e torna difícil admitir o seu papel como elemento secretor é o parecerem apenas expansões achatadas do ducto salivar final e se apresentarem suas células sem quaisquer vacúolos ou granulações no interior, e ainda o lúmen dessas expansões ser fortemente reforçado com quitina.

Voltando aos Apinae, temos a dizer que as glândulas salivares da cabeça se esboçam desde *Centris* (Centridini), e já em grupo próximo atingem, por assim dizer o seu desenvolvimento máximo (*Euplusia violacens*, *Euglossa cordata* e *Eulaema nigrata*), mas até *Bombus* conservam algo de primitivo. Embora o tamanho da glândula seja grande e os alvéolos sejam nitidamente secretores, nessas abelhas os ductos coletores que levam a êles, conservam-se achatados e alargados, caráter que só vai

desaparecer nos meliponídeos e em *Apis*. Achamos que o fato dos ductos condutores serem achatados é caráter de primitividade por lembrarem na organização, o ducto excretor final das abelhas que não possuem glândulas salivares na cabeça.

Quanto às glândulas salivares torácicas, como sabemos, elas substituem, no adulto, as glândulas de sêda da larva. Segundo pudemos deduzir de nossas observações, as glândulas salivares torácicas mantiveram no decorrer da evolução a sua localização tão constante quanto a sua própria ocorrência. Não se pode, no entanto, dizer o mesmo a respeito da sua morfologia e histologia, as quais apresentam variações que nos permitem estabelecer, entre as abelhas que estudamos, pelo menos três grupos distintos: a) glândulas acinosas; b) glândulas tubulares, tipo *Apinae*; c) glândulas tubulares tipo primitivo, sendo que este último grupo comporta os túbulos tipo *Exomalopsini* e os túbulos longos e ramificados.

Talvez seja conveniente ressaltar, para maior clareza da nossa discussão, que chamamos abelhas primitivas aquelas que estão mais inferiormente colocadas na árvore filogenética de Michener (1944). Este autor estudou uma série de caracteres morfológicos e naturalmente considera que as abelhas que apresentam maior soma destes caracteres semelhantes aos dos seus ancestrais, isto é, primitivos, são também menos evoluídas. Segundo esse esquema, seriam mais evoluídos os *Apidae* e dentre estes os *Apinae*; parece que a respeito deste fato ninguém tem dúvidas. Contudo, as abelhas colocadas mais inferiormente na árvore de Michener (1944) podem apresentar caracteres bem evoluídos.

Glândulas tubulares tipo *Apidae* são encontradas em *Apis*, *Melipona*, *Trigona*, *Dactylurina*, *Meliponula*, *Lestrimelitta*, *Bombus*, *Euplusia* e *Euglossa* (em todas as espécies). Os túbulos são curtos, não ramificados, bem distintos dos ductos coletores e formados por células cúbicas que limitam uma luz interna, central, mais ou menos regular. Os túbulos glandulares das abelhas colocada sem pontos inferiores aos *Apinae* da árvore filogenética (*Nomia*, *Oxaea*, *Perdita*, *Lithurgus*, *Megachile*, *Hypanthidioides*, *Ceratina*, *Ciphomelissa*, etc.) são longos, ramificados, não muito bem distinguíveis dos ductos coletores e com as células secretoras dispostas irregularmente ao redor do lúmen, o qual nem sempre aparece colocado centralmente e parece antes ser prolongamento do lúmen do ducto coletor, conservando o seu calibre regular e a espiralização. Entre estes túbulos e as glândulas alveolares encontramos como intermediários os túbulos dos *Exomalopsini*, formados por células grandes enfileiradas e revestidas por células pequenas e chatas. Convém notar aqui que *Tricholletes* e *Paracolletes* (*Paracolletini*) apresentam o mesmo tipo de organização, para a glândula torácica (Est. 4, fig. 2) que os *Exomalopsini*. Julgamos esse fato interessante porque dentre as nossas abelhas foram as únicas fora da tribo citada que apresentaram tal tipo de organização. *Peponapis*, pertencente à tribo *Eucerini*, faz a transição entre os *Exomalopsini* e as abelhas com glândulas alveolares, pois nessas abelhas encontramos uma glândula salivar torácica túbulo-alveolar, tendo os túbulos a organização dos *Exomalopsini*, e os alvéolos a organização que

aparece em *Xylocopa*. As glândulas alveolares, com a organização já anteriormente descrita aparecem em: *Epicharis*, *Lestis*, *Xylocopa*, *Centris*, *Meroglossa* e Halictinae. É pena que não tenhamos tido à nossa disposição representantes de maior número de tribos dos Apidae, porque ficamos sem saber se as glândulas alveolares são restritas apenas aos Hemisiini, Xylocopini, Euglossini e Centridini.

As glândulas salivares da cabeça, como aquisição mais recente do grupo dos Apinae (em outras abelhas parece que sua aquisição não chegou a consolidar-se), não têm a mesma constância de localização que encontramos nas torácicas mas, em compensação, apresentam a morfologia e histologia da parte secretora muito uniforme. Talvez porque, como aquisição recente, não tiveram ainda tempo para diversificações maiores.

Analizamos até aqui a evolução das glândulas das abelhas no que diz respeito à sua parte secretora; podemos tirar, também, algumas conclusões de comparações da estrutura dos ductos excretores destas glândulas. Como vimos, quando não existem as glândulas salivares da cabeça, o ducto excretor é largo e achatado dorso-ventralmente. Este ducto, que se localiza totalmente dentro da cabeça, recebe um pouco adiante do forâmen occipital os ductos condutores das glândulas torácicas, os quais se originam da fusão de vários ductos coletores.

As glândulas salivares dos Apinae que possuem as glândulas da cabeça podem ser separadas em três grupos. O primeiro está representado pelas diferentes espécies de *Apis* e apresenta nas glândulas salivares torácicas um reservatório do qual parte o ducto condutor da glândula. Os ductos condutores unem-se para formar o ducto excretor antes de passar o forâmen occipital. O segundo grupo, ao qual pertencem os Meliponini e Euglossini, caracteriza-se pela presença de bôlsa salivar no ponto de união dos ductos das salivares torácicas e da cabeça. Não possui reservatório nas glândulas torácicas e os ductos condutores destas não chegam a unir-se em um único, mas terminam independentemente na bôlsa salivar, portanto, depois de terem passado o forâmen occipital, como acontece nas abelhas sem glândulas salivares na cabeça. O terceiro grupo está representado por *Bombus*, cujas glândulas possuem tanto o reservatório como a bôlsa, colocando-se portanto a êsse respeito, como intermediários entre *Apis* e os meliponídeos. Pensamos que a bôlsa salivar seja resto do ducto excretor das abelhas sem glândulas na cabeça, pois a estrutura dêsse ducto é essencialmente a mesma da bôlsa salivar e porque a formação desta já se esboça em algumas abelhas onde o ducto excretor final se apresenta mais estreito no início e no final do seu percurso na cabeça, ficando apenas uma pequena porção largada.

Quanto ao ponto por onde é liberada a secreção salivar, temos a dizer que Michener (1953) considerou caráter primitivo para as larvas a sua eliminação por um orifício circular pequeno e caráter especializado o ducto excretor, terminando em uma fenda larga. Encontramos nos adultos dos Apinae o ducto excretor final das glândulas salivares terminando numa dilatação, o salivário, e nas abelhas mais primitivas terminando em um orifício circular, o que está plenamente de acôrdo com o achado de Michener (1953).

As glândulas mandibulares podem ser separadas em três grupos básicos com vistas à subdivisão do saco glandular e à extensão ocupada pela porção secretora. Encontramos então glândulas cuja superfície é inteiramente recoberta por células secretoras, e glândulas em que essas células se acham restritas a determinadas regiões, deixando então claramente definido um reservatório. Além disso, conforme o desenvolvimento alcançado por estas duas partes, a glândula pode apresentar-se bífida. Se pretendermos ainda levar em conta o grau de desenvolvimento da parte secretora poderemos encontrar subgrupos dentro desses grupos.

Podemos dizer que a tendência evolutiva destas glândulas é a aquisição de uma maior superfície secretora, tanto assim que as abelhas mais primitivas como: *Paracolletes*, *Tricholletes*, *Meroglossa*, *Pseudaugochloropsis*, *Chloralictus*, *Augochlora*, *Megalopta*, *Lasioglossum*, *Augochloropsis*, *Perdita*, *Hypantidioides* e *Creightonella*, as têm totalmente secretoras mas muito pequenas. Em abelhas um pouco mais especializadas encontramos as glândulas que chamamos tipo *Melipona*, isto é, uma massa globular pequena, secretora, localizada superiormente e uma parte maior, inferiormente, formando um reservatório sacular, membranoso. Têm glândulas deste tipo: *Xylocopa*, *Exomalopsis*, *Centris*, *Euglossa*, *Euplusia*, *Eulaema*, *Bombus*, *Melipona*, *Dactylurina*, *Meliponula* e trigonas primitivas. As trigonas superiores (*T. (S.) postica*, *T. (S.) xanthotricha*, *T. (O.) tataira*), *Lestrimelitta limao* e algumas abelhas ditas primitivas (*Lithurgus*, *Megachile*, *Ceratina*, *Ciphomelissa* e *Lestis*) têm glândulas bífidas, portanto resolveram o problema da aquisição de maior superfície glandular, desenvolvendo um outro saco glandular, o qual se coloca na parte superior da cabeça e pode ou não ser totalmente secretor. Mesmo que a superfície glandular propriamente dita (células secretoras) não seja maior neste tipo de glândula, a sua capacidade como reservatório aumenta, uma vez que ambos os sacos são ocos. Somente em *Apis* e *Oxaea* encontramos glândulas totalmente secretoras e grandes. Neste caso há realmente um aumento da superfície atualmente secretora, mas a capacidade da glândula como reservatório fica reduzida. Talvez essas abelhas não tenham, pelo seu tipo de vida, necessidade de estocar grandes quantidades da secreção mandibular para serem usadas de uma só vez. Realmente a rainha de *Apis* utiliza a secreção da sua glândula mandibular à medida que ela vai sendo produzida e além disso, havendo maior quantidade de célula, é de esperar-se que uma maior quantidade de secreção seja conseguida em menor tempo. Os meliponídeos que usam a secreção mandibular para comunicação ou defesa, naturalmente devem ter sempre certa quantidade de líquido mandibular de reserva para ser utilizado na marcação do caminho ou na defesa.

Queremos frisar ainda que, como já havia acontecido com as glândulas salivares da cabeça, vários grupos diferentes de abelhas apresentam o mesmo tipo de glândula mandibular, e a maneira pela qual a tendência evolutiva é alcançada é também a mesma. É interessante que, quando um tipo de glândula que consideramos mais evoluído (glândula bífida, por exemplo) aparece em uma abelha primitiva de um dado

grupo, essa abelha apresenta em relação às suas companheiras caracteres especializados, como é o caso de *Megachile (P.) curvipes*.

As glândulas hipofaríngeas, conforme foi demonstrado atrás, podem ser separadas em três grupos quanto à sua morfologia: a) glândulas cujos ácinos estão agrupados sob a placa hipofaríngea e nesta desembocam individualmente; b) glândulas cujos ácinos se dispõem sob e dos lados da referida placa e desembocam num ducto excretor comum, portanto, formando um cacho curto; c) glândulas cujo ducto excretor é muito longo e com ácinos em todo o seu comprimento, formando assim um cacho longo.

As glândulas do primeiro tipo são consideradas mais primitivas porque se encontram em abelhas menos evoluídas, como: *Paracolletes*, *Trichocolletes*, *Meroglossa*, *Lasioglossum*, *Augochloropsis*, *Nomia*, *Oxaea*, *Perdita*, *Lithurgus*, *Hypantidioides*, *Megachile*, *Creightonella*, *Ceratina*, *Peponapis*, *Ciphomelissa*, *Epicharis*, *Lestis* e *Exomalopsis*. Apesar de tudo, como vemos, esse tipo de glândula tem uma distribuição bastante ampla e mesmo abelhas que, quanto às glândulas salivares e mandibulares, se mostram mais especializadas (*Nomia*, *Megachile*, *Creightonella*) o possuem.

Glândulas do segundo grupo, encontramos apenas em um pequeno grupo de abelhas, algumas das quais bastante primitivas (*Pseudaugochloropsis*, *Augochlora*, *Megalopta*) e outras já bem mais evoluídas pertencem à família Anthophoridae (*Xylocopa*, *Centris*, *Epicharis* e *Euplusia*). É interessante que *Euplusia*, cujas glândulas salivares são do tipo Meliponini, possua contudo, glândulas hipofaríngeas que aproxima de *Centris*, *Xylocopa* e *Epicharis*, enquanto *Euglossa* e *Eulaema* já se ligam a *Bombus* ou aos meliponídeos.

As glândulas do terceiro tipo são, sem dúvida, as mais evoluídas e aparecem apenas nas operárias dos Apidae, ou seja entre as abelhas sociais. Parece-nos óbvio, então, que o maior desenvolvimento que estas glândulas alcançam esteja em relação com a função nutridora que as operárias desempenham pelo menos durante certa fase da vida. Dentro deste último grupo de glândulas podemos considerar duas condições mais evoluídas. Uma delas é a presença em *Apis* de ácinos pluricelulares e outra, a ocorrência em certas trigonas de ducto excretor ramificado.

Quanto ao que se refere às glândulas de cêra e de cheiro, pouco é o que temos a dizer, a não ser que, no que diz respeito às glândulas de cêra, o fato de elas estarem presentes tanto dorsal como ventralmente em *Bombus*, mais uma vez coloca estas abelhas como intermediárias entre *Apis* e Meliponídeos. Por outro lado, como elas são mais desenvolvidas dorsalmente, maior desenvolvimento esse que se caracteriza por maior número de células glandulares, maior quantidade de grânulos no seu interior, parece que o gênero *Bombus* está evolutivamente mais próximo dos Meliponini que dos Apini.

Gostaríamos de chamar atenção para o fato de epitélios secretores do tipo de glândula de cêra e de agrupamentos celulares do tipo da glândula de cheiro serem frequentes em diversas partes do corpo das abelhas

conforme vimos ao fazer a revisão da literatura. Esse fato parece indicar que o que há de aquisição nova nesses tipos de glândulas é o produto glandular e a localização somente.

Queríamos ainda dizer que são poucas as abelhas não sociais que mostram diversidade nas glândulas de acordo com o sexo. Encontramos essa diversificação apenas em *Oxaea*, *Epicharis*, *Xylocopa* e *Centris* e somente no que se refere à glândula mandibular, sendo as demais em tudo iguais. Nas abelhas sociais, exceto em *Bombus*, onde as castas ainda não estão tão diferenciadas, como nos Apinae, sempre aparecem diferenças, em maior ou menor escala, atingindo ou não todas as glândulas. Parece, contudo, que mesmo nessas abelhas as glândulas que são mais frequentemente atingidas são as mandibulares; isto se não levarmos em conta as hipofaríngeas que constituem aqui, pela função que desempenham, um caso especial. Naturalmente a ausência de diversificação glandular entre os sexos, ou entre as castas indica uma ausência de diversificação também no comportamento dos diferentes indivíduos do grupo, pelo menos quanto às atividades para as quais os produtos glandulares são necessários.

CONCLUSÕES

Do que acabamos de relatar e discutir, algumas conclusões interessantes podem ser tiradas quanto ao curso evolutivo seguido pelos Apoidea, pelo menos no que diz respeito às suas glândulas exócrinas.

Podemos deduzir de nossas investigações que, em se tratando das glândulas, a tendência geral da evolução é no sentido da aquisição de uma maior superfície ativamente secretora. Assim, as Apinae são dentre todas as abelhas que examinamos, as que têm glândulas proporcionalmente maiores. Talvez a única exceção seja a glândula de cêra, que se apresenta mais desenvolvida em *Bombus* do que nos Meliponini e Apini, que seguramente compreendem abelhas mais especializadas. Porém a capacidade de transformarem alimento em cêra é um fato a ser estudado.

Consideramos, pelos resultados obtidos, que os caracteres mais evoluídos são: 1. existência de glândulas salivares na cabeça; 2. glândulas torácicas com túbulos curtos, não ramificados; 3. ducto excretor salivar fino e cilíndrico terminando em uma dilatação (salivário); 4. glândulas hipofaríngeas em cacho longo; 5. porção secretora da glândula mandibular bem desenvolvida; 6. presença de glândulas de cêra; 7. ausência de glândulas de cheiro nas operárias das abelhas sociais; 8. diferenças glandulares entre as castas. Em contraposição, achamos poder considerar como caracteres bem primitivos: 1. ausência de glândulas salivares na cabeça; 2. glândulas torácicas com túbulos longos e ramificados; 3. ducto excretor salivar largo e achatado, terminando por um orifício circular pequeno; 4. glândulas hipofaríngeas pouco desenvolvidas e cada alvéolo com desembocadura individual; 5. porção secretora de glândula mandibular muito reduzida; 6. ausência de glândula de cêra; 7. presença de glândulas de cheiro nas operárias das abelhas sociais; 8. ausência de diferenças glandulares entre as castas.

TABELA II

Resumo das conclusões quanto à primitividade e especialização de caracteres

<i>Caráter</i>	<i>Primitivo</i>	<i>Especializado</i>
1. Gls. salivares da cabeça	ausentes	presentes
2. Túbulos das gls. salivares torácicas	longos, ramificados	curtos, simples
3. Duto excretor salivar	largo, achatado, terminando em orifício circular pequeno	fino, cilíndrico, terminando em dilatação (salivário)
4. Reservatório das gls. salivares torácicas	presente	ausente
5. Bólsa salivar da cabeça	presente	ausente
6. Glândulas hipofaríngeas	restritas à placa hipofaríngea	em cacho longo
7. Porção secretora da gl. mandibular	relativamente pequena	bem desenvolvida
8. Gls. de cêra	ausentes	presentes
9. Gls. de cheiro nas operárias	presentes	ausentes
10. Diversificação glandular entre sexos ou castas	ausente	presente
11. Duto excretor axial das gls. hipofaríngeas	ramificado	não ramificado

A princípio, no início de nossas investigações, pareceu-nos possível traçar uma linha evolutiva de complexidade crescente, e sempre seguindo mais ou menos o mesmo plano, entre as abelhas consideradas mais primitivas e as colocadas no ápice de escala filogenética. Porém, com o exame de maior número de famílias (só não conseguimos nenhuma abelha das famílias Melittidae e Fidelidae) e maior número de exemplares de cada família, nossa opinião mudou. Vimos que várias vezes, no decorrer da evolução, a aquisição de um caráter que consideramos especializado, foi tentado, embora nem sempre tenha sido atingido o êxito total. É o caso das glândulas salivares da cabeça. Vimos ainda que alguns casos de evolução paralela surgiram. Por exemplo, os Paracolletini são abelhas consideradas muito primitivas e têm glândulas salivares torácicas tubulares, tipo Exomalopsini. Os Halictinae as têm alveolares, dando idéia que este tipo originou-se do primeiro. Entre abelhas consideradas mais evoluídas (Anthophoridae) vemos surgir a mesma

cousa. Os Exomalopsini têm glândulas tubulares e os Eucerini, Hemisini, Xylocopini e Centridini as têm alveolares, novamente parecendo indicar que algum ancestral tipo *Exomalopsis* deu origem a esses grupos, e aqui a transição é ainda mais nítida porque *Peponapis* sp. (Eucerini) tem glândulas túbulo-alveolares.

Por tudo isso, concluímos que o estudo da morfologia e histologia das glândulas permite melhor estabelecer as relações intra-grupos que inter-grupos, isto é, quais os caminhos evolutivos seguidos dentro de cada tribo ou sub-família. Em parte isto é lógico porque a estrutura das glândulas é no conjunto característica adaptativa podendo mudar brusca e rapidamente conforme os hábitos do inseto. Apesar disso, algumas conclusões de âmbito geral foram possíveis tanto assim que tentamos construir uma árvore filogenética incluído tôdas as abelhas que estudamos e mostrando as suas interrelações e grau de evolução atingido, conforme discutiremos mais tarde.

Entre os Apinae sociais, por exemplo, podemos distinguir diferentes níveis evolutivos. No que diz respeito às glândulas salivares, vemos que *Bombus*, possuindo tanto o reservatório na glândula torácica, como a bolsa salivar na cabeça, coloca-se como mais primitivo e exatamente no ponto de divergência entre *Apis* (com reservatório) e meliponíneos (*Meliponula*, *Lestrimelitta*, *Dactylurina*, *Melipona* e *Trigona*), com bôlsa salivar. Aliás, isto está perfeitamente de acôrdo com os achados fósseis de Cockerell (1909), segundo os quais o ancestral comum aos Apini e Meliponini seria uma abelha do tipo *Bombus*. Sendo assim, nos Apini teria regredido e desaparecido a bolsa salivar, enquanto nos Meliponini teria desaparecido o reservatório.

O reservatório das glândulas torácicas só foi encontrado em *Bombus* e *Apis*; nenhuma outra abelha evolutivamente abaixo ou acima destas o apresenta. Parece ser, portanto, uma aquisição daquela abelha (tipo *Bombus*) que teria originado as atuais *Bombus*, *Apis* e meliponíneos. Talvez uma aquisição sem grande significado adaptativo, porque foi logo eliminada pela seleção. Consideramos que a êste respeito *Apis* é menos especializada que os meliponíneos.

A bôlsa salivar, por outro lado, parece ser um resíduo do ducto salivar largo e achatado, das abelhas primitivas, portanto, uma estrutura residual em fase final de eliminação. Essa estrutura não parece ter qualquer significado funcional para as abelhas que a possuem, pois não poderia sequer, pela sua própria organização anatômica, servir de reservatório para a secreção salivar. Achamos, portanto, que a sua ausência em *Apis* lhe dá vantagem evolutiva em relação aos meliponíneos.

Parece-nos, ainda, que a união dos ductos coletores das glândulas salivares torácicas antes de passarem o forâmen occipital (Apini) é uma condição mais evoluída que aquela da união dentro da cabeça na bôlsa salivar, visto que nas abelhas primitivas, sem as glândulas salivares da cabeça, os ductos condutores terminam independentemente do ducto excretor, já dentro da cavidade cefálica.

Convém, talvez, lembrar mais uma vez que durante toda a nossa exposição usamos para as nossas abelhas a colocação sistemática dada por Michener (1944) na falta de outra mais recente que abrangesse todos os Apoidea, procuramos no entanto, não ignorar que muitas alterações foram posteriormente feitas à classificação de Michener (1944). Por exemplo, segundo Moure (1950), a família Apidae ficaria constituída apenas pelos Euglossinae, Bombini, Meliponini e Apini, enquanto os Apidae (sentido de Michener, 1944) restantes passariam a formar a família Anthophoridae, ficando os Exomalopsini colocados mais ou menos no ponto de separação entre as duas famílias. Baseados nos nossos estudos das glândulas salivares, podemos dizer que há razão para uma aproximação maior entre os Euglossini e as abelhas sociais.

Euplusia tem as glândulas salivares do tipo evoluído (*Melipona*), mas quanto à glândula hipofaríngea aproxima-se dos Anthophoridae. Seria a este respeito o elo de ligação entre as duas famílias. Dentro dos Euglossini há, por assim dizer, em cada novo gênero uma nova aquisição. Assim *Eulaema* já apresenta as glândulas hipofaríngeas em forma de cacho e em *Euglossa* já surgem as glândulas de cêra, portanto a passo e passo este grupo se aproxima de *Bombus*.

Algumas espécies de *Centris* apresentam expansões unilaterais do ducto salivar, que podem ser interpretadas como prenúncio da glândula salivar da cabeça. Se por esse motivo poderiam, talvez, aproximar-se dos apídeos, tem contudo glândulas salivares torácicas que dêles as afastam. As glândulas salivares torácicas de *Centris* são do tipo alveolar unicelular, o qual tem uma distribuição bastante restrita (*Melissodes*, *Epicharis*, *Lestis*, *Xylocopa* e *Centris*). Essas abelhas formam, pela estrutura de suas glândulas torácicas, um grupo à parte dos Anthophoridae, a maioria dos quais (Emphorini, Ceratini e Ericrocini) tem glândulas tubulares do tipo primitivo.

Como já dissemos, encontramos frequentemente dados do que poderíamos chamar evolução paralela. Glândulas tubulares do tipo *Exomalopsis* encontramos em Paracolletini, em *Meroglossa* e muitos halictídeos (Tabela II). Neste caso a evolução parece ter seguido o mesmo curso que entre os Anthophoridae, isto é, as glândulas alveolares derivando das glândulas tubulares, visto que os halictídeos são considerados mais evoluídos que os coletídeos.

Quanto à origem das glândulas tubulares primitivas (isto é, túbulos longos e ramificados), podemos imaginar que foi a mesma das alveolares. Lembramos que um ducto intracelular percorre a periferia das células que ficam enfileiradas para formar o túbulo e daí é fácil imaginar a passagem para um tipo de túbulo onde a bainha externa de células se perde, mas a disposição irregular das células secretoras à volta do ducto coletor foi conservada. Assim, das glândulas tipo *Exomalopsis* dos coletídeos derivariam, de um lado, as glândulas alveolares da maioria dos halictídeos, e de outro, as tubulares primitivas das demais abelhas. As glândulas tubulares primitivas teriam dado origem às tubulares dos Apidae, apenas por uma disposição mais regular das células em torno do lúmen ou ducto coletor.

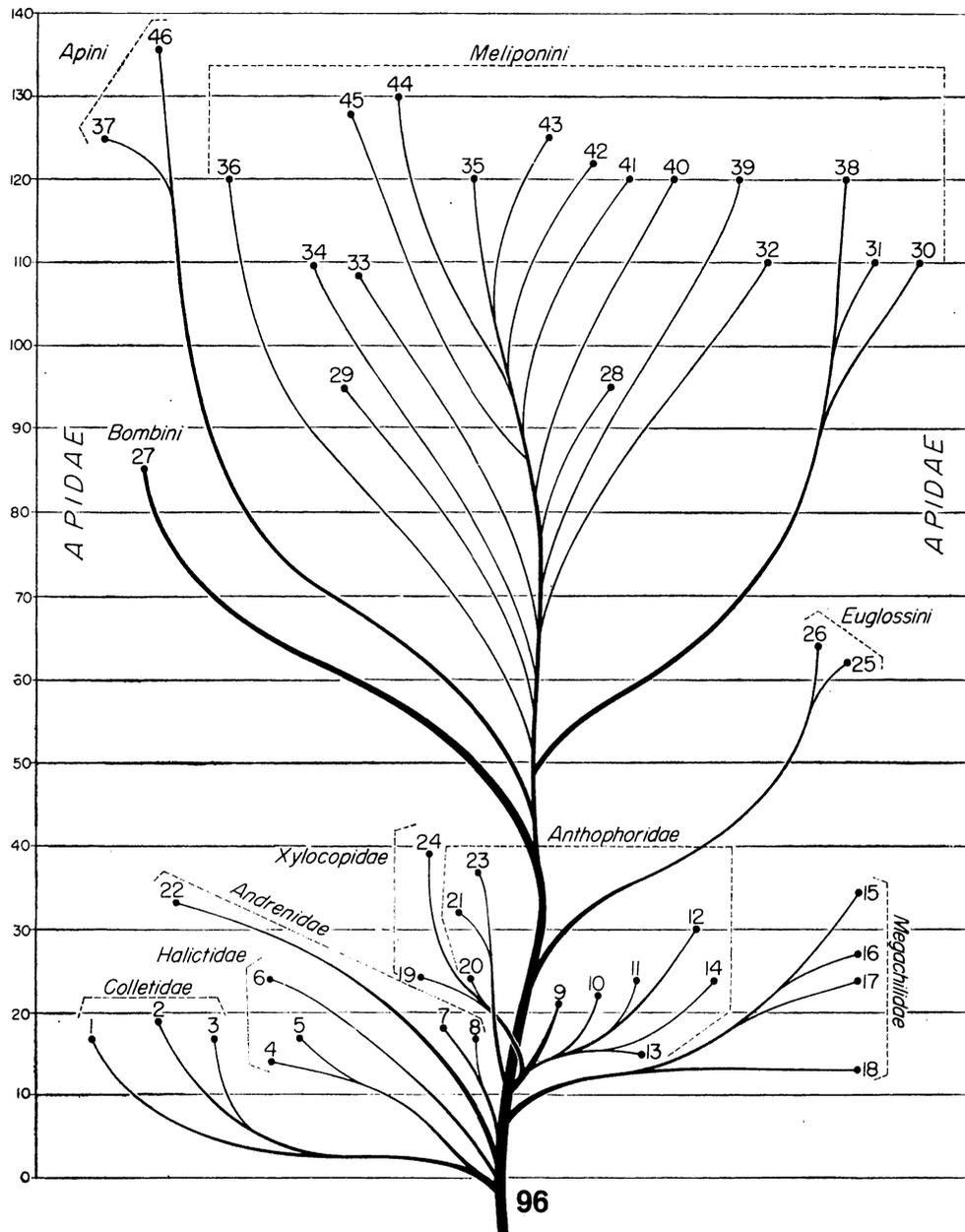


Fig. 96: Diagrama das relações filogenéticas de alguns Apoidea e grau de desenvolvimento relativo de algumas glândulas: 1, *Trichocolletes venustus*, *Paracolletes tuberculatus*; 2, *Meroglossa torrida*; 3, *Heterapoides bacillarius*; 4, *Augochloropsis brachycephala*; 5, *Augochlora*, *Pseudaugochloropsis graminea*, *Lasioglossum*, *Halictus* sp., *Megalopta* sp.; 6, *Nomia pulchribalteata*; 7, *Perdita lacteipennis*; 8, *Psaenithya atriventris*; 9, *Paratetrapedia* sp., *Tapinotaspoides tucumana*, *Exomalopsis*; 10, *Me-*

Vemos então que sempre que um determinado caráter aparece num dado grupo de abelhas, a linha seguida é mais ou menos a mesma. Assim foi com a passagem de glândulas tubulares para alveolares, assim foi com o aparecimento das glândulas salivares da cabeça, cuja aquisição foi tentada pelos Nomiinae, Megachilini e *Centris*. Essas glândulas sempre surgiram como evaginações do ducto salivar final dentro da cabeça, seguindo o mesmo esquema até hoje seguido durante o desenvolvimento pós-embriônico. Sempre surgiram também como uma especialização nos representantes mais evoluídos do grupo.

Até aqui temos apresentado apenas as conclusões que nos permitem tirar as glândulas salivares. Passaremos, agora, às demais glândulas.

As glândulas hipofaríngeas, na nossa opinião, foram as que seguiram uma linha evolutiva mais constante, mais de acôrdo com uma evolução ortogenética. O tipo mais primitivo é encontrado em tôdas as abelhas que examinamos dos Colletidae, Halictidae, Andrenidae, Halictinae que as apresentam em cacho curto (*Pseudaugochloropsis*, *Lasioglossum* (*Chloralictus*), *Augochlora*, *Megalopta*, etc.). Este fato mais uma vez vem confirmar que Halictidae, embora seja uma família de abelhas primitivas, forma um grupo muito diversificado em que muitas especializações surgiram tanto no que diz respeito à anatomia, mas mais no que se refere à biologia.

As glândulas em cacho curto podem ser consideradas como intermediárias entre o tipo mais primitivo e o mais evoluído. Só tornam a aparecer entre os Anthophoridae mais evoluídos, ou seja, em *Xylocopa* e *Centris*. Entre os Xylocopini encontramos abelhas que, como *Lestis*, ainda têm a glândula com desembocadura individual para cada célula, e abelhas (*Xylocopa*) em que ela se apresenta em cacho.

Glândulas em cacho longo só aparecem nos Apidae, de *Euglossa* e *Eulaema* em diante, porque *Euplusia* ainda a possui do tipo anterior. Mesmo em *Euglossa* embora o ducto excretor já seja facilmente visível e não se achem mais os alvéolos mascarando-o, o cacho formado é ainda bastante curto.

Achamos, quanto a estas glândulas, que alvéolos pluricelulares, como ocorre em *Apis*, é um caráter mais evoluído que alvéolos unicelu-

litoma segmentaria; 11, *Ciphomelissa diabolica*; 12, *Epicaris*; 13, *Peponapis* sp.; 14, *Melissodes nigroenia*, *Tigater analis*; 15, *Megachile*; 16, *Creightonella frontalis*; 17, *Lithurgus* sp.; 18, *Hypantidioides gregaria*; 19, *Lestis bombylans*; 20, *Ceratina curcubitae*, *Allodapula similima*, *Exoneura hamulata*; 21, *Centris* (*M.*) *collaris*; 22, *Oxaea flavescens*; 23, *Centris* (*P.*) *fuscata*; 24, *Xylocopa* (*S.*) *nogueirai*; 25, *Euplusia*, *Eulaema*; 26, *Euglossa*; 27, *Bombus*; 28, *Dactylurina staudingeri*; 29, *Meliponula bocandei*; 30, *M. marginata*; 31, *M. scutellaris*; 32, *Trigona* (*Plebeia*) *droryana*; 33, *Lestrimelitta*; 34, *Trigona* (*Hypotrigona*) *araujoi*; 35, *Trigona* (*T.*) *spinipes*, *T.* (*T.*) *hyalinata*; 36, *T.* (*F.*) *freiremaiai*, *T.* (*F.*) *silvestrii*; 37, *Apis florea*; 38, *M. rufiventris*, *M. quadrifasciata*; 39, *Trigona* (*Tetragonisca*) *jaty*; 40, *T.* (*Partamona*) *cupira*; 41, *T.* (*Cephalotrigona*) *capitata*; 42, *T. f. fulviventris*; 43, *T.* (*T.*) *amalthaea*; 44, *T.* (*Oxytrigona*) *tataira*; 45, *T.* (*Scaptotrigona*) *postica*, *T.* (*S.*) *xanthotricha*, *T.* (*S.*) *bipunctata*; 46, *Apis mellifera*, *A. dorsata*, *A. carana*.

TABELA III

Sub-família ou Tribu	Espécie	Gls. salivares	Gls. hipofaríngeas
Paracolletini	<i>Trichocolletes venustus</i>	só no tórax; tipo	desembocadura
	<i>Paracolletes tuberculatus</i>	Exomalopsini	individual
Hylaeinae	<i>Meroglossa torrida</i>	só no tórax; alveo- lares	idem
Hallictinae	<i>Pseudogochloropsis graminea</i>	idem	cacho bem curto
	<i>Augochlora aurinasis</i>	idem	idem
	<i>Megalopta</i> sp.	idem	idem
	<i>Lestoglossum versatum</i>	idem	idem
	<i>Augochloropsis brachycephala</i>	idem	desembocadura individual
Nomiinae	<i>Nomia pulchribalteata</i>	esbogo na cabeça; no tórax, túbulos longos e ramifi- cados	idem
Oxaeinae	<i>Oxaea flavescens</i>	só no tórax; túbu- los longos e ra- mificados	idem
Panurgini	<i>Perdita lactetennis</i>	idem	idem
Lithurginae	<i>Lithurgus</i> sp.	idem	idem
Anthidiinae	<i>Hypantidioides gregaria</i>	idem	idem
Megachilini	<i>Megachile (P.) curvipes</i>	glândula primitiva na cabeça; túbu- los longos e ra- mificados no tó- rax	idem
	<i>Creightonella frontalis</i>		idem
Ceratinini	<i>Ceratna curcubitae</i>	só no tórax; túbu- los longos e ra- mificados	idem
Ericrocini	<i>Ciphomellssa diabolica</i>	idem	idem
Exomalopsini	<i>Exomalopsis auropilosa</i>	só no tórax; túbu- los tipo Exoma- lopsini	idem
Eucerini	<i>Peponapis</i> sp.	só no tórax; túbu- lo alveolar	idem
Hemisiini	<i>Epicharis (E.) rustica flava</i>	só no tórax; alveo- lar	idem
Xylocopini	<i>Lestis bombylans</i>	idem	idem
	<i>Xylocopa (S.) nogueirai</i>	idem	cacho bem curto
Centridini	<i>Centris (M.) pectoralis</i>	idem	idem
	<i>Centris (H.) tarsata</i>	esbogo na cabeça; no tórax, alveolar	idem
Euglossini	<i>Euplusia violacens</i>	cabeça e tórax; tú- bulos curtos e	cacho bem curto
	<i>Eulaema nigrita</i>	simples	cacho curto
	<i>Euglossa cordata</i>		idem
Bombini	<i>Bombus atratus</i>	idem	idem
Meliponini	<i>Meliponula bocandei</i>	idem	cacho longo
	<i>Dactylurina staudingeri</i>	idem	idem
	<i>Lestrimelitta limao</i>	idem	idem
	<i>Melipona marginata</i>	idem	idem
	<i>Trigona fulviventris</i>	idem	idem
	<i>Trigona (Part.) cupira</i>	idem	idem
	<i>Trigona (Oxy.) tataira</i>	idem	idem
	<i>Trigona (Trig.) amalthea</i>	alvéolos no tórax cabeça e tórax; tú- bulos curtos e	idem
Apini	<i>Apis florea</i>	simples	idem
	<i>Apis dorsata</i>	idem	idem
	<i>Apis mellifera ligustica</i>	idem	idem

Gls. mandibulares	Gls. de cêra	Gls. de cheiro	Diferenças entre sexos e castas
pequenas e total- mente secretoras	—	—	não há
idem	—	—	não há
idem	—	—	não há
idem	—	—	não há
idem	—	—	não há
tamanho médio; totalmente secretora	—	—	—
grande; totalmente secretora	—	—	entre sexos
pequena; total- mente secretora	—	—	—
bífida	—	—	—
pequena; total- mente secretora	—	—	—
bífida	—	—	não há
pequena; total- mente secretora	—	—	não há
bífida	—	—	—
idem	—	—	—
tipo <i>Melipona</i>	—	—	não há
tamanho médio; totalmente secretora	—	—	—
tipo <i>Melipona</i>	—	—	entre sexos
idem	—	—	—
idem	—	—	entre sexos
idem	—	—	entre sexos
idem	—	—	entre sexos
idem	—	—	—
idem	—	—	—
idem	tergito VII	—	—
idem	tergitos IV a VII;	presente em tôdas	não há
idem	esternitos IV a	as castas	
idem	VII	presente na rainha	não há
idem	idem	—	—
bífida	idem	—	—
tipo <i>Melipona</i>	idem	presente na rainha	não há
tamanho médio; totalmente secretora	idem	—	—
tipo <i>Melipona</i>	idem	presente na rainha	entre castas
bífida	idem	idem	idem
tipo <i>Melipona</i>	idem	idem	—
pequena; total- mente secretora	idem	idem	—
tamanho médio; totalmente secretora	idem	—	—
idem	idem	idem	entre castas

lares, como ocorre entre as demais Apidae e, aliás, tôdas as demais abelhas. Pensamos também que a presença de um ducto excretor hipofaríngeo ramificado, como ocorre em *T. (S.) postica*, *T. (S.) xanthotricha*, *T. (T.) amalthea*, é da mesma forma condição mais evoluída que a do ducto indiviso das demais Apidae.

Achamos que as glândulas hipofaríngeas apresentam uma estrutura em geral muito mais uniforme devido a exercerem funções de importância relativamente pequena nas abelhas solitárias e que por isso mesmo só alcançam maior desenvolvimento e complexidade nas abelhas sociais.

Quanto às glândulas mandibulares, achamos ainda que a condição mais evoluída é a de aquisição de maior superfície ativamente glandular. Naturalmente o problema pode ser resolvido de diversas maneiras. Pode a glândula apresentar tôda a superfície formada por células secretoras, ficando o lúmen da glândula como único reservatório e pode a porção secretora, independentemente do reservatório, desenvolver-se formando um novo saco glandular. Devemos encarar essas maneiras diferentes usadas pela evolução para resolver o problema em relação com as funções desempenhadas pela glândula e a biologia da abelha. Parece óbvio, por exemplo, que a presença de um reservatório, às vêzes, bem grande em comparação à porção propriamente secretora, deve estar relacionada com a necessidade de estocar quantidades relativamente grandes de secreção.

As glândulas mandibulares de todos os Colletidae e Halictidae (com exceção de *Nomia*) que examinamos não possuem reservatório e são muitíssimo reduzidas. Outras abelhas colocadas mais alto na escala evolutiva também apresentam êsse tipo de glândula. *Oxaea*, contudo, tem as glândulas mandibulares enormes e embora não possua um reservatório, a luz do saco glandular é suficientemente grande para guardar quantidades apreciáveis de secreção.

Glândulas com reservatório funcionalmente distintos encontramos apenas de Anthophoridae em diante. Costumamos chamar a estas glândulas, tipo *Melipona*, porque foi nesta abelha que primeiro a encontramos. Tal glândula aparece nos Hemisiini, Xylocopini, Exomalopsini, Euglossini, Bombini, e em alguns Meliponini.

Em *Apis*, a glândula é totalmente secretora e grande, de modo que a quantidade de secreção que o saco glandular pode guardar no seu interior é também relativamente grande.

Alguns Meliponini têm glândulas tipo *Melipona*. Estão neste grupo as próprias melíponas, *Dactylurina*, *Meliponula* e algumas trigonas.

Pensamos poder separar as trigonas em dois grupos quanto às glândulas mandibulares. O grupo que consideramos primitivo (*T. (H.) araujoii*, *T. (F.) freiremaiai*, *T. (P.) cupira*, etc.) tem glândulas do tipo *Melipona* e não usam na comunicação o método de marcar o caminho para a fonte de alimentação com gotas de perfume. O grupo evoluído compreende as trigonas com glândulas bífidas e comunicação pelo método de marcação (*T. (O.) tataira*, *T. (S.) postica*, *T. (S.) xanthotricha*, *T. (S.) bipunctata*). Consideramos, estas últimas trigonas até mais especializadas do que *Apis*, nêsse particular.

Glândulas mandibulares bífidas não são privilégio apenas das trigonas superiores; elas aparecem várias vezes no decorrer da evolução em vários grupos diferentes de abelhas, como nas Megachilidae, Ceratinini e Ericrocini. Quanto aos Megachilidae, já vimos que se trata de um grupo de abelhas bastante especializadas e o mesmo acontece com o representante que examinamos dos Eritrocini (*Ciphomelissa*) que é uma abelha parasita, muito rara e também muito especializada. Queremos crer que mais uma vez o aparecimento de glândulas bífidas nessas abelhas é um caso de evolução paralela que deve estar de alguma forma relacionada com a biologia dos animais que as possuem.

De tudo que já foi dito, parece claro que dentre todos os Apoidea a família mais evoluída é Apidae e que dentro desta, *Apis* e trigonas superiores (subgêneros *Scaptotrigona*, *Oxytrigona*, *Cephalotrigona*) estão no ápice da escala evolutiva, cada uma à sua maneira.

Dissemos que *Bombus*, no que se refere às glândulas salivares, se coloca numa posição intermediária entre Apini e Meliponini. O mesmo sucede em relação às glândulas de cêra que possui, tanto dorsalmente como ventralmente. Em *Apis* regrediram as dorsais; em meliponídeos, as ventrais.

As glândulas de cheiro estão presentes em *Bombus*, em operárias de *Apis* e em rainhas de *Melipona* e *Trigona*. A função da glândula de cheiro é, como já vimos, produzir uma substância odorífera que é característica da colmeia e permite o reconhecimento dos seus habitantes. Em *Melipona* e *Trigona*, essa função parece ser desempenhada pela secreção da glândula mandibular, daí essa glândula ter desaparecido nas operárias dessas abelhas, as quais seriam nêsse pormenor mais avançadas que *Apis*. A permanência da glândula de cheiro na rainha seria explicável pelo fato de ser, esta casta, sempre menos especializada que a das operárias, já que serve exclusivamente à reprodução da colônia. A rainha é especializada para postura e porisso seus ovários e aparelho genital são altamente desenvolvidos. Já as operárias têm órgãos especializados para os diversos tipos de serviços necessários à comunidade. Isto é possível apesar dêstes indivíduos pertencerem à mesma espécie e serem as operárias filhas da rainha da colônia porque indivíduos que executam funções diferentes não estão sujeitos às mesmas pressões evolutivas. Nêste caso, operárias e rainhas evoluem como se fossem espécies e não castas independentes.

Para finalizar, desejamos ainda deixar claro que julgamos a diversificação sexual ou das castas no que diz respeito às glândulas como caráter evoluído. No caso das castas das Apidae sociais, sempre que a divisão de trabalho se encontra já bem definida e estabelecida dentro da colônia, exercendo cada uma funções específicas em que tais ou quais glândulas podem tornar-se desnecessárias, é lícito esperar que a atuação da seleção tenda a eliminá-las e elas estarão presentes apenas nos animais que estiverem, por condições especiais de sua biologia, fora da ação da seleção, ou onde ela ainda não teve tempo de agir.

Tendo em vista o que acabamos de dizer, julgamos, então, poder construir uma árvore filogenética ou melhor, refletir as nossas observações sobre a árvore filogenética de Michener de maneira a resumir as nossas conclusões sobre a evolução das abelhas estudadas. Para objetivar melhor o nosso propósito resolvemos atribuir valores de 1 a 20 para cada tipo de glândula considerado, sendo os valores maiores atribuídos para os tipos considerados mais especializados. Por exemplo, dentro das variações apresentadas pela glândula hipofaríngea aquelas que apresentam desembocadura individual de suas células foram as que receberam menores notas (2,0), porque consideramo-las mais primitivas, e as que receberam maiores (20,0) foram as glândulas em cacho longo e ramificado ou as com alvéolos pluricelulares que consideramos igualmente evoluídas. À ausência de uma determinada glândula atribuímos valor zero. E naturalmente atribuímos os mesmos valores para glândulas que julgamos acharem-se no mesmo nível evolutivo. Por exemplo, achamos que glândulas salivares do tipo evoluído na cabeça, salivares torácicas com túbulos curtos e simples, glândulas hipofaríngeas em cacho e não ramificado, glândulas mandibulares tipo melípona, presença de glândulas de cêra na rainha e operárias, presença de glândula de cheiro só nas operárias são características igualmente evoluídas e portanto atribuímos a todas elas mesma nota (15,0). Levamos também em conta a existência ou não de diferenças entre as castas, porque acreditamos que a diversificação das castas seja importante característico evolutivo.

Os valores atribuídos nos diferentes tipos de glândulas, foram os seguintes:

a. Glândula salivar da cabeça:

ausência	zero
prejúncio	5,0
tipo primitivo	10,0
tipo evolutivo	15,0

b. Glândula salivar do tórax:

tipo Exomalopsini	5,0
túbulo alveolar	6,0
alveolar	7,0
túbulos longos e ramificados	10,0
túbulos curtos e simples	15,0

c. Glândulas hipofaríngeas:

desembocadura individual	2,0
cacheo bem curto	5,0
cacheo curto	12,0
cacheo longo e não ramificado	15,0

cacho longo e não ramificado	20,0
cacho longo e não ramificado com alvéolos pluricelulares	20,0
d. Glândula mandibular:	
pequena e não totalmente secretora	2,0
pequena e totalmente secretora	5,0
média totalmente secretora	7,0
bífida, pequena, com poucas células secretoras	12,0
tipo melípona	15,0
grande e totalmente secretora	16,0
bífida tipo <i>Scaptotrigona</i>	18,0
bífida tipo <i>Oxytrigona</i>	20,0
e. Glândula de cêra:	
ausência	zero
só no 7.º tergito	2,0
dorsal e ventral	10,0
só de um lado	20,0
f. Glândulas de cêra nas castas:	
presença em tôdas as castas	5,0
presença nas operárias e rainhas	15,0
presença só nas operárias	20,0
g. Glândulas de cheiro:	
ausência	zero
presença nas operárias	15,0
presença nas operárias e rainha	10,0
presença só nas rainhas	20,0
h. Diferença entre as castas:	
não há diferença	zero
diferença entre macho e fêmea	5,0
diferença entre operária, rainha e macho	15,0

Para refletir êsses valores sôbre os do diagrama de relações filogenéticas colocamos em escala vertical valores de zero a 140. Os valores atribuídos às glândulas de cada abelha foram somados e a altura atingida pelo ramo correspondente foi dada por êsse total e medida na escala vertical. A seqüência de diversificação, ou seja, a ordem

de saída dos ramos laterais foi feita baseada em Michener (1944) para as abelhas inferiores e em Kerr & de Lello (1962) para os Apinae sociais. As únicas modificações que fizemos foram as seguintes: fizemos os Halictinae derivar dos Colletidae devido à existência de glândulas salivares torácicas tipo Exomalopsini nêstes últimos e de glândulas alveolares nos primeiros. Da mesma maneira fizemos os Exomalopsini, Eucerini, Hemisiini e Xylocopini derivar de um tronco comum pelo mesmo motivo. Os resultados obtidos estão na figura 96.

Podemos ver que as abelhas mais evoluídas quanto às glândulas estudadas são *Apis mellifera*, *A. cerana* e *A. dorsata* (136), seguidas de perto por *Trigona (Oxytrigona)* (130). Vemos ainda que as abelhas sociais se distanciam muitíssimo das não sociais ou daquelas com estruturas sociais em processo de estabelecimento. A abelha não social que alcançou valor maior foi *Xylocopa* com 39, enquanto a mais primitiva das sociais (*Bombus*) alcançou 85. Aliás, há um grupo de abelhas não sociais, mas possivelmente subsociais, que se aproximou bastante das sociais, foi o das Euglossini (64), o que justifica a sua inclusão nos Apidae. Essa coincidência parece indicar que as glândulas que estudamos têm grande valor para a vida em sociedade daí o alto grau de especialização que alcançaram no grupo das sociais.

Outra cousa para a qual desejamos chamar atenção é que uma abelha pode ter grande soma de caracteres ditos primitivos e porisso ser designada como tal, mas desde que essa abelha ainda hoje existe, é porque está bem adaptada a um certo nicho ecológico. Nessa adaptação pode ter adquirido uma certa quantidade de caracteres especializados, os quais podem mesmo ser tão especializados quanto os das abelhas evoluídas. Portanto, sem as devidas cautelas e considerações, a designação abelha primitiva poderá ser um tanto perigosa. Entre os Halictidae, por exemplo, grupo considerado primitivo, aparece organização social de nível bastante alto. Quanto às glândulas podemos dizer que os Megachilidae exemplificam o que dissemos atrás. Cousa semelhante ocorre se levarmos em conta o grau de desenvolvimento da musculatura mandibular; nêsse sentido *Apis* é mais "primitiva" que *Xylocopa* cujos ninhos são construídos em buracos feitos na madeira intacta para o que essa abelha necessita de forte musculatura mandibular (Sakagami, no prelo). Portanto, sendo as glândulas na sua maioria características adaptativas, o desenvolvimento maior de uma delas, ou de tôdas, pode possibilitar ao indivíduo a aquisição de novos hábitos mesmo quando as características restantes permanecem primitivas.

Antes de encerrar definitivamente as nossas conclusões, queríamos deixar claro que em algumas abelhas não foi possível fazer observações completas, especialmente no que diz respeito às diferenças entre as castas; nêste caso assumimos que as cousas seriam de tal ou qual forma de acôrdo com as abelhas que lhe são próximas, biologia do animal, etc.. Foi o que aconteceu com *Lestrimelitta limao* no que se refere às glândulas de cêra. Não nos foi possível analisar essas abelhas quanto a essas glândulas, mas assumimos que elas estão presentes da mesma maneira

que nos outros meliponídeos. Também não nos foi possível verificar se machos de *M. scutellaris* possuem glândulas de cêra, mas como Drory (1873) afirma que sim, assumimos que elas as tem.

Finalizando, queremos esclarecer que a nossa finalidade foi apenas a de contribuir com uma característica definitiva — glândulas — para a construção de uma melhor árvore filogenética para abelhas.

RESUMO

Com o fito de trazer mais alguns esclarecimentos sôbre o caminho seguido pelas abelhas em sua evolução, estudamos nêste trabalho a morfologia, localização, histologia e desenvolvimento de algumas glândulas dêsses himenópteros. Tomamos para essa pesquisa abelhas das mais primitivas até às mais altamente colocadas na escala filogenética. Seguimos, para a colocação de um dado tipo de abelhas em um grupo mais primitivo ou mais especializado, a técnica de Michener (1953), considerando os caracteres que aparecem nas abelhas primitivas como menos evoluídos.

A Tabela II resume os resultados que conseguimos em nossas investigações. Nêla não estão representadas tôdas as abelhas que examinamos, apenas os exemplares mais característicos de cada grupo, ou os que dentro do grupo apresentem divergências.

Baseados nêsses resultados pudemos construir uma outra (Tabela III) que resume as conclusões a que nos levou o estudo que acabamos de realizar com os Apoidea.

As abelhas que revelaram estruturas glandulares que julgamos primitivas, foram por nós consideradas como tais e vice-versa.

A figura de frontispício resume a localização das glândulas estudadas; trata-se de uma representação esquemática do que acontece em *Apis*.

As glândulas salivares torácicas do tipo alveolar, ou tubulares tipo *Exomalopsis*, constituem um caso à parte na evolução das abelhas, que não conseguimos relacionar com nenhuma característica dos grupos que as apresentam.

As vêzes foi possível estabelecer com relativa precisão o caminho seguido pela evolução, mas na maioria dos casos limitamo-nos a constatar os fatos, abstenendo-nos de propor qualquer esquema evolutivo por acharmos que nossos dados são, para isso, insuficientes.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi executado no Laboratório de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro. Sua realização foi possível graças à doação de fundos e instrumentos feita a êste laboratório pelo Conselho Nacional de Pesquisas (TC. 2755), pela Fundação Rockefeller (RF. 60108) e a um convênio firmado com o Instituto de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz".

Agradeço ao Diretor da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro, Prof. Dr. João Dias da Silveira, pelo seu apôio, providenciando sempre as condições necessárias à efetuação de nosso trabalhos.

Ao Prof. Pe. Jesus Santiago Moure, C.M.F., do Departamento de Zoologia da Universidade do Paraná, pela classificação de vários espécimes das abelhas que estudamos.

Muitos dos exemplares que examinamos, recebemos da gentileza do Dr. Charles D. Michener, do Departamento de Entomologia da Universidade de Kansas (U.S.A.), do Dr. Domiciano P. de Souza Dias, atualmente na chefia da Cadeira de Zoologia desta Faculdade e do Dr. Paulo Nogueira Neto, Professor Assistente do Departamento de Zoologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo. A êles os meus agradecimentos.

Ao Prof. Dr. Shôichi F. Sakagami da Universidade de Hokkaido, Sapporo, Japão, os meus agradecimentos pela críticas e sugestões que precederam a publicação dêste trabalho.

Por críticas e sugestões apresentadas, desejo agradecer também a todos os componentes da banca examinadora: Dr. E. Marcus, Dr. C. Pavan, Dr. A. B. da Cunha, Dr. P. E. Vanzolini e Dr. W. E. Kerr.

Não poderia ainda deixar de mencionar a colaboração do Prof. Paulo Milton Barbosa Landim, meu estimado espôso, que se dispôs a ajudar na revisão do trabalho.

Finalmente desejo fazer menção especial ao Prof. Dr. Warwick E. Kerr, chefe da Cadeira de Biologia Geral e Biologia Educacional desta Faculdade sob cuja orientação constante trabalhei e a quem devo os mais sinceros e calorosos agradecimentos pelas sugestões, incentivo e críticas.

Desejo ainda agradecer à Snrita. Edna Tomazzini e Sr. João Maria Franco de Camargo (desenhista da nossa Cadeira) pela confecção dos desenhos.

REFERÊNCIAS

AUTRUM, J. & KNEITZ

1959: Die Giftsekretion in der Giftdrüse der Honigbiene in Abhängigkeit von Lebensalter. *Biol. Zentralbl.* 78: 595-602.

BARBIER, M. & E. LEDERER

1960: Structure de la "substance royale" de la reine d'abeille (*Apis mellifica* L.). *CR Acad. Sci. Paris* 250: 4467-4469.

BARBIER, M., E. LEDERER & T. NOMURA

1960: Synthèse de l'acide céto-9 décène-2-trans oïque ("substance royale") et de l'acide céto-8 nonène-2-trans oïque. *Ibidem* 251: 1133-1135.

BARBIER, M., E. LEDERER, T. REICHSTEIN & O. SCHINDLER

1960: Isolation of 24-methylene-cholesterol from honey bees (*Apis mellifica* L.). *Helv.* 43: 1682.

BORDAS, M. L.

1895: Appareil glandulaire des Hyménoptères. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 19: 1-362.

BRIAN, A. D.

1952: Division of labour and foraging in *Bombus agrorum* Fab. *J. Animal Ecol.* 21: 223-240, 1 fig.

BUTLER, C. G.

1956: Some further observation on the nature of "queen substance" and of its role in the organization of a honey bee (*Apis mellifica* L.) communication. *Proc. R. ent. Soc. London (A)* 31: 12-16.

1958: The source of the substance produced by a queen honey bee (*Apis mellifica* L.) which inhibits development of the ovaries of the workers of her colony. *Ibidem* 34: 137-138.

BUTLER, C. G., R. K. CALLOW & N. C. JOHNSTON

1959: Extration, ourification of "queen substance" from queen bees. *Nature*, London, 184: 1871.

CAIN, A. J.

1947: Demonstration of lipids in the Golgi apparatus in gut cells of *Glossiphonia*. *Quart. J. micr. Sci.* 88 (2): 151-157, figs. 1-2.

CALLOW, R. K., & N. C. JOHNSTON

- 1960: The chemical constitution and synthesis of the queen substance of honey bees (*Apis mellifera*). *Bee World* 41: 152.

COCKERELL, T. D. A.

- 1909: Description of Hymenoptera from Baltic Amber. *Schrif. Physik. oekonom. ges. Königsberg i. 50*: 1-20, 14 figs.

DAY, M. F.

- 1951: The mechanism of secretion by salivary gland of the cockroach *Periplaneta americana* (L.). *Aust. J. Sci. Res. (B)* 4.

DREYLING, L.

- 1903: Über die wachsbereitenden Organe der Honigbiene. *Zool. Anz.* 26: 710-715, 2 figs.

DRORY, E.

- 1873: Nouvelles observations sur les mélipones. *Le Rucher du Sud-Ouest* 1: 59-61.

FRISCH, K. v., & G. A. RÖSCH

- 1926: Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die Verständigung un Bienenvolk. *Z. vergl. Physiol.* 4: 1-21.

GARY, N. E.

- 1961: Queen honey bee attractiveness as related to mandibular gland secretion. *Science* 133 (3463): 1479-1480.

GROOT, A. P. & S. VOOGD

- 1954: On the ovary development in queen bees and workers bees (*Apis mellifera* L.). *Experientia* 10: 384-385.

HAAS, A.

- 1946: Neue Beobachtungen zum problem der flugbahnen bei Hummelmännchen. *Z. Naturf.* 11: 596-600.
1949a: Art-typische flugbahnen von Hummelmännchen. *Z. vergl. Physiol.* 31: 281-302.
1949b: Gesetzmassiges flugverhalten der Männchen von *Psithyrus silvestris* und einiger solitärer Apinen. *Ibidem* 31: 671-683.
1952: Mandibeldrüse als Duftorgan bei einigen Hymenopteren. *Z. Naturf.* 39: 484.

HEBLING, N. J., W. E. KERR & F. E. KERR

- 1962: Divisão de trabalho entre operárias de *Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha* Moure. *Ciência e Cultura* 14 (3): 202.

HESELHAUS, F.

- 1922: Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter formen. *Zool. Jahrb. Jena Abt. f. Anat.* 43: 369-464, 11 pls.

IGLESENT, H.

- 1940: Zymotic function of the pharyngeal, thoracic and post-cerebral gland of *Apis mellifera*. *Biochem. J.* 34: 1415-1418.

IHERING, H. VON

- 1903: Biologie der stachellosen Bienen Brasiliens. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* 19: 179-287, pls. 10-22, 8 figs.

JACOBS, W.

- 1924: Das duftorgan von *Apis mellifera* und ähnliche Hautdrüsenorgane sozialer und solitärer Apiden. *Zs. Morph. Oekol. Tiere* 3: 1-80, 27 figs.

JANET, C.

- 1894: Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte. 74 pp., 7 pls. Paris. Review by Heynons, *Zool. Centrabl.* VII, pp. 800-804.

KAPIL, R. P.

- 1958: Morphology and Histology of the salivary gland system of honey bee, *Apis indica* Fab. (Apidae, Hymenoptera) Souderbruch aus dem für bienenkunde. *Biene Verlag Lindau — B*, pp. 17-22, 20 figs.

KALTOVEN, R. S.

- 1951: Das problem des volkes duftes bei der honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 33: 462-475.

KENNEDY, C. H.

- 1932: *Methods for the Study of the Internal Anatomy of Insects.* 103 pp. Ohio State University. Ohio.

KERR, W. E.

- 1951: Bases para o estudo da genética de populações dos Hymenoptera em geral e dos "Apinae" sociais em particular. *Anais Esc. Sup. de Agr. "Luiz de Queiroz"* 8: 219-354, 8 figs., 14 gráficos.
- 1960: Evolution of communication in bees and its roles in speciation. *Evolution* 14 (3): 386-387.

KERR, W. E. & CARMINDA DA COSTA CRUZ

- 1961: Funções diferentes da glândula mandibular na evolução das abelhas em geral e de *T. (O.) tataira* em especial. *Rev. Bras. Biol.* 21 (1): 1-16, 10 figs.

KERR, W. E. & GABRIEL DOS SANTOS NETO

- 1953: Contribuição para o conhecimento da bionomia dos Meliponini. V. Divisão de trabalho entre operárias de *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* Lep. *Insectes Sociaux* 3 (3): 423-430.

KERR, W. E. & EDY DE LELLO

- 1962: Sting glands in stingless bees — A vestigial character. (Hymenoptera, Apoidea). *Journ. N.Y. Ent. Soc.* 70: 190-214, 33 figs.

KRATKY, E.

- 1931: Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene. (*Apis mellifera* L.). *Z. wiss. Zool.* 139: 120-200, 27 figs.

LANGER, J.

- 1912: Der Futtersaft die Kost des bienenkindes. *Bienenwatter* 61: 25-30.

LANGERON, M.

- 1949: *Précis de Microscopie*. VIII + 1430 pp. 7^e ed. Masson et Cie., Editeurs. Paris.

LEWKE, J.

- 1950: Zur Kenntnis der Wachsdrüsen der Honigbiene. *Anat. Anz.* 97: 265-268, 1 fig.

LINDAUER, M.

- 1952: Ein Beitrag zur Frage der Arbeitstufung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.* 34: 299-345, 17 figs.
1956: Über die Verständigung bei indischen Bienen. *Ibidem* 38: 521-557.

LINDAUER, M. & W. E. KERR

- 1958: Die gegenseitige Verständigung bei den stachellosen Bienen. *Ibidem* 38: 521-557.
1960: Communication between the workers of stingless bees. *Bee World* 41 (2): 29-41; 41 (3): 65-71.

LUKOSCHUS, F.

- 1962: *Entwicklung und Kastendimorphismus der superfiziellen postgenaldrüsen bei der Honigbiene*. Sonderdruck aus "Zeitschrift band 6, heft 3, 72-76.

MCINDOO, N. E.

- 1914: The scent-producing organ of the honey bee. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 66: 542-555, pls. 19-20.

MEINERT, C. D.

- 1860: Bidrag til danske Myrers Natur historie. *K. Danske. Vid. Selsk. Skr.* 5 (1): 7 pp.

MICHENER, C. D.

- 1944: Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 82: 151-326.
1953: Comparative morphological and systematic studies of bee larval with a key to the families of hymenopterous larvae. *Bull. Univ. Kansas* 35: 987-1102.

MICHENER, C. D. & PE. JESUS S. MOURE

- 1957: A study of the classification of the more primitive nonparasitic anthophorine bees (Hymenoptera, Apoidea). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 112: 399-451.

MILOJEVIC, B. D.

- 1939: Eine neue auffassung vom Gesellschaftsleben der Honigbiene Schweiz. *Bienen-stg.* 62: 689.

MOURE, J. S.

- 1950: Contribuição para o conhecimento do gênero *Eulaema* Lepeletier (Hymen. Apoidea). *Dusenía* 1 (3): 181-200.

NEDEL, O. J.

- 1960: Morphologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienen Arten (Apiden). *Z. Morph. Ökol. Tiere* 49: 139-183.

NELSON, J. A.

- 1915: *The Embryology of the honey bee*. IV + 282 pp., 15 pls. Princeton University Press. London.

ORÖZI-PÁL, Z.

- 1957: The role of mandibular glands of the honey bee. *Bee World* 38 (3): 70-73.

REIMAN, K.

- 1952: Neue Untersuchungen über die Wachdrüse der Honigbiene. *Zool. Jb. Anat.* 72: 251-272, 3 pls.

RIBBANDS, RONALD

- 1953: *The Behaviour Social Life of the honey bees*. 352 pp. Bee Research Ass. Lts. London.

RÖSCH, O. A.

- 1925: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 1. Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeiterinnen. *Z. vergl. Physiol.* 2: 571.
- 1927: Über die Bautätigkeit im Bienenvolk und das Alter der Baubienen. *Ibidem* 6: 264-298, 10 figs.
- 1930: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. 2. Teil: die Tätigkeit der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. *Ibidem.* 12: 1.

SAKAGAMI, S. F.

- 1953: Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, *Apis mellifera* L. I. *Jap. J. Zool.* 11 (1): 117-185, 22 figs.

SAKAGAMI, S. F. & CHARLES D. MICHENER

- 1962: *The nest architecture of the sweat bees. A Comparative Study of Behavior*. II + 135 pp. University of Kansas Press. Lawrence, Kansas.

SCHIEMENZ, P.

- 1883: Über der Herkommen des Futtersaftes und Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhang über das Riechorgan. *Z. wiss Zool.* 38: 71-135, pls. 5-7.

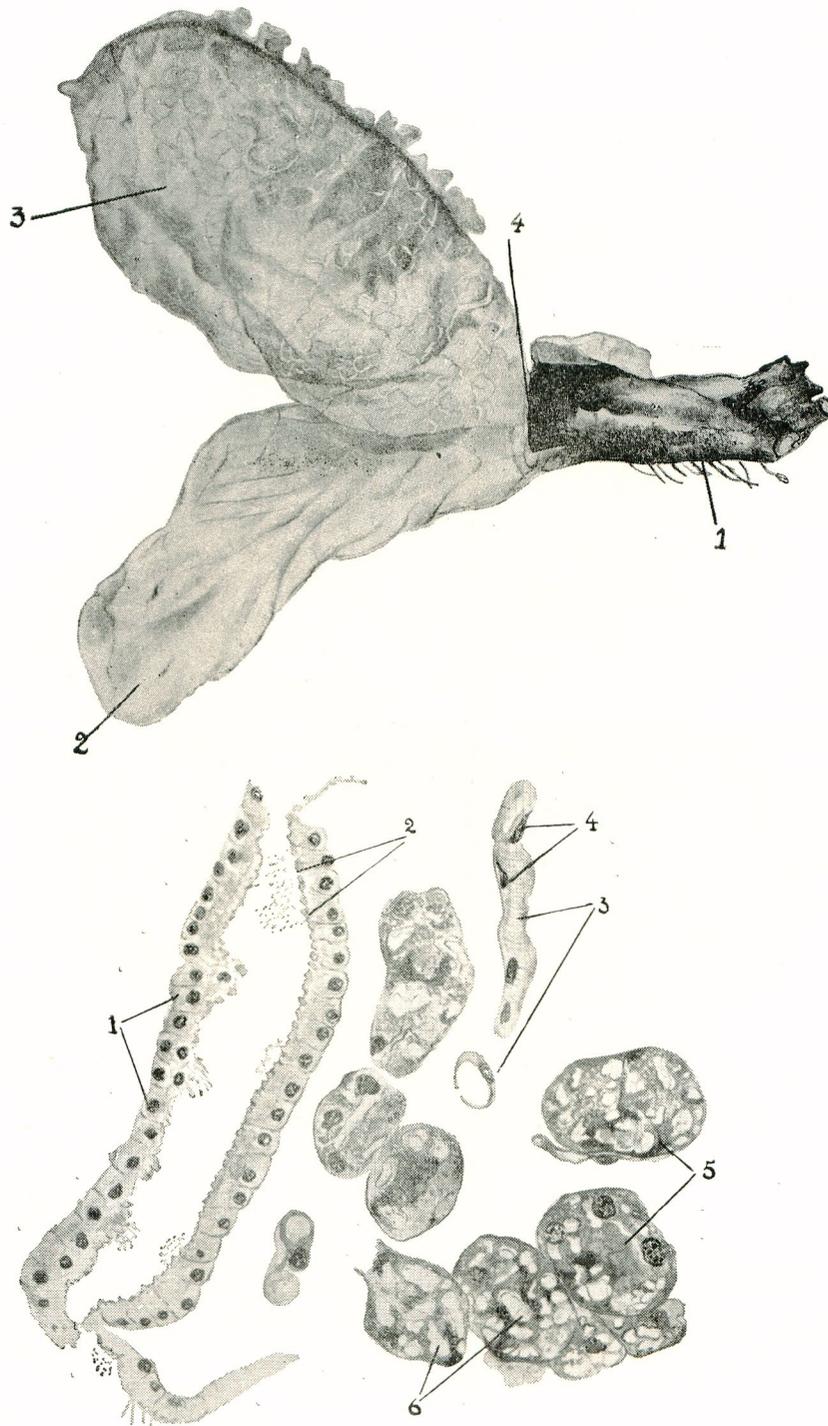
SIMPSON, J.

- 1960: The functions of the salivary glands of *Apis mellifera*. *J. Inst. Physiol.* 4 (2): 107-121.
- 1961: The salivary glands of *Apis mellifera* and their significance in castes determination. *Symp. Gen. et. Biol. Italica* 10: 173-188.

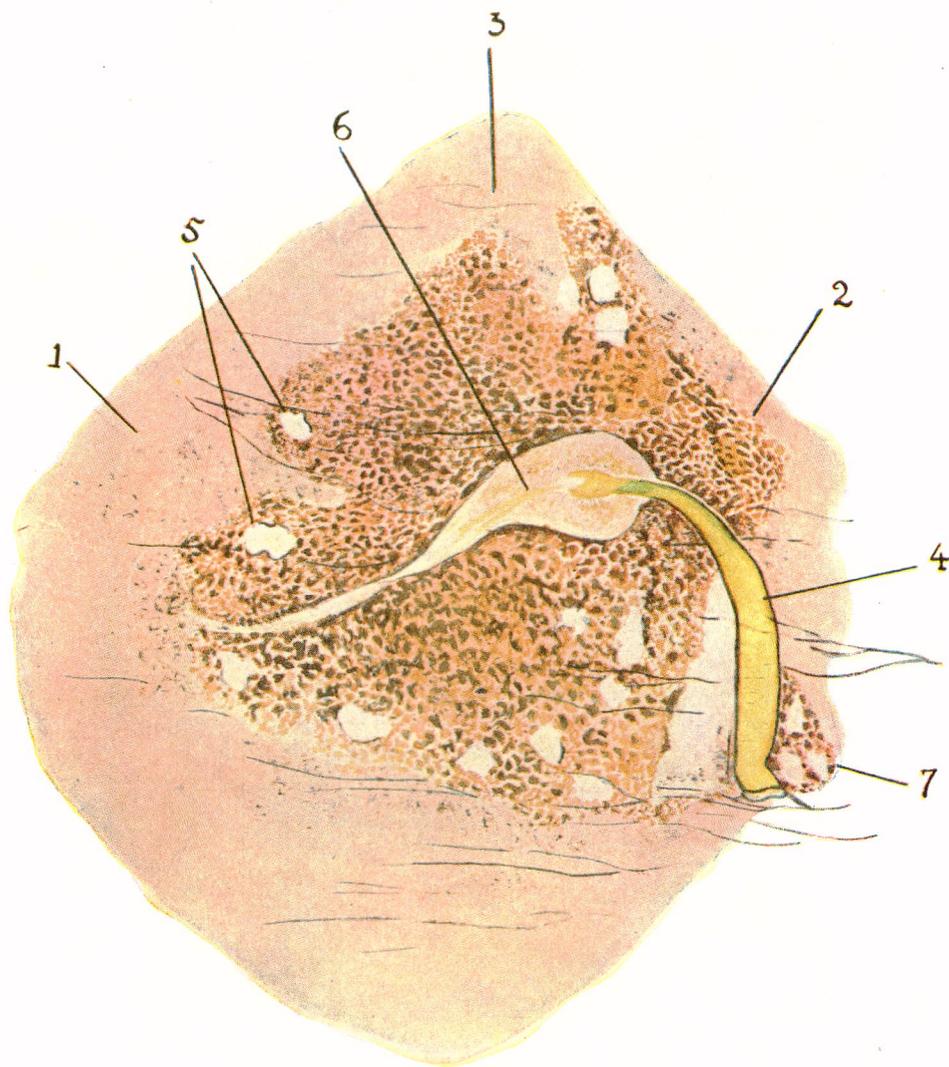
SNODGRASS, R. E.

- 1925: *Anatomy and Physiology of the Honeybees*. 327 pp. 108 figs. New York and London.

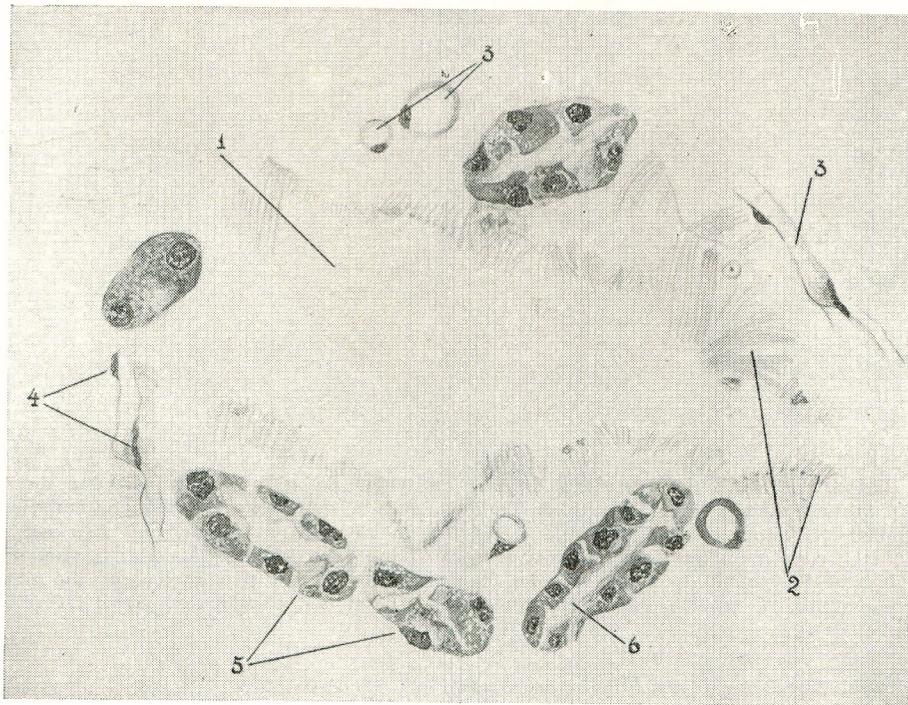
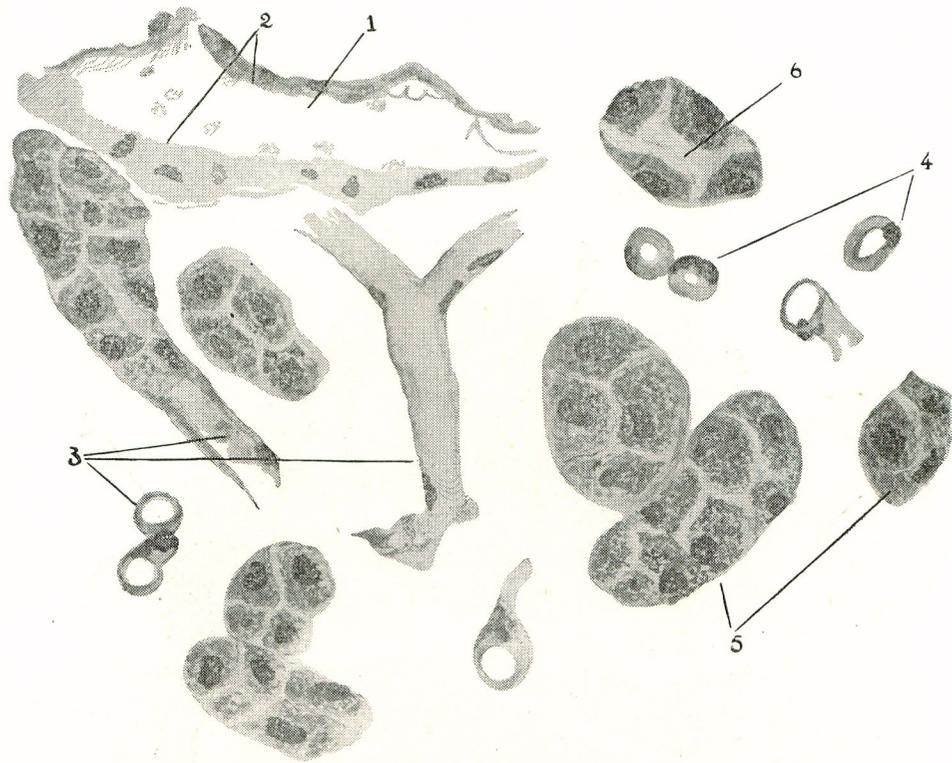
- 1956: *Anatomy of the Honey Bee*. XIV + 334 pp. Comstock Publishing Association. Ithaca, New York.
- SOUDEK, S.
1927: Hltanové slázy včely medonasmé. *Bull. ecol. agron., Brno. 10*: 1-63 (Apud Ribbands, 1953).
- STEIN, G.
1962: Über den Feinbau der Mandibeldrüse von Hummelmännchen. *Z. Zellforsch. 57*: 719-1736.
- WEAVER, N. & RUSSELL C, THOMAS JR.
1956: A fixative for use in dissecting insects. *Stain. Tech. 31* (1): 25-26.
- WHEELER, W. M.
1928: *The social insects*. XVIII + 378 pp., 79 figs. Harcourt, Brace and Company. New York.
- ZANDER, E. & F. BECKER
1925: Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene -II. *Erlangen Jb. Bienenkd. 3*: 161.



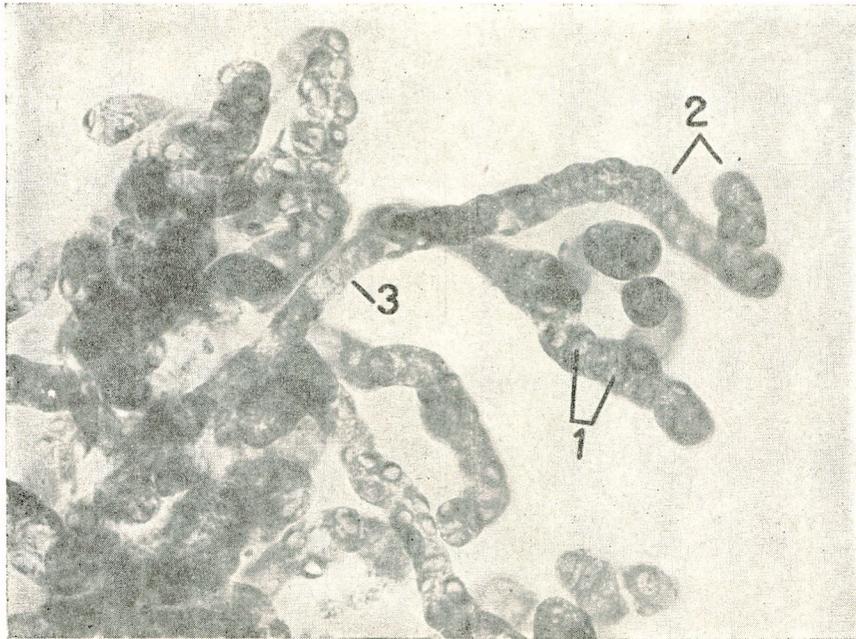
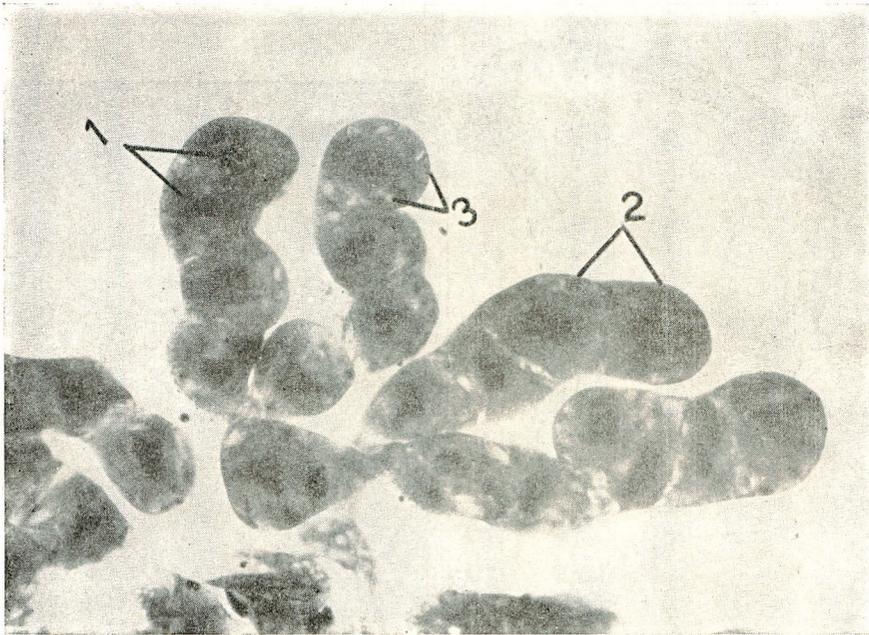
Estampa 1: Fig. 1, Glândula mandibular de *Trigona (Oxytrigona) tataira flaveola*, operária (1, mandíbula; 2, saco reservatório; 3, saco secretor; 4, ponto de excreção. *Apud* Kerr & Cruz, 1961); fig. 2, Glândula da cabeça de *Bombus atratus* (1, bolsa salivar; 2, refôrço interno de quitina; 3, ductos coletores; 4, núcleos das células dos ductos; 5, alvéolos secretores; 6, vacúolos. Corte de 10 μ , H.E.).



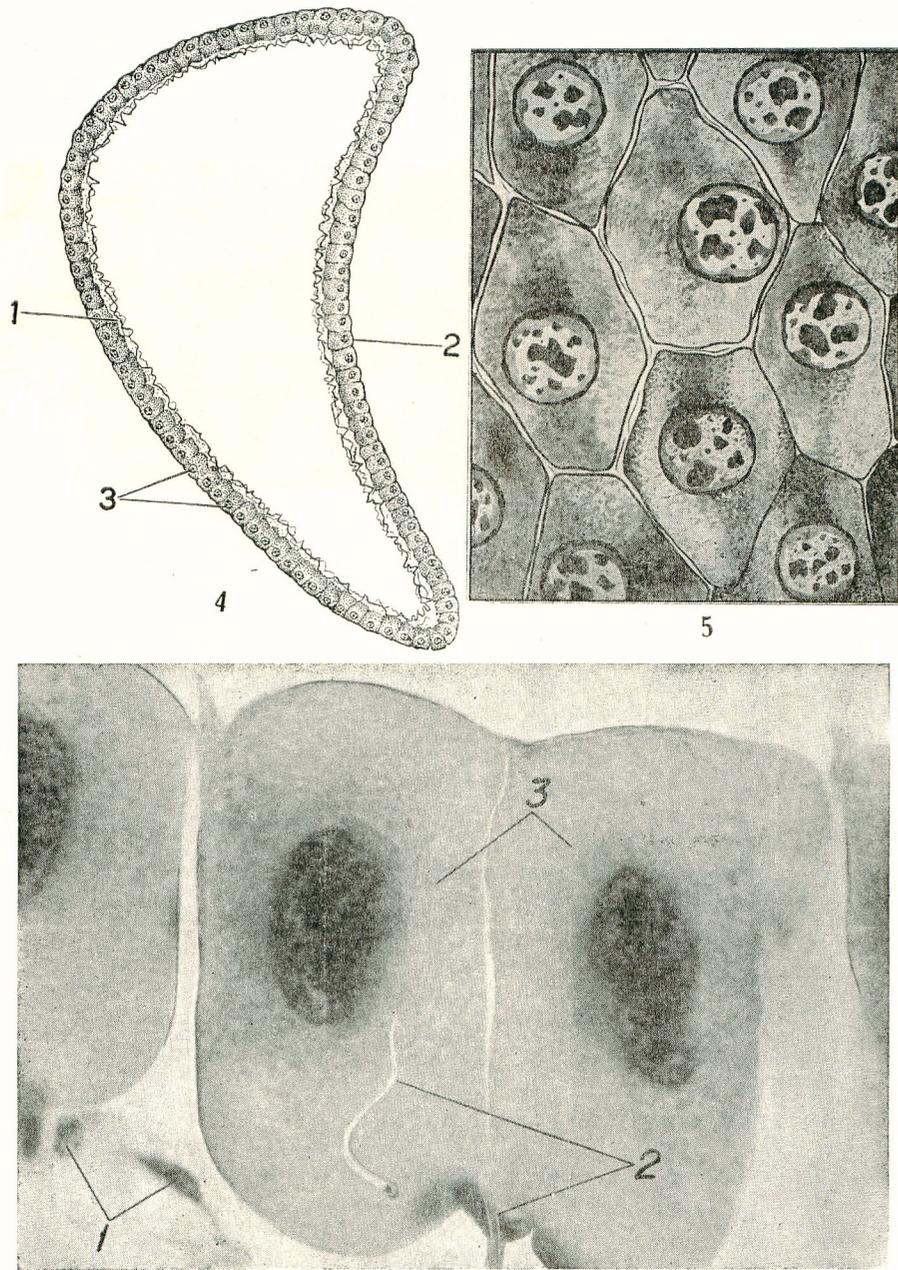
Estampa 2: Célula secretora do saco anterior da glândula mandibular de *T. (O.) tataira*, fixada com Weaver & Thomas, corada com carmim acético, em vista superior (1, citoplasma; 2, núcleo; 3, estrias da membrana íntima que fica sob a célula; 4, canalículo que transporta a secreção para o lúmen da glândula; 5, vacúolos nucleares; 6, vacúolo excretor que se forma de maneira a drenar a secreção para o canalículo; 7, núcleo da célula que deu origem ao canalículo. *Apud* Kerr & Cruz, 1961).



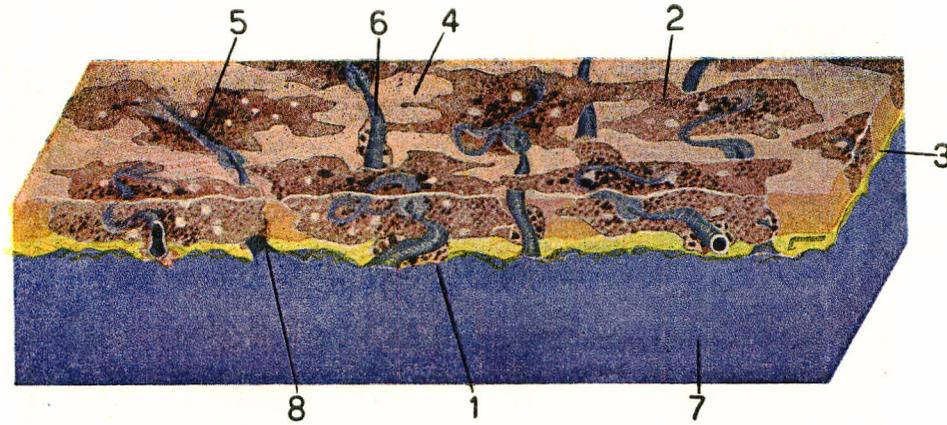
Estampa 3: Fig. 1, Glândula salivar da cabeça de *Trigona (S.) postica*; fig. 2, de quitina; 3, ductos coletores; 4, núcleos das células dos ductos; 5, túbulos secretores; 6, luz do alvéolo).



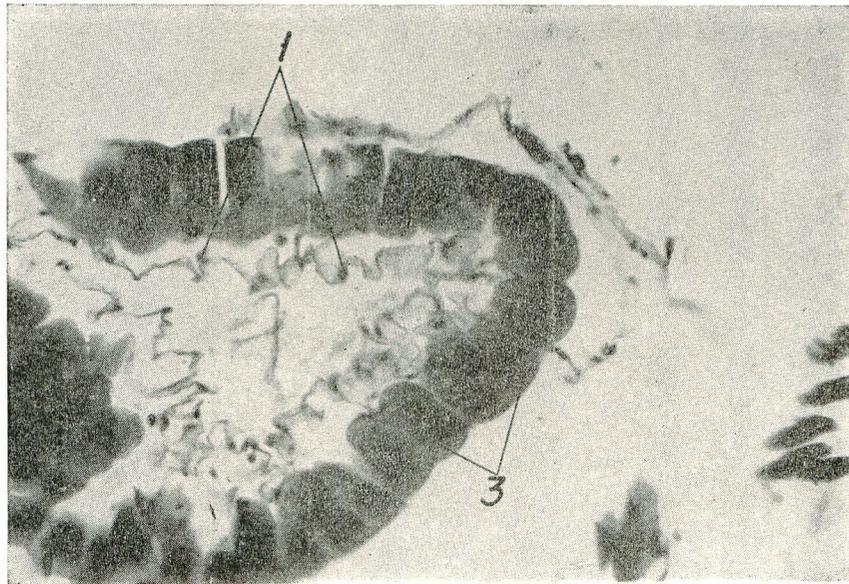
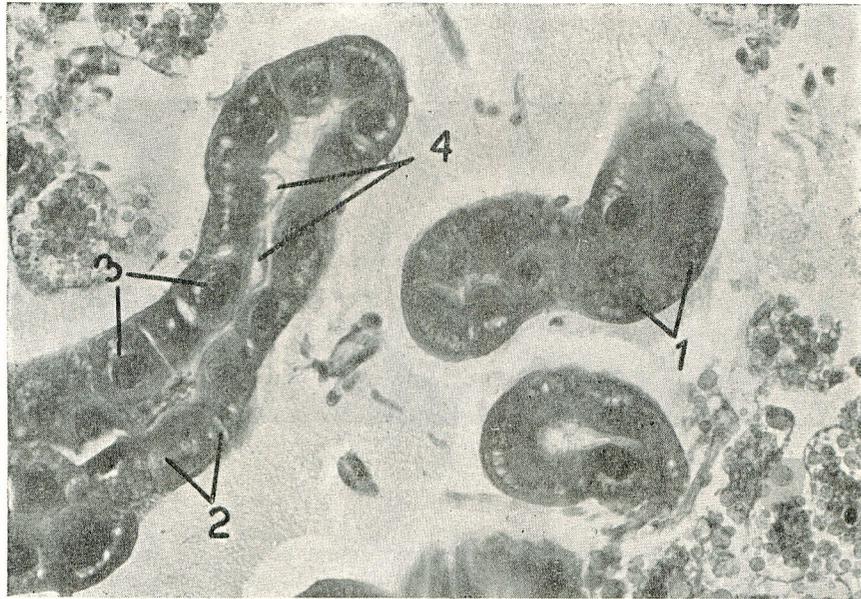
Estampa 4: Fig. 1, Túbulos secretores de *Nomia pulchribalteata* (1, parte intracelular do ducto coletor; 2, túbulo secretor ramificado; 3, ducto coletor); fig. 2, Túbulos secretores da glândula salivar torácica de *Paracolletes tuberculatus insularis* (1, células secretoras; 2, células da bainha; 3, ducto coletor intercelular).



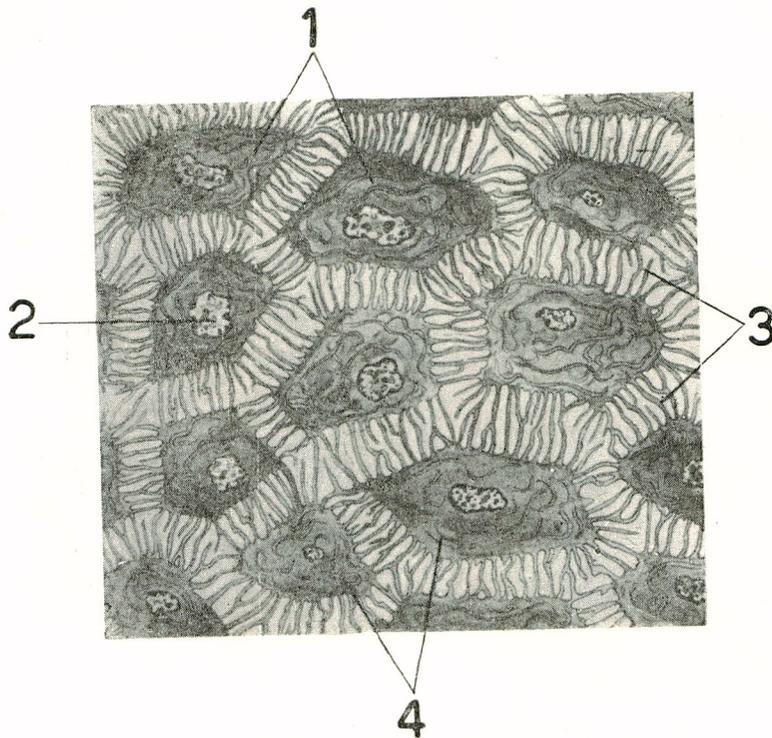
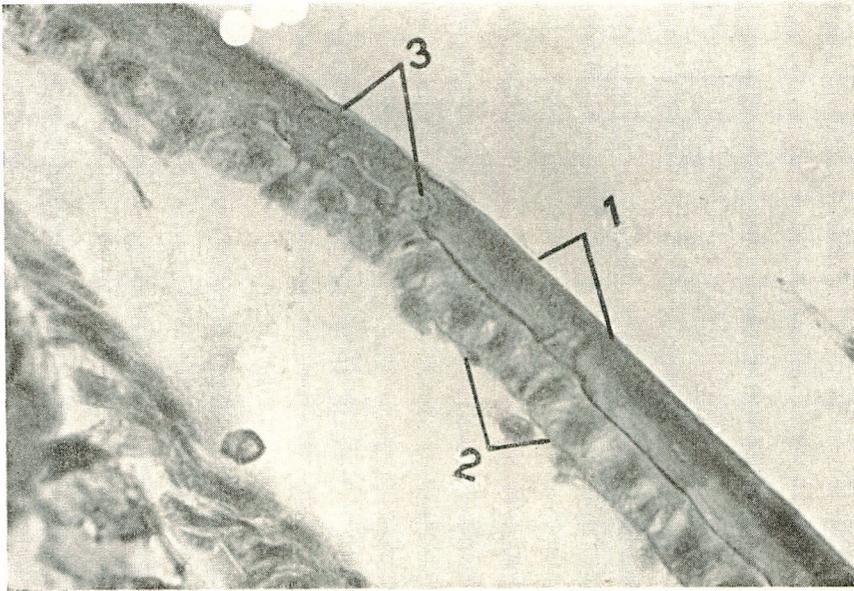
Estampa 5: Fig. 1, Corte e vista superficial do reservatório da glândula mandibular de *T. (O.) tataira* (1, membrana íntima; 2, membrana basal ou própria; 3, células epiteliais); fig. 2, Epitélio secretor de *Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha* (1, núcleos da íntima; 2, canalículo excretor; 3, núcleos das células secretoras).



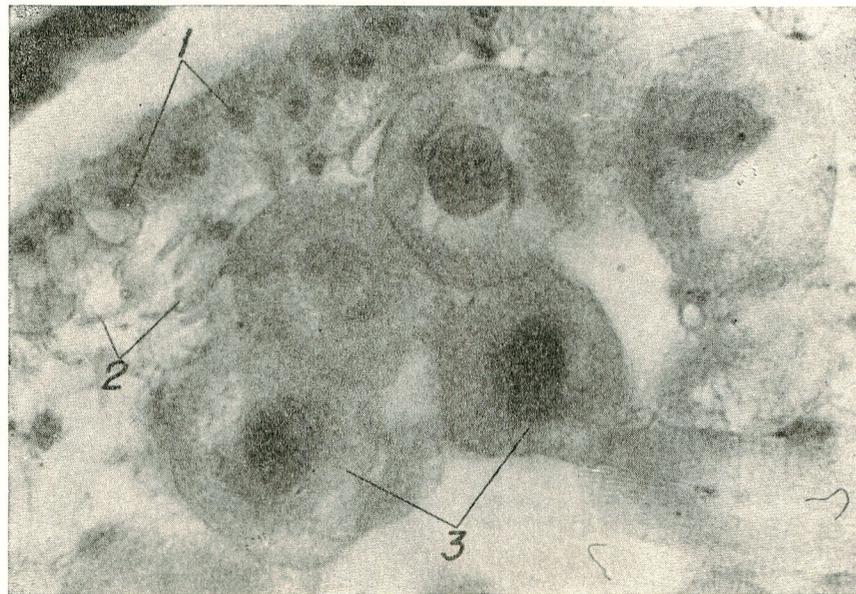
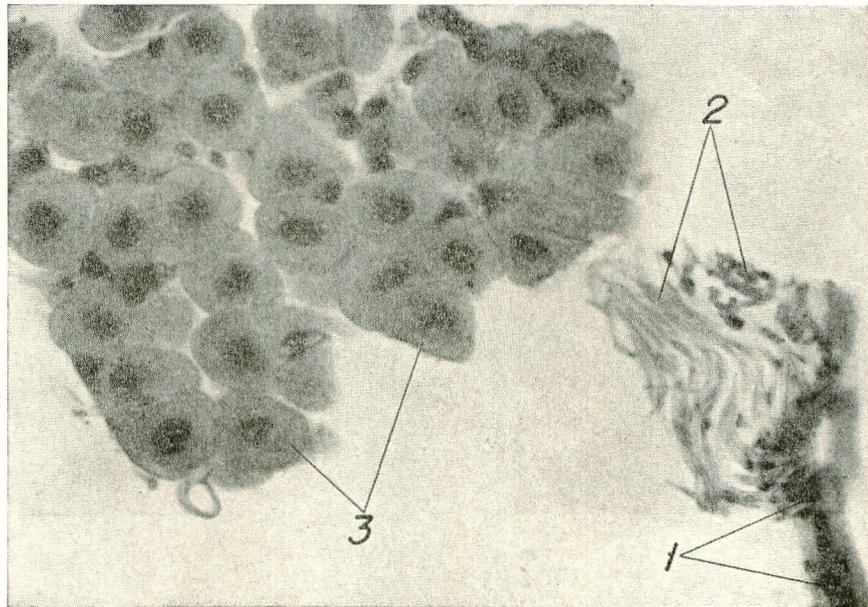
Estampa 6: Esquema de uma secção longitudinal do epitélio secretor da glândula mandibular de *Trigona (O.) tatraira* (1, núcleo da célula que deu origem ao canalículo; 2, núcleos das células secretoras, grandes e irregulares; 3, membrana íntima; 4, citoplasma da célula secretora; 5, porção terminal do canalículo coletor; 6, canalículos coletores; 7, interior do saco glandular; 8, orifício do canalículo na íntima. *Apud* Kerr & Cruz, 1961).



Estampa 7: Fig. 1, Glândula de seda de uma larva de 156 horas (1, núcleos; 2, vacúolos citoplasmáticos; 3, separação entre núcleo e citoplasma; 4, secreção no lúmen da glândula); fig. 2, Corte da glândula mandibular de *Apis mellifera ligustica* (1, membrana íntima; 3, epitélio secretor).



Estampa 8: Fig. 1, Corte da mandíbula de *Melipona rufiventris*, mostrando a glândula de cêra intramandibular (1, quitina; 2, epitélio secretor; 3, poros cheios de secreção); fig. 2, Corte transversal do epitélio secretor de cêra (1, célula secretora; 2, núcleo; 3, pontes intercelulares; 4, filamentos (de cêra?) no citoplasma das células secretoras).



Estampa 9: Fig. 1, Glândula de cheiro de *M. quadrifasciata* (rainha), mostrando o ponto de desembocadura dos canaliculos excretorios (1, exoesqueleto (quitina); 2, canaliculos; 3, células secretoras).

