

SYSTEMATICS, MORPHOLOGY AND PHYSIOLOGY

Ocorrência e Morfologia de Glândulas Tegumentares no Abdome de Algumas Abelhas (Hymenoptera: Apidae): Um Estudo Comparado

ADRIANE C. GUERINO E CARMINDA DA CRUZ-LANDIM

Depto. Biologia, Universidade Estadual Paulista, UNESP, C. postal, 199, 13506-900, Rio Claro, SP

Neotropical Entomology 32(2):261-267 (2003)

Occurrence and Morphology of Tegumentar Glands in the Abdomen of Some Bee Species (Hymenoptera: Apidae): A Comparative Study

ABSTRACT - The present paper describes the presence, distribution and morphology of the abdominal tegumentar glands of *Exomalopsis auropilosa* Spinola, *Centris fuscata* Lepeletier, *Epicharis flava* Friese and *Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta* Moure & Camargo. The studied bees have epithelial glands (class I) and unicellular glands (class III) distributed dorsally (tergal) and ventrally (esternal) without any pattern that could be correlated to the phylogenetic position. However, there is a tendency toward increased number of glands or more developed glands in the species with some degree of sociality as *E. auropilosa* and *X. suspecta*.

KEY WORDS: Epithelial gland, unicellular gland, tergal gland, sternal gland

RESUMO - No presente trabalho foi estudada a ocorrência, distribuição e morfologia de glândulas tegumentares do abdome em *Exomalopsis auropilosa* Spinola, *Centris fuscata* Lepeletier, *Epicharis flava* Friese e *Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta* Moure & Camargo. Os resultados mostraram a ocorrência de glândulas epiteliais (classe I) e unicelulares (classe III) com distribuição dorsal (tergais) e ventral (esternais) sem que se pudesse caracterizar um padrão relacionável com a posição filogenética ou grau de sociabilidade. No entanto, verificou-se uma tendência para maior número de glândulas em espécies com algum grau de sociabilidade como *E. auropilosa* e *X. suspecta*.

PALAVRAS-CHAVE: Glândula epitelial, glândula unicelular, glândula tergal, glândula esternal

Os insetos, de modo geral, possuem glândulas exócrinas distribuídas por todo o corpo. Essas glândulas são, em certos casos, provavelmente, produtoras de feromônios (Wilson 1963, Velthuis 1970, Blum & Brand 1972). Portanto, os produtos dessas glândulas são importantes para a comunicação dentro da espécie, atuando nos processos de integração social, acasalamento, delimitação de territórios, localização de ninhos, reconhecimento dos companheiros habitantes do ninho e comunicação em geral.

As glândulas exócrinas produtoras de feromônios ocorrem em abelhas, na cabeça, tórax, abdome e pernas e boa parte delas faz parte do sistema tegumentar, ou dermal, que é constituído por células epidérmicas diferenciadas. Fazem parte deste sistema as glândulas de cera, as glândulas de cheiro ou de Nassanov, as glândulas de Koschewnikow (Snodgrass 1956), as glândulas intramandibulares (Cruz-Landim *et al.* 1980a), glândulas do mesotórax (Cruz-Landim & Reginato 1999), glândulas das pernas (Cruz-Landim & Silva de Moraes 1994, Franco & Cruz-Landim 1999) e todas as tergaes e esternais do abdome.

No abdome das abelhas encontramos glândulas tegumentares distribuídas tanto dorsal como ventralmente (Snodgrass 1956, Cruz-Landim, 1963, Youssef 1975, Mota & Cruz-Landim 1988).

Todas essas glândulas são de origem ectodérmica, sendo que algumas apresentam-se como regiões secretoras da epiderme e outras como células epidérmicas modificadas destacadas da camada epitelial, mas ligadas, individualmente, à cutícula por um canal excretor (Cruz-Landim 1992).

Apesar da grande diversidade anatômica existente entre estas glândulas, Noiro & Quennedey (1991) agruparam as células que as constituem em três classes básicas de acordo com a localização das células com relação à cutícula e o modo pelo qual a secreção é eliminada. As que aparecem com maior frequência nas abelhas são: glândulas constituídas por células epiteliais ou da classe I e glândulas constituídas por unidades secretoras unicelulares ou da classe III. As primeiras aparecem como um epitélio de células cilíndricas de determinada extensão, sob a cutícula do abdome e as outras como grupos de células individualmente ligadas à cutícula por um canal excretor.

O presente trabalho tem por objetivo a descrição da ocorrência, distribuição e morfologia de glândulas abdominais em algumas espécies de abelhas, como contribuição para futuros estudos relativos à sua função.

Material e Métodos

Os espécimes estudados foram obtidos através de coletas feitas no Campus da Unesp de Rio Claro. As abelhas coletadas e utilizadas para o estudo foram: *Exomalopsis auropilosa* Spinola, *Centris fuscata* Lepeletier, *Epicharis flava* Friese e *Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta* Camargo & Moure. Foram estudadas pelo menos quatro fêmeas por espécie.

Os abdômes das abelhas foram separados do corpo e fixados. Após a fixação em paraformaldeído a 4%, em tampão fosfato a pH 7,0 por 24h, foram desidratados em bateria de concentrações crescentes de álcoois (de 70 a 95%) e colocados em historesina (JB4) para infiltração. Após 24h a

48h foram incluídos na mesma historesina, à qual foi adicionado catalisador. Após a polimerização, as peças foram seccionadas com seis micrômetros de espessura e coradas com hematoxilina e eosina aquosa. Em algumas preparações, o dorso e o ventre do abdome foram separados e, também, os segmentos um a um (tergites e esternitos), para maior precisão na determinação do local da ocorrência glandular. O material foi fotografado para registro.

Resultados

As unidades secretoras ou células glandulares da classe III podem se apresentar em agrupamentos de poucas ou muitas células e serão aqui designadas glândulas unicelulares, por serem compostas por unidades glandulares totalmente independentes. Seus canais excretores podem ser curtos ou longos o que faz com que as células fiquem próximas ou afastadas do tegumento (Figs. 1 a 5). Podem desembocar

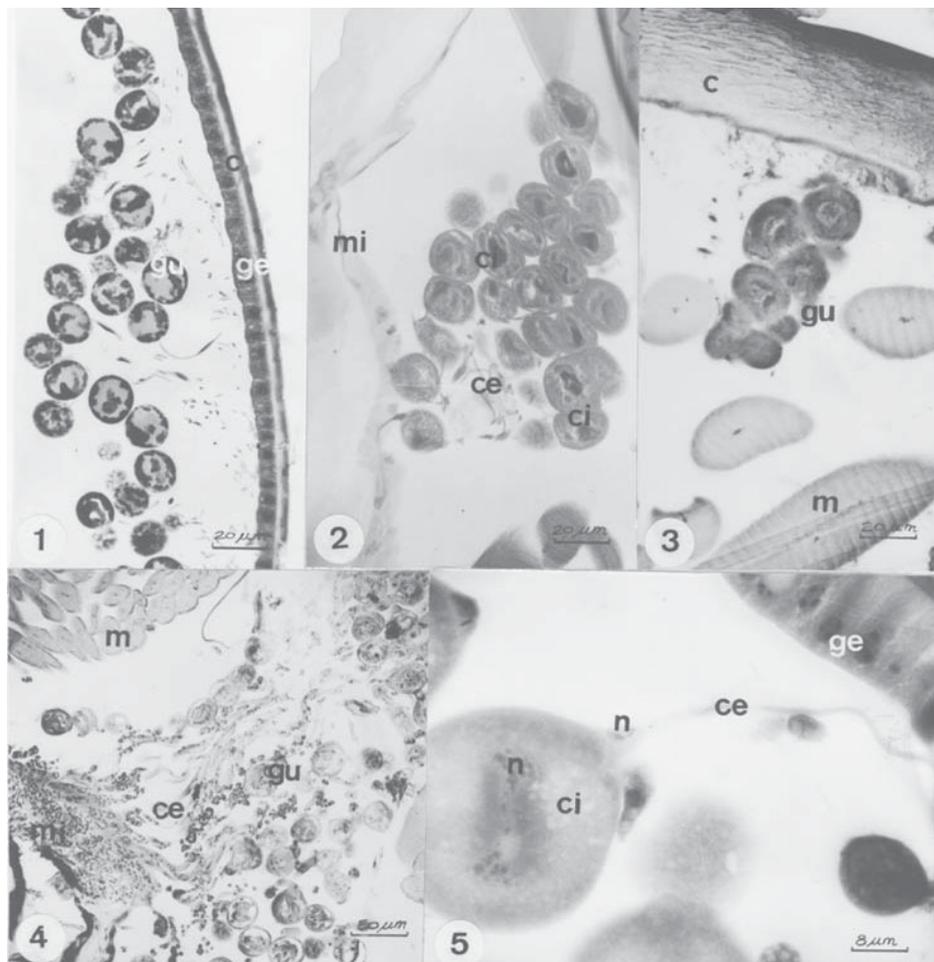


Figura 1-5. Apresentação das glândulas tegumentares do abdome nas abelhas. 1) *Exomalopsis auropilosa* – glândulas unicelulares (gu) desembocando isoladamente na cutícula (c) do esclerito e glândula epitelial (ge) presentes no mesmo segmento. 2) *Centris fuscata* – glândulas unicelulares desembocando agrupadas na membrana intersegmental (mi), ce = canalículos extracelulares, ci = canalículos intracelulares. 3) *Epicharis flava* – glândulas unicelulares (gu) desembocando agrupadas na cutícula (c) do esclerito, m = músculo. 4) *Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta* – glândulas unicelulares (gu) desembocando todas agrupadas na membrana intersegmental (mi), ce = canalículo extracelular, m = músculo. 5) *E. flava* – detalhe de glândula unicelular, n = núcleo, ce = canalículo extracelular, ci = canalículo intracelular, ge = glândula epitelial. Coloração com hematoxilina e eosina.

nos escleritos ou nas membranas intersegmentais. Além disso algumas células isoladas podem aparecer ao longo do tegumento, aderidas à epiderme, com forma elíptica, com o eixo maior paralelo ao tegumento.

As glândulas formadas por agrupamentos de células podem ter localização bilateral no segmento, ou ocupá-lo de lado a lado. O número de células nos grupos é bastante variável, tanto de segmento para segmento da mesma abelha como de espécie para espécie (Tabela 1). As células apresentam tendência para a esfericidade e têm no interior um canal coletor de secreção que se continua com o excretor que as liga ao tegumento. Os canais intracelulares podem ser mais ou menos visíveis, mas sempre apresentam um halo menos corado ao seu redor (Figs. 2; e 5 a 8). Os núcleos apresentam-se grandes, com cromatina granular e várias massas nucleolares e no citoplasma podem aparecer vacuolizações (Figs. 5 e 6).

Tabela 1. Localização e tipo de desembocadura das glândulas unicelulares nas fêmeas das espécies de abelhas estudadas; +* o segmento não pode ser identificado.

Espécies estudadas	Localização		Desembocadura	
	Tergitos	Esternitos	Isolados	Membrana intersegmental
Fêmeas				
<i>E. auropilosa</i>	4 ^o , 5 ^o e 6 ^o		+	
<i>C. fuscata</i>		+*		+
<i>E. flava</i>		+*	+	+
<i>X. suspecta</i>		+*		+

Glândulas com essa morfologia podem se localizar dorsal ou ventralmente (Tabela 1) e liberar sua secreção através da cutícula dos escleritos ou das membranas intersegmentais. Quando os dutos desembocam nos escleritos, geralmente o fazem isoladamente (Figs. 1 e 5), mas podem formar placas com poucos poros. Quando desembocam nas membranas intersegmentais, geralmente, o fazem totalmente agrupados (Figs. 2 e 4). A maioria das glândulas unicelulares tem localização bilateral.

As glândulas epiteliais são constituídas por um epitélio de cúbico a prismático resultante da diferenciação localizada da epiderme tegumentar (Tabela 2, Figs. 9 a 11). A saída da secreção dá-se pelos canais poro da cutícula do esclerito. Essas células, no pico da atividade secretora, são bem delgadas e altas e seu núcleo basal. Frequentemente, seu citoplasma apresenta estriações longitudinais e espaços intercelulares abertos (Fig. 10). A altura das células pode variar nos diferentes segmentos de uma mesma abelha ou em glândulas de abelhas diferentes. A variação deve-se ao estado funcional da glândula, visto que, em espécimes diferentes da mesma espécie, as células podem se apresentar altas ou baixas. A extensão ocupada pela diferenciação epitelial também pode variar, podendo, às vezes, ocupar toda e outras uma pequena extensão do segmento. A presença de um tipo de glândula no segmento não exclui o outro (Figs. 1 a 3).

Distribuição e Características nas Espécies. Em *E. auropilosa*, as glândulas unicelulares apresentam-se como massas celulares situadas bilateralmente na região dorsal dos 4^o, 5^o e 6^o segmentos, sendo portanto, glândulas tergaís. As glândulas liberam sua secreção através de dutos que desembocam isoladamente na própria cutícula dos segmentos

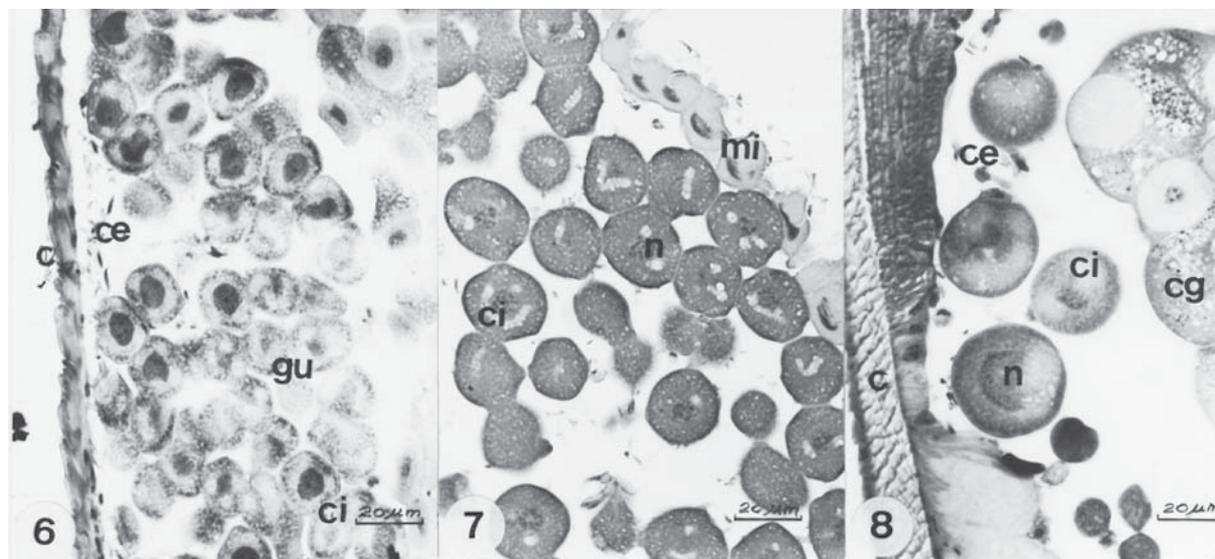


Figura 6-8. Detalhe das glândulas unicelulares. 6) *Exomalopsis auropilosa* – glândulas unicelulares (gu) em grande número, com canaliculos extracelulares (ce) desembocando isoladamente na cutícula (c) do esclerito, ci = canaliculo intracelular. 7) *Centris fuscata* – glândulas unicelulares desembocando na membrana intersegmental (mi) do segmento, ci = canal intracelular, n = núcleo. 8) *Epicharis flava* – pequeno número de células glandulares desembocando seu canaliculo extracelular (ce) isoladamente na cutícula (c) do esclerito, ci = canaliculo intracelular, cg = corpo gorduroso, n = núcleo. Coloração com hematoxilina e eosina.

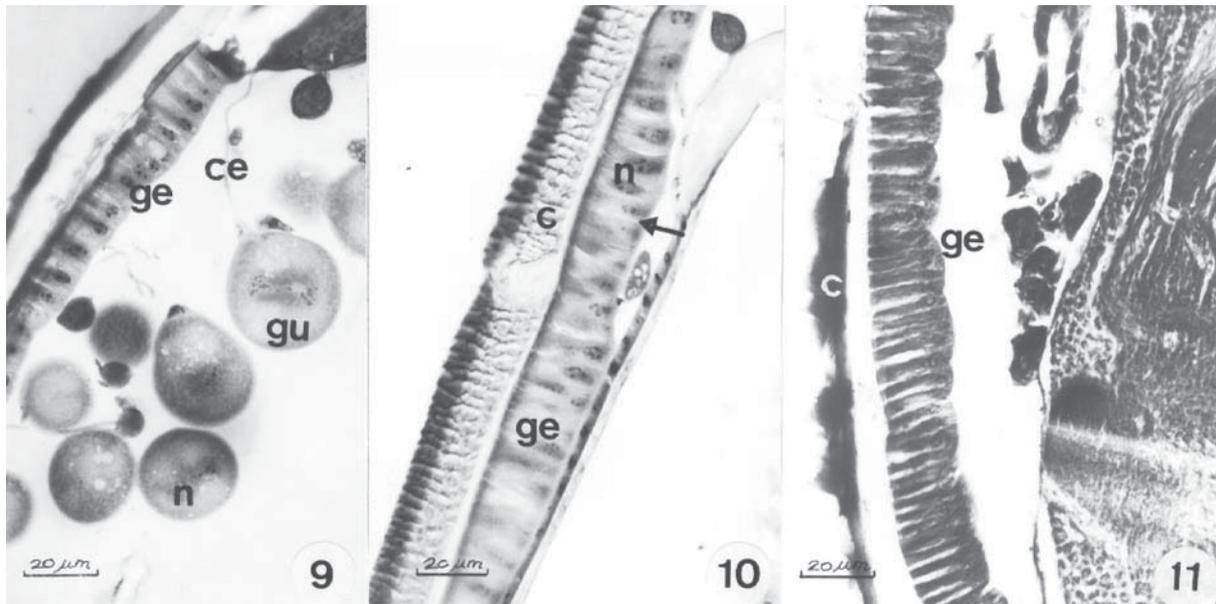


Figura 9-11. Detalhe das glândulas epiteliais. 9) *Epicharis flava* – glândula epitelial (ge) com células altas. Notar também a presença de glândulas unicelulares (gu), c = cutícula, n = núcleo, ce = canalículo extracelular. 10) *E. flava* – glândula epitelial (ge) com células altas, núcleo (n) basal, c = cutícula, seta indica espaço intercelular. 11) *Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta* - glândula epitelial (ge) presente em toda a extensão do segmento. Coloração com hematoxilina e eosina.

citados acima (Fig. 1). O número de células glandulares nos diferentes tergitos, nesta espécie, parece não variar muito. Os canalículos excretores são longos e as células, que os constituem, bem evidentes. A secreção que se acumula ao redor dos canalículos intracelulares deixa espaços claros ao seu redor. Outra peculiaridade encontrada, nessa abelha, é que as glândulas unicelulares aparecem nos mesmos segmentos que as glândulas epiteliais (Tabelas 1 e 2). As células do canalículo excretor chegam ao esclerito aparentemente por entre as células do epitélio glandular (glândula da classe I). O epitélio glandular é formado por células cúbicas presentes nos 4º, 5º e 6º tergitos em toda sua extensão (Fig. 1).

Tabela 2. Localização das glândulas epiteliais nas fêmeas das espécies de abelhas estudadas.

Espécies estudadas	Localização	
	Tergitos	Esternitos
Fêmeas		
<i>E. auropilosa</i>	4º, 5º e 6º	
<i>E. flava</i>	5º e 6º	
<i>X. suspecta</i>		3º

C. fuscata apresenta glândulas unicelulares compostas por conjuntos de células providas de dutos excretores que desembocam agrupados nas membranas intersegmentares por onde liberam sua secreção para o exterior. As glândulas, nesta espécie, ocorrem somente no lado ventral do abdome, são, portanto, esternais (Tabela 1). O número de células glandulares que compõem as glândulas esternais em *C. fuscata* (Figs. 2 e 7), varia de cinco a mais de vinte células, todas com canalículos longos. Não foi possível determinar

exatamente em quais segmentos ventrais, as glândulas estão presentes. Nessa espécie não foram encontradas glândulas compostas por células da classe I (epiteliais).

As glândulas unicelulares em *E. flava* são compostas de grupos de células secretoras esféricas situadas tanto no lado dorsal (glândulas terçais), quanto no lado ventral (glândulas esternais) do abdome (Tabela 1). As glândulas, nesse caso, podem liberar sua secreção tanto no esclerito, quando o fazem isoladamente ou nas membranas intersegmentais de maneira agrupada. O número de células glandulares nos diferentes tergitos e esternitos é variável, sendo maior nos esternitos. O comprimento dos canalículos excretores é mais longo nas glândulas esternais. Nesta espécie de abelha, as glândulas terçais estão geralmente associadas a glândulas epiteliais e nesse caso o número de células glandulares é bem reduzido, ou seja, grupos de três a nove células. Em *E. flava*, o epitélio glandular (Tabela 3) é formado por células epidérmicas cilíndricas que formam um epitélio alto sob a cutícula do esclerito. As células apresentam o citoplasma estriado longitudinalmente (Figs. 9 e 10). Estas glândulas estão presentes na região dorsal (glândulas terçais), mais especificamente nos 5º e 6º tergitos.

Tabela 3. Ocorrência das glândulas tegumentares nas espécies de abelhas estudadas; + presença; - não observadas

Espécies estudadas	Glândulas unicelulares	Glândulas epiteliais
<i>E. auropilosa</i>	+	+
<i>C. fuscata</i>	+	-
<i>E. flava</i>	+	+
<i>X. suspecta</i>	+	+

Em *X. suspecta*, as glândulas unicelulares aparecem de duas formas: em grupos de duas ou três células glandulares ou em grandes aglomerados celulares. Na maioria dessas glândulas os canalículos excretorios desembocam todos agrupados nas membranas intersegmentais da porção ventral do abdome (Fig. 4), portanto, glândulas esternais. As células apresentam núcleos com cromatina compactada e forma irregular. O citoplasma apresenta-se completamente ocupado por grânulos que não se coram pelos corantes utilizados (Fig. 4). O epitélio glandular está localizado na região ventral, no terceiro segmento (esternito) e é formado por células altas, estriadas longitudinalmente, com núcleos bem evidentes (Fig. 11).

Discussão

A Tabela 3 mostra a ocorrência das glândulas nas espécies estudadas. Glândulas com a mesma morfologia são encontradas nas espécies de abelhas eussociais e algumas destas têm sua função conhecida

Dreyling (1903) verificou que em *Apis mellifera* L. as glândulas epiteliais localizadas nos segmentos ventrais de III a VI das operárias são glândulas de cera. Glândulas do mesmo tipo ocorrem nos meliponíneos dorsalmente tanto nas operárias como nas rainhas (Cruz-Landim 1967; Cruz-Landim *et al.* 1980a, b; Cruz-Landim & Mota 1990). Nas operárias são glândulas de cera, mas nas rainhas sua função não está completamente esclarecida, embora haja relatos da produção de cera por rainhas virgens destas abelhas (Ihering 1903).

Portanto, a função das glândulas epiteliais abdominais nas operárias de Apinae e Meliponinae é a de produzir cera (Snodgrass 1956, Mota & Cruz-Landim 1988). Essas glândulas nas operárias e nas espécies que constroem seus ninhos utilizando cera, independentemente da sua localização, são responsáveis pela produção desse material.

No entanto, as rainhas de algumas espécies de Meliponinae têm glândulas epiteliais, até mais desenvolvidas que as operárias (Cruz-Landim & Mota 1993). Imperatriz-Fonseca (1973) relata a presença de rainhas jovens de meliponíneos trabalhando nos invólucros de cera do ninho, e recentemente (Koedam, informação pessoal) reafirmou a produção de cera por rainhas virgens conforme, anteriormente, verificado por Ihering (1903).

Glândulas epiteliais tegumentares, estão presentes também em abelhas que não constroem seus ninhos com cera, mostrando que nestes casos, e, talvez, também nas rainhas dos meliponíneos, esse tipo de glândula pode ter outras funções.

A extensão ocupada pelo epitélio glandular também pode variar. Em operárias de *A. mellifera* ocupam do 3º ao 6º esternito, em meliponíneos do 3º ao 6º tergito (Mota & Cruz-Landim 1988). Nas espécies estudadas apareceram nos 4º, 5º e 6º tergitos de *E. auropilosa*, nos 5º e 6º tergitos de *E. flava* e no 3º esternito de *X. suspecta*, contudo como essas espécies não utilizam cera para construção de seus ninhos, não se sabe o que produzem essas glândulas. É possível que produzam hidrocarbonetos cuticulares.

O fato de estas glândulas poderem ocorrer tanto ventral como dorsalmente, mostra, por outro lado, que a epiderme

está potencialmente apta a expressar os genes responsáveis pela atividade secretora em qualquer parte do corpo. Evidência disso é a variedade de localização dessas glândulas no corpo das abelhas, encontradas até no interior das pernas (Cruz-Landim & Silva de Moraes 1994), no interior da mandíbula (Costa-Leonardo 1978) e na cabeça; variação esta que ocorre não só de espécie para espécie, mas também em castas ou sexos diferentes da mesma espécie, ou até em fases da vida do mesmo indivíduo.

Glândulas unicelulares também se apresentam distribuídas por todas as partes do corpo, mas sua localização e grau de desenvolvimento variam de espécie para espécie, de sexo para sexo, e nas espécies eussociais entre as castas (Cruz-Landim & Mota 1990). Células glandulares desse tipo, isoladas, são muito comuns em todos os insetos. Foram, inicialmente, denominadas glândulas dermais e a elas é atribuída a produção do cimento presente na cutícula (Chapman 1998).

Em *A. mellifera* sabe-se que as glândulas de Nassanov, também conhecidas como glândulas de cheiro, localizadas no 7º tergito, produzem citral, geraniol e outras substâncias com papel feromonal.

Os meliponíneos têm glândulas com a mesma morfologia e localização nas operárias e nas rainhas (Cruz-Landim 1963; Cruz-Landim *et al.* 1980a, b) mas sua função é desconhecida. Os meliponíneos também têm glândulas correspondentes às glândulas de Koschewnikow (Cruz-Landim & Mota 1990) e outras glândulas terciais descritas para *A. mellifera* por Renner & Baumann (1964) as quais nessa espécie foram consideradas por Velthuis (1970) responsáveis pela identificação da rainha pelas operárias. No entanto, nos meliponíneos, embora sejam até mais desenvolvidas que em *A. mellifera*, sua função é desconhecida.

Apesar dessas variações na ocorrência e na função, a localização das glândulas mantém-se constante nas espécies. Em certos casos, é possível reconhecer padrões específicos, correlacionáveis com o comportamento ou grau de polimorfismo entre sexos ou castas. Por exemplo, os machos de Apini e Trigonina não tem qualquer tipo de glândula abdominal (Cruz-Landim & Mota 1990). Os machos de Meliponini têm glândulas unicelulares no 2º tergito. Os machos de *Bombus morio* Swederus têm glândulas nos 3º, 4º, 5º e 6º tergitos e nos 4º e 6º esternitos, ou seja, em quantidade e com distribuição semelhante às operárias grandes e rainhas virgens (Guerino 1999).

Embora os feromônios sejam usados para comunicação tanto por insetos solitários como sociais, as relações nestes últimos são mais complexas e espera-se, concordantemente, um maior número de glândulas que os produzam, maior desenvolvimento ou maior complexidade destas. Entre as espécies estudadas, possivelmente os graus mais avançados de sociabilidade são os de *Xylocopa* sp (Velthuis 1992) e *Exomalopsis* sp (Zucchi 1993) o que está de acordo com a apresentação de suas glândulas. *X. suspecta*, por apresentar glândulas epiteliais que se estendem do 4º ao 6º tergito e também por possuir glândulas unicelulares por toda essa extensão se aproxima do descrito para os meliponíneos. *E. auropilosa* por apresentar glândulas epiteliais na porção ventral assemelha-se a *A. mellifera*, embora pelas glândulas

unicelulares em grande número também na porção ventral difira de *A. mellifera* e dos meliponíneos.

Apesar de os dois gêneros acima fazerem parte da mesma família Apidae, não se pode dizer que haja um padrão para a família, porque *E. flava* apresenta glândulas epiteliais dorsais e glândulas unicelulares distribuídas tanto dorsal quanto ventralmente e em *C. fuscata* as glândulas epiteliais não estão presentes.

Os resultados obtidos mostram que em abelhas com graus de sociabilidade menor, as glândulas tegumentares não possuem um padrão tão constante, como o encontrado nas espécies eussociais, havendo maior variabilidade, de espécie para espécie.

Agradecimentos

Ao CNPq/PIBIC pela bolsa de iniciação científica. À FAPESP pelo apoio financeiro.

Literatura Citada

- Blum, M.S. & J.N. Brand. 1972.** Social insect pheromones: Their chemistry and function. *Am. Zool.* 12: 553-576.
- Chapman, R.F. 1998.** The insects: Structure and function. New York, Elsevier, 918p.
- Cruz-Landim, C. 1963.** Evolution of the wax and scent glands in the Apidae (Hymenoptera, Apidae). *J. New York Entomol. Soc.* 71: 2-13.
- Cruz-Landim, C. 1967.** Estudo comparativo de algumas glândulas das abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e respectivas implicações evolutivas. *Arq. Zool.* 15: 177-290.
- Cruz-Landim, C. 1992.** Glândulas exócrinas presentes nos adultos das abelhas sociais. Encontro brasileiro sobre biologia de abelhas e outros insetos. *Naturalia*, n. especial: 79-84.
- Cruz-Landim, C., M.C. Höfling & V.L. Imperatriz-Fonseca. 1980a.** Tergal and mandibular glands in queens of *Paratrigona subnuda* (Moure) (Hymenoptera, Apidae). Morphology and associated behaviour. *Naturalia* 5: 121-133.
- Cruz-Landim, C. & M.H.V.B. Mota. 1990.** Occurrence of tegumentary glands in stingless bees. (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae), p. 587-588. In G.K. Veeresh, B. Mallik & C.A. Viraktamath (eds.), *Social insects and the environment*. New Delhi, Oxford & IBH Publishing Co., 765p.
- Cruz-Landim, C. & M.H.V.B. Mota. 1993.** Differences between the female castes and males of *Scaptotrigona postica depilis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) in the occurrence and ultrastructure of tegumentary exocrine glands. *Naturalia* 18: 173-187.
- Cruz-Landim, C. & R.D. Reginato. 1999.** Preliminary report on the presence of tegumentary glands in the thorax of Meliponinae bees (Hymenoptera, Apidae). *Rev. Bras. Biol.* 59: 167-172.
- Cruz-Landim, C. & R.L.M. Silva de Moraes. 1994.** Ultrastructural localization of new exocrine glands in legs of social Apidae (Hymenoptera) workers. *J. Adv. Zool.* 15: 60-67.
- Cruz-Landim, C., R.L.M. Silva de Moraes, H.C. Salles & R.D. Reginato. 1998.** Note on glands present in meliponinae (Hymenoptera, Apidae) bees legs. *Rev. Bras. Zool.* 15: 159-165.
- Cruz-Landim, C., S.M.F. Santos & M.C. Höfling. 1980b.** Sex determination in bees. XV. Identification of queens of *Melipona quadrifasciata anthidioides* (Apidae) with the worker phenotype by a study of the tergal glands. *Rev. Bras. Genet.* 3: 295-302.
- Dreyling, L. 1903.** Über die wachsbereitenden Organe der Honigbiene. *Zool. Anz.* 26: 710-715.
- Franco, A.C. & C. Cruz-Landim. 1999.** Ocorrência e morfologia de glândulas nas pernas de *Centris* e *Epicharis* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Rev. Bras. Zool.* (supl.2): 1-10.
- Guerino, A.C. 1999.** Glândulas tegumentares do abdômem de Bombinae e Euglossinae: Ocorrência e morfologia. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências da UNESP, Campus Rio Claro, 94p.
- Ihering, H. Von. 1903.** Biologie der stachellosen bienen brasiliens. *Zool. Jahrb. Abt. Sys.* 19: 179-287.
- Imperatriz-Fonseca, V.L. 1973.** Miscellaneous observations on the behaviour of *Schwarziana quadripunctata* (Hym. Apidae, Meliponinae). *Biol. Zool. Biol. Mar.* 30: 633-640.
- Mota, M.H.V.B. & C. Cruz-Landim. 1988.** Ocorrência e morfometria de glândulas tegumentares abdominais em *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Rev. Bras. Zool.* 5: 119-154.
- Noirot, C. & A. Quenedey. 1991.** Glands, gland cells, glandular units: some comments on terminology and classification. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 27: 123-128.
- Renner, M. & M. Baumann. 1964.** Über komplexe von subepidermalen drüsenzellen (Drufldrüsen) der beinenkügern. *Naturwissenschaften* 51: 68-69.
- Snodgrass, R. 1956.** Anatomy of the honey bee. Ed. Ithaca, Comstock Publ. Ass. Cornell. Univ. Press. XIV, 344p.
- Velthuis, H.H.W. 1970.** Queen substances from the abdomen

of the honey bee queen. Zeitschr. Vergl. Physiol. 70: 210-222.

Velthuis, H.H.W. 1992. Evolução e mecanismos da socialidade em *Xylocopa*. Naturalia n. especial: 23-31.

Wilson, E. 1963. Pheromones. Sci. Amer. 208: 100-114.

Youssef, N.N. 1975. Fine structure of the intersegmental membrane glands of the sixth abdominal sternum of

female *Nomia melanderi* (Hymenoptera, Apoidea). J. Morphol. 146: 307-324.

Zucchi, R. 1993. Ritualized dominance, evolution of queen-worker interactions and related aspects in stingless bees (Hymenoptera: Apidae), p. 207-49. In T. Inoue & S. Yamane (eds.), Evolution of insect societies. Tokio, Hakuin-Sha publish Co., 532p.

Received 08/05/02. Accepted 12/03/03.
