

Estudos sobre regulação social em Nannotrigona (Scaptotrigona)
postica Latreille, com especial referência a aspectos morfo-
funcionais (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae).

Luci Rolandi Bego

Licenciada em Ciências Biológicas
pela Faculdade de Filosofia, Ciên-
cias e Letras de Ribeirão Preto.

Dissertação apresentada ao Departamento de Genética e Matemá-
tica Aplicada à Biologia da Faculdade de Medicina de Ribeirão
Preto da Universidade de São Paulo, para a obtenção do grau
de mestre em Ciências.

Ribeirão Preto
São Paulo

1974

Aos meus pais, com muita
gratidão.

Ao Gustavo, com todo o
carinho.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho só pôde ser realizado devido ao auxílio de diversas pessoas e entidades. Desse modo, agradecemos:

em primeiro lugar, e de maneira muito especial, ao professor Dr. Ronaldo Zucchi, pela orientação durante o desenvolvimento do projeto, pelo amplo apoio, compreensão e exemplo científico;

ao Departamento de Genética e Matemática Aplicada à Biologia da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, na pessoa do professor Dr. Warwick Estevam Kerr, por ter concedido local de trabalho e o material necessário ao desenvolvimento da pesquisa;

ao professor Dr. Shôichi F. Sakagami, pelas inúmeras e preciosas sugestões, bem como por seu estímulo constante;

à professora Dra. Dora Lemasson Naves da Silva (homenagem póstuma) que sempre será lembrada por todos os auxílios prestados durante o desenrolar do projeto;

à professora Dra. Maria Madalena Teles Gomes da Silva e ao professor Dr. Fernando Sérgio Zucoloto, pelas sugestões na preparação do manuscrito;

ao pessoal técnico do Departamento de Genética e, em especial, ao Sr. Zualdo A. Schiavoni, pela ajuda na coleta de material;

ao professor Dr. Francisco Moura Duarte, pela orientação na parte estatística e à srta. Libertad M. Nali, pelo trabalho dispensado na confecção de cálculos estatísticos;

à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (setor de Ecologia Animal), onde encontramos facilidades necessárias ao desenvolvimento dessa tese;

aos técnicos do setor de Ecologia Animal da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto por todos os auxílios prestados;

à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo que, através da concessão de bolsas de Aperfeiçoamento I e II, propiciou os meios necessários para o desenvolvimento do trabalho;

ao sr. Walter Nather Júnior, pelos excelentes desenhos;

ao Sr. Claudinei Nacarato, pela ótima revisão do texto;

à srta. Maria Áurea Matioli, pelo excelente trabalho datilográfico e, finalmente, a todos os colegas e funcionários que propiciaram, sempre, um bom ambiente de trabalho.

CONTEUDO

A - itens		página
1. Introdução		1
1.1. Glândulas do sistema salivar		4
1.2. Ovários		6
1.3. Glândulas de cera		7
2. Material e Métodos		10
2.1. Material		10
2.2. Métodos		10
2.2.1. Procedimento para a obtenção das colônias		10
2.2.2. Técnicas de coletas de amostras		13
2.2.3. Preparação do material		15
2.2.4. Critérios de Avaliação		16
2.2.5. Preparação dos dados e análise estatística		18
3. Resultados		20
3.1. Ciclo de desenvolvimento das glândulas do sistema salivar (mandibulares, <u>h</u> ipo faringeanas, salivares da cabeça, sali vares do tórax) de uma colônia normal (C.N.1)		20
3.2. Resultados referentes às comparações do ciclo de desenvolvimento das glându las hipofaringeanas, salivares da cabe ça e salivares do tórax em operárias de zero a trinta dias de idade nas C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.		24
3.2.1. Desenvolvimento da glândula hipofaringeana		24

	página
3.2.2. Desenvolvimento da glândula salivar da cabeça	26
3.2.3. Desenvolvimento da glândula salivar do tórax	26
3.3. Resultados referentes ao estudo da colônia incompleta e do seu respectivo controle	39
3.4. Desenvolvimento ovariano	47
3.5. Secreção de cera nos tergitos abdominais e conteúdo do aparelho digestivo das operárias	51
4. Discussões	54
4.1. Sobre o ciclo de desenvolvimento das glândulas do sistema salivar das operárias da C.N.1	54
4.2. Ciclo do desenvolvimento das glândulas nas C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	59
4.3. Sobre as glândulas hipofaríngeas de campeiras da colônia incompleta e da colônia controle	66
4.4. Desenvolvimento das glândulas salivares da cabeça e do tórax nas C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	69
4.5. Desenvolvimento ovariano, cera presente nos tergitos abdominais e conteúdo do aparelho digestivo das operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	71
5. Sumário e Conclusões	74

6. Summary	76
7. Referências Bibliográficas	78
8. Anexos	87

B - tabelas

	página
1. Sumário do material coletado e períodos de coletas nos vários tipos de colônias utilizadas	14
2. Caracterização de idade relativa(1-3) das abelhas de uma colônia normal, determinada através da coloração progressiva do tegumento	15
3. Comparação das medidas dos ácinos da glândula hipofaríngeana em operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O., de zero a trinta dias de idade, através do teste de Mann-Whitney	36
4. Comparação dos ácinos da glândula salivar da cabeça em operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O., de zero a trinta dias de idade, através do teste de Mann-Whitney	37
5. Comparação das medidas dos túbulos secretores da glândula salivar do tórax em operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O., de zero a trinta dias de idade, através do teste de Mann-Whitney	38
6. Frequência em porcentagem do tamanho dos ácinos da glândula hipofaríngeana em seus respectivos padrões de desenvolvimento, em operárias pertencentes a tres estágios distintos de idade(colônia controle)	41

7. Frequência em porcentagem do tamanho dos ácinos da glândula hipofaríngeana, nos seus respectivos padrões de desenvolvimento, do quinto ao vigésimo segundo dia de permanência das operárias, na colônia incompleta	42
8. Relação entre estágios (idade relativa) e conteúdo do sistema digestivo das operárias (colônia controle)	44
9. Mudanças dos padrões alimentares das operárias campeiras que retornaram atividades internas da colônia (colônia incompleta)	44
10. Frequência de ovócitos nos respectivos padrões de desenvolvimento em operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	47
11. Frequência de ovos nutritivos (N) e funcionais (F) nas operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O., relacionadas à idade	50
12. Relação entre quantidade de cera presente nos tergitos abdominais das operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	51
13. Relação entre conteúdo do aparelho digestivo e idade das operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	53

14. Frequência em porcentagem de medidas das células secretoras da glândula man dibular (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trin ta dias de idade, da C.N.1 87
15. Frequência em porcentagem de medidas do menor diâmetro dos ácinos da glându la salivar da cabeça (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, da C.N.1 88
16. Frequência em porcentagem de medidas dos ácinos da glândula hipofaringeana (divisões oculares), agrupadas em clas ses de operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O. 89
17. Frequência em porcentagem de medidas do maior diâmetro da glândula salivar da cabeça (divisões oculares), agrupa das em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1 , C.N.2, C.N.3 e C.O. 90
18. Frequência em porcentagem de medidas do menor diâmetro da glândula salivar da cabeça (divisões oculares), agrupa das em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1 C.N.2, C.N.3 e C.O. 91

19. Frequência em porcentagem de medidas dos túbulos da glândula salivar do <u>tó</u> rax (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	92
--	----

C. figuras

página

1. Esquema A - localização das glândulas do sistema salivar em operárias de <u>Apis</u> . Esquema B - localização das glândulas de cera em <u>Scaptotrigona postica</u> . Esquema C - localização dos ovários em <u>Scaptotrigona postica</u>	8
2. Aspecto geral de uma colônia normal	11
3. Aspecto geral de uma colônia órfã	12
4. Frequência em porcentagem do tamanho das células glandulares (mandibulares, hipofaringeanas, salivares da cabeça e salivares do tórax), em divisões oculares em operárias de zero a trinta dias de idade (C.N.1)	23
5. Frequência em porcentagem das mensurações dos ácinos (divisões oculares) da glândula hipofaringeana de operárias de zero a trinta dias de idade	28
6. Frequência em porcentagem das mensurações dos ácinos da glândula salivar da cabeça (menor diâmetro) em divisões oculares de operárias de zero a trinta dias de idade	29
7. Frequência em porcentagem das mensurações dos ácinos da glândula salivar da cabeça em divisões oculares de operárias de zero a trinta dias de idade	30

8. Frequência em porcentagem das mensurações dos túbulos secretores (divisões oculares) da glândula salivar do tórax em operárias de zero a trinta dias de idade	31
9. Fotomicrografia das células secretoras da glândula mandibular em seus respectivos padrões de desenvolvimento, os quais foram obtidos através de medidas agrupadas em classes (C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.)	32
10. Fotomicrografia dos ácinos da glândula hipofaríngeana em seus respectivos padrões de desenvolvimento, os quais foram obtidos através de medidas agrupadas em classes (C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.)	33
11. Fotomicrografia dos ácinos da glândula salivar da cabeça em seus respectivos padrões de desenvolvimento, os quais foram obtidos através de medidas agrupadas em classes (C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.)	34
12. Fotomicrografia dos túbulos da glândula salivar do tórax em seus respectivos padrões de desenvolvimento, os quais foram obtidos através de medidas agrupadas em classes (C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.)	35

	página
13. Relação entre estágios (idade relativa das operárias) e desenvolvimento da glândula hipofaringeana em seus respectivos padrões de desenvolvimento (colônia controle)	43
14. Mudanças morfo-funcionais da glândula hipofaringeana, após as operárias campeiras retornarem a executar tarefas internas na colônia	43
15. Fotomicrografia dos ácinos da glândula hipofaringeana de operárias da colônia normal (colônia controle) em seus respectivos padrões de desenvolvimento.....	45
16. Fotomicrografia dos ácinos da glândula hipofaringeana de operárias campeiras da colônia incompleta, após o retorno a atividades internas na colônia	46
17. Padrões de desenvolvimento ovariano das operárias	
18. Relação entre número de indivíduos e desenvolvimento ovariano das operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	49
19. Relação entre número de indivíduos e quantidade de cera nos tergitos abdominais das operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.	52

1. INTRODUÇÃO

Pesquisas sobre as glândulas exócrinas de abelhas vêm sendo desenvolvidas há muito tempo, paralelamente a estudos etológicos, citológicos, genéticos e morfológicos. Em qualquer um desses níveis, as informações obtidas convergem, principalmente, para o estabelecimento de bases que permitam entender os aspectos evolutivos das várias espécies que compõem a superfamília Apoidea.

A importância que se tem dado a estudos glandulares explica-se pelo fato de que inúmeras manifestações biológicas (comunicação, integração social, produção de matéria-prima para a construção do ninho, etc.) estão ligadas aos produtos de determinadas glândulas.

Assim, o sistema salivar das abelhas, constituído pelas glândulas mandibulares, hipofaringeanas, salivares da cabeça e salivares do tórax, secreta substâncias importantes na realização de diversos tipos de trabalhos pelas operárias na colônia. Na rainha, algumas glândulas estão ligadas, principalmente, ao processo de regulação social da espécie.

Em vista da grande contribuição desses estudos no sentido de elucidarem importantes aspectos sobre a biologia das abelhas, o campo de pesquisa diversificou-se, sendo, portanto, ampla a literatura a respeito, abrangendo, porém, quase que exclusivamente o gênero Apis. Desse modo, os estudos sobre anatomia e histologia desenvolvidos por Heselhaus (1922), Snodgrass (1925; 1956), Ribbands (1953) e Nedel (1960), são bastante significativos, juntamente com o de Cruz Landim (1967), que desenvolveu um importante estudo comparativo de algumas glândulas de várias espécies de abelhas, incluindo aquelas com um nível pri

mitivo de organização social.

As diferentes funções tomadas pelas glândulas também têm sido abordadas em diversas pesquisas, principalmente para Apis, embora dentro desse campo existam ainda muitas controvérsias. Assim, o que se encontra na literatura sobre a fisiologia glandular se resume nos trabalhos de Haas (1946;1952), Orozi-Pál (1957), Groot e Voogd (1954), Butler (1956), Heselhaus (1922), Simpson (1960; 1961; 1963), King (1933) em Wilson(1968) p. 175.

Através desses estudos, pôde-se relacionar a dinâmica da colônia (atividade das operárias) com o funcionamento glandular e explicar algumas das razões pelas quais as operárias, em diferentes faixas etárias, executam tipos específicos de tarefas na colônia. Estes estudos também permitiram entender como a mudança de determinadas atividades pode estar ligada ao desenvolvimento e regressão de algumas glândulas. Nos meliponíneos a única glândula bem estudada no que diz respeito à função é a mandibular. A secreção glandular é utilizada pelas operárias campeiras na marcação de trilhas de cheiro que indicam a fonte de alimento (Lindauer & Kerr 1960; Cruz Landim & Ferreira 1968).

Muitos estudos relacionados ao desenvolvimento glandular e aos fatores que o influenciam foram realizados em Apis.

Existem alguns trabalhos que demonstram a influência da nutrição sobre a atividade glandular e, ainda, outros que descrevem as alterações sofridas por certas glândulas em colônias submetidas a situações diversas (aumento da quantidade de cria, colônias com abelhas velhas (campeiras) e rainha fisogástrica, colônias órfãs, populações pequenas, populações de mesma idade, etc.). Os trabalhos de grande importância nessa li

na foram desenvolvidos por RÜsch (1925), Soudek (1927), Hess (1942), Kratky (1931), Maurizio (1954) e Sakagami (1963a, b). Para os Meliponinae existem os trabalhos de Cruz Landim & Akahira (1966) e Zucoloto (1973) que abordam aspectos relacionados ao desenvolvimento glandular influenciado pela nutrição.

Estudos recentes têm ainda procurado demonstrar a influência do hormônio juvenil na atividade da glândula hipofaríngeana (Jaycox, Skowronek & Guynn 1974).

Além das glândulas, outra questão de interesse para o entendimento da biologia das abelhas refere-se ao estudo dos ovários pois, conhecendo-se o comportamento dos mesmos nas operárias, pode-se relacionar este aspecto com a regulação social da espécie. Assim, por exemplo, em consequência da grande quantidade de informações sobre o desenvolvimento ovariano em operárias de Apis, bem como do funcionamento da glândula mandibular da rainha, pôde-se conhecer bem o mecanismo de regulação social nessa espécie.

Alguns trabalhos têm sido desenvolvidos tanto ao nível anatômico e histológico, como nos aspectos relacionados ao desenvolvimento dos ovários em algumas espécies de abelhas. Nos meliponíneos, as observações mais valiosas com relação aos estudos sobre ovários, são de autoria de Sakagami & Zucchi (1963; 1966; 1967; 1968); Zucchi (1966; 1973); Sakagami; Beig; Zucchi & Akahira (1963); e, ainda, Beig (1972). Através desses trabalhos constatou-se que, diferentemente do que ocorre em Apis, algumas espécies de meliponíneos apresentam operárias poedeiras cujos ovos podem servir de alimento à rainha (Sakagami & Zucchi 1963, etc.).

Para facilitar o entendimento do trabalho abordaremos a seguir, aspectos relacionados a histologia e morfologia das glândulas do sistema salivar, ovários e glândulas de ce

ra em operárias de Scaptotrigona postica baseados, principalmente, nos estudos de Cruz Landim 1967.

Antes disso gostaríamos porém, de lembrar o seguinte: o grupo Scaptotrigona é, sistematicamente, um grupo de difícil resolução pois várias espécies definidas por Moure (1951) hibridizam-se, em maior ou menor grau.

O fato já foi relatado por Nogueira Neto (1963) que observou formas intermediárias produzidas pelo cruzamento natural entre postica e depilis e, nos últimos anos, confirmado para outras formas do grupo (Zucchi não publicado).

Porisso, a espécie trabalhada por nós, Scapto - trigona postica que é forma abreviada de Nannotrigona (Scapto - trigona) postica segundo o sistema de Moure (1951; 1961) nem sempre se manteve como tal. Em várias ocasiões encontramos algumas colméias no nosso apiário mostrando desvios do padrão postica típico porém, como esse fenômeno provavelmente não afetará os aspectos abordados nesse trabalho, apenas mencionamos o fato, sem dar-lhe outra importância adicional.

1.1. Glândulas do sistema salivar

As glândulas dos Meliponinae, em geral, foram muito bem estudadas, tanto ao nível histológico como morfológico, por Cruz Landim 1967.

As glândulas mandibulares são estruturas em forma de saco, localizadas uma de cada lado da cabeça, em íntima ligação com a mandíbula. Cada saco é formado por dois lobos. Um destes tem localização anterior e é, predominantemente, secretor, enquanto que, o outro localiza-se posteriormente, atrás do cêre

bro, e funciona principalmente como reservatório. O lobo anterior se apresenta saculiforme e é maior que o reservatório. Essas glândulas são formadas por três camadas distintas: a- membrana basilar externa; b- células secretoras; c- íntima quitinosa (Cruz Landim 1967).

As células secretoras formam um epitélio cúbico simples e ocupam toda a extensão do saco anterior e mais a metade do posterior (Nedel 1960 em Cruz Landim 1967).

A membrana basilar é formada por um envoltório muito fino, acelular, que envolve externamente toda a glândula, enquanto que a íntima se apresenta formada por uma bainha de quitina forrando a cavidade interna da glândula. As células secretoras são providas de grandes núcleos basais e canaliculos intracelulares, muito delicados, que percorrem a célula e vão se abrir através da camada íntima, na luz do saco (Cruz Landim 1967).

As glândulas hipofaríngeas são duas estruturas situadas na parte mediana anterior da cabeça, uma de cada lado da faringe. Apresentam-se como um par de longos cachos que se enrolam, ocupando o espaço entre o cérebro e a parte do exoesqueleto que forma o teto da cabeça. Cada estrutura é constituída por um canal axial provido de ramos curtos que se ligam aos ácinos. Cada ácino é constituído por uma só célula secretora apresentando um canalículo que conduz os produtos ao ducto excretor final (Cruz Landim 1967).

As glândulas salivares da cabeça são formadas de pequenos e numerosos ramos ou grupos de alvéolos na ponta de ductos relativamente longos. Os ácinos que as compõem são multicelulares e vão formar um epitélio cúbico simples. Os alvéolos são revestidos por uma membrana basilar muito fina e a luz da

glândula é bastante grande e contínua com os ductos (Cruz Landim 1967).

As glândulas salivares do tórax se situam na parte anterior ventral do tórax, sob o tubo digestivo. São estruturas pares, onde cada porção glandular é formada por um conjunto de túbulos curtos, não ramificados. Esses túbulos são envolvidos por uma membrana basilar muito fina e são formados, também, por células cúbicas, maiores que aquelas das glândulas salivares da cabeça. A luz dos túbulos é revestida internamente por uma íntima quitinosa. Os túbulos se reúnem em grupos de dois, três ou mais para formar os ductos coletores. Estes, se ligam uns aos outros formando, posteriormente, dois ductos finais que terminam na bolsa salivar que se abre na glossa, trazendo o produto de excreção dessas duas glândulas (Cruz Landim 1967).

1.2. Ovários

Os ovários das operárias são do tipo politrófico, sendo que cada um é constituído por quatro ovariolos que são subdivididos em quatro componentes: germarium, formado por um conjunto de células germinativas primordiais e algumas células nutritivas; vitelarium, formado por células nutritivas bem desenvolvidas; oócito, constituído por uma massa de vitelo circundada por um conjunto de células foliculares; oviduto, formado por células altas e núcleos relativamente pequenos (Sakagami, Beig, Zucchi & Akahira 1963).

1.3. Glândulas de cera

As glândulas de cera nas abelhas são uma especialização da hipoderme que reveste internamente o exoesqueleto de certas regiões do abdome (Cruz Landim 1967).

A localização é dorsal ocupando a especialização hipodérmica do IV ao VII tergito. A camada de quitina sobre as glândulas é bem fina formando um disco especial (espelho de cera) (Cruz Landim 1967).

Essas glândulas são formadas por um epitélio secretor e o tamanho das células varia segundo o ciclo de desenvolvimento, sendo que na fase de atividade máxima, as células secretoras se apresentam bem altas. Contrariamente, no início da vida das operárias bem como depois de cessado o período de produção (operárias mais velhas), as células se tornam indiferenciadas (Cruz Landim 1967).

A fig. 1 (p. 8) ilustra o aspecto e a localização das quatro glândulas do sistema salivar em Apis. Com algumas modificações, esse esquema é aplicável à Scaptotrigona postica. Na mesma figura, observa-se o aspecto e localização dos ovários e glândulas de cera em Scaptotrigona postica.

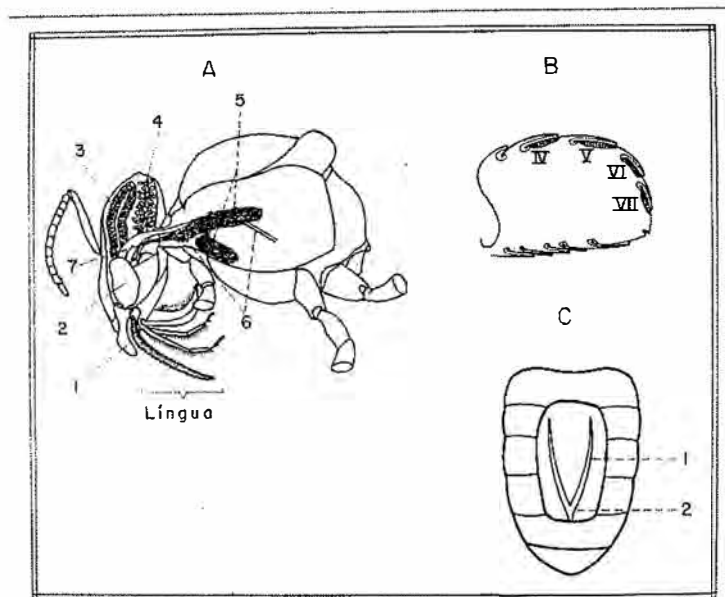


Fig. 1 - Esquema A - localização das glândulas do sistema salivar em operárias de Apis. 1- mandíbula; 2- glândula mandibular; 3- glândula hipofaríngeana; 4- glândula salivar da cabeça; 5- glândula salivar do tórax; 6- esôfago; 7- ducto excretor das glândulas salivares (extraído do trabalho de Cruz Landim 1967). Esquema B - localização das glândulas de cera em Scaptotrigona postica (extraído do trabalho de Cruz Landim 1967). Esquema C - localização dos ovários em Scaptotrigona postica (1- ovariolo; 2- oviduto).

Devido a importância dos aspectos descritos e pelo fato de haverem poucos estudos em meliponíneos, escolhemos alguns desses para o assunto da nossa tese. Quanto ao material, demos preferência a Scaptotrigona postica L., por se tratar de um grupo cujo sistema de regulação social é pouco conhecido e pela facilidade com que as colônias são mantidas em laboratório.

Desse modo, nossos propósitos no presente trabalho se resumem em:

- a- observar as modificações que ocorrem no desenvolvimento das glândulas do sistema salivar e ovários nas operárias de várias idades em colônias normais e órfã;
- b- observar o que ocorre com as glândulas hipofaríngeas de operárias campeiras após serem submetidas à uma volta aos trabalhos relacionados à cria;
- c- abordar alguns aspectos correlacionados ao desenvolvimento glandular: secreção de cera nos tergitos abdominais, conteúdo do aparelho digestivo em operárias de vários grupos etários das colônias normais, órfã e incompleta.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Material

a- Colônia de Scaptotrigona postica, com boas condições de alimentação, favos de cria e densidade populacional, mantida em uma colméia de observação (Sakagami & Zucchi 1963 , Sakagami 1966).

b- Favos de cria da mesma espécie, retirados de diversas colônias que se localizam fora do laboratório.

c- Colônia de Scaptotrigona postica, mantida fora do laboratório em ótimas condições.

d- População de campeiras da mesma espécie, mantidas em colméia de observação, com um favo de cria novo, alimento em quantidade suficiente e rainha fisogástrica.

2.2. Métodos

2.2.1. Procedimento para a obtenção das colônias

a- Colônia normal - Entende-se por colônia normal aquela composta por operárias em vários grupos etários, rainha fisogástrica, cria em vários estágios de desenvolvimento, alimentos (pólen e mel) estocados em potes e, ainda, machos em frequências variáveis.

Utilizamos uma colônia normal mantida em colméia de observação, à temperatura de 28°C, aproximadamente, a

qual foi estudada do mesmo modo em três períodos distintos. Essa colônia, nas três épocas - novembro, 1972, janeiro, 1973 e agosto, 1973 - apresentou-se normal com relação à sua dinâmica interna, isto é, com posturas de rainha e operárias e, ainda, atividade normal por parte das operárias. Observamos, em todos os períodos de estudos, potes de pólen e mel e abelhas em todos os grupos etários (fig. 2).

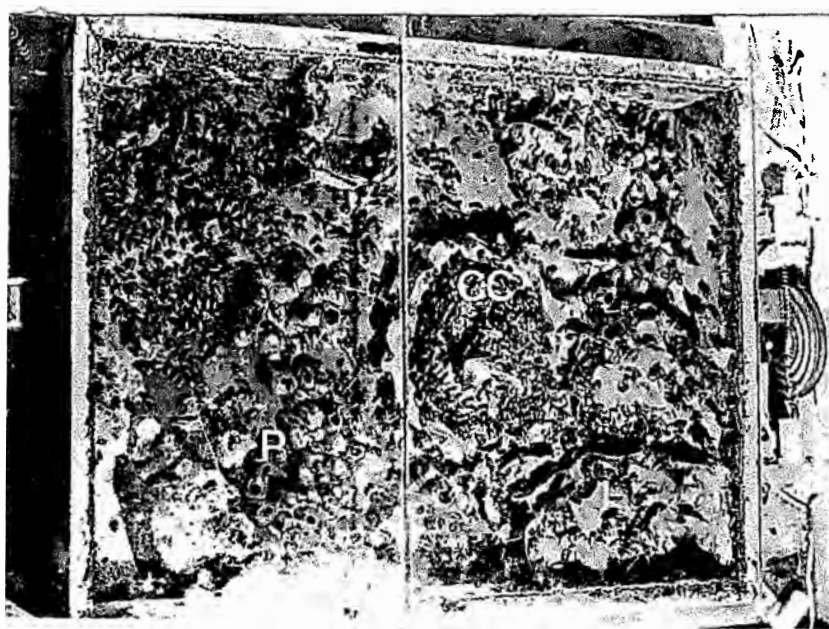


Fig. 2 - Aspecto geral de uma colônia normal. P- potes de alimento; CC- células de cria ; I- invólucros de cera.

b- Colônia órfã - A partir da colônia normal, em que realizamos observações em três períodos diferentes, obtivemos uma órfã (dezembro, 1973).

Nesse período, a colônia se encontrava meio fraca e para mantermos a órfã numa condição próxima às normais estudadas anteriormente, introduzimos crias prestes a eclodirem e potes de pólen e mel. A seguir, retiramos a rainha e todas as células reais e após vinte dias de orfandade, iniciamos o estu-

do das operárias nessa colônia (fig. 3).

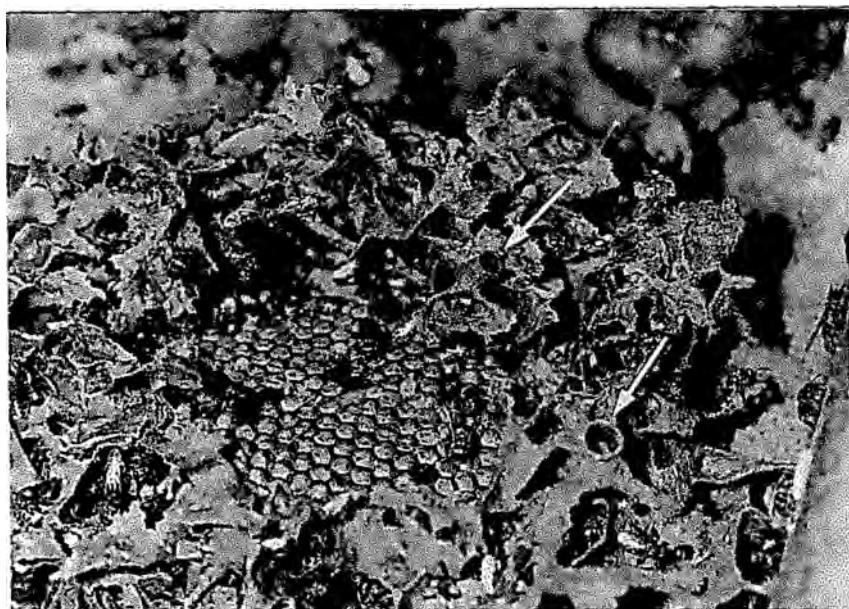


Fig. 3 - Aspecto geral de uma colônia órfã. As setas indicam arremedos de células reais (Simões 1974).

c- Colônia incompleta - A partir de uma colônia normal, foi obtida uma outra, incompleta. Para isso, retiramos a normal do seu local, adaptando, no seu lugar, uma colméia de observação (temperatura a 28°C) contendo uma rainha fisogástrica, um pequeno favo de cria nova e potes de alimento. As operárias campeiras da colônia normal, ao regressarem do campo, começaram a habitar a nova moradia permanecendo por quase um mês.

Desse modo, obtivemos uma colônia incompleta, onde todas as operárias já tinham, provavelmente, ultrapassado o período de trabalhos internos.

2.2.2. Técnicas de coletas de amostras

Nos quatro períodos de estudos (três repetições na colônia normal - C.N.1, C.N.2, C.N.3 - e um na órfã - C.O.), introduzimos na colônia diversos grupos de abelhas recém-emergidas, em lotes de aproximadamente 100 abelhas, em intervalos de cinco dias.

As operárias introduzidas eram provenientes de favos de cria retirados de diversas colônias situadas fora do laboratório. Esses eram colocados em pequenas caixas de madeira contendo alimento (mel e água) e deixados numa estufa até a emergência. Não utilizamos operárias recém-emergidas da própria colônia em que realizamos nossos estudos pelas seguintes razões: a- para obtermos 100 operárias novas era necessário grande quantidade de cria.

Nossa colônia, embora se encontrasse em boas condições não dispunha de tal quantidade de favos prestes a eclodirem; b- para evitar de abrir sempre a colônia o que poderia acarretar num esfraquecimento da mesma, devido as abelhas que se perdem durante as manipulações.

Depois de decorrido certo tempo, retiramos as amostras de operárias, nas diferentes faixas etárias. As abelhas marcadas foram coletadas até os 30 dias de idade pois, após essa época, muitas estruturas anatómicas já se encontravam em fase de grande regressão (tab. 1, p. 14).

Para o estudo das operárias campeiras da colônia incompleta, retiramos amostras a partir do quinto dia após estas terem se instalado na nova colônia. Desse modo, as amostras obtidas representam o quinto, décimo e décimo quinto dia de permanência na colônia. Depois do décimo quinto dia, as ope-

rárias campeiras iniciaram atividades na região da cria e, devido a esse fato, coletamos amostras no décimo sexto, décimo nono e vigésimo segundo dia, portanto, em intervalos de três dias (tab. 1).

Tabela 1

Sumário do material coletado e períodos de coletas nos vários tipos de colônias utilizadas.

Colônias observadas		Períodos referentes às observações				Número total de abelhas coletadas	Faixas de idade das operárias analisadas
		início	introdução do primeiro lote de abelhas	coletas	fim do experimento		
Normal (controle)		-	-	3-1971	-	300(100 para cada estágio)	-novas(estágio 1) -meia idade(estágio 2) -campeiras(estágio 3)
Incompleta		12-10-71	-	17, 22, 27, 28, 31-10 e 3-11	3-11-71	84(14 para cada coleta)	campeiras trabalhando na região da cria
Colônia normal com 3 repetições	C.N.1	19-11-72	19-11-72	19-12-72	19-12-72	140(20 para cada faixa de idade)	0, 5, 10, 15, 20, 25, 30 dias
	C.N.2	10-1-73	10-1-73	9-2-73	9-2-73	130(10 para a faixa de zero dias e 20 para outras faixas de idade)	0, 5, 10, 15, 20, 25, 30 dias
	C.N.3	14-8-73	14-8-73	13-9-73	13-9-73	130(10 para a faixa de zero dias e 20 para outras faixas de idade)	0, 5, 10, 15, 20, 25, 30 dias
quarta repetição	C.O.	20-12-73	9-1-74	8-2-74	8-2-74	130(10 para a faixa de zero dias e 20 para outras faixas de idade)	0, 5, 10, 15, 20, 25, 30 dias

Para o estudo das abelhas do grupo controle do experimento referente a colônia incompleta, coletamos amostras

de uma colônia normal, mantida fora do laboratório. Separamos as operárias em três grupos, de acordo com a pigmentação do corpo (através de suas idades relativas), que representassem faixas distintas de atividades dentro da colônia (tab. 2).

Tabela 2

Caracterização de idade relativa (1-3) das abelhas de uma colônia normal, determinada através da coloração progressiva do tegumento.

Estágios (idade aproximada das operárias em dias)	Características utilizadas
1 0 - 15	<ul style="list-style-type: none"> - abelhas de coloração amarelo-pálido - início de pigmentação - escuras com escutelo amarelado
2 15 - 25	<ul style="list-style-type: none"> - pigmentadas com escutelo parcialmente escuro - pigmentadas com escutelo enegrecido
3 25 em diante	<ul style="list-style-type: none"> - totalmente pigmentadas (campeiras)

As operárias dos estágios 1 e 2 foram coletadas dentro da colméia e, aquelas representantes do estágio 3 foram escolhidas entre abelhas que se encontravam voando.

2.2.3. Preparação do material

As amostras coletadas eram fixadas em Dietrich por trinta horas e conservadas em álcool setenta por

cento. As glândulas e ovários eram dissecados sob microscópio estereoscópico, com o auxílio de pinças e, em seguida, colocávamos os mesmos numa solução de carmin acético 1%. Três minutos após, as peças eram lavadas em água e, depois, em álcool absoluto e montadas em lâminas contendo glicerina (Akahira inf. pessoal). Algumas vezes, lutávamos as lamínulas nas lâminas com uma mistura de parafina e Bálsamo do Canadá na proporção 1:1. Este procedimento abrangeu a maioria dos estudos realizados (colônia normal com três repetições e colônia órfã). Para as abelhas da colônia incompleta e seu respectivo controle, colorimos as peças com uma solução simples de azul de metileno. Nesse caso, as estruturas, após terem sido retiradas, eram coradas nas próprias lâminas e examinadas a seguir.

2.2.4. Critérios de avaliação

Para avaliarmos o grau de desenvolvimento das estruturas, usamos padrões representativos das observações e, também, medidas. Das glândulas mandibulares medimos a altura das células secretoras que constituem a parte predominantemente secretora dessa glândula; nas glândulas hipofaríngeas, pelo fato de apresentarem ácidos arredondados, medimos apenas um diâmetro do ácido; das glândulas salivares da cabeça, tomamos medidas do comprimento e largura dos ácidos. Nas glândulas salivares do tórax, avaliamos apenas a largura da porção terminal dos túbulos secretores. De cada grupo de amostras, medimos dez células.

Com relação ao experimento referente às operárias da colônia incompleta, e seu respectivo controle, não efetuamos nenhuma medida. Observamos os ácidos da glândula hipofa-

ringeana ao microscópio óptico e avaliamos os mesmos através dos seguintes padrões: A- não desenvolvida; B- desenvolvimento médio; C- totalmente desenvolvida; D- início de regressão; E- regressão média; F- regressão acentuada (fig. 15A-F, p. 45).

Esses padrões eram baseados principalmente no tamanho dos ácinos. O aspecto dos mesmos nos vários estágios (forma regular ou não), também, serviu de subsídio na confecção dos padrões de desenvolvimento.

Com relação aos ovários, tomamos medidas do comprimento dos ovócitos em desenvolvimento, e, através dessas medidas estabelecemos os seguintes padrões: A- não desenvolvido (até 6 divisões oculares); B- início de desenvolvimento (7 a 15 divisões oculares); C- desenvolvimento médio (16 a 35 divisões oculares); D- desenvolvido (36 divisões em diante), onde DN= ovo * nutritivo e DF= ovo funcional. Finalmente, o padrão E refere-se aos ovaríolos degenerados (fig. 17, p. 48). Efetuamos todas as medidas ao microscópio óptico, com o auxílio de ocular graduada, sendo que, para as glândulas, uma divisão ocular corresponde à 2.5 micrômetros e, para os ovários, uma divisão ocular corresponde à 22 micrômetros.

Para se estimar a quantidade de cera presente nos tergitos abdominais (análise indireta do desenvolvimento das

* O produto de ovários é aqui designado por ovo, sem levar em conta a rotineira distinção entre óvulo e ovo, pois em Scanto trigona postica o produto dos ovários das operárias é uma vesícula anucleada (ovo alimentar), cuja única função é a de alimentar a rainha (Akahira, Sakagami & Zucchi 1970).

glândulas de cera) antes das dissecções, raspávamos os tergitos com pinças, sob estereoscópio; através da quantidade de cera designamos os seguintes padrões: A- nenhuma (ausência de cera) ; B- pouca (vestígios de cera nos tergitos); C- média (placas não totalmente completa); D- muita (placas completas). Com relação ao conteúdo do aparelho digestivo, atribuímos os padrões: P- presença de pólen; M- presença de mel; PM- presença de pólen e mel; V- vazio.

As fotomicrografias foram obtidas através de lâminas preparadas para tal fim. Nesse caso, o material foi cuidadosamente escolhido, de modo a bem representar não só todos os estágios observados, mas também, as medidas obtidas.

2.2.5. Preparação dos dados e análise estatística

Para a confecção dos gráficos referentes às medidas das células glandulares, utilizamos o critério de classificação em intervalos de classes, pelo método comum usado em estatística. Para as medidas das células da glândula mandibular, usamos seis intervalos fechados de três e, para cada intervalo, atribuímos os seguintes padrões: A (25-27); B (22-24) C (19-21); D (16-18); E (13-15); F (10-12). Para as glândulas hipofaríngeas, utilizamos 5 intervalos fechados de três, os quais englobam toda a variação de medidas obtidas representando a fase de desenvolvimento e regressão glandular. Os padrões atribuídos foram: A (7-9); B (10-12); C (13-15); D (16-18); E (19-21); F (16-18); G (13-15); H (10-12); I (7-9).

Para as medidas dos ácinos da glândula salivar da cabeça, usamos seis intervalos fechados de seis, para o me -

nor diâmetro e sete intervalos fechados de seis, para o maior diâmetro do ácino. Os padrões atribuídos em função do maior diâmetro foram: A (9-14); B (15-20); C (21-26); D (27-32); E (33-38); F (39-44); G (45-50).

Ainda para as medidas relativas aos ácinos da glândula salivar da cabeça, usamos nove intervalos fechados de três, referentes ao menor diâmetro glandular (tab. 15, p.88) . Essa classificação teve como finalidade facilitar a confecção de um gráfico (fig. 4, p.23) que analisasse o ciclo de desenvolvimento de todas as glândulas do sistema salivar da colônia normal 1.

Para as medidas dos túbulos da glândula salivar do tórax, usamos seis intervalos fechados de três. Os padrões atribuídos foram: A (8-10); B (11-13); C (14-16); D (17-19); E (20-22); F (23-25).

A comparação dos resultados nas diferentes colônias estudadas foi feita através do teste estatístico de Mann-Whitney, ao nível de 1%, pelo fato de nossos dados não obedecerem a uma distribuição normal. A amostra utilizada foi em número de 53 medidas para cada análise efetuada.

Devemos, finalmente, comentar que efetuamos medidas nas células da glândula mandibular apenas nas abelhas da colônia normal 1. Isso pelo fato de que essas glândulas apresentam uma degeneração progressiva durante a vida adulta das abelhas (fato constatado no estudo da C.N.1). Achamos que seria difícil encontrar diferenças entre as operárias das várias colônias devido, somente, às necessidades da colônia e desse modo não a incluímos nos nossos estudos nas outras três colônias (C.N.2, C.N.3 e C.O.).

3. RESULTADOS

3.1. Ciclo de desenvolvimento das glândulas do sistema salivar (mandibulares, hipofaringeanas, salivares da cabeça, salivares do tórax) de uma colônia normal (C.N.1).

As figs. 4, 9, 10, 11, 12 (pp. 23, 32, 33, 34, 35 e tabelas 14, 15, 16 e 19 (pp. 87, 88, 89, 92) ilustram os resultados obtidos.

Para essa finalidade, tomamos a C.N.1 pelas seguintes razões: a- por termos observado o ciclo de desenvolvimento das quatro glândulas que compõem o sistema salivar das operárias; b- por que a nosso ver, tratam-se de resultados próximos ao que consideramos normal, baseado, principalmente, naqueles encontrados em literatura.

a- glândulas mandibulares

As glândulas mandibulares das operárias de zero dias se encontram totalmente desenvolvidas, o que é bastante evidenciado pela parede bem grossa dos sacos glandulares, quando visualizados sob estereoscópio. Nessa fase, existe pouca secreção no interior do reservatório. As células secretoras se apresentam bem altas, com núcleos bem delimitados e com o citoplasma grande em relação ao tamanho do núcleo (figs. 9A, 9B, p. 32). Observa-se ainda, nessa fase, os canalículos intracelulares. Em operárias de cinco dias, nota-se uma leve diminuição na altura das células (fig. 9C, p.32), e, ainda, uma quantidade maior de secreção no reservatório glandular. A partir dos dez dias, as células regridem gradualmente, diminuindo em altura, até que em operárias de trinta dias, tornam-se marcadamente degeneradas. O citoplasma se apresenta pequeno em relação ao núcleo (fig. 9 D-F, p. 32).

Observa-se, nas fases de degeneração, um aumento de secreção no reservatório. Desse modo, em abelhas mais velhas (trinta dias), a secreção encontrada é bem maior do que a observada nos estágios anteriores, embora as paredes dos sacos glandulares se apresentem bem finas, devido à regressão celular.

b- glândulas hipofaringeanas

As glândulas hipofaringeanas de abelhas de zero dias se apresentam com ácinos pequenos e, consequentemente, com núcleos relativamente grandes que são intensamente corados por carmin acético (figs. 10A, 10B, p. 33). Em abelhas de cinco dias, há um aumento no tamanho do citoplasma, embora não se perceba ainda secreção no citoplasma pois, os núcleos ainda se coram intensamente (fig. 10C, p.33). As abelhas de dez dias apresentam suas glândulas um pouco maiores em relação àquelas de cinco dias, sendo que a secreção é bem evidente no citoplasma dos ácinos. Nesta fase, não se observam mais os núcleos, provavelmente devido à presença de secreção (fig. 10D, p. 33). Nas operárias de quinze dias, o aspecto dos ácinos é bem semelhante ao das abelhas de dez dias. Aos vinte dias, as operárias têm suas glândulas desenvolvidas ao máximo. As células secretoras se encontram totalmente túrgidas (fig. 10E, p. 33). A partir dessa época observa-se uma diminuição no tamanho dos ácinos devido a uma redução do citoplasma. Os núcleos novamente são observados e o formato das células se torna mais irregular (figs. 10F, 10G, p.33). Finalmente, em abelhas mais velhas (trinta dias) , os ácinos diminuem de tamanho ainda mais, indicando uma degeneração bem marcante. Nesta fase, os núcleos se coram intensamente, e o citoplasma torna-se muito reduzido, ficando o núcleo o componente maior da célula glandular (figs. 10H, 10I, p.33).

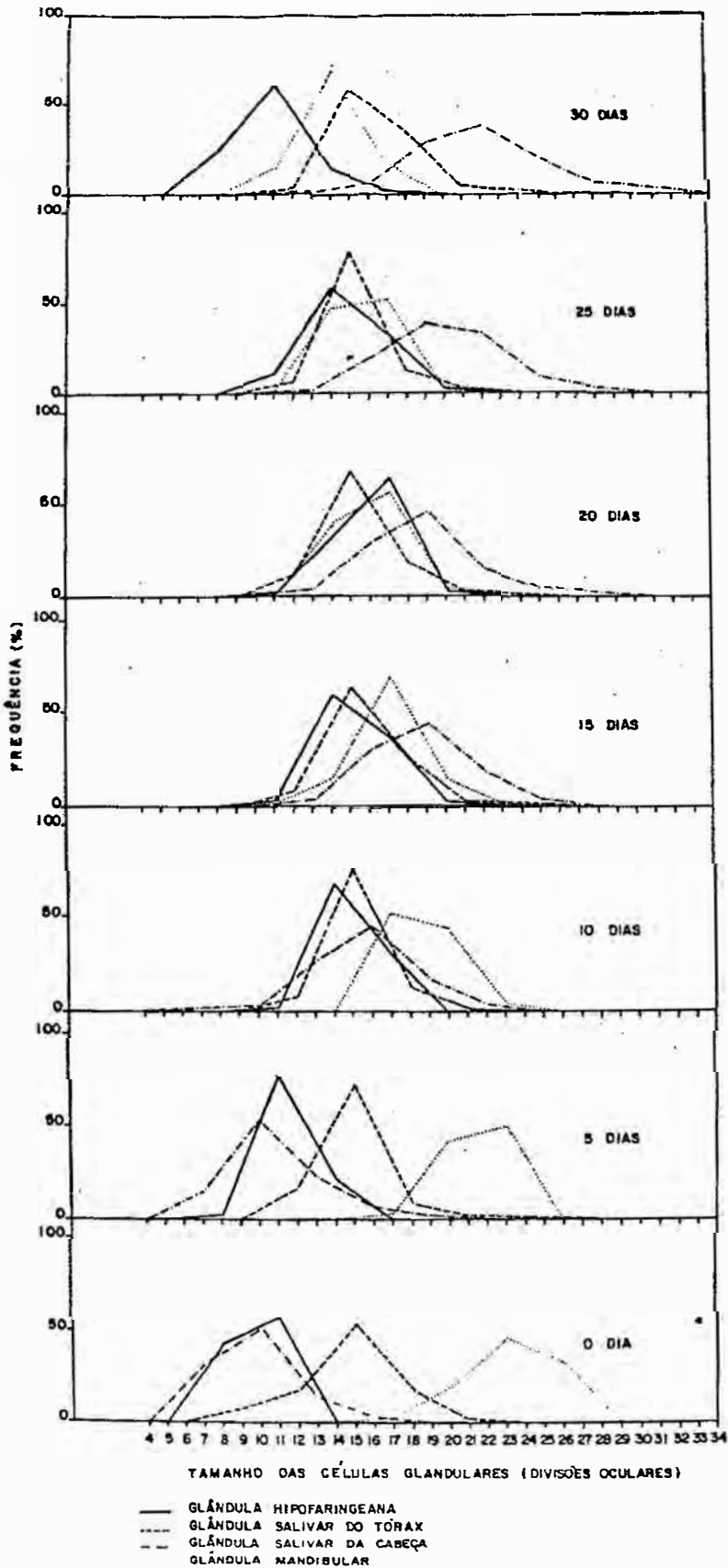
c- glândulas salivares da cabeça

As glândulas salivares da cabeça se apresentam, inicialmente, com ácidos pequenos, sem secreção na luz dos mesmos. À medida em que as operárias avançam em idade, os ácidos aumentam em tamanho devido ao acúmulo de secreção depositada na luz glandular. Em operárias de quinze dias, já se observa uma certa quantidade de secreção que não se cora. Este crescimento celular se processa gradativamente até que, em abelhas de trinta dias, os ácidos tornam-se bastante túrgidos. Esta glândula é constituída de ácidos de tamanho irregular, mesmo em operárias de mesma idade; nesta fase (trinta dias), mesmo aqueles que são pequenos, são encontrados com grande quantidade de secreção. A fig. 11 A-G, p. 34), ilustra todas as fases de desenvolvimento observadas.

d- glândulas salivares do tórax

As glândulas salivares do tórax se encontram desenvolvidas já em abelhas de zero dias de idade (fig. 12A, p. 35) e, nesta fase, os núcleos são observados facilmente com a coloração usada. Em abelhas de cinco a vinte dias de idade, o incremento glandular observado é muito pequeno. Após esta época, nota-se um aumento no tamanho dos túbulos (largura) e os núcleos quase não são mais notados, provavelmente devido a uma maior quantidade de secreção presente nas células secretoras. A fig. 12 A-F, p. 35 ilustra o aspecto geral dos túbulos em todas as fases observadas.

Fig. 4 - Frequência em porcentagem do tamanho das células glandulares (mandibulares, hipofaringeanas, salivares da cabeça e salivares do tórax), em divisões oculares em operárias de zero a trinta dias de idade (C.N.1).



3.2. Resultados referentes às comparações do ciclo de desenvolvimento das glândulas hipofaringeanas, salivares da cabeça e salivares do tórax em operárias de zero a trinta dias de idade nas C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

As figuras 5 a 12 (pp. 28 a 35) ilustram os resultados obtidos. As tabelas 3, 4 e 5 (pp. 36, 37 e 38) sumarizam resultados referentes à análise estatística. As tabelas 16 a 19 (pp. 89 a 92) representam os dados dos quais foram construídos os gráficos.

Apresentaremos nesse item os resultados referentes às três glândulas do sistema salivar observados nas diversas colônias, com a finalidade de facilitar as comparações.

3.2.1. Desenvolvimento da glândula hipofaringeana

As operárias de zero dias têm suas glândulas praticamente com o mesmo grau de desenvolvimento, com exceção, apenas, daquelas das C.N.2 x C.N.3 e C.N.2 x C.O.

Aos cinco dias, os ácinos se encontram em graus de desenvolvimento distintos, em todas as comparações efetuadas, com exceção apenas daqueles das abelhas das C.N.2 e C.O., onde eles se apresentam com o mesmo tamanho.

Aos dez dias comparando-se as distribuições de frequências das mensurações da glândula hipofaringeana das operárias em todas as colônias, somente nas C.N.3 e C.O., as glândulas apresentam-se semelhantes quanto as medidas (vide tabs. 3, 16 e fig. 5, pp. 36, 89 e 28). Observa-se entretanto que, embora haja semelhança nas medidas, em uma delas (C.N.3) as glându-

las estão em fase de crescimento, ao passo que na outra (C.O.), os ácidos já estão se degenerando.

Aos quinze dias de idade, somente coincidem em tamanho as glândulas das abelhas da C.N.1 e C.O. (tabs. 3 e 16, pp. 36 e 89). Nota-se, pela figura 5, o mesmo fato citado anteriormente. As glândulas das operárias da C.N.1 se encontram em fase de crescimento, enquanto que, nas abelhas da C.O., elas continuam em regressão.

Aos vinte dias, os ácidos das operárias da C.N.1 e C.N.3 se igualam (tab. 3, $t=1.241$, p. 36). O mesmo ocorre com relação àqueles das glândulas das abelhas da C.N.2 e C.O. (tab. 3, $t=1.652$, p. 36) não significativa ao nível de 1%. No primeiro caso, mesmo havendo uma coincidência nas medidas, observa-se que as glândulas das abelhas da C.N.3 já estão regredindo pois, atingiram o grau máximo de desenvolvimento aos quinze dias de idade (tab. 16 e fig. 5, pp. 89 e 28), apresentando uma frequência maior de medidas no maior intervalo 19-21 (tab. 16, p. 89). Nas abelhas da C.N.1, o pico máximo de desenvolvimento se verifica aos quinze dias de idade e, com uma frequência menor de medidas, no intervalo 19-21. Há também uma semelhança nas medidas das glândulas das operárias da C.O. e C.N.2, embora, na órfã, a regressão glandular ainda esteja se processando e, na C.N.2, nessa época, há um leve aumento no tamanho dos ácidos.

Aos vinte e cinco dias, o estado das glândulas é igual para as abelhas das C.N.1, C.N.3 e C.O. que se encontram menos degeneradas, em relação às das abelhas da C.N.2. Aos trinta dias de idade, a degeneração é bem marcante e observa-se diferenças significantes no estado dos ácidos das operárias da C.N.1 x C.N.2 e C.N.2 x C.O.. O estado mais degenerativo é verificado para as glândulas das abelhas da C.N.2. As figuras 5 e

10 e tabela 16 (pp.28 e 33,89), sumarizam o que foi descrito acima.

3.2.2. Desenvolvimento da glândula salivar da cabeça

Aos zero dias de idade, os alvéolos glandulares têm o mesmo tamanho para as abelhas de todas as colônias (tabs. 4, 18 e fig. 6, pp.37, 91 e 29).

Aos cinco dias, observa-se um crescimento maior naqueles das operárias das C.O., C.N.2 e C.N.3. Até o décimo dia, o crescimento se processa de tal modo que as medidas dos ácinos se igualam (tab. 4 e fig. 6, pp.37 e 29).

Aos quinze e vinte dias de idade, as glândulas das operárias das C.N.1 e C.N.2 são maiores em relação às outras e, aos vinte e cinco dias, novamente há um equilíbrio no crescimento, de modo que os ácinos são encontrados com o mesmo tamanho. Aos trinta dias, as glândulas das abelhas da C.N.2 e C.O. se apresentam com os alvéolos mais túrgidos. As figs. 6 e 11 e tabs. 4 e 18, pp. 29 e 34, 37 e 91) ilustram os resultados apresentados nesse item.

3.2.3. Desenvolvimento da glândula salivar do tórax

Aos zero dias, todos os túbulos se apresentam com o mesmo grau de desenvolvimento, com exceção daquelas das operárias da C.O. x C.N.1, sendo que, nesta última, essas se apresentam ligeiramente mais finos (tab. 5, t=3.623, p. 38). Aos cinco dias, são significativamente diferentes as glân-

dulas das operárias da C.N.1 x C.N.2 , C.N.1 x C.O. e C.N.3 x C.O.. Aos dez dias, são diferentes, apenas, as glândulas das operárias da C.N.1 x C.O. (tab. 5, $t=2.985$, p. 38). Aos 15 dias, são diferentes os túbulos glandulares das operárias da C.N.1 x C.N.3, C.N.2 x C.N.3 e C.N.3 x C.O. (tab. 5, p. 38).

Aos vinte dias, os túbulos das glândulas das operárias de todas as colônias igualam-se em tamanho e, aos vinte e cinco dias, as diferenças são marcantes, sendo semelhantes, apenas em tamanho, as glândulas das abelhas da C.N.2 x C.O. (tab. 5, $t=0.202$, p. 38). O mesmo ocorre aos trinta dias de idade, sendo iguais somente os túbulos glandulares das operárias da C.N.2 x C.N.3 e C.N.1 x C.N.3. As figuras 8, 12 e tabs. 5 e 19, pp.31, 35 e 38, 92 representam os resultados referentes a essa glândula.

Fig. 5 - Frequência em porcentagem das mensurações dos ácinos (divisões oculares) da glândula hipofaringeana de operárias de zero a trinta dias de idade.

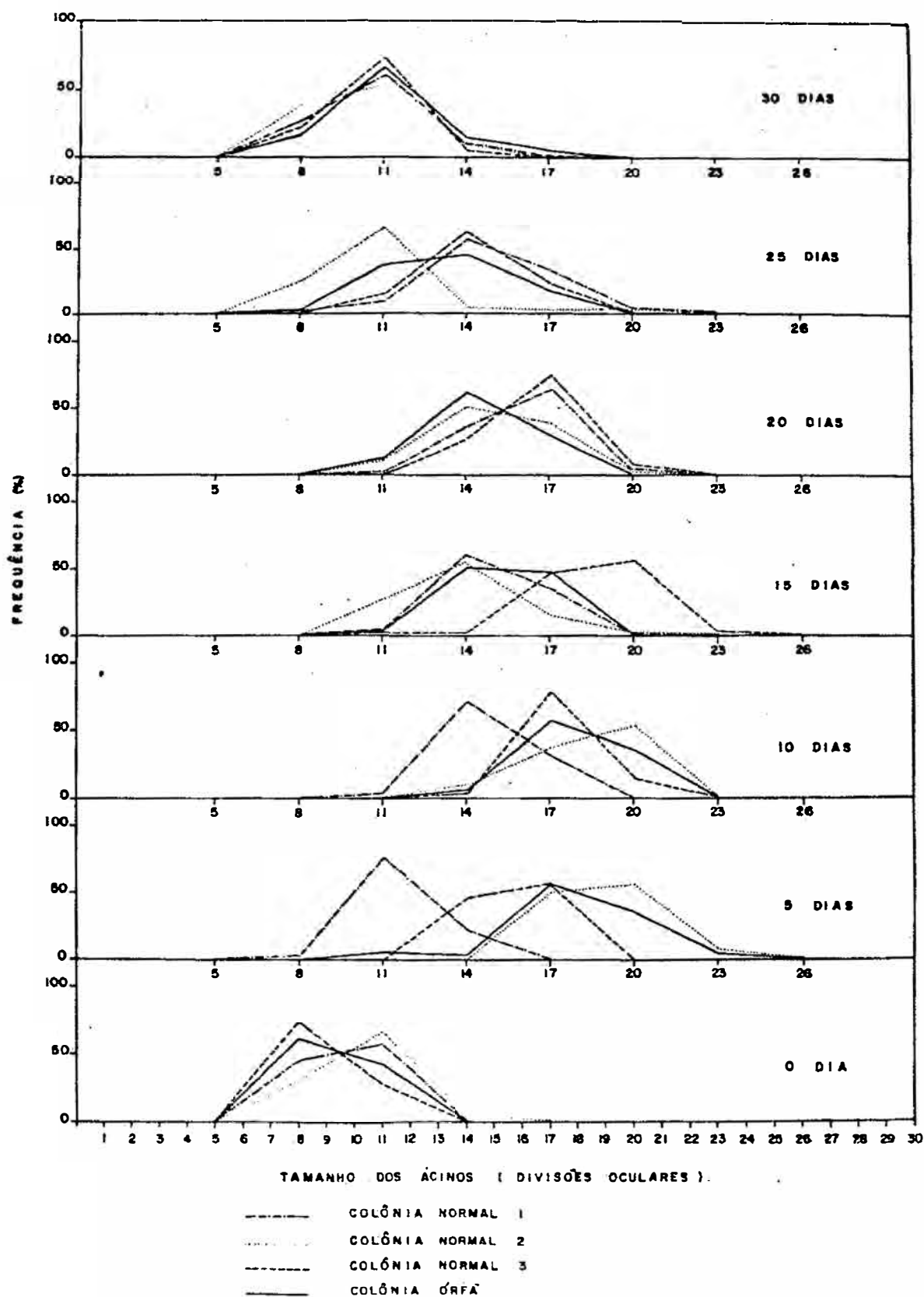


Fig. 6 - Frequência em porcentagem das mensurações dos ácidos da glândula salivar da cabeça (menor diâmetro) em divisões oculares de operárias de zero a trinta dias de idade.

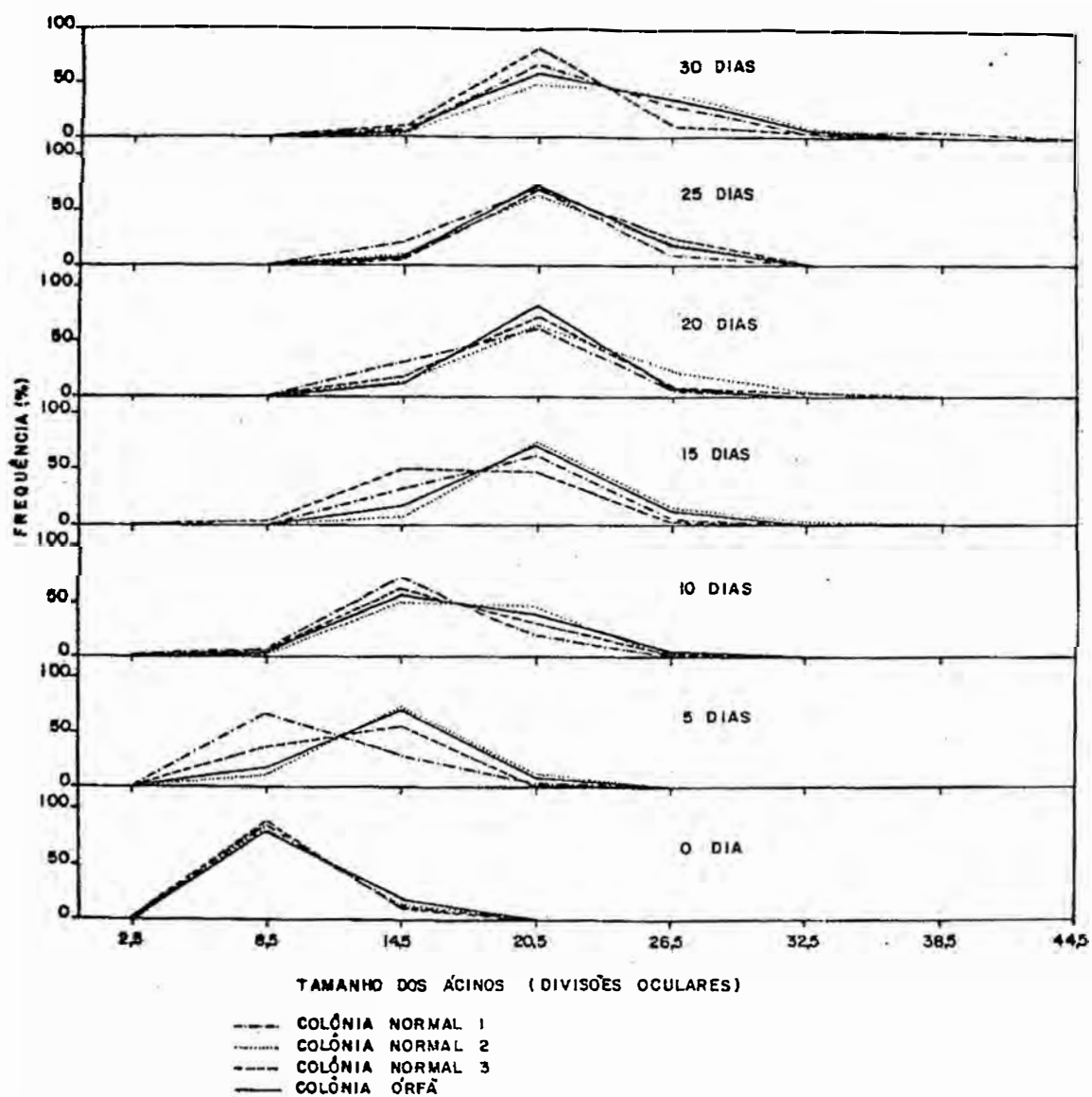


Fig. 7 - Frequência em porcentagem das mensurações dos ácinos (maior diâmetro) da glândula salivar da cabeça em divisões oculares de operárias de zero a trinta dias de idade.

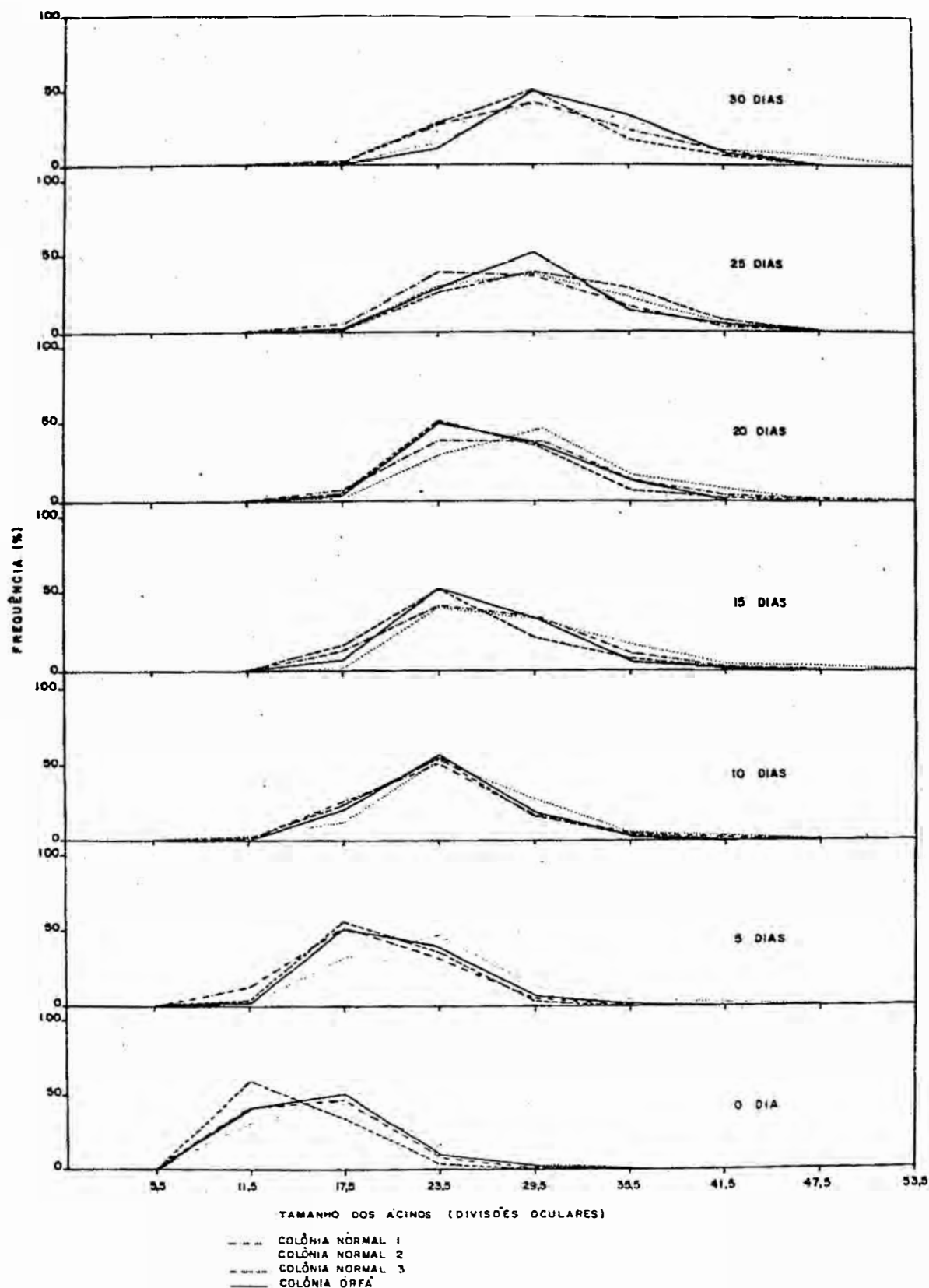


Fig. 8 - Frequência em porcentagem das mensurações dos túbulos secretores (divisões oculares) da glândula salivar do tórax em operárias de zero a trinta dias de idade.

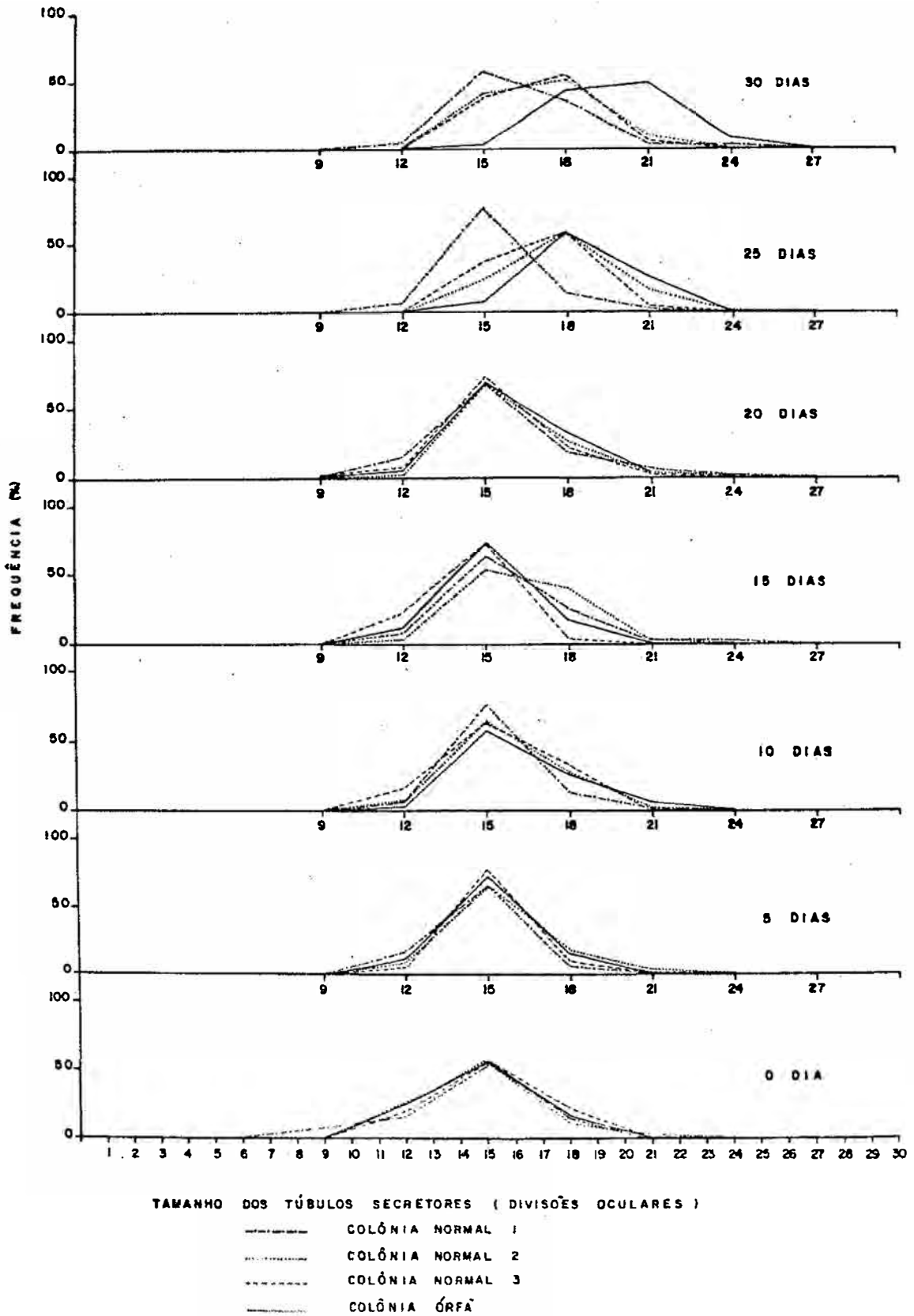
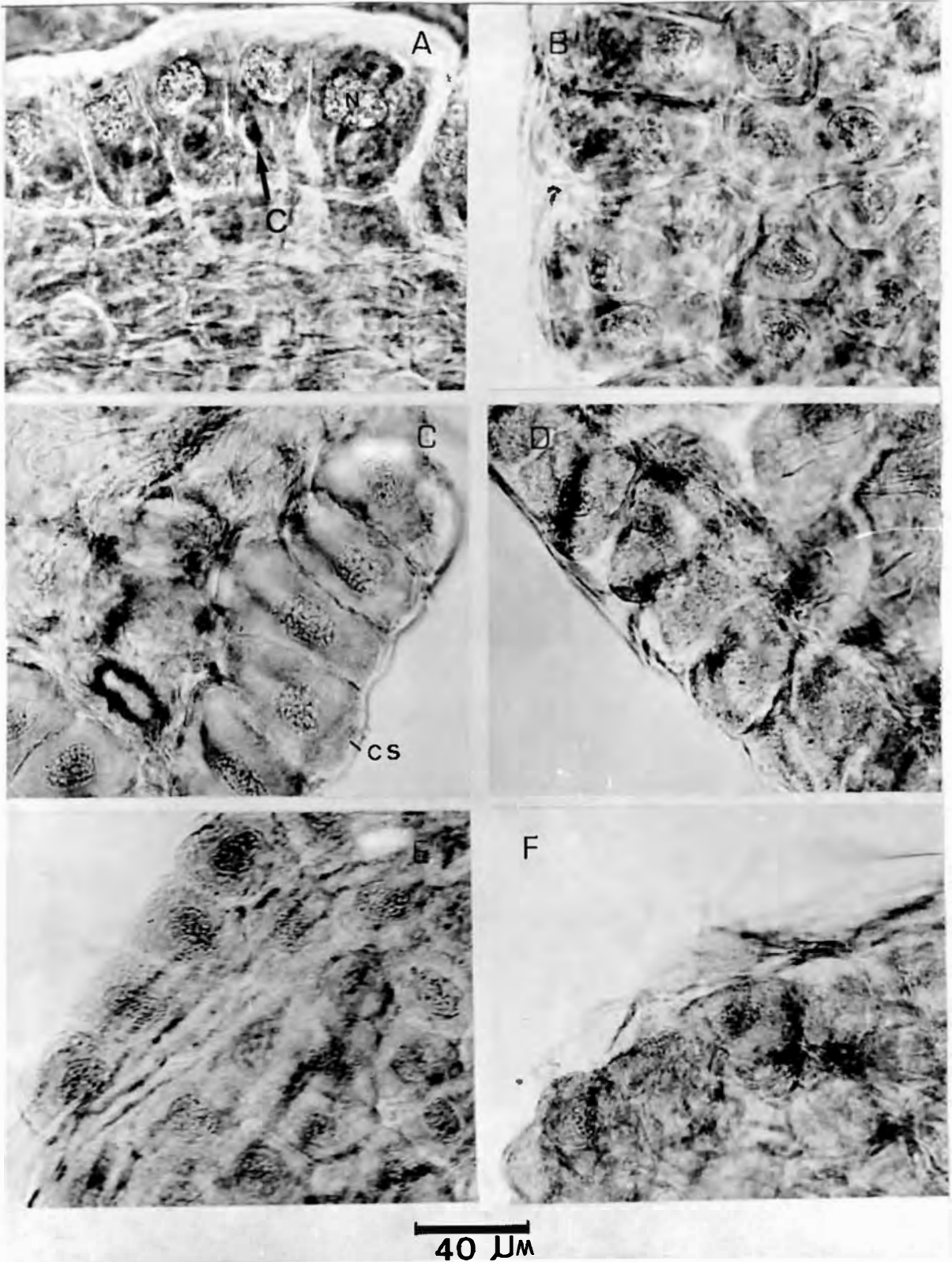


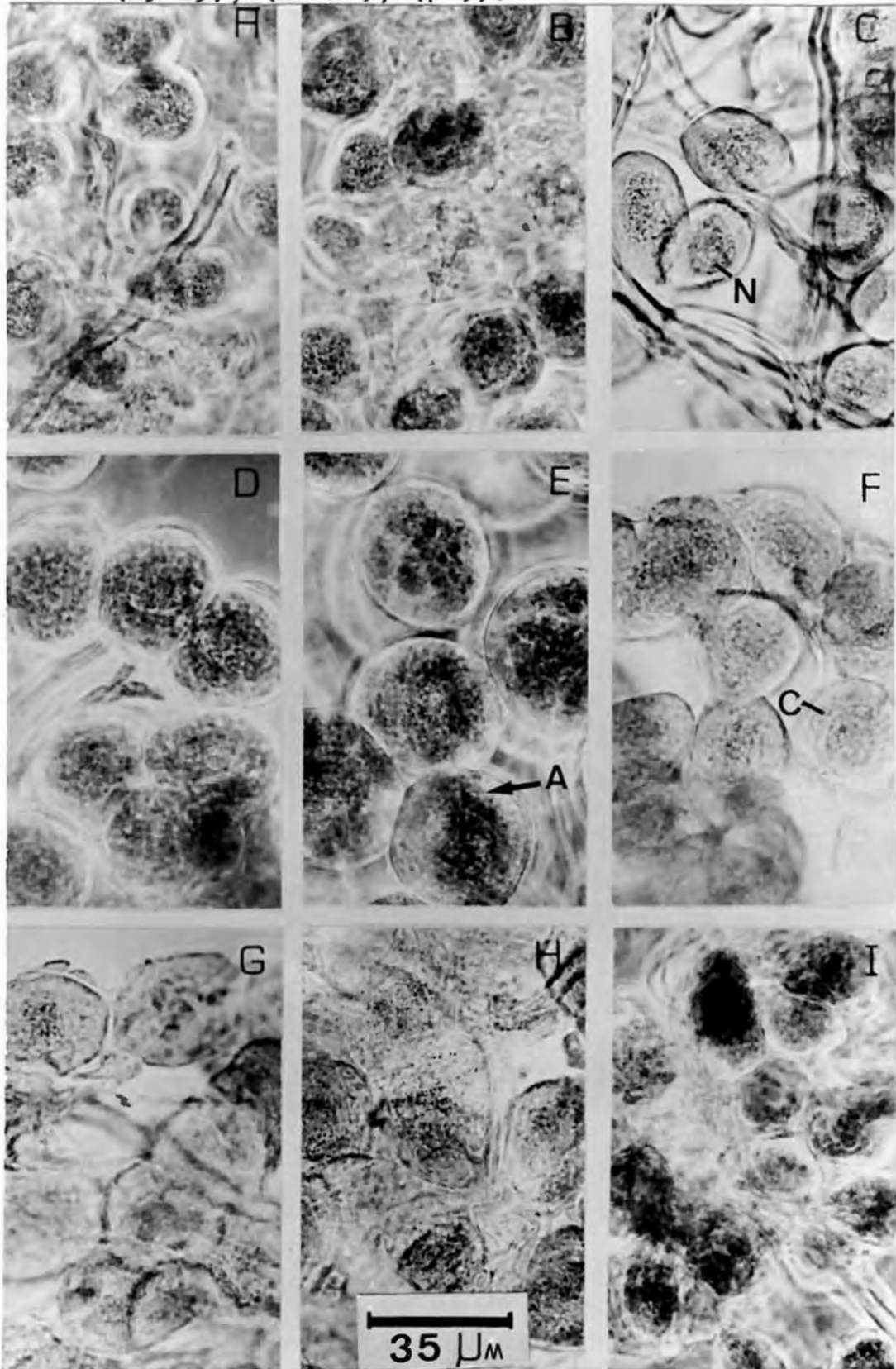
Fig. 9 - Fotomicrografia das células secretoras da glândula mandibular em seus respectivos padrões de desenvolvimento, os quais foram obtidos através de medidas agrupadas em classes (C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.).
 A(25-27); B(22-24); C(19-21); D(16-18); E(13-15); F(10-12)



N- núcleo; CS- células secretoras; C- canaliculo

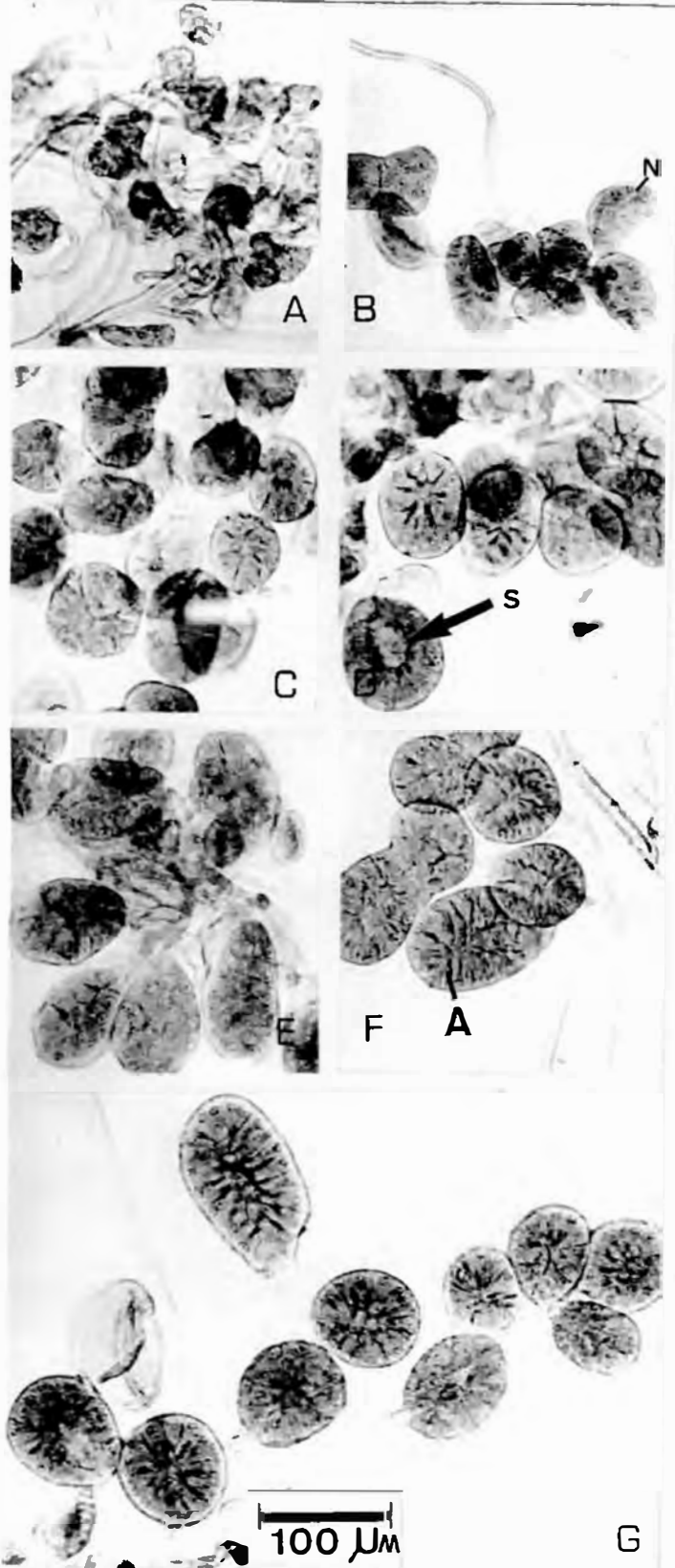
Fig. 10 - Fotomicrografia dos ácinos da glândula hipofaríngea em seus respectivos padrões de desenvolvimento, os quais foram obtidos através de medidas agrupadas em classes (C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.).

A(7-9); B(10-12); C(13-15); D(16-18); E(19-21); F(16-18); G(13-15); H(10-12); I(7-9).



A- ácino; N- núcleo; C- citoplasma

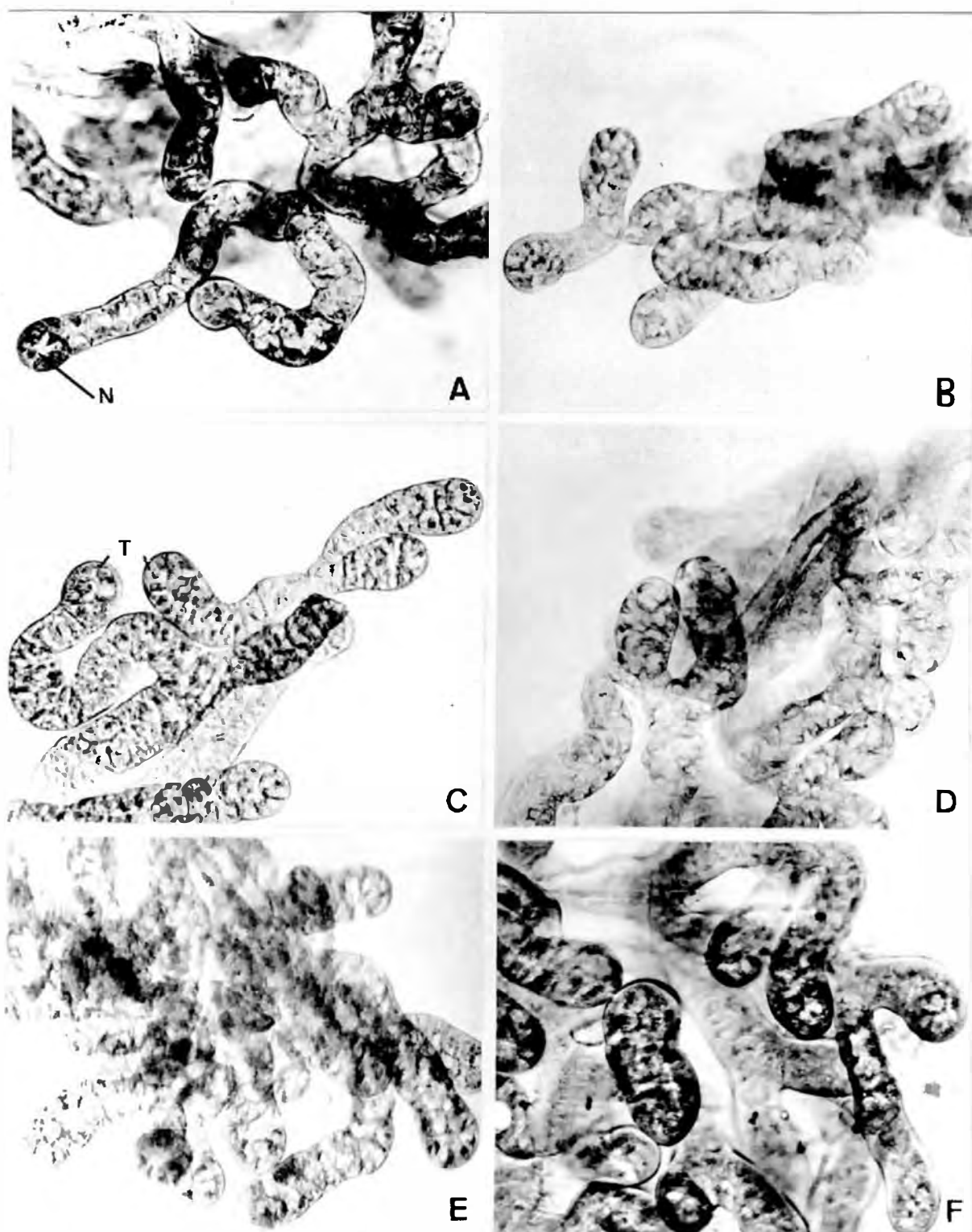
Fig. 11 - Fotomicrografia dos ácinos da glândula salivar da cabeça em seus respectivos padrões de desenvolvimento, os quais foram obtidos através de medidas agrupadas em classes(C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.).
 A(9-14);B(15-20);C(21-26);D(27-32);E(33-38);F(39-44);
G(45-50).



A- ácino; N- núcleo; S- secreção

Fig. 12 - Fotomicrografia dos túbulos da glândula salivar do tórax em seus respectivos padrões de desenvolvimento, os quais foram obtidos através de medidas agrupadas em classes (C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.).

A(8-10); B(11-13); C(14-16); D(17-19); E(20-22); F(23-25)



N- núcleo; T- túbulo secretor

Tabela 3

Comparação das medidas dos ácidos da glândula hipofaríngea em operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O., de zero a trinta dias de idade, através do teste de Mann-Whitney.

Idade em dias	valor de t observado				
	Colônias	C.N.1	C.N.2	C.N.3	C.O.
0	C.N.1	-	2.520	-2.397	1.197
	C.N.2	-	-	-4.470*	3.626*
	C.N.3	-	-	-	-1.462
	C.O.	-	-	-	-
5	C.N.1	-	8.530*	8.154*	-8.217*
	C.N.2	-	-	-7.907*	1.358
	C.N.3	-	-	-	-5.847*
	C.O.	-	-	-	-
10	C.N.1	-	7.996*	6.081*	-6.584*
	C.N.2	-	-	-5.140*	2.596*
	C.N.3	-	-	-	-2.347
	C.O.	-	-	-	-
15	C.N.1	-	-3.288*	7.089*	-0.385
	C.N.2	-	-	8.141*	-3.636*
	C.N.3	-	-	-	7.411*
	C.O.	-	-	-	-
20	C.N.1	-	-2.590*	1.241	4.359*
	C.N.2	-	-	3.614*	1.652
	C.N.3	-	-	-	5.301*
	C.O.	-	-	-	-
25	C.N.1	-	-6.675*	0.584	2.337
	C.N.2	-	-	6.852*	-5.077*
	C.N.3	-	-	-	2.679*
	C.O.	-	-	-	-
30	C.N.1	-	-3.020*	-0.995	0.224
	C.N.2	-	-	2.473	-2.856*
	C.N.3	-	-	-	-0.679
	C.O.	-	-	-	-

* - significante ao nível de 1%. Valor de t = 2.58

Tabela 4

Comparação das medidas dos ácinos da glândula salivar da cabeça em operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O., de zero a trinta de idade, através do teste de Mann-Whitney.

Idade em dias	valor de t observado				
	Colônias	C.N.1	C.N.2	C.N.3	C.O.
0	C.N.1	-	0.780	-1.320	0.325
	C.N.2	-	-	-2.006	0.318
	C.N.3	-	-	-	-1.914
	C.O.	-	-	-	-
5	C.N.1	-	3.791*	1.551	-2.764*
	C.N.2	-	-	-2.843*	1.570
	C.N.3	-	-	-	-1.481
	C.O.	-	-	-	-
10	C.N.1	-	0.884	-0.691	-0.116
	C.N.2	-	-	-1.582	0.751
	C.N.3	-	-	-	0.818
	C.O.	-	-	-	-
15	C.N.1	-	2.312	-1.620	1.740
	C.N.2	-	-	-3.908*	4.277*
	C.N.3	-	-	-	-0.262
	C.O.	-	-	-	-
20	C.N.1	-	0.233	-2.151	2.536
	C.N.2	-	-	-2.590*	2.982*
	C.N.3	-	-	-	0.078
	C.O.	-	-	-	-
25	C.N.1	-	1.241	0.843	0.243
	C.N.2	-	-	0.464	1.630
	C.N.3	-	-	-	1.216
	C.O.	-	-	-	-
30	C.N.1	-	0.603	-2.710*	-1.140
	C.N.2	-	-	-3.137*	-0.540
	C.N.3	-	-	-	-3.904*
	C.O.	-	-	-	-

* - significante ao nível de 1%. Valor de t = 2.58

Tabela 5

Comparação das medidas dos túbulos secretores da glândula salivar do tórax em operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O., de zero a trinta dias de idade, através do teste de Mann-Whitney.

Idade em dias	valor de t observado				
	Colônias	C.N.1	C.N.2	C.N.3	C.O.
0	C.N.1	-	1.320	1.958	-3.623*
	C.N.2	-	-	0.644	-2.277
	C.N.3	-	-	-	-1.617
	C.O.	-	-	-	-
5	C.N.1	-	3.247*	1.857	-2.612*
	C.N.2	-	-	-1.930	1.333
	C.N.3	-	-	-	-7.487*
	C.O.	-	-	-	-
10	C.N.1	-	0.988	1.946	-2.985*
	C.N.2	-	-	0.764	-1.879
	C.N.3	-	-	-	-1.213
	C.O.	-	-	-	-
15	C.N.1	-	0.214	-4.205*	1.734
	C.N.2	-	-	-4.486*	1.690
	C.N.3	-	-	-	3.004*
	C.O.	-	-	-	-
20	C.N.1	-	1.213	0.435	-1.519
	C.N.2	-	-	-0.780	-0.502
	C.N.3	-	-	-	1.203
	C.O.	-	-	-	-
25	C.N.1	-	6.185*	3.920*	-5.958*
	C.N.2	-	-	-3.111*	0.202
	C.N.3	-	-	-	-2.843*
	C.O.	-	-	-	-
30	C.N.1	-	2.735*	2.511	-7.231*
	C.N.2	-	-	-0.268	-5.841*
	C.N.3	-	-	-	-6.198*
	C.O.	-	-	-	-

* - significante ao nível de 1%. Valor de t = 2.58

3.3. Resultados referentes ao estudo da colônia incompleta e do seu respectivo controle

As glândulas hipofaringeanas das operárias que constituem o grupo controle apresentam um ciclo de desenvolvimento e regressão o qual é caracterizado de maneira marcante nos três estágios observados (tab. 6, p. 41). No estágio 1, que compreende abelhas jovens, são encontrados ácidos glandulares, desde o padrão não desenvolvido, até ácidos totalmente túrgidos representando o grau máximo de desenvolvimento glandular (figs. 13; 15A, 15B, 15C, p. 43; 45).

No estágio 2, o qual abrange operárias de meia idade, os ácidos estão em início de regressão e regressão média (figs. 13; 15D, 15E, pp. 43; 45 e tab. 6, p. 41).

No estágio 3, que é representado por campeiras (as mais velhas da colônia), são encontrados ácidos com regressão média acentuada (figs. 13; 15E, 15F, pp. 43; 45 e tab. 6, p. 41). Desse modo, constatou-se que todas as operárias campeiras apresentavam suas glândulas não funcionais, que eram caracterizadas pela degeneração celular e ausência total de secreção.

Com relação às operárias que constituem o grupo experimental (colônia incompleta), foi obtido um resultado que difere muito do das operárias da colônia controle (fig. 14, p. 43 e tab. 7, p. 42).

Após o quinto dia de permanência na nova colônia, foi observado uma diminuição na frequência dos ácidos glandulares, com regressão acentuada, sendo que esta frequência diminuiu mais ainda no décimo dia.

No décimo quinto dia, não foram mais observados ácidos glandulares neste padrão de regressão, sendo observado

no entanto, ácinos parcialmente reativados. Estes são enquadrados dentro do padrão D (início de regressão). Atribuímos esse padrão, baseado tanto no aspecto como no tamanho desses ácinos, embora, na realidade, os ácinos com início de regressão nas glândulas de operárias do grupo controle, aparecem logo após o desenvolvimento total da glândula (Vide figs. 15D e 16, pp. 45 e 46). Após o 15º dia, as operárias (antes campeiras), iniciaram a atividade de construtoras de células de cria e, desse modo, no décimo sexto dia, a frequência de operárias com ácinos parcialmente reativados aumentou. No décimo nono e vigésimo segundo dias, estes também foram encontrados em uma frequência bastante alta. A figura 16 (p.46), ilustra os aspectos apresentados acima.

Com relação aos outros característicos analisados, apresentaremos aqui apenas os resultados relativos ao conteúdo do aparelho digestivo das operárias; isto, pelo fato de termos encontrado diferenças marcantes no padrão alimentar em abelhas pertencentes à colônia controle e incompleta (tabs. 8 e 9, p.44). Quanto aos outros característicos observados (secreção de cera presente nos tergitos abdominais e desenvolvimento ovariano), serão discutidos posteriormente.

Tabela 6

Frequência em porcentagem do tamanho dos ácinos da glândula hipofaríngeana em seus respectivos padrões de desenvolvimento, em operárias pertencentes a três estágios distintos de idade (colônia controle)

Estágios	Padrão de desenvolvimento glandular					
	A	B	C	D	E	F
1	47.00	17.00	36.00			
2			4.00	46.00	50.00	
3					16.00	84.00

- A = não desenvolvida;
 B = desenvolvimento médio;
 C = totalmente desenvolvida;
 D = início de regressão;
 E = regressão média;
 F = regressão acentuada.

Tabela 7

Frequência em porcentagem do tamanho dos ácinos da glândula hipofaríngeana nos seus respectivos padrões de desenvolvimento, do quinto ao vigésimo segundo dia de permanência das operárias, na colônia incompleta.

Atividade	Intervalos de coletas em dias*	Padrão de desenvolvimento glandular					
		A	B	C	D	E	F
antes da construção de células de cria	5	-	-	-	-	28.58	71.42
	10	-	-	-	-	35.71	64.29
	15	-	-	-	35.71	64.29	
depois da construção de células de cria	16	-	-	-	71.42	14.29	14.29
	19	-	-	-	35.71	35.71	28.58
	22	-	-	-	50.00	28.58	21.42

D = início de regressão;

E = regressão média;

F = regressão acentuada;

*correspondem aos dias referentes ao início do experimento.

Fig. 13 - Relação entre estágios (idade relativa das operárias) e desenvolvimento da glândula hipofaringeana em seus respectivos padrões de desenvolvimento (colônia controle)

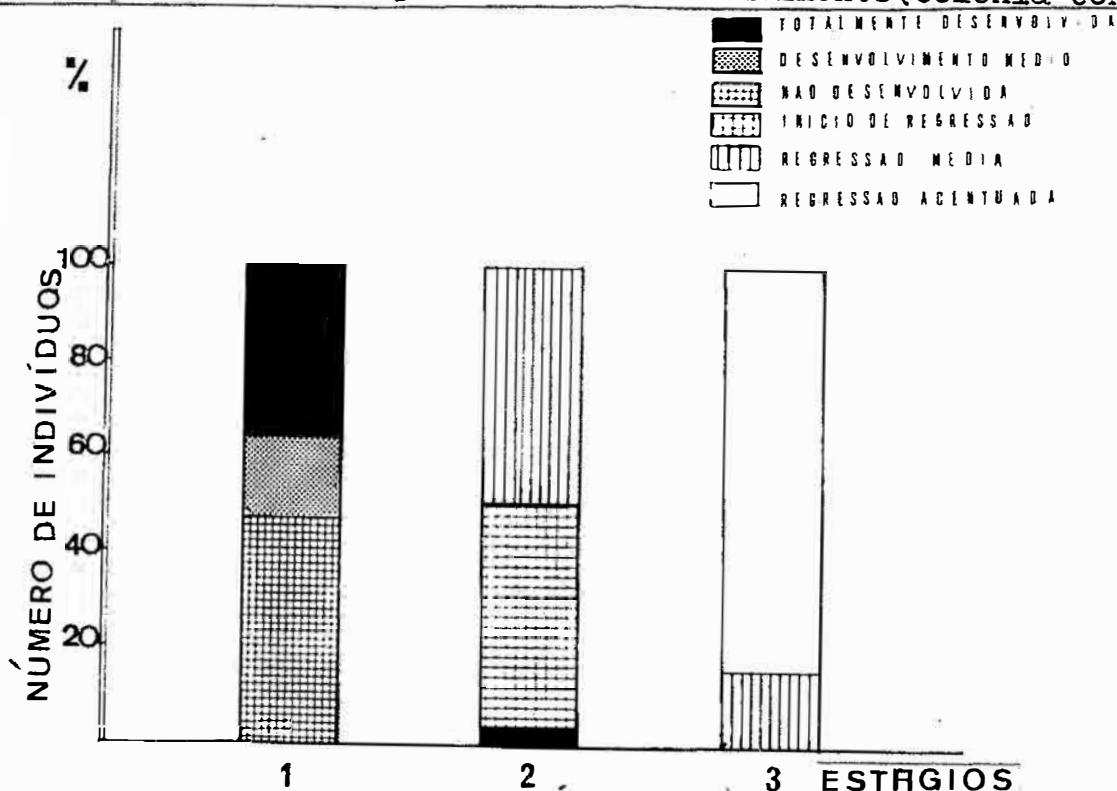


Fig. 14 - Mudanças morfo-funcionais da glândula hipofaringeana, após as operárias campeiras retornarem a executar tarefas internas na colônia. A1, A2, A3-período anterior ao da construção de células de cria. D1, D2, D3-período após a construção de células de cria.

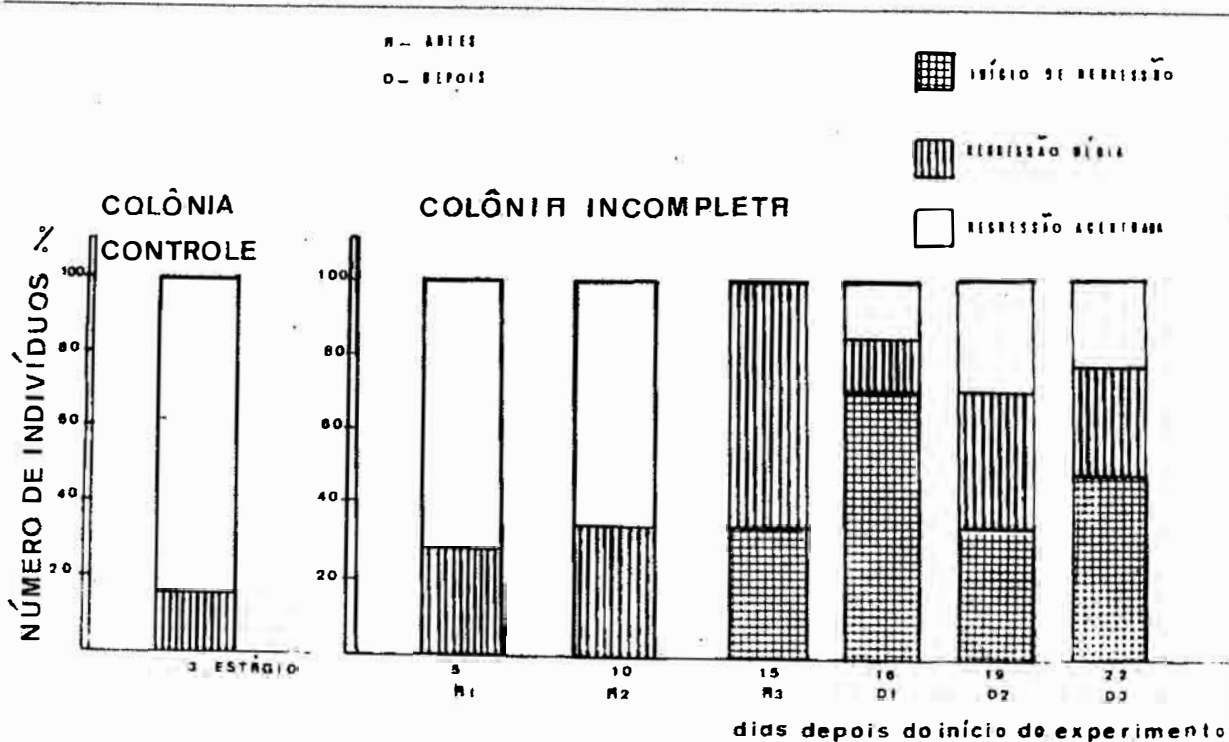


Tabela 8

Relação entre estágios (idade relativa) e conteúdo do aparelho digestivo das operárias (colônia controle)

Está gios	Frequência em porcentagem								
	Conteúdo do aparelho digestivo								
	papo			ventrículo			reto		
	P	M	V	P	M	V	P	M	V
1	81.00	6.00	13.00	94.00	-	6.00	88.00	-	12.00
2	13.00	5.00	82.00	78.00	-	22.00	50.00	-	50.00
3	1.00	5.00	94.00	23.00	-	77.00	38.00	-	62.00

P = pólen M = mel V = vazio

Tabela 9

Mudanças dos padrões alimentares das operárias campeiras que re-
tornaram às atividades internas da colônia (colônia incompleta)

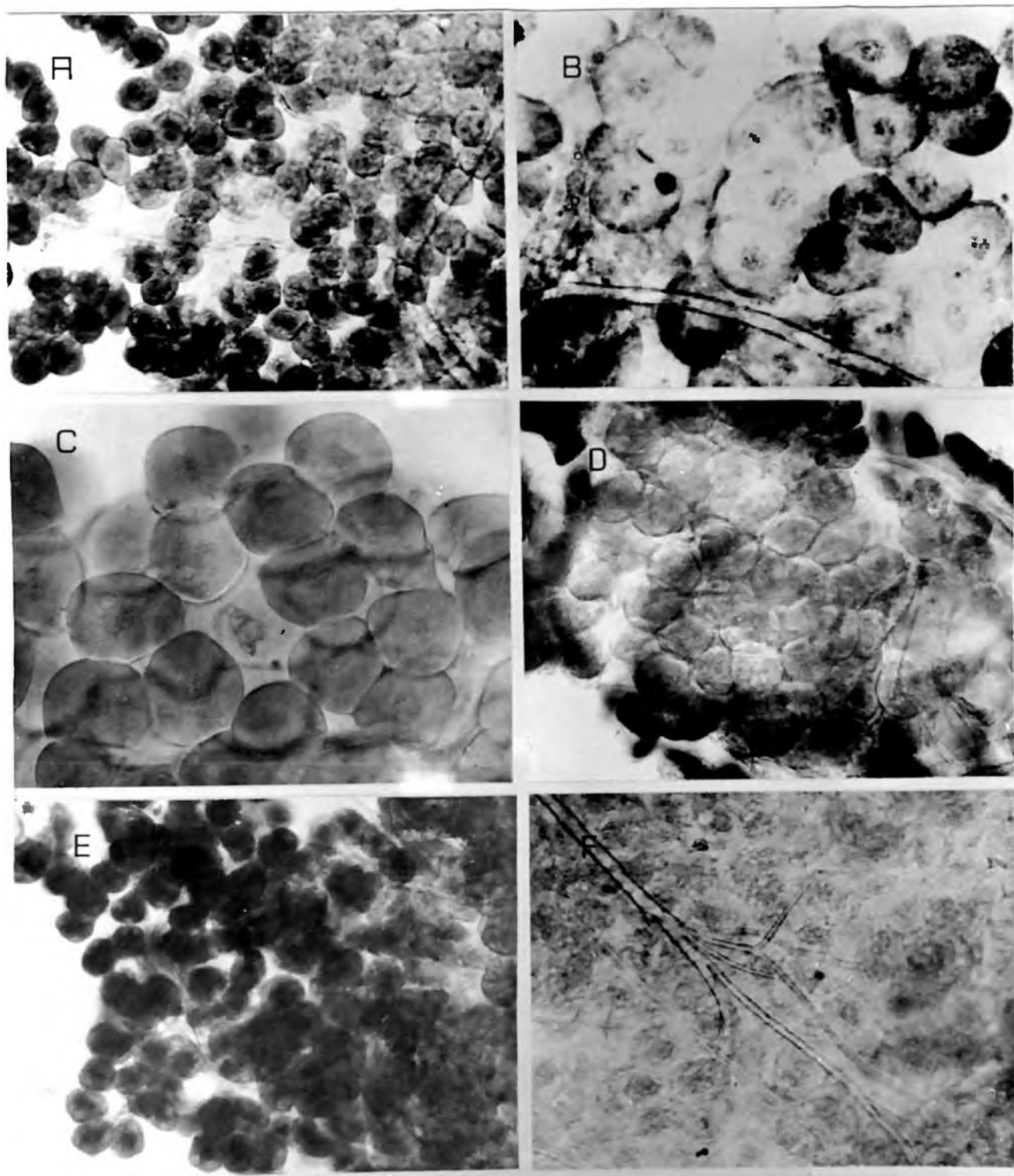
Atividade	Interva- los de coletas em dias*	Frequência em porcentagem								
		Conteúdo do aparelho digestivo								
		papo			ventrículo			reto		
		P	M	V	P	M	V	P	M	V
antes da cons- trução de célu- las de cria	5	-	50.00	50.00	28.58	-	71.42	85.71	-	14.29
	10	-	35.71	64.29	28.58	-	71.42	100.00	-	-
	15	-	50.00	50.00	50.00	-	50.00	100.00	-	-
depois da cons- trução de célu- las de cria	16	64.29	7.13	28.58	50.00	-	50.00	92.87	-	7.13
	19	14.29	21.42	64.29	42.85	-	57.14	57.14	-	42.86
	22	-	50.00	50.00	100.00	-	-	92.87	-	7.13

* Correspondem aos dias referentes ao início do experimento.

Ver legenda da tabela anterior.

Fig. 15 - Fotomicrografia dos ácidos da glândula hipofaringeana de operárias da colônia normal (colônia controle) em seus respectivos padrões de desenvolvimento.

A- não desenvolvida; B- desenvolvimento médio; C- total_{mente} desenvolvida; D- início de regressão; E- regressão média; F- regressão acentuada



37 μm

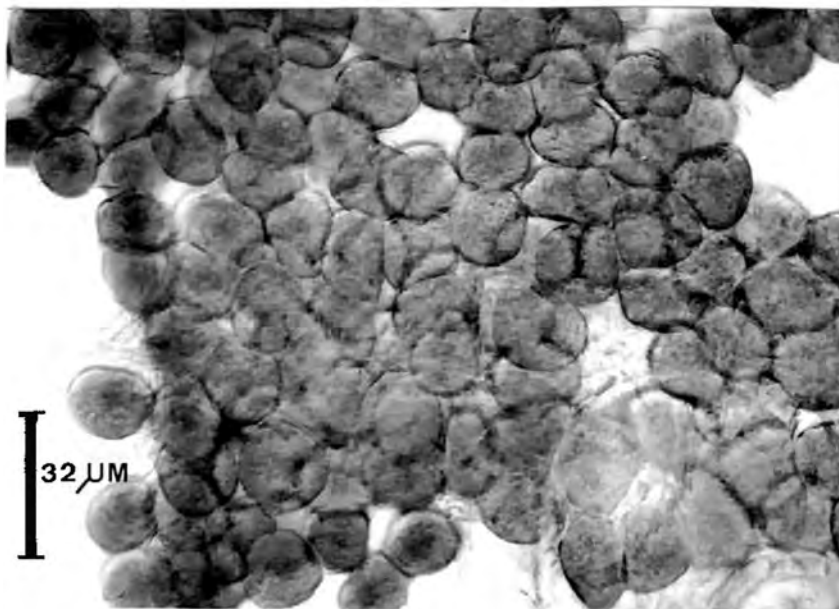


Fig. 16 - Fotomicrografia dos ácidos da glândula hipofaríngeana de operárias campeiras da colônia incompleta, após o retorno a atividades internas na colônia.

3.4. Desenvolvimento ovariano.

A tabela 10 (p. 47), figuras 17 e 18 (pp. 48 e 49) sumarizam os resultados obtidos para as C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.. A tabela 11 (p. 50), a qual foi obtida a partir da tabela 10, mostra a frequência de ovos nutritivos (N) e funcionais (F), nas faixas de idade onde são encontrados ovócitos totalmente desenvolvidos.

Tabela 10

Frequência de ovócitos nos respectivos padrões de desenvolvimento em operárias de zero a trinta dias de idade das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O..

Colônias observadas	Idade em dias	Frequência de operárias				
		Padrão de desenvolvimento ovariano				
		A	B	C	D	E
C.N.1	0	20	-	-	-	-
	5	3	17	-	-	-
	10	-	10	5	5	-
	15	-	3	10	7	-
	20	-	6	7	7	-
	25	-	5	1	7	7
30	-	1	1	-	18	
C.N.2	0	20	-	-	-	-
	5	3	17	-	-	-
	10	-	6	9	2	3
	15	-	2	1	-	17
	20	-	-	3	2	15
	25	-	-	-	1	19
30	-	-	-	-	20	
C.N.3	0	20	-	-	-	-
	5	12	8	-	-	-
	10	-	5	5	10	-
	15	-	-	3	8	9
	20	-	-	3	8	9
	25	-	-	2	5	15
30	-	-	-	-	20	
C.O.	0	20	-	-	-	-
	5	8	12	-	-	-
	10	2	1	5	12	-
	15	-	-	3	8	9
	20	-	-	2	3	15
	25	-	-	-	2	18
30	-	-	-	-	20	

A = não desenvolvido; B = início de desenvolvimento;
 C = desenvolvimento médio; D = desenvolvido;
 E = degenerado.

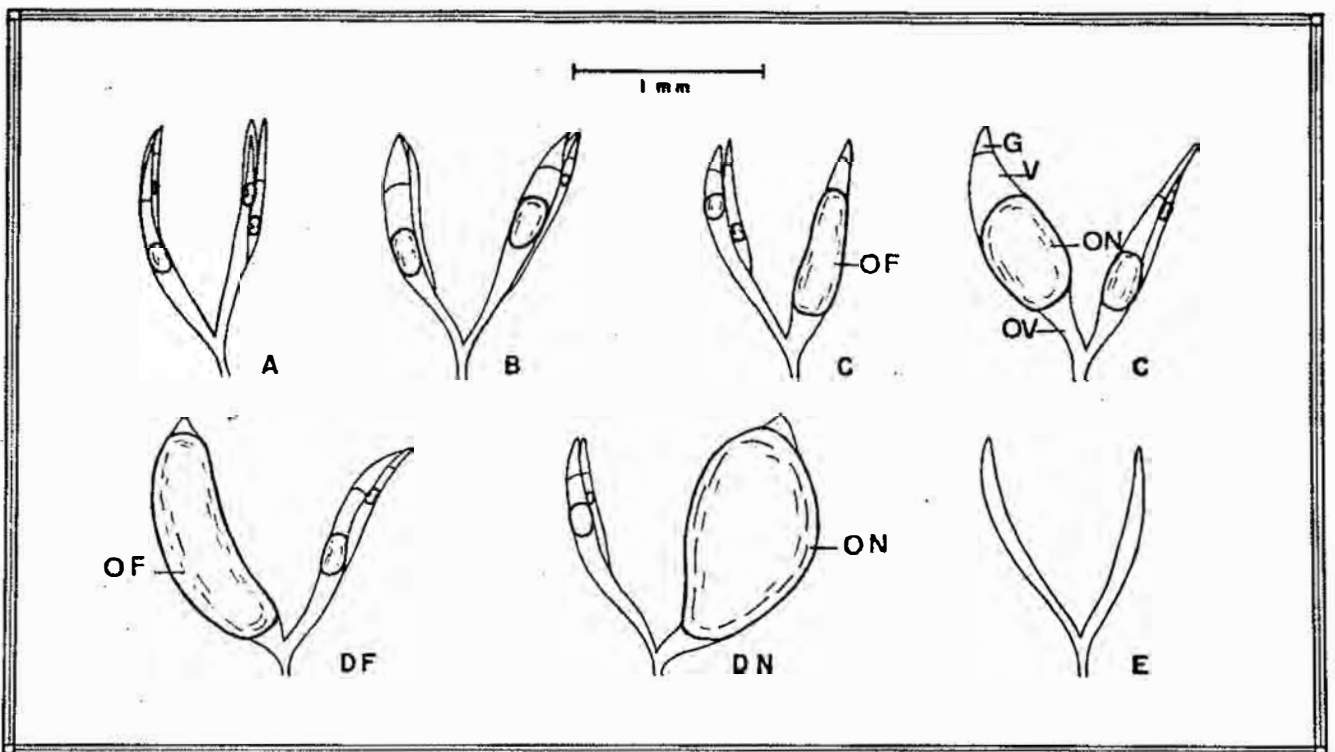


Fig. 17 - Padrões de desenvolvimento ovariano das operárias.
 A = não desenvolvido; B = início de desenvolvi-
 mento; C = desenvolvimento médio (OF = ovócito
 que dará origem ao ovo funcional; ON = ovócito que
 dará origem ao ovo nutritivo); D = desenvolvido
 (DF = ovariolo contendo ovo funcional; DN = ovario
 lo contendo ovo nutritivo); E = degenerado;
 G = germarium; V = vitelarium; OV = oviduto.

Fig. 18 - Relação entre número de indivíduos e desenvolvimento ovariano das operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O..

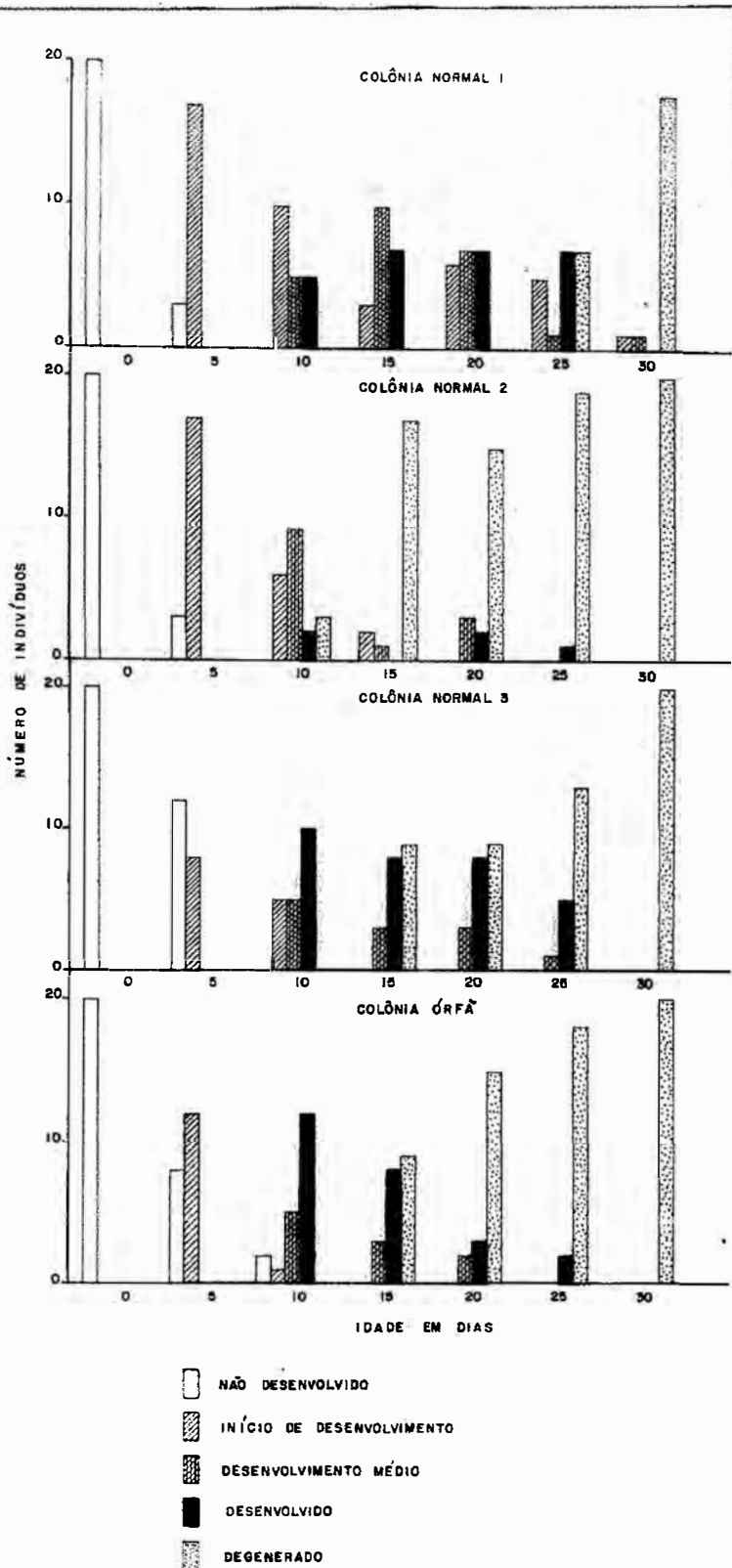


Tabela 11

Frequência de ovos nutritivos (N) e funcionais (F) nas operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O., relacionadas à idade.

Idade em dias das operárias	Colônias							
	C.N.1		C.N.2		C.N.3		C.O.	
	Tipos de ovos							
	N	F	N	F	N	F	N	F
10	1	4	2	0	4	6	4	8
15	6	1	0	0	1	7	8	0
20	6	1	2	0	7	1	3	0
25	7	0	1	0	5	0	2	0
Total	20	6	5	0	17	14	17	8

3.5. Secreção de cera nos tergitos abdominais e conteúdo do aparelho digestivo das operárias.

A tabela 12 e tab.13(p.53) e figura 19 (p.52) sumarizam os resultados obtidos, para as C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O..

Tabela 12

Relação entre quantidade de cera presente nos tergitos abdominais e idade das operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O..

Colônias observadas	Idade em dias	Frequência de operárias			
		Quantidade de cera nos tergitos abdominais			
		A	B	C	D
C.N.1	0	20	-	-	-
	5	5	7	1	7
	10	1	2	3	14
	15	6	7	4	3
	20	10	1	5	4
	25	7	8	5	-
	30	11	7	2	-
C.N.2	0	20	-	-	-
	5	8	1	6	5
	10	11	1	5	3
	15	16	-	3	1
	20	4	1	8	7
	25	18	2	-	-
	30	15	3	1	1
C.N.3	0	20	-	-	-
	5	2	11	6	1
	10	3	2	4	11
	15	3	6	1	10
	20	6	10	4	-
	25	14	6	-	-
	30	20	-	-	-
C.O.	0	20	-	-	-
	5	-	7	8	5
	10	1	2	3	14
	15	1	12	3	4
	20	4	7	5	4
	25	15	5	-	-
	30	20	-	-	-

A = nenhuma; B = pouca; C = média
D = muita

Fig. 19 - Relação entre número de indivíduos e quantidade de cera nos tergitos abdominais das operárias das C.N.1 , C.N.2, C.N.3 e C.O.

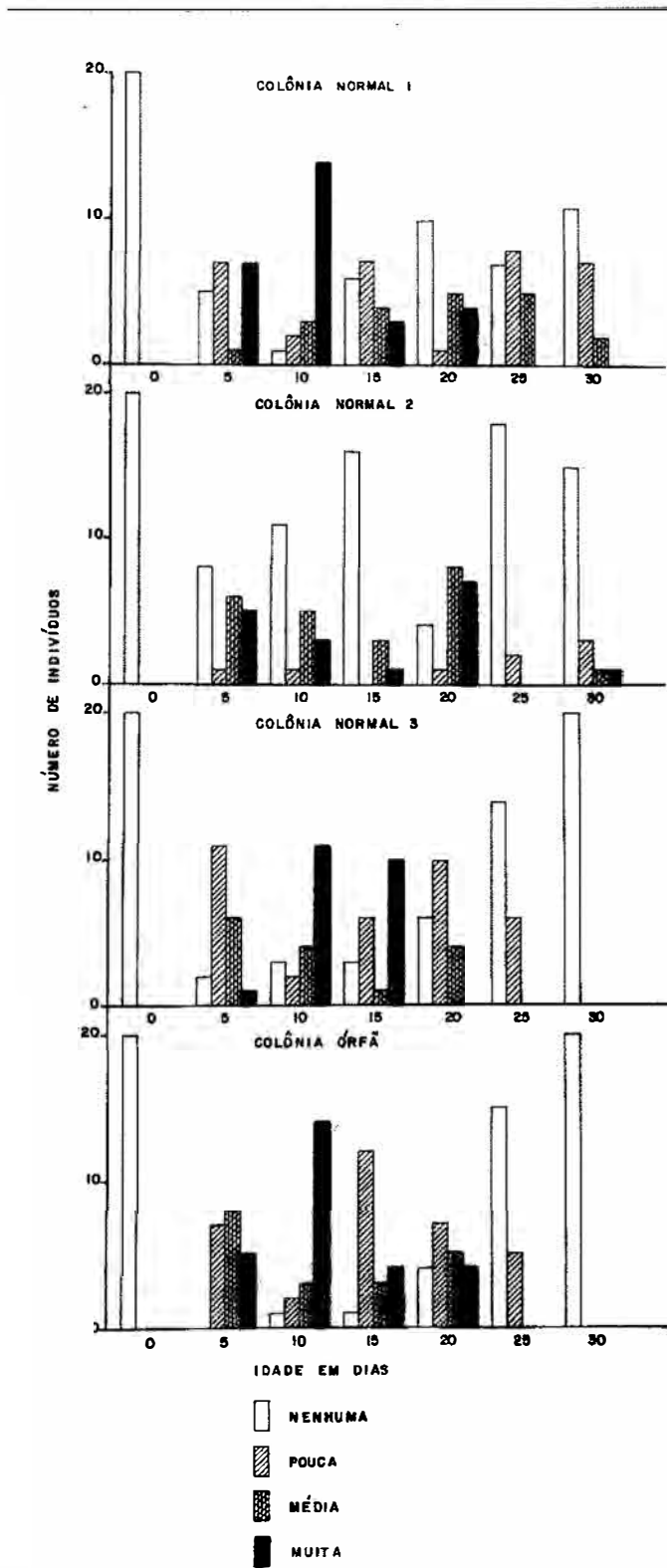


Tabela 13

Relação entre conteúdo do aparelho digestivo e idade das operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

idade (dias)	colônias observadas				C.N.1				C.N.2				C.N.3				C.O.			
	P	PM	M	V	P	PM	M	V	P	PM	M	V	P	PM	M	V				
0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*				
5	7A	12A	-	1A	12A	3A	-	5A	12A	8A	-	-	20A	-	-	-				
	16B	-	-	4B	20B	-	-	-	20B	-	-	-	20B	-	-	-				
	19C	-	-	1C	20C	-	-	-	20C	-	-	-	20C	-	-	-				
10	14A	5A	-	1A	12A	5A	-	3A	17A	-	2A	1A	18A	-	2A	-				
	19B	-	-	1B	20B	-	-	-	19B	-	-	1B	18B	-	-	2B				
	20C	-	-	-	20C	-	-	-	20C	-	-	-	20C	-	-	-				
15	6A	8A	-	6A	1A	1A	5A	13A	11A	9A	-	-	-	10A	7A	3A				
	15B	-	-	5B	1B	-	-	19B	20B	-	-	-	16B	-	-	4B				
	14C	-	-	6C	5C	1C	-	14C	20C	-	-	-	14C	4C	-	2C				
20	15A	3A	-	2A	5A	2A	10A	3A	7A	8A	4A	1A	2A	8A	6A	4A				
	18B	-	-	2B	9B	-	-	11B	19B	-	-	1B	8B	-	-	12B				
	14C	-	-	6C	7C	-	-	13C	20C	-	-	-	17C	1C	1C	1C				
25	8A	3A	4A	5A	1A	-	7A	12A	-	5A	14A	1A	-	1A	14A	5A				
	15B	-	-	5B	1B	-	-	19B	12B	-	-	8B	1B	-	-	19B				
	17C	-	-	3C	2C	-	-	18C	15C	2C	-	3C	4C	1C	1C	14C				
30	-	1A	12A	7A	-	-	17A	3A	-	-	16A	4A	-	-	8A	12A				
	2B	-	-	18B	-	-	-	20B	1B	-	-	19B	-	-	-	20B				
	3C	-	-	17C	3C	1C	1C	15C	-	3C	3C	14C	4C	-	-	16C				

P = pólen; PM = pólen e mel; M = mel; V = vazio;
 papo (A); ventrículo (B); reto (C); * = não observado

4. DISCUSSÕES

4.1. Sobre o ciclo de desenvolvimento das glândulas do sistema salivar das operárias da C.N.1.

As glândulas mandibulares passam por uma fase de regressão progressiva, durante o período de vida adulta das abelhas. As células secretoras, em operárias recém-emergidas, se apresentam bem desenvolvidas e o reservatório glandular, neste período, já apresenta secreção no seu interior. À medida que as operárias envelhecem, essas células diminuem de tamanho até que, em abelhas velhas, as paredes da glândula tornam-se quase que transparentes, devido à diminuição marcante na altura das células secretoras (figs. 4, 9, pp. 23, 32 e tab. 14, p. 87) . Nesta fase, o reservatório é encontrado repleto de secreção. Relacionando esse fato com a função glandular, pudemos confirmar os resultados de Lindauer & Kerr (1960) e Cruz Landim & Ferreira (1968) que atribuíram a essa glândula a função de comunicação, sendo que a secreção é usada na marcação de trilhas de cheiro que orientam outras campeiras da colônia a encontrarem a fonte de alimento.

Em operárias de Apis, a utilização da secreção da glândula mandibular se relaciona ao processo de construção de células. Sua secreção é adicionada à cera, fazendo-a amolecer (Orözi - Pál 1957) e, desse modo, o uso dos produtos da glândula se dá durante o período em que as operárias realizam trabalhos internos na colônia. Uma outra função para essa glândula é a de secretar feromônio que auxilia as operárias da colônia a encontrarem a fonte de alimento (Butler 1966, 1967).

É possível que, além da comunicação, as operárias de Scaptotrigona postica possam também utilizar a secreção glandular na realização de alguma outra atividade visto que, já em operárias recém-emergidas, pode ser encontrada no reservatório, secreção glandular. O fato de a glândula se encontrar degenerada na fase em que há grande utilização de seu produto, é explicada por Cruz Landim & Ferreira (1968) do seguinte modo: durante toda a fase de atividade celular, a secreção é depositada no reservatório. Depois que cessa a produção, a secreção armazenada supre a atividade de comunicação por um número reduzido de vezes.

O ciclo de atividade das glândulas hipofaríngeas é diferente. As operárias jovens apresentam suas glândulas com ácinos muito reduzidos, indicando que, nesta fase, não existe atividade. Em idade pouco mais avançada (dez a vinte dias), há um aumento no tamanho dos ácinos e a secreção se acumula no citoplasma dos mesmos. Neste período, a glândula está totalmente desenvolvida e o funcionamento, necessariamente, se verifica nesta época. Após os vinte dias, os alvéolos glandulares entram em processo degenerativo e, daí para frente, a regressão torna-se cada vez mais acentuada (figs. 4, 10, pp. 23, 33 e tab. 16, p. 89).

Em operárias de Apis, a secreção glandular (geléia real) é utilizada na alimentação das larvas durante um certo período e, nas rainhas, durante toda a vida (Schiemenz 1883; Langer 1912 em Cruz Landim 1967). Em operárias de Scaptotrigona postica há evidências de uma função semelhante, principalmente devido ao fato de que exatamente na fase de maior desenvolvimento glandular, as operárias trabalham na região da cria, isto é, em potencial do sexto ao vigésimo primeiro dia de idade e,

numa frequência maior, do sétimo ao décimo quarto dia de idade (Simões 1974). Há outras evidências, retiradas desse trabalho, que serão discutidas posteriormente.

Uma outra função das glândulas hipofaríngeas é a de secretar invertase, após o período de secreção da geléia real (Kratky 1931; Hitchcock 1956) (in Cruz Landim & Hadek 1969); (Simpson 1960; 1961; Inglesent 1940). Além da invertase, secretam também uma outra enzima que facilita a oxidação da glicose em um ácido que assegura a invariabilidade de acidez, nas abelhas (Gauhe 1940 em Cruz Landim & Hadek 1969).

Quanto as glândulas salivares da cabeça, o desenvolvimento é progressivo durante toda a vida adulta das abelhas. Nas operárias jovens os alvéolos apresentam-se pequenos e sem secreção. O desenvolvimento se processa gradativamente, sendo que aos quinze dias de idade, já se encontra secreção na luz dos mesmos. Aos trinta dias, estas glândulas se apresentam totalmente túrgidas, com muita secreção, indicando uma atividade intensa (figs. 4, 11, pp. 23, 34 e tab. 15, p. 88).

Com relação às glândulas salivares do tórax, não verificamos um crescimento marcante. Operárias recém-emergidas já têm suas glândulas com os túbulos secretores desenvolvidos. Um aumento maior só se verifica após os vinte e cinco dias de idade indicando, evidentemente, uma maior atividade, nesta época (figs. 4, 12, pp. 23, 35 e tab. 19, p. 92).

Quanto à função das glândulas salivares, os resultados encontrados para Apis são ainda um pouco controversos. Simpson (1960; 1961; 1963) demonstrou que a secreção proveniente dessas glândulas contém enzimas livres e saliva aquosa que é utilizada na dissolução de açúcares, estando também relacionada com a função de lamber e mastigar, bem como com ativi-

dades de cera. Além da saliva, a secreção é constituída por um óleo claro que aumenta nas campeiras. Esse óleo é secretado em pequenas quantidades quando os alvéolos glandulares se apresentam com um grande acúmulo. A porção aquosa é secretada em grande quantidade e seu fluxo é totalmente independente isto é, não carrega o óleo quando é descarregado. A secreção aquosa, estaria também relacionada com a limpeza do corpo da rainha. Nas glândulas salivares da cabeça, o óleo é encontrado em grande quantidade, ao passo que nas glândulas salivares do tórax, existem apenas traços do mesmo. Inglesent (1940); Heselhaus(1922) em Simpson(1960), sugerem que esse óleo tem a função de amolecer a cera. Simpson (1960), coloca em dúvida esta função, pois óleo semelhante é encontrado em glândulas de abelhas que não produzem cera. Esse autor sugere ainda que, devido à retenção de óleo nos pelos da língua das abelhas, este poderia ter uma outra função, ou seja, da língua, iria para as patas e daí para o corpo, em movimentos rápidos de limpeza (Beecken, 1934 em Simpson 1960). Isso acontecendo, o óleo poderia manter as propriedades da cutícula e, desse modo, operárias mais velhas necessitariam dele em maiores quantidades devido ao desgaste sofrido durante o vôo.

Cruz Landim & Puga (1967) verificaram que a quantidade de lipídeos na glândula salivar da cabeça de operárias de Scaptotrigona postica aumenta com o decorrer da idade. Nas glândulas salivares do tórax sua escassa quantidade não é, provavelmente, devido a uma função específica, mas sim, como um produto da degeneração celular.

Ainda com respeito à controvertida função das glândulas salivares, Inglesent (1940) demonstrou a presença de invertase na secreção da glândula salivar do tórax, o que pode -

ria sugerir uma atividade relacionada com a digestão de açúcares. Outros autores discordam desses resultados. Heselhaus (1922) em Cruz Landim (1967) supõe que, nas abelhas solitárias, a secreção dessa glândula forneça o material que reveste internamente o ninho. Nas abelhas que usam cera para a construção, o papel para esta glândula seria, segundo ele, o de fornecer água.

Zucoloto (1973) verificou que em Scaptotrigona postica a secreção glandular digere vários carbo-hidratos concordando desse modo com os resultados obtidos por Inglesent (1940), para operárias de Apis.

Comparando-se o desenvolvimento dessas glândulas em operárias de Apis, com os nossos resultados, vemos que pelo menos no que se refere ao desenvolvimento, há uma concordância. Vimos que tanto para as glândulas salivares da cabeça, como para as salivares do tórax há um crescimento maior, na fase de campeiras. É possível que seja realmente nesta fase de atividade que essas glândulas tenham um papel mais importante. A secreção da glândula salivar do tórax poderia estar relacionada com a dissolução ou mesmo com a digestão do néctar e a da glândula salivar da cabeça, com a secreção de óleo, importante na atividade das campeiras e, também, poderia estar atuando na dissolução do açúcar. É difícil supor um outro papel para a glândula salivar da cabeça, como por exemplo, o de atividades com a cera. As operárias jovens trabalham com cera na construção de invólucros, células de cria, etc. Nesta fase, essas glândulas ainda se apresentam com um baixo grau de desenvolvimento. Desse modo, nossos dados sugerem, uma atividade maior, só em idade mais avançada, concordando com a idéia de Simpson (1960), para operárias de Apis.

4.2. Ciclo do desenvolvimento das glândulas hipofaríngeas nas C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

Como já frisamos anteriormente, intencionalmente colocamos em um único item observações referentes às três glândulas do sistema salivar nas diversas colônias; assim, todas serão discutidas conjuntamente, nesse item, a fim de facilitar as comparações.

Os ácinos da glândula hipofaríngea das operárias da C.N.1 crescem, progressivamente, até os vinte dias de idade (fig. 5 e tab. 16). Dos dez aos vinte dias de idade, no entanto, o crescimento se verifica de um modo menos acentuado. Após os vinte dias, isto é, aos vinte e cinco, os ácinos começam a degenerar sendo que aos trinta dias a regressão torna-se marcante (figs. 5, 10, pp. 28, 33 e tab. 16, p. 89).

Os ácinos glandulares das operárias da C.N.3 crescem, mais acentuadamente, dos zero aos cinco e dos cinco aos dez dias de idade, em relação aos das operárias da C.N.1. Dos dez aos quinze dias, observa-se também crescimento, porém em menor grau quando comparado com as idades precedentes. Após os quinze dias, mais precisamente, aos vinte dias, observa-se um início de regressão. Dos vinte e cinco dias em diante nota-se uma degeneração maior (figs. 5, 10, pp. 28, 33 e tab. 16, p. 89).

Desse modo, estamos diante de duas colônias normais seguindo um ciclo de desenvolvimento comum, porém, com algumas diferenças. As glândulas das operárias da C.N.1 crescem mais lentamente e só se degeneram após as operárias atingirem os vinte dias de idade, enquanto que as das operárias da C.N.3 crescem mais rapidamente e a degeneração já é observada após os quinze dias de idade. A faixa de desenvolvimento glandular referente ao tempo em que é executada a atividade é a mesma, ou se-

ja, dos dez aos vinte dias para operárias da C.N.1 e dos cinco aos quinze dias nas operárias da C.N.3.

As glândulas hipofaringeanas das operárias da C.N.2 crescem rapidamente até o quinto dia de idade. Do quinto ao décimo dia, há uma ligeira redução. Do décimo ao décimo quinto dia, decrescem acentuadamente e, aos vinte dias, observa-se um leve aumento no tamanho dos ácidos. Aos vinte e cinco dias, nota-se uma rápida degeneração que se processa até os trinta dias (figs. 5, 10, pp. 28, 33 e tab. 16, p. 89).

Quanto às glândulas das operárias da C.O., não se observou um ciclo de atividade bem definido. Até o quinto dia de idade, os ácidos crescem acentuadamente. A partir desta época, nota-se o início da regressão glandular que se processa lentamente, até os trinta dias de idade (figs. 5, 10, pp. 28, 33 e tab. 16, p. 89).

Por esses resultados, podemos sugerir que: mesmo em colônias normais, o ciclo de desenvolvimento da glândula hipofaringeana deve depender, diretamente, mais das necessidades internas da colônia, além da idade das operárias. É certo que, com o decorrer da idade, as tarefas vão sendo executadas dentro de uma certa sequência e, as glândulas que vão sendo utilizadas no auxílio dessas tarefas, vão degenerando. Porém, pode haver, de acordo com o equilíbrio dinâmico dessas atividades, algumas alterações que podem ser desencadeadas por certos fatores que vão colocar em jogo o equilíbrio normal dos trabalhos internos na colônia. Desse modo, os períodos de tempo em que uma glândula se mantém desenvolvida podem não corresponder exatamente ao período em que essa mesma glândula esteja desenvolvida em uma determinada colônia, estudada em épocas distintas. Assim, em colônias normais, onde o desenvolvimento glandular de início foi mais lento (C.N.1), a faixa que corresponde ao período de desenvolvimento glandular é mais longa. Por

outro lado, nas C.N.2 e C.N.3, onde o desenvolvimento é mais acentuado na fase inicial, a faixa de atividade glandular que corresponde a fase de desenvolvimento é mais curta. Esse fato é considerado somente com relação a idade. Assim, temos que, para certas colônias onde as glândulas começaram a se desenvolver em períodos mais precoces, a degeneração também se inicia mais cedo.

O comportamento dessas glândulas na C.O. vem confirmar o que foi discutido acima. Nesta colônia, os ácinos glandulares das operárias já aos cinco dias se apresentavam bem desenvolvidos, quando comparados com glândulas de abelhas de quinze e vinte dias das outras colônias estudadas. No entanto, a partir desta época, o processo de regressão se iniciou, continuando, progressivamente, até o fim da vida das abelhas.

Se atribuirmos a essa glândula a mesma função daquela de operárias de Apis, isto é, do cuidado com a cria e rainha (Schiemenz 1883; Langer 1912 em Cruz Landim 1967), podemos, através das nossas evidências, sugerir:

a- A C.N.1 deveria estar com sua dinâmica interna em perfeito equilíbrio. Vários fatores deveriam estar contribuindo para tal e, principalmente, deveria haver, na região da cria, operárias em número suficiente para executar os trabalhos de construtoras e aprovisionadoras dos alvéolos de cria. Desse modo, as abelhas mais jovens que essas permaneceram em outra atividade (anterior à de cria), durante um certo período. As glândulas hipofaringeanas foram aumentando lentamente, devido à alimentação com pólen e, somente aos dez dias, se encontravam tão altamente túrgidas. Nesta época, essas operárias normalmente começaram a substituir as outras na tarefa do cuidado com a cria. Durante dez dias (até o vigésimo dia), essas glândulas per

maneceram ativas, indicando uma função intensa nesse período . Após essa época, essas abelhas foram substituídas por outras mais jovens, e devido ao abandono da atividade com a cria, as glândulas começaram a regredir.

b- Na C.N.3, este equilíbrio já não seria tão perfeito. Deveria existir na região da cria um número menor de operárias executando as atividades de construtoras e aprovisionadoras dos alvéolos de cria. Assim, houve um maior estímulo para o desenvolvimento da glândula, já verificado aos cinco dias de idade. É possível que, em idade precoce, as operárias já tenham ido para a região da cria e, do mesmo modo, tenham sido substituídas por outras operárias mais jovens, também mais precocemente, em relação às operárias da C.N.1, pois, aos quinze dias, as células glandulares iniciaram um processo regressivo.

c- As operárias da C.N.2, aos cinco dias de idade, já tinham suas glândulas totalmente desenvolvidas. Nesta colônia, provavelmente, deveria estar ocorrendo um grande desequilíbrio na dinâmica interna. Desse modo, provavelmente, devido ao mesmo fato já levantado anteriormente, isto é, poucas abelhas trabalhando na região da cria, as glândulas hipofaríngeanas estavam sendo estimuladas a se desenvolverem rapidamente, para que as operárias pudessem ter condições de assumirem esta função o mais cedo possível. Possivelmente, devido a algum fator desconhecido, esta atividade não deve ter sido colocada em prática . Por isto , a partir do quinto dia, as glândulas entraram em processo regressivo, até o décimo quinto dia. A partir desta época, um leve aumento no tamanho dos ácinos sugere que a atividade de trabalho com a cria tenha sido executada, porém, num período muito reduzido, pois, após os vinte dias de idade, es -

tas glândulas degeneraram de uma maneira muito brusca.

Apesar de considerarmos esta colônia como sendo normal, observa-se uma defasagem quando a comparamos com as outras duas estudadas (C.N.1 e C.N.5), com a colônia que serviu de controle para o estudo da colônia incompleta e, mesmo, quando se compara com os dados de literatura (Cruz Landim & Puga 1967; Simões 1974).

d- As operárias da colônia órfã, aos cinco dias de idade, também se apresentavam com suas glândulas totalmente desenvolvidas. Devido a ausência da rainha e conseqüente falta de posturas, as atividades na região da cria ficaram reduzidas ao mínimo. É provável que as abelhas jovens tivessem sido estimuladas à trabalharem na região da cria, devido a falta de operárias nesta região. Desse modo, as glândulas hipofaríngeas aumentaram rapidamente de tamanho acumulando secreção nos ácinos. Ao iniciarem as tarefas no novo local, não tiveram a oportunidade de construir e nem aprovisionar alvéolos de cria e, assim, as glândulas começaram a regredir lentamente, até o fim da vida das abelhas. Uma outra alternativa se ligaria ao fato de as operárias, por não terem usado em nenhum período a secreção glandular, esta, então, tenha sido armazenada. Dessa forma, os ácinos, já aos cinco dias, se encontravam repletos de secreção. O mesmo raciocínio é válido para as operárias da C.N.2. Quanto às glândulas das abelhas da C.N.1 e C.N.3, houve oportunidade de a secreção ser utilizada e por isto, não houve tempo de se acumular, de uma maneira tão marcante, como nas outras duas citadas.

Toda nossa ênfase ao fator necessidades da colônia, não se baseia, apenas nos nossos resultados. Diversos trabalhos realizados em Apis têm demonstrado que, mesmo em condi -

ções naturais, o equilíbrio de uma colônia pode ser perturbado, pois, podem ocorrer alterações na dinâmica interna (atividade das operárias) e, em consequência disso, certas glândulas importantes, na realização de algumas tarefas, podem acompanhar essas modificações.

Rüsch (1927) em Free (1965) sugere que o acúmulo de operárias em uma atividade ou em um estágio particular, se constitui num estímulo que promove as próximas séries de trabalhos. Simões (1974) observou que quando existem poucas operárias de Scaptotrigona postica na região da cria, essas ficam por mais tempo executando atividades de construtoras e aprovisionadoras dos alvéolos de cria. Lindauer (1952) em Free (1965) e Butler (1954) sugerem que a falta de operárias na colônia, pode induzir abelhas mais velhas, que ainda realizam trabalhos internos na colônia, a se tornarem campeiras. É evidente que o mecanismo da distribuição das tarefas, mesmo sofrendo alterações provocadas por muitos fatores, não se estabelece sem que haja condições para tal. É também certo que uma abelha não exerce a função de campeira sem que ocorra uma série de requisitos. Free (1961) comprovou este fato num experimento em que confinou um grupo de operárias dentro de uma pequena caixa, impedindo qualquer função para as mesmas. Após a libertação das operárias na colônia, verificou que essas só se tornavam campeiras em idade próxima à faixa em que normalmente as operárias vão para o campo, ou, mais precisamente, quando já tinham antes realizado atividades internas na colônia.

Nolan (1924) em Free (1965) demonstrou que, em certos casos, operárias que estavam exercendo há cinco dias atividades de campeiras, poderiam executar trabalhos internos na colônia, quando necessário. Esse fato foi também observado por Hebling, Kerr & Kerr (1964), em meliponíneos. Neste caso, devi-

do às chuvas que impediam as atividades no campo, operárias voltavam a realizar certos trabalhos internos na colônia como corte à rainha e aprovisionamento dos alvéolos de cria.

Sakagami (1955b) verificou que em pequenas colônias contendo favos sem larvas, rainha e operárias recém-emergidas, estas se tornavam campeiras com apenas quatro dias de idade tendo, ainda, glândulas hipofaríngeas desenvolvidas.

Em função desses fatores que agem no sentido de alterar o equilíbrio na colônia, as glândulas hipofaríngeas sofrem grandes modificações. O grau de desenvolvimento dessa glândula é grandemente influenciado pela atividade das abelhas. Free (1961) verificou que a presença de cria é necessária para o desenvolvimento das glândulas hipofaríngeas. Uma outra glândula que é também fortemente influenciada pela atividade das operárias, é a glândula de cera. A abundância de mel faz com que as operárias construam mais células para o armazenamento e, conseqüentemente, se constitui um estímulo para o desenvolvimento das glândulas de cera.

Em colônias órfãs de Apis, o ciclo da glândula hipofaríngea está mais diretamente ligado à função das operárias do que propriamente à idade. Hess (1942) em Chauvin (1968) verificou que, nestas condições, os ácinos glandulares crescem rapidamente. Se as operárias não nutrem as larvas, esses vão regredindo progressivamente. Se compararmos nossos dados com esses obtidos para Apis, vemos uma certa concordância. Na colônia órfã de Scaptotrigona postica foi verificada a ausência de atividade de construção e alimentação de células de cria. As glândulas cresceram rapidamente e, não tendo a oportunidade de nutrir a cria, degeneraram lentamente. É possível que, em condições de orfandade em que as operárias nutrissem as crias, os resultados fossem diferentes. Simões (informação pessoal) obser-

vou que, em colônias órfãs de Scantotrigona vostica, o trabalho com a cria já se inicia no segundo dia de vida das abelhas (antes mesmo do que é normal) e este período pode ser alongado até o sexagésimo segundo dia de idade. Neste caso, as operárias velhas permaneceram longo tempo na região da cria, embora, em pequena frequência, construíram e alimentaram células de cria, bem como efetuaram posturas. É também provável que, nessas operárias, as glândulas hipofaringeanas estivessem desenvolvidas.

Esses resultados são semelhantes aos obtidos em Apis por outros autores. Depois de muito tempo de orfandade, as glândulas hipofaringeanas se tornam bem desenvolvidas, assim como os ovários (Altmann 1950; Mussbichler 1952; Dreischer 1956) em Chauvin (1968). Moskovljević-Filopović (1952) em Free (1965) verificou também que, em colônias órfãs de Apis, as glândulas hipofaringeanas e de cera permanecem por longos períodos desenvolvidas, atribuindo esse fato ao decréscimo na coleta de pólen e mel.

4.3. Sobre as glândulas hipofaringeanas de campeiras da colônia incompleta e da colônia controle.

Nossos resultados deixam bem patente que as necessidades da colônia podem se constituir num fator de extrema importância, tanto no que se relaciona às atividades desempenhadas pelas operárias, como também aos aspectos relacionados ao desenvolvimento glandular. Quando comparamos as glândulas hipofaringeanas das operárias campeiras do grupo controle e as glândulas de operárias da colônia incompleta, verificamos que há uma discrepância quanto ao grau de desenvolvimento (tabs. 6, 7, pp. 41, 42 e figs. 15F, 16, pp. 45, 46). Pelo menos em certos períodos (décimo quinto ao vigésimo segundo dia), isto é,

após as abelhas recomeçarem as atividades relacionadas com a cria, a defasagem é maior. Embora não tenha sido verificada uma reativação total da glândula, esta ultrapassou de um modo bem marcante o grau de desenvolvimento que normalmente apresenta na fase de campeira. Acreditamos que a secreção contida no citoplasma fosse suficiente para suprir as necessidades da alimentação da cria, visto que esta atividade é menos intensa em relação à uma colônia normal. Essa reativação da glândula hipofaríngeana se deve, principalmente, a dois fatores: A- ao estímulo propiciado pela rainha para que fossem executadas as tarefas de construção e provisionamento de células de cria; B- a uma volta à alimentação com pólen pelas operárias que já haviam substituído o mel pelo pólen. (tabs. 8 e 9, p. 44). Sabe-se que o pólen, pelo seu alto teor em proteínas, é importante no desenvolvimento de algumas glândulas (Lotmar 1939; Svodoba 1940; Maurizio 1950, 1954 em Chauvin (1968) e Zucoloto 1973). As operárias utilizam os produtos destas glândulas, principalmente, no período em que exercem tarefas internas da colônia. Assim, alimentam-se intensamente com o pólen desde os primeiros dias de vida adulta. Mais tarde, as operárias necessitam mais de hidratos de carbono, devido à atividade de campeiras, na qual despendem mais energia. Desse modo, mais uma vez ficou comprovado o papel das proteínas no desenvolvimento da glândula hipofaríngeana e a importância das necessidades da colônia como fator motivador da realização de certas tarefas, inclusive com suas implicações no desenvolvimento glandular. Esse fato reforça também, e, de uma maneira direta, a grande probabilidade de estarem essas glândulas relacionadas com a função de alimentação das células de cria.

Nossos resultados são semelhantes aos obtidos para Apis, com a diferença que em nosso experimento não foram encontradas glândulas completamente desenvolvidas, como foi visto no controle. Os dados de Moskovljević-Filipović (1936) em Free (1965) demonstraram que, após as operárias retornarem às atividades na região da cria, já no terceiro dia a primeira larva é alimentada. Esse fato só foi verificado em Scaptotrigona postica, após o décimo quinto dia de atividades internas na colônia. Resultados semelhantes foram também verificados em Apis por Milojevic (1940), Nolan (1924) e Rösch (1930) em Free (1965). Em todos os casos, as glândulas hipofaringeanas, após um estado de degeneração acentuada, se reativaram e permaneceram desenvolvidas ao máximo, enquanto as abelhas permaneceram na região da cria, exercendo a função de alimentadoras.

Quanto ao desenvolvimento dos ovários e glândulas de cera nas operárias da colônia incompleta, os resultados encontrados foram diversos daqueles observados para as glândulas hipofaringeanas. Os ovários permaneceram atrofiados devido à degeneração das suas células. O mesmo fato ocorreu com a glândula de cera pois não se encontrou placas de cera nos tergitos abdominais. Toda a cera utilizada na construção de invólucros e células de cria não era provenientes das glândulas de cera das operárias. É possível que a cera fosse apanhada fora da colônia, ou, então, dos próprios invólucros que foram colocados na colônia antes do experimento.

Desse modo, nossos dados atuais sugerem que, diferentemente do que ocorre em Apis, os ovários de operárias velhas não são passíveis de novo desenvolvimento. O mesmo ocorre com as glândulas de cera. É possível que antes de degenerarem totalmente, tanto ovários quanto glândulas de cera possam prolongar suas atividades devido à alimentação em pólen. mas ,

uma vez tendo degenerado, sua ativação não poderia se processar. A resposta definitiva poderá surgir porém, apenas depois de experimentos mais intensos relacionados a esses aspectos.

4.4. Desenvolvimento das glândulas salivares da cabeça e do tórax nas C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

Para as operárias da C.N.1, verifica-se um aumento mais acentuado na largura dos túbulos secretores somente após os vinte e cinco dias de idade (fig. 8, p. 31 e tab. 19, p. 92). É possível que, devido ao equilíbrio nas atividades nessa colônia, as operárias tenham utilizado a secreção glandular na dissolução ou digestão de açúcares ou outros materiais, durante o período em que essas permaneceram na colônia. Após os vinte e cinco dias, idade em que comumente as abelhas coletam néctar e pólen, este aumento pode significar uma utilização muito grande da secreção glandular na transformação do néctar em mel para o estoque na colônia.

Para as operárias da C.N.3, o aumento glandular só se processa de uma maneira mais marcante, após os vinte dias de idade e, portanto, numa faixa de idade inferior em relação às glândulas das abelhas da C.N.1 (fig. 8, p. 31 e tab. 19, p. 92). Esse fato sugere uma interessante relação com o ciclo da glândula hipofaringeana. Como já foi citado anteriormente, essas glândulas nas operárias da C.N.1 só iniciaram o processo degenerativo após os vinte dias de idade, ao passo que nas operárias da C.N.3, após os quinze dias. Desse modo, logo que essa glândula começa a degenerar, os túbulos da glândula salivar do tórax tendem a um aumento, significando uma maior atividade glandular. Outro fato que vem confirmar esse aspecto se relaciona, também, com o desenvolvimento da glândula salivar do tórax nas operárias das C.O. e C.N.2 (fig. 8, p. 31 e tab. 19, p. 92). Nessas,

as abelhas desenvolveram suas glândulas já aos dez dias de idade. Os túbulos secretores em operárias da C.N.2 crescem muito dos dez aos quinze dias de idade, época em que a glândula hipofaringeana regride acentuadamente. Aos vinte dias, os ácidos dessa glândula aparecem levemente aumentados e os túbulos das glândulas salivares do tórax levemente diminuídos em relação àquelas das operárias de quinze dias. Dos vinte e cinco dias em diante, as glândulas hipofaringeanas regridem muito e as salivares do tórax, novamente, apresentam um grande crescimento.

Quanto às glândulas salivares do tórax das abelhas da C.O., o aumento se processa após os dez dias e, também, de modo mais marcante, após os vinte e cinco dias de idade (fig. 8, p.31 e tab. 19, p.92). Se seguirmos o mesmo raciocínio anterior, mais uma vez podemos relacionar a regressão das glândulas hipofaringeanas que, nesse caso, já se verifica após o quinto dia de vida das abelhas, com o desenvolvimento da glândula salivar do tórax. Devido a essas relações, é possível que o desenvolvimento dessa glândula dependa, em parte, das necessidades da colônia.

Com relação às glândulas salivares da cabeça, há uma tendência semelhante, no que diz respeito a um maior crescimento dos alvéolos glandulares nas operárias das C.O. e C.N.2. Este fato, no entanto, só é observado na fase em que há diferenças significativas no desenvolvimento glandular nas várias idades e nas diversas colônias comparadas (figs. 6, 7, pp. 29, 30 e tabs. 4, 17, 18, pp. 37, 90, 91). Não se notam, para essa glândula, todas as características descritas para as glândulas salivares do tórax. Isso, provavelmente, se deve ao fato dessa glândula possuir uma outra função, ou seja, a de secretar óleo. É possível que o desenvolvimento dessa se processa de tal modo que não dependa muito das condições da colônia.

4.5. Desenvolvimento ovariano, cera presente nos tergitos ab dominais e conteúdo do aparelho digestivo das operárias das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

Nas C.N.1, C.N.3 e C.O., o crescimento dos ovócitos se verifica dos dez aos vinte e cinco dias de idade (tab. 10, p.47) exatamente na época em que as operárias estão ligadas aos trabalhos da região de cria, e, ainda, pouco após a esta atividade. Nas operárias da C.N.2, é observada uma .. pequena frequência de ovos desenvolvidos e, já aos dez dias de idade, a parecem ovócitos degenerados. Com relação ao tipo de ovo produzido, verificou-se, que com exceção das operárias da C.N.2, são desenvolvidos tanto ovos do tipo nutritivo quanto do tipo funcional (Sakagami & Zucchi 1963; Sakagami, Beig, Zucchi & Akahira 1963; Beig 1972). Nessa última colônia, foram observados apenas ovos nutritivos que ainda não estavam totalmente desenvolvidos (tab. 11, p.50). É interessante que, aos quinze dias de idade, não foi verificada a presença de ovócito desenvolvido, coincidindo com a regressão da glândula hipofaríngea, nesta faixa de idade. Os poucos ovócitos desenvolvidos que existem, aparecem aos dez, vinte e vinte e cinco dias. Em todas as colônias observadas, a frequência do ovo do tipo nutritivo é maior (tab. 11, p.50) em relação à do tipo funcional. Nossos resultados sugerem que ambos os tipos podem ser produzidos em várias épocas do ano, não sendo, portanto, mutuamente exclusivos, embora Beig (1972) tenha demonstrado que o período de produção de machos se verifica nos meses de setembro a fevereiro.

Verifica-se ainda pelos nossos resultados uma tendência no sentido de cada tipo de ovo ser preferencial em certas faixas de idade. Os ovos do tipo funcional não aparecem

em operárias velhas e, normalmente, são produzidos até o décimo quinto dia de idade. Aos vinte dias, a frequência dos mesmos diminui e, já aos vinte e cinco dias, são encontrados apenas ovos do tipo nutritivo (tab. 11, p. 50 e fig. 17, p. 48).

Nossos dados sobre o desenvolvimento ovariano, de um modo geral, diferem muito dos resultados encontrados em Apis e, também, em certos meliponíneos onde, em condições normais, ocorre inibição ovariana (Groot & Voogd 1954; Butler 1956; Zucchi 1973).

Em operárias de Scaptotrigona postica, tanto em condições de orfandade como em condições normais, os dois tipos de ovos (N e F) são produzidos. Pelo que se conhece até agora a respeito da regulação social nessa espécie, pode ser sugerido um mecanismo de regulação, ainda não esclarecido, que atue no sentido de controlar a produção de machos pelas operárias, não tendo, portanto, semelhança com o que ocorre em Apis e outros meliponíneos. É possível que, se a rainha tem alguma papel nesse tipo de controle, somente o ovo do tipo funcional possa ser inibido em certas épocas, enquanto que o outro tipo seria sempre produzido.

Com relação às glândulas de cera, observa-se nas operárias de todas as colônias analisadas um ciclo de atividade longo e bem definido que abrange as operárias de cinco a vinte e cinco dias de idade (tab. 12, p. 51 e fig. 19, p. 52). O pico de atividade máxima se verifica em torno do décimo dia de vida das abelhas. Este ciclo de desenvolvimento das glândulas de cera acompanha o ciclo da glândula hipofaríngeana. Nossos dados sugerem uma atividade intensa nas abelhas desempenhando tarefas

na região da cria. Desse modo, tal como ocorre com a glândula hipofaringeana, as de cera devem ser mais ativas na época em que as operárias constroem células de cria. Observa-se também que, nesta fase, as operárias têm seu aparelho digestivo totalmente repleto de pólen, principalmente o papo. É possível que este pólen seja amplamente usado nesta fase para alimentar as larvas nas células de cria. Pela tab. 13, p. 53, verifica-se que as operárias novas (de zero até vinte dias de idade) se alimentam preferencialmente de pólen, enquanto que as abelhas velhas, de mel. Isto provavelmente deve estar associado ao crescimento dos ovários e glândulas hipofaringeanas, fato já confirmado por Cruz Landim & Akahira (1966) e Zucoloto (1973). Nossos dados são semelhantes aos obtidos em operárias de Apis, com relação ao desenvolvimento da glândula de cera, por Snodgrass (1956) e Rüsck (1927) em Cruz Landim (1967), onde fica demonstrado que a secreção de cera cessa devido à degeneração das células secretoras da glândula.

5. SUMÁRIO E CONCLUSÕES

No presente trabalho, estudamos o ciclo de desenvolvimento das glândulas do sistema salivar em condição normal com três repetições em diferentes épocas e em condição orfã.

Outros característicos: ovários, glândulas de cera e conteúdo do aparelho digestivo, também foram analisados. Verificamos, ainda, o comportamento das glândulas hipofaríngeas em operárias campeiras após serem submetidas à uma volta aos trabalhos relacionados com a cria. Nossos resultados mais importantes se resumem em:

- a - As glândulas hipofaríngeas de operárias de colônias normais apresentam um ciclo de desenvolvimento e regressão bem característico que depende mais das necessidades da colônia do que à idade das operárias.
- b - As glândulas hipofaríngeas das operárias da colônia órfã degeneram a partir do quinto dia de vida, não apresentando, portanto, um ciclo funcional, devido à falta de atividade de provisionadoras dos alvéolos de cria.
- c - As glândulas hipofaríngeas das operárias campeiras sofrem uma reativação parcial, após as operárias campeiras executarem atividades relacionadas com a cria e também devido volta a alimentação com pólen.
- d - As glândulas salivares da cabeça crescem, progressivamente, durante a vida adulta das abelhas e se apresentam totalmente desenvolvidas só em operárias velhas.
- e - As glândulas salivares do tórax são mais ativas em operárias velhas e parecem ser susceptíveis às necessidades da

colônia.

- f - Os ovários e glândulas de cera estão bem desenvolvidos, na mesma época em que as glândulas hipofaríngeas também se encontram desenvolvidas, indicando que todas estas atividades são executadas paralelamente.
- g - As abelhas mais jovens se alimentam, preferencialmente, de pólen, enquanto que as mais velhas, se alimentam com mel.
- h - Colônias normais mostram, em relação aos característicos estudados, independência entre si, sugerindo a estreita ligação entre eles, em condições específicas das populações estudadas.

6. SUMMARY

The present paper deals with the developmental cycles of some internal structures of the stingless bee-Scaptotrigona postica-living in normal and orphan colonies. The aim is to correlate gland functioning to ethological aspects as an approach to understand social regulation in the colonies of these bees.

Among the morphological aspects under consideration (activity of wax glands and ovaries, digestive tract content , etc.) special emphasis was placed on the development of the glands of the salivary system.

Our main results are:

- a - The hypopharyngeal glands in workers of normal (queen headed) colonies present a well marked cycle of development and regression. Such cycle depends more on colonial needs than on a particular ontogenetical phase of the bee life span ;
- b - In orphan colonies the hypopharyngeal gland start degeneration from the fifth day of life on, not performing the normal and functional cycle probably as an outcome of its uselessness since there is no brood cells to be fed ;
- c - field bees when forced to return to brood care activity, a task normally performed by younger bees, present partial re-activation of the hypopharyngeal glands. In this case it is important to mention that these bees start again feeding on pollen ;
- d - The head salivary glands grow continuous and progressively during the immago life-span. These glands reach full development in older bees only ;

- e - The thorax salivary glands show signs of full-activity in older workers and its development is influenced by the colonial conditions also ;
- f - Ovaries and wax glands are well developed at the same time as the hypopharyngeal glands. This indicates that the functioning of these three structures are intimately correlated ;
- g - Younger bees feed preferably on pollen and the older ones on honey ;
- h - The studied characters varied even under the normal colony condition. This suggests the presence of a dynamic balance among most of them and colonial peculiarities.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akahira, Y; Sakagami, S.F. und Zucchi, R. - 1970 - Die Nähreier von den Arbeiterinnen einer stachellosen Biene, Trigona(Scaptotrigona) postica, die von der Königin kurz vor der eigenen Eiablage gefressen werden. Zool. Anz. 185(1-2): 85-93.
- Altmann, G. - 1950 - Ein Sexualwirkstoff bei Honigbienen. Z. Bienenforsch 1(2): 24-32.
- Beecken, W. - 1934 - Ueber die Putz-und Sauberungshandlungen der Honigbiene (Apis mellifica). Arch. Bienenk. 15: 213-275.
- Beig, D. - 1972 - The production of males in queenright colonies of Trigona (Scaptotrigona) postica L. (Hym. Apoidea). Jour. Apic. Res. 11(1): 33-39.
- Bordas, M.L. - 1895 - Appareil glandulaire des Hyménoptères. Ann. Sci. Nat. Zool. 19: 1-362.
- Butler, C.G. - 1954 - The method and importance of the recognition by a colony of honeybees (Apis mellifera) of the presence of its queen. Trans. R.ent. Soc. Lond. 105: 11-29.
- Butler, C.G. - 1956 - Some further observations on the nature of "queen substance" and of its role in the organization of a honey-bee (Apis mellifera) community. Proc. R. ent. Soc. Lond (A) 51: 12-16.
- Butler, C.G. - 1966 - Mandibular gland pheromone of worker honeybees. Nature 212(5061), p. 530.

- Butler, C.G. - 1967 - Insect pheromones. Biol. Rev. 42: 42-87.
- Chauvin, R. - 1968 - Traité de biologie de l'abeille. Masson et C^{ie} (Paris) I, 547 pp.
- Cruz Landim, C. - 1967 - Estudo comparativo de algumas glândulas das abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e respectivas implicações evolutivas. Arq. Zool. S. Paulo 15(3): 177-290.
- Cruz Landim, C. e Akahira, Y. - 1966 - Influência da alimentação no desenvolvimento de algumas glândulas de Trigona (Scaptotrigona) postica Latreille (Hymenoptera - Apoidea). Papeis Avulsos Dep. Zool. S. Paulo 19(6): 63-78.
- Cruz Landim, C. and Ferreira, H. - 1968 - Mandibular gland development and communication in field bees of Trigona (S.) postica (Hym: Apidae). Journal Kansas Entomol. Soc. 41(4):474-481.
- Cruz Landim, C. and Hadek, R. - 1969 - Ultrastructure of Apis mellifera hypopharyngeal gland. Proc. VI Congr. IUSI, Bern:121-130.
- Cruz Landim, C. e Puga, F.R. - 1967 - Presença de substâncias lipídicas nas glândulas do sistema salivar de Trigona (Hym, Apoidea). Papeis Avulsos Zool. S. Paulo 20(7): 65-74.
- De Groot, A.P. and Voogd, S. - 1954 - On the ovary development in queenless worker bees (Apis mellifera L.) Experientia 10: 384-385, 1954.

- Draischer, H. - 1956 - Untersuchungen über die Arbeitstätigkeit und Drüsenentwicklung altersbestimmter Bienen im weisellosen Volk. Zool. Jb. (Physiologie) 66 (2/3): 429-472.
- Free, J.B. - 1961 - Hypopharyngeal development and division of labour in honey-bee (Apis mellifera L.) colonies. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 36: 5-8.
- Free, J.B. - 1965 - The allocation of duties among worker honeybees. Symp. Zool. Lond. (14): 39-59.
- Gauhe, A. - 1940 - Ueber ein glukoseoxydierendes Enzym in der Pharynxdrüsen der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 28: 211-253.
- Haas, A. - 1946 - Neue Beobachtungen zum problem der flugbahnen bei Hummel Männchen. Z. Naturf. 11: 596-600.
- Haas, A. - 1952 - Mandibeldrüse als Duftorgan bei einigen Hymenopteren. Z. Naturf. 39: 484.
- Hebling, N.J.; Kerr, W.E. e Kerr, F.S. - 1964 - Divisão de trabalho entre operárias de Trigona (Scaptotrigona) xanthotricha Maure. Papeis Avulsos Zool. S. Paulo 16(15): 115-127.
- Heselhaus, F. - 1922 - Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter formen. Zool. Jahrb. Jena Abt. f. Anat. 43: 369-464.
- Hess, G. - 1942 - Über den Einfluss der Weisellosigkeit und des Fruchtbarkeitsvitamins E auf die Ovarien der Bienenarbeiterin. Beihefte Schweiz. Bienenztg 1(2): 35-110.

- Hitchcock, J.D. - 1956 - A milk-digesting enzyme in pollen stored by honeybees. *Amer. Bee J.* 96(12): 487-489.
- Inglesent, H. - 1940 - Zymotic function of the pharyngeal, thoracic and post-cerebral glands of Apis mellifica. *Biochem. J.* 34: 1415-1418.
- Jaycox, R.E.; Skowronek, W. and Godfrey, G. - 1974 - Behavioral Changes in Worker Honey Bees (Apis mellifera) Induced by Injections of a Juvenile Hormone Mimic. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 67(4): 529-534.
- King, G.E. - 1933 - The larger glands in the worker honeybee. A correlation of activity with age and with physiological functioning. Abstract of Ph. D. Thesis, Graduate School of University of Illinois (1928), 20 pp.
- Kratky, E. - 1931 - Morfologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene (Apis mellifica L.). *Z. wiss. Zool.* 139(1): 120-200.
- Langer, J. - 1912 - Der Futtersaft die kost des bienenkindes. *Bienenvater* 61: 25-30.
- Lindauer, M. - 1952 - Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Z. vergl. Physiol.* 34: 299-345.
- Lindauer, M. and Kerr, W.E. - 1960 - Communication between the workers of stingless bees. *Bee world* 41: 29-41, 65-71.

- Lotmar, R. - 1939 - Der Eiweiss- Stoffwechsel im Bienenvolk
(Apis mellifica) während der Überwinterung. Landw. Jb. Schweiz
53: 34-70.
- Maurizio, A. - 1950 - The influence of pollen feeding and brood
rearing on the length of life and physiological condition of
honey-bee. Bee World. 31(2): 9-12.
- Maurizio, A. - 1954 - Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der
Honigbiene (Apis mellifica L.). Landw. Jb. Schweiz. 68(2):
115-182.
- Milcjevic, B.D. - 1940 - "A new interpretation of the social
life of the honeybee". Bee World 21: 39-41.
- Moskovljević-Filipović, V.C. - 1936 - Bee World 18: 35.
- Morkovljević-Filipović, V.C. - 1952 - The development of the
pharyngeal glands in honeybees which under experimental con-
ditions did not nurse a brood. Rec. Trav. Acad. Serbe Sci.
XXV. Inst. Physiol. Dévelop., Gén. Sélect. (2): 147-151.
- Moure, J.S. - 1951 - Notas sobre Meliponinae (Hymenopt.-Apoidea).
Dusenía 2(1): 25-70.

- Moure, J.S. - 1961 - A preliminary supra-specific classification of the Old World Meliponinae bees (Hym., Apoidea). *Studia Entomologica* 4(1-4):181-242.
- Müssbichler, A. - 1952 - Die Bedeutung ausserer Einflüsse und der Corpora allata bei Afterweissentstehung von Apis mellifica. *Z. vergl. Physiol.* 43(3): 207-221.
- Nedel, O.J. - 1960 - Morfologie und Physiologie der Mandibeldrüse einiger Bienen Arten (Apiden). *Z. Morph. Ökol. Tiere* 49:139-183.
- Nogueira-Neto, P. - 1963 - A arquitetura das células de cria dos meliponídeos. Tese de doutoramento. Fac. Fil. Ciênc.Let. São Paulo-USP, 126 pp.
- Nolan, W.J. - 1924 - The division of labour in the honeybee. *N. C. Beekeeper* (Oct.): 10-15.
- Orózi-Pál, Z. - 1957 - The role of the mandibular glands of the honeybee. *Bee World* 38(3): 70-75.
- Ribbands, R. - 1953 - The behaviour social life of the honey bees. *Bee Research. Ass. Lts. London*, 352 pp.
- Rüsch, O.A. - 1925 - Untersuchungen über die Arbeitsteilung in Bienenstaat. 1. Die Tätigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehungen zum Alter der Arbeiterinnen. *Z. vergl. Physiol.* 2: 571.

Rösch, O.A. - 1927 - Über die Bautätigkeit im Bienenvolk und das Alter der Baubienen. Ibidem 6: 264-298.

Rösch, O.A. - 1930 - Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. Teil: die Tätigkeit der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. Ibidem. 12:1.

Sakagami, S.F. - 1963a - Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene. Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes, Apis mellifera L. I. Jap. J. Zool. 11: 117-185.

Sakagami, S.F. - 1953b - Arbeitsteilung der Arbeiterinnen in einem Zwergvolk, bestehend aus gleichaltrigen Volksgenossen. Beiträge zur Biologie des Bienenvolkes Apis mellifera L. II. J. Fac. Sci. Jukkaido Univ. (VI) Zool. 11: 343-400.

Sakagami, S.F.; Beig, D; Zucchi, R. and Akahira, Y. - 1963 - Occurrence of ovary-development workers in queenright colonies of stingless bees. Rev. Bras. Biol. 23(2): 115-129.

Sakagami, S.F. and Zucchi, R. - 1963 - Oviposition process in a stingless bee, Trigona (Scaptotrigona) postica Latr. (Hym.). Studia Entomologica 6(1-4): 497-510.

Sakagami, S.F. e Zucchi, R. - 1966 - Estudo comparativo do comportamento de várias espécies de abelhas sem ferrão, com especial referência ao processo de provisionamento e postura das células. Ciên. e Cult. 18(3): 283-296.

- Sakagami, S.F. and Ronaldo, R. - 1967 - Behaviour studies of the stingless bees, with special reference to the oviposition process. VI. Trigona (Tetragona) clavipes. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool. 16: 292-313.
- Sakagami, S.F. and Zucchi, R. - 1968 - Oviposition behaviour of an Amazonic stingless bee, Trigona (Duckeola) ghiliani. Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI Zool. 16(4): 564-581.
- Schiemens, P. - 1883 - Über der Herkommen des Futtersaftes und Speicheldrüsen der Biene nebst linem Anhang über das Riechorgan. Z. wiss Zool. 38: 71-135.
- Simões, D. - 1974 - Estudos sobre regulação social em Nannotrigona (Scaptotrigona) postica Latreille com especial referência a aspectos comportamentais. Dissertação de Mestrado. Depto. de Genet. Fac. Med. Rib. Preto. São Paulo, 92 pp.
- Simpson, J. - 1960 - The functions of the salivary glands of Apis mellifera. J. Ins. Physiol. 4: 107-121.
- Simpson, J. - 1961 - The salivary glands of Apis mellifera and their significance in caste determination. Symp. Genet. Biol. Ital. 10: 173-188.
- Simpson, J. - 1963 - The source of the saliva honeybees use to moisten materials they chew with their mandibles. J. Apic. Res. 2(2): 115-116.

- Snodgrass, R.E. - 1925 - Anatomy and physiology of the honeybees.
New York and London, 327 pp.
- Snodgrass, R.E. - 1956 - Anatomy of the Honey Bee. Comstock
Publishing Association. Ithaca. New York XIV, 334 pp.
- Soudek, St. - 1927 - The pharyngeal glands of honeybee. Bull.
Ecol. e Sup. Agron. Brno: C-10.
- Svodoba, J. - 1940 - Uber den Wert des Pollens als Nahrungsmittel
für Bienen. Schweiz. Bienenztg. 63(4): 206-209.
- Wilson, E.O. - 1971 - The insect societies. The Belknap Press.
Harvard Univ. 548 pp.
- Zucchi, R. - 1966 - Aspectos evolutivos do comportamento social
entre as abelhas (Hymenoptera, Apoidea). Programa e Resumos
da reunião anual (Piracicaba) Soc. Bras. Genética: 6-9.
- Zucchi, R. - 1973 - Aspectos bionômicos de Exomalopsis aureonilo
sa e Bombus atratus incluindo considerações sobre a evolução
do comportamento social (Hymenoptera - Apoidea). Tese de dou-
toramento. Fac. Fil. Ciên. Let. de Ribeirão Preto. São Paulo
140 pp.
- Zucoloto, F.S. - 1973 - Estudos de nutrição em Scaptotrigona
nostica (Hymenoptera - Apidae). Tese de doutoramento. Fac. Fil.
Ciên. Let. de Ribeirão Preto. São Paulo, 163 pp.

Tabela 14

Frequência em porcentagem das mensurações das células secretoras da glândula mandibular (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, da C.N.1.

idade em dias	Medidas das células (divisões oculares), agrupadas em classes.	frequência em porcentagem	padrão de desenvolvimento
0	25-27	33.0	A
	22-24	46.0	B
	19-21	19.0	C
	16-18	2.0	D
	13-15	0.0	E
	10-12	0.0	F
5	25-27	5.5	A
	22-24	49.0	B
	19-21	42.0	C
	16-18	3.5	D
	13-15	0.0	E
	10-12	0.0	F
10	25-27	0.0	A
	22-24	4.0	B
	19-21	44.0	C
	16-18	52.0	D
	13-15	0.0	E
	10-12	0.0	F
15	25-27	0.0	A
	22-24	1.0	B
	19-21	15.0	C
	16-18	68.5	D
	13-15	15.0	E
	10-12	0.5	F
20	25-27	0.0	A
	22-24	0.0	B
	19-21	3.5	C
	16-18	56.0	D
	13-15	40.5	E
	10-12	0.0	F
25	25-27	0.0	A
	22-24	0.0	B
	19-21	2.0	C
	16-18	51.5	D
	13-15	46.5	E
	10-12	2.0	F
30	25-27	0.0	A
	22-24	0.0	B
	19-21	0.0	C
	16-18	17.5	D
	13-15	68.0	E
	10-12	14.5	F

Tabela 15

Frequência em porcentagem das mensurações do menor diâmetro dos ácinos da glândula salivar da cabeça (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, da C.N.1.

idade em dias	Medidas dos ácinos (divisões oculares), agrupadas em classes	frequência em porcentagem
0	6-8	52,00
	9-11	51,00
	12-14	14,00
	15-17	3,00
	18-20	0,00
	21-23	0,00
	24-26	0,00
	27-29	0,00
	30-32	0,00
5	6-8	15,00
	9-11	53,50
	12-14	23,00
	15-17	7,50
	18-20	1,00
	21-23	0,00
	24-26	0,00
	27-29	0,00
	30-32	0,00
10	6-8	1,01
	9-11	3,03
	12-14	28,79
	15-17	45,96
	18-20	16,67
	21-23	4,54
	24-26	0,00
	27-29	0,00
	30-32	0,00
15	6-8	0,00
	9-11	0,00
	12-14	3,50
	15-17	30,00
	18-20	44,00
	21-23	18,50
	24-26	4,00
	27-29	0,00
	30-32	0,00
20	6-8	0,00
	9-11	0,00
	12-14	3,67
	15-17	29,82
	18-20	46,33
	21-23	14,68
	24-26	4,13
	27-29	1,58
	30-32	0,00
25	6-8	0,00
	9-11	0,00
	12-14	1,06
	15-17	19,58
	18-20	37,57
	21-23	32,27
	24-26	7,41
	27-29	0,00
	30-32	0,00
30	6-8	0,00
	9-11	0,00
	12-14	0,50
	15-17	5,00
	18-20	28,00
	21-23	38,00
	24-26	20,50
	27-29	6,00
	30-32	2,00

Tabela 16

Frequência em porcentagem das mensurações dos ácinos da glândula hipofaringeana (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

Idade em dias	Medidas dos ácinos (divisões oculares) agrupadas em classes	Frequência em porcentagem				padrão de desenvolvimento	
		Colônia normal	Colônia normal	Colônia normal	Colônia órfã	Des.	Regr.
		1	2	3			
0	7-9	43.00	30.00	72.00	59.00	A	I
	10-12	57.00	68.00	28.00	41.00	B	H
	13-15	0.00	2.00	0.00	0.00	C	G
	16-18	0.00	0.00	0.00	0.00	D	F
	19-21	0.00	0.00	0.00	0.00	E	-
5	7-9	1.50	0.00	0.00	0.00	A	I
	10-12	77.50	0.00	0.00	3.00	B	H
	13-15	21.00	0.00	45.00	2.50	C	G
	16-18	0.00	45.41	55.00	56.00	D	F
	19-21	0.00	53.57	0.00	36.50	E	-
10	7-9	0.00	0.00	0.00	0.00	A	I
	10-12	0.50	0.00	0.00	0.00	B	H
	13-15	69.19	9.00	7.00	8.00	C	G
	16-18	30.30	38.50	78.00	57.00	D	F
	19-21	0.00	52.50	15.00	35.00	E	-
15	7-9	0.00	0.00	0.00	0.00	A	I
	10-12	1.50	27.78	0.00	1.50	B	H
	13-15	59.78	56.10	1.52	50.00	C	G
	16-18	36.68	15.66	43.65	48.50	D	F
	19-21	2.01	0.50	54.31	0.00	E	-
20	7-9	0.00	0.00	0.00	0.00	A	I
	10-12	0.45	10.55	0.00	10.50	B	H
	13-15	33.94	49.75	23.62	60.00	C	G
	16-18	63.30	38.19	67.84	29.50	D	F
	19-21	2.29	1.51	8.54	0.00	E	-
25	7-9	0.00	22.73	0.00	1.50	A	I
	10-12	10.00	66.16	15.66	37.50	B	H
	13-15	57.50	6.06	62.12	44.00	C	G
	16-18	32.00	4.04	22.22	17.50	D	F
	19-21	0.50	1.01	0.00	0.00	E	-
30	7-9	24.50	38.00	19.60	14.40	A	I
	10-12	61.50	55.50	76.38	67.40	B	H
	13-15	13.50	6.50	4.02	13.80	C	G
	16-18	0.50	0.00	0.00	4.20	D	F
	19-21	0.00	0.00	0.00	0.00	E	-

Tabela 17

Frequência em porcentagem das mensurações do maior diâmetro da glândula salivar da cabeça (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

Idade em dias	Medidas dos óculos (divisões oculares) agrupadas em classes	Frequência em porcentagem				padrão de desenvolvimento
		Colônia normal 1	Colônia normal 2	Colônia normal 3	Colônia úrfã	
0	9-14	42.11	32.00	60.41	42.42	A
	15-20	47.36	47.00	35.42	51.51	B
	21-26	9.47	17.00	4.16	5.05	C
	27-32	1.05	4.00	0.00	1.01	D
	33-38	0.00	0.00	0.00	0.00	E
	39-44	0.00	0.00	0.00	0.00	F
	45-50	0.00	0.00	0.00	0.00	G
5	9-14	13.43	1.57	3.52	1.14	A
	15-20	51.24	32.99	57.78	50.58	B
	21-26	30.84	47.12	35.67	39.43	C
	27-32	4.47	13.08	3.00	7.99	D
	33-38	0.00	4.19	0.00	0.57	E
	39-44	0.00	1.05	0.00	0.00	F
	45-50	0.00	0.00	0.00	0.00	G
10	9-14	0.50	0.55	0.54	0.00	A
	15-20	24.74	12.78	24.33	20.50	B
	21-26	50.50	53.33	55.68	57.50	C
	27-32	17.13	26.66	16.27	19.50	D
	33-38	5.55	4.44	3.24	2.50	E
	39-44	1.51	2.21	0.00	0.00	F
	45-50	0.00	0.00	0.00	0.00	G
15	9-14	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	15-20	12.69	1.10	16.83	6.53	B
	21-26	41.12	40.89	53.96	52.76	C
	27-32	34.01	33.15	21.28	33.66	D
	33-38	10.66	17.12	7.42	5.53	E
	39-44	1.52	4.97	0.49	1.50	F
	45-50	0.00	2.76	0.00	0.00	G
20	9-14	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	15-20	6.91	1.02	4.61	3.00	B
	21-26	38.25	29.03	50.77	50.00	C
	27-32	37.79	45.95	35.89	36.00	D
	33-38	13.35	15.30	7.17	11.00	E
	39-44	2.76	8.67	1.54	0.00	F
	45-50	0.92	0.00	0.00	0.00	G
25	9-14	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	15-20	4.81	1.94	1.07	2.00	B
	21-26	37.43	29.15	25.13	28.50	C
	27-32	36.90	37.38	39.04	51.00	D
	33-38	17.64	22.82	28.34	14.50	E
	39-44	3.20	6.31	6.42	4.50	F
	45-50	0.00	2.44	0.00	0.00	G
30	9-14	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	15-20	0.50	0.00	1.01	0.00	B
	21-26	26.90	14.14	27.41	10.91	C
	27-32	41.12	40.90	49.75	48.48	D
	33-38	23.34	30.30	15.74	32.72	E
	39-44	8.12	8.53	5.58	7.88	F
	45-50	0.00	6.06	0.51	0.00	G

Tabela 18

Frequência em porcentagem das mensurações do menor diâmetro da glândula salivar da cabeça (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trinta dias de idade, das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

Idade em dias	Medidas dos ácidos (divisões oculares) agrupadas em classes	Frequência em porcentagem			
		Colônia normal 1	Colônia normal 2	Colônia normal 3	Colônia órfã
0	6-11	83.00	83.00	87.36	80.80
	12-17	17.00	17.00	12.63	19.19
	18-23	0.00	0.00	0.00	0.00
	24-29	0.00	0.00	0.00	0.00
	30-35	0.00	0.00	0.00	0.00
	36-41	0.00	0.00	0.00	0.00
5	6-11	68.50	12.69	39.59	19.54
	12-17	30.50	74.07	59.90	71.27
	18-23	1.00	13.23	0.51	9.19
	24-29	0.00	0.00	0.00	0.00
	30-35	0.00	0.00	0.00	0.00
	36-41	0.00	0.00	0.00	0.00
10	6-11	4.04	1.65	2.70	1.00
	12-17	74.75	50.55	63.75	58.50
	18-23	21.21	47.80	31.89	39.50
	24-29	0.00	0.00	1.62	1.00
	30-35	0.00	0.00	0.00	0.00
	36-41	0.00	0.00	0.00	0.00
15	6-11	0.00	0.00	1.50	0.00
	12-17	33.50	7.50	50.00	17.26
	18-23	62.50	76.00	47.50	71.57
	24-29	4.00	15.50	1.00	11.16
	30-35	0.00	1.00	0.00	0.00
	36-41	0.00	0.00	0.00	0.00
20	6-11	0.00	0.00	0.00	0.00
	12-17	33.49	11.22	19.90	12.00
	18-23	61.01	64.28	72.78	81.50
	24-29	5.51	22.96	6.80	6.50
	30-35	0.00	1.53	0.52	0.00
	36-41	0.00	0.00	0.00	0.00
25	6-11	0.00	0.00	0.00	0.00
	12-17	20.64	8.79	6.38	8.63
	18-23	69.84	64.29	68.60	72.59
	24-29	9.53	18.13	22.33	18.78
	30-35	0.00	0.00	0.53	0.00
	36-41	0.00	0.00	0.00	0.00
30	6-11	0.00	0.00	0.00	0.00
	12-17	5.50	4.50	7.50	4.14
	18-23	66.00	46.00	80.50	58.58
	24-29	26.50	37.50	10.00	31.35
	30-35	2.00	7.50	1.50	4.73
	36-41	4.50	0.00	0.50	0.00

Tabela 19

Frequência em porcentagem das mensurações dos túbulos da glândula salivar do tórax (divisões oculares), agrupadas em classes em operárias de zero a trinta dias de idade das C.N.1, C.N.2, C.N.3 e C.O.

Idade em dias	Medidas dos túbulos (divisões oculares) agrupadas em classes	Frequência em porcentagem				padrão de desenvolvimento
		Colônia normal 1	Colônia normal 2	Colônia normal 3	Colônia órfã	
0	8-10	8.00	0.00	0.00	0.00	A
	11-13	18.00	26.00	20.00	23.00	B
	14-16	54.00	58.00	57.00	58.00	C
	17-19	18.00	13.00	23.00	19.00	D
	20-22	2.00	3.00	0.00	0.00	E
	23-25	0.00	0.00	0.00	0.00	F
5	8-10	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	11-13	17.50	9.79	10.40	8.28	B
	14-16	71.50	66.49	77.40	76.24	C
	17-19	9.00	19.59	11.90	15.35	D
	20-22	1.50	4.12	0.00	0.00	E
	23-25	0.50	0.00	0.00	0.00	F
10	8-10	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	11-13	9.50	7.98	5.40	1.00	B
	14-16	75.50	62.77	62.60	67.00	C
	17-19	13.50	27.66	32.40	26.00	D
	20-22	1.50	1.59	0.00	5.50	E
	23-25	0.00	0.00	0.00	0.00	F
15	8-10	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	11-13	8.50	3.82	22.00	7.50	B
	14-16	63.00	53.55	73.50	73.00	C
	17-19	25.00	39.34	4.50	19.50	D
	20-22	2.00	3.28	0.00	0.00	E
	23-25	1.50	0.00	0.00	0.00	F
20	8-10	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	11-13	11.40	3.57	4.69	2.20	B
	14-16	67.36	69.90	73.96	66.10	C
	17-19	18.65	25.00	20.83	30.55	D
	20-22	2.07	1.53	0.52	1.10	E
	23-25	0.51	0.00	0.00	0.00	F
25	8-10	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	11-13	6.73	0.00	0.00	0.00	B
	14-16	77.20	23.44	37.00	17.10	C
	17-19	13.99	58.85	58.00	58.50	D
	20-22	2.07	17.19	5.00	24.40	E
	23-25	0.00	0.52	0.00	0.00	F
30	8-10	0.00	0.00	0.00	0.00	A
	11-13	2.50	0.50	0.00	0.00	B
	14-16	59.00	40.50	39.00	2.00	C
	17-19	34.00	48.50	53.50	41.00	D
	20-22	4.00	10.50	7.00	48.00	E
	23-25	0.50	0.00	0.00	9.00	F