

**RITMO CIRCADIANO DA TAXA RESPIRATÓRIA DE OPERÁRIAS  
ISOLADAS DE *Plebeia droryana* (HYMENOPTERA: APIDAE:  
MELIPONINAE), DURANTE O INVERNO E VERÃO**

Edson Aparecido Proni  
Marcel Franchi Nogueira  
Oilton José Dias Macieira

PRONI<sup>1</sup>, E.A.; NOGUEIRA<sup>2</sup>, M.F; MACIEIRA<sup>3</sup>, O.J.D. Ritmo circadiano da taxa respiratória de operárias isoladas de *Plebeia droryana* (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae), durante o inverno e verão. *Arq. ciên. vet. zool. UNIPAR*, 5(1), p 051-058, 2002

**RESUMO:** Foi determinado o ritmo circadiano e a influência da sazonalidade (inverno e verão) nas taxas respiratórias médias ( $VO_2$ ) de operárias isoladas de *Plebeia droryana*, com fotoperíodo normal (dia/claro e noite/escuro). Utilizando-se respirometria de Warburg foi determinado o consumo de oxigênio na temperatura de 30 °C. A análise estatística dos resultados (Anova), revelou interações significativas entre as estações (verão-inverno) e entre as horas. Com base na significância das interações, as medidas das taxas respiratórias foram comparadas (teste de Tukey) e os resultados obtidos indicaram um padrão definido na variação do ritmo metabólico, apresentando uma maior intensidade no consumo de oxigênio no período diurno, com um pico de captação entre às 14:00 e 15:00 h. No período noturno o consumo diminuiu, alcançando níveis mínimos entre às 02:00 e 03:00 h. Em relação à sazonalidade, no verão foram obtidas maiores taxas respiratórias do que no inverno.

**PALAVRAS-CHAVE:** ritmo circadiano, taxa respiratória, Hymenoptera, Apidae, Meliponinae

**THE CIRCADIAN RHYTHM OF THE RESPIRATORY RATE IN ISOLATED WORKERS  
OF *Plebeia droryana* (HYMENOPTERA: APIDAE: MELIPONINAE), DURING WINTER  
AND SUMMER**

PRONI, E.A; NOGUEIRA, M.F; MACIEIRA, O.J.D. The circadian rhythm of the respiratory rate in isolated workers of *Plebeia droryana* (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae), during winter and summer. *Arq. ciên. vet. zool. UNIPAR*, 5(1), p 051-058, 2002

**ABSTRACT:** The circadian rhythm as well as the seasonal influences (winter and summer) on the mean respiratory rates ( $VO_2$ ) were determined for isolated workers of *Plebeia droryana*, with normal photoperiod conditions (day/light and night/dark). Using a Warburg respirometer the oxygen consumption was determined at 30 °C. The statistical analysis of the results (Anova), revealed significant interactions between the seasons (summer and winter) and between the hours. Based on the significance of those interactions, the breathing rates were compared using the Tukey's test. A clear pattern of variation in the metabolic rhythm was observed. It showed a larger consumption of oxygen during the day, with a pick between 14:00 and 15:00. At night the consumption decreased, reaching the minimum levels between 2:00 and 3:00. With respect to the seasons effects, larger breathing rates were obtained in summer than in winter.

**KEY WORDS:** circadian rhythm, respiratory rate, Hymenoptera, Apidae, Meliponinae

1 Biólogo, Doutor, Mestre, Professor Associado, Área de Ecologia da Universidade Estadual de Londrina – UEL e Universidade Paranaense – UNIPAR – Praça Mascarenhas de Moraes, s/n, 87502-210, Umuarama – PR – Brasil – proni@uel.br

2 Estagiário do Curso de Biologia – Universidade Estadual de Londrina – UEL - PR.

3 Ecólogo, Doutor, Mestre, Professor Associado, Área de Ecologia da Universidade Estadual de Londrina – UEL – oilton@uel.br

## EL RITMO CIRCADIANO DE LA TASA RESPIRATORIA DE OBRERAS AISLADAS DE *Plebeia droryana* (HYMENOPTERA: APIDAE: MELIPONINAE), EN INVIERNO Y VERANO

PRONI, E.A; NOGUEIRA, M.F; MACIEIRA, O.J.D. El ritmo circadiano de la tasa respiratoria de obreras aisladas de *Plebeia droryana* (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae), en invierno y verano. *Arq. ciên. vet. zool. UNIPAR*, 5(1), p 051-058, 2002

**RESUMEN:** Fueron determinados el ritmo circadiano y la influencia sasonal (invierno y verano) sobre las tasas respiratorias medias ( $VO_2$ ) de obreras aisladas de *Plebeia droryana*, en fotoperíodo normal (día/claro y noche/oscura). Usándose un respirómetro de Warburg el consumo de oxígeno fue determinado a la temperatura de 30 °C. El análisis estadístico de los resultados (Anova), reveló significantes interacciones entre las estaciones (verano-invierno) y entre las horas. Con base en estas significativas interacciones, se compararon las tasas respiratorias medias (con el test de Tukey) y los resultados obtenidos indicaron un padrón definido de variación en el ritmo metabólico. Fue observado un mayor consumo de oxígeno durante el día, con un pico de recepción entre las 14:00 y las 15:00 h. En el periodo nocturno el consumo disminuyó, alcanzando los mínimos niveles entre las 02:00 y las 03:00 h. Respecto a la sasonalidad, fueron obtenidas mayores tasas respiratorias para el verano que para el invierno. **PALABRAS-CLAVE:** ritmo circadiano, tasa respiratoria, Hymenoptera, Apidae, Meliponinae

### Introdução

Os meliponíneos são encontrados em regiões tropicais e sub-tropicais, até 30 °C de latitude norte e sul. Estes insetos têm a característica peculiar de apresentar o ferrão atrofiado, por isso são conhecidos como abelhas sem ferrão ou "stingless bee". Suas colônias variam de pequenas até moderadamente grandes, contendo cerca de 500 a 4.000 adultos, em espécies do gênero *Melipona* e de 300 a 100.000, no caso de *Trigona* e outros gêneros relacionados (MICHENER, 1974). Segundo NOGUEIRA-NETO (1970), as abelhas *Plebeia droryana*, vulgarmente conhecidas como "mirins", são encontradas desde o Rio Grande do Sul até São Paulo, onde suas colônias possuem populações que variam de 2.000 a 3.000 indivíduos e nidificam em cavidades de troncos, paredes, etc.

As abelhas indígenas, sem ferrão, são consideradas de vital importância para os ecossistemas, devido à eficiência como agentes polinizadores. Segundo ROUBIK (1979), a eficácia no ciclo reprodutivo da maioria de espécies vegetais nativas das regiões tropicais tem como motivo a grande variabilidade no tamanho dos indivíduos das diferentes espécies dessas abelhas. O processo de polinização realizado pelas abelhas indígenas diminui o isolamento reprodutivo vegetal, resultando num aumento da biodiversidade (MICHENER, 1974; BAWA & OPLER, 1975;

JANSEN, 1975; PRICE, 1975; ROUBIK, 1979; ABSY, CAMARGO & KERR, 1984).

De acordo com KERR, CARVALHO & NASCIMENTO (1996), nas florestas brasileiras as abelhas indígenas constituem-se nos principais agentes polinizadores de 40% a 90% das espécies vegetais, enquanto outros animais como aves, borboletas e alguns mamíferos desempenham o papel polinizador restante. Estudos referentes à associação inseto-planta, especificamente entre meliponíneos e vegetais nativos da região de Manaus-AM, verificaram que a extinção de espécies nativas de abelhas acelera o processo de extinção de espécies vegetais desequilibrando os ecossistemas (ABSY & KERR, 1977; ABSY, BEZERRA & KERR, 1980; KERR, CUNHA & PISANI, 1978). Assim sendo, toda e qualquer possibilidade de desenvolver estudos destinados a conhecer a biologia básica dos meliponíneos, poderá trazer soluções práticas na conservação e manejo dos ecossistemas atuais (KERR, CARVALHO & NASCIMENTO, 1996).

Estudos sobre ritmo circadiano da taxa metabólica de insetos, de um modo geral, foram realizados por FINGERMAN, LAGO & LOWE (1958); TWEEDY & STEPHEN (1971); KAPOOR (1972); CHIBA, CUTKOMP & HALBERG (1973); BANKS, BRUCE & PEART (1975); TAKAHASHI-DEL-BIANCO & HEBLING (1992).

Segundo HARKER (1958), a característica de maior interesse no estudo de ritmo de 24 horas, não seria o fato de certas atividades ocorrerem todas neste intervalo, mas sim que tais repetições persistissem na ausência de mudanças ambientais normais. Dessa maneira podem ser observados dois tipos de ritmos: A) aqueles que ocorrem como resposta imediata para mudanças no ambiente (ritmos exógenos); B) os que persistem quando as condições no ambiente são mantidas constantes (ritmos endógenos).

Os ritmos biológicos, segundo CIPOLLA-NETO, MARQUES & MENNA-BARRETO (1988), podem ser estudados através da cronobiologia, que pode ser entendida como o estudo da organização temporal da matéria viva. Assim, a ritmicidade biológica, que está presente em todos seres vivos (devido ao seu caráter ubíquo), parece ter-se originado desde os primórdios da vida, tendo contribuído como fator organizador da matéria viva. Portanto, a ritmicidade encontrada em animais e plantas não é apenas expressão reflexa dos eventos temporais do meio externo, mas possui um caráter endógeno, sendo determinado geneticamente. HALBERG *apud* WITHROW (1959) introduziu o termo circadiano (latim circa: em torno de; dies: dia), para caracterizar os ritmos com períodos de 24 horas, os quais são sincronizáveis em ciclos de 24 horas de claro/escuro.

De acordo com CIPOLLA-NETO, MARQUES & MENNA-BARRETO (1988), no estudo do ritmo circadiano podem ser destacados dois objetivos principais: o primeiro seria a demonstração de que qualquer variável fisiológica não se mantém estável e constante durante 24 horas, apresentando uma flutuação diária regular, filogeneticamente incorporada e geneticamente determinada, cuja finalidade seria preparar o organismo de uma maneira antecipada para enfrentar modificações ambientais, como a alternância do dia e da noite: o segundo objetivo seria mostrar que as alterações circadianas não se dão apenas a nível da variável observada, mas também e principalmente, na capacidade do organismo em reagir diante de estímulos ambientais e endógenos. O autor ainda ressalta que, dependendo da hora e do dia, os organismos possuem diferenças fisiológicas e

comportamentais, podendo responder de maneira diferente aos estímulos.

Na literatura, vários autores como DE COURSEY (1960); ROBERTS (1962); PROSSER (1973); ASCHOFF (1979, 1981); PITTENDRIGH *apud* ASCHOFF (1981); KIPPERT (1985); CIPOLLA-NETO, MARQUES & MENNA-BARRETO (1988) destacam a importância dos conceitos relativos aos ritmos circadianos endógenos e exógenos influenciados por fatores ambientais como as variações diárias de luminosidade (ciclo claro/escuro) e de temperatura.

O objetivo básico do presente trabalho foi determinar as taxas respiratórias de operárias isoladas de *Plebeia droryana*, fazendo uma análise comparativa das respostas fisiológicas desses insetos às variações de sazonalidade (inverno e verão), para verificar seu ritmo circadiano com fotoperíodo normal (dia/claro e noite/escuro).

## Material e Métodos

As abelhas operárias de *Plebeia droryana* foram coletadas, com auxílio de um sugador manual, de ninhos mantidos no meliponário da Universidade Estadual de Londrina, PR. Foram transportadas para uma câmara climática com temperatura em torno de 25 °C, onde foram realizados os experimentos com respirômetro de Warburg durante o inverno e verão, em temperatura constante de 30 °C, temperatura média encontrada por ZUCCHI & SAKAGAMI (1972) na área de cria dessa espécie, em condições de fotoperíodo normal (12 horas/claro e 12 horas/escuro). As leituras do respirômetro foram feitas durante uma hora, com intervalos de três horas, durante 24 horas, sendo que as leituras noturnas foram realizadas com luz vermelha (comprimento de onda não captado pelas abelhas), para evitar estímulos luminosos.

Em todos os experimentos foram utilizados seis frascos contendo uma abelha operária cada e um sem inseto, que funcionou como termobarômetro. No poço central, foi colocada uma fita de papel de filtro e 0,04 ml de solução de KOH a 14% para absorver o gás carbônico eliminado pela respiração. No bulbo lateral do frasco foi colocado um algodão embebido em 0,3

ml de solução de sacarose a 50%, como fonte de energia, para os insetos confinados individualmente.

Os conjuntos de frascos e manômetros foram levados ao banho, esperando-se 15 minutos com o sistema aberto para o exterior, para fins de termoestabilização do sistema. Após a termoestabilização, os níveis manométricos foram ajustados a 150 mm e as torneiras fechadas para a tomada das leituras iniciais, de 15 em 15 minutos, durante 60 minutos.

Ao término de cada fase experimental (10:00 – 11:00; 14:00 – 15:00; 18:00 – 19:00; 22:00 – 23:00; 02:00 – 03:00; 06:00 – 07:00; 10:00 – 11:00) as torneiras manométricas eram abertas, permanecendo assim durante os intervalos de três horas, para equilibrar a atmosfera interior dos frascos com a do meio ambiente. No final do experimento (24 horas), os frascos foram desconectados dos seus respectivos manômetros, as abelhas foram anestesiadas com éter e retiradas dos frascos para determinação da massa corpórea em balança Mettler. Em seguida, foi determinado o volume de cada inseto, colocando-se o mesmo em tubo de centrifuga graduado, ao qual se adicionou água através de uma seringa de 1 ml. A quantidade de água que ultrapassou a marca de 1 ml do tubo de centrifuga correspondia ao volume do animal.

De posse desses volumes, calculou-se a constante de cada conjunto (frasco + manômetro), de acordo com UMBREIT in UMBREIT, BURRIS & STAUFFER'S (1972). Com a constante de cada conjunto, calculou-se o consumo de oxigênio, multiplicando-se a mesma pela soma das variações manométricas (h). Dividindo-se o consumo de oxigênio, de cada fase experimental (uma hora), pela massa corpórea de cada inseto, foram obtidos os valores de  $VO_2$  (taxa respiratória) expressos em  $\mu\text{l}$  de  $O_2/\text{mg}$  (vivo)/hora.

## Resultados

As taxas respiratórias médias de 10 operárias isoladas de *Plebeia droryana*, na temperatura de 30 °C, durante 24 horas com

fotoperíodo normal, nos períodos de inverno e verão, constam na Figura 1.

Para análise estatística dos dados referentes às taxas respiratórias médias, sazonalidade e intervalos de horas experimentais, foi utilizada uma análise de variância (Anova) em blocos-casualizados com interação e aplicado o teste de Tukey (TUKEY, 1953) para  $\alpha = 5\%$  (Tabela 1), que revelou diferenças significativas entre as estações (verão/inverno) e também entre as horas independentemente das estações. As abelhas demonstraram um padrão na variação do ritmo metabólico, ocorrendo uma maior intensidade de consumo de oxigênio no período das 10:00 às 18:00 h, apresentando um pico de consumo das 14:00 às 15:00 h. A partir das 19:00 h, as taxas respiratórias diminuíram, atingindo valores mínimos entre 22:00 e 07:00h, principalmente entre as 02:00 e 03:00 h e retornando a partir daí a valores semelhantes aos encontrados no dia anterior na mesma hora. Assim, os resultados indicaram um ritmo circadiano bem definido, demonstrando uma atividade predominantemente diurna com maior consumo de oxigênio durante o verão.

## Discussão e Conclusões

Os resultados obtidos sugerem que a luz desempenhou um papel importante no ritmo circadiano da taxa respiratória, uma vez que as medidas realizadas entre 18:00 e 19:00 h e entre 06:00 e 07:00 h mostraram, respectivamente, uma queda e uma elevação do consumo de oxigênio.

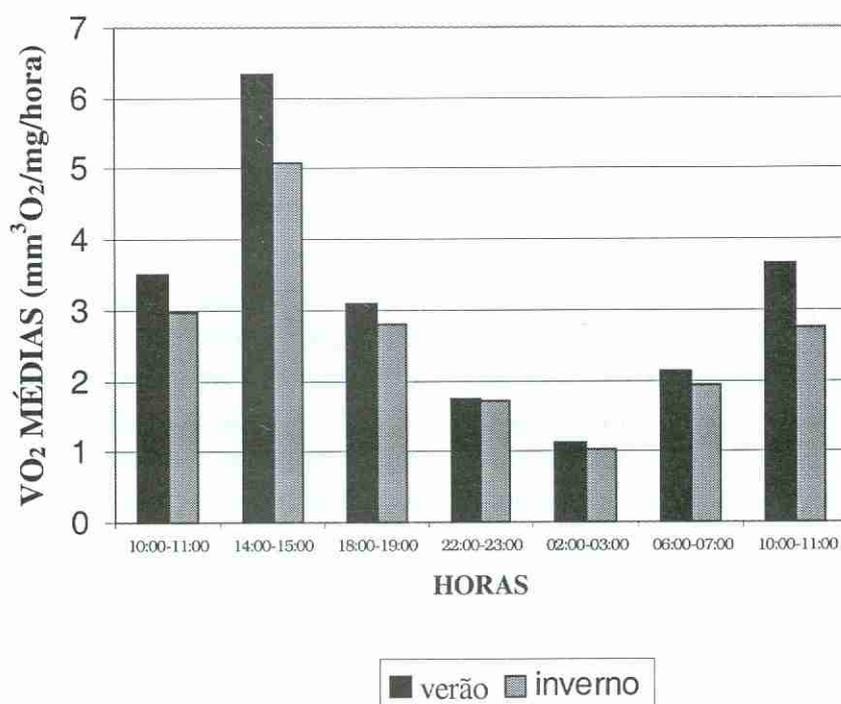
Entretanto, para uma confirmação de que o ritmo apresentado é do tipo exógeno, serão necessários novos experimentos, em condições constantes (durante 24 horas) de claro ou escuro e com inversão de fotoperíodo (dia/escuro e noite/claro), os quais serão realizados futuramente. Deve ser ressaltado, também, que os dados aqui apresentados se referem às abelhas estudadas isoladamente, pois como esses insetos são eusociais, outros fatores (além dos ambientais) poderiam influenciar no seu ritmo metabólico, tais como efeito de grupo, presença de cria, etc.

**Tabela 1** - Análise de variância entre as taxas respiratórias médias ( $VO_2$ ), estações (inverno/verão) e horas, para operárias isoladas de *Plebeia droryana*. Londrina, PR, 2001

Causas da Variação	g.l.	s.q.	q.m.	Valor f	P
Estação	1	7,0805	7,0805	21,1316*	<0,00001
Hora	6	248,1736	41,3622	123,4437*	<0,00001
Estação x hora	6	6,3136	1,0522	3,1404*	<0,00661
Resíduo	126	42,2188	0,3351		
Total	139	303,7866			

g.l. = grau de liberdade; s.q. = soma quadrática; q.m. = média quadrática; P = probabilidade

\* Teste F significativo para  $\alpha = 0,05$



**Figura 1** - Ritmo circadiano da taxa respiratória de operárias de *Plebeia droryana* a 30 °C com fotoperíodo normal (dia/claro e noite/escuro), no verão e inverno. Londrina, PR, 2001.

Outros insetos tiveram o ritmo circadiano da taxa respiratória estudados como por exemplo, BANKS, BRUCE & PEART (1975) que pesquisaram o ritmo circadiano da taxa respiratória de duas espécies de baratas *Blaberus craniifer* e *Blaberus giganteus* (Dictioptera: Blaberidae), em condições de fotoperíodo normal e em escuro e luminosidade constantes, sendo que observaram um ritmo circadiano endógeno. Também CHIBA, CUTKOMP & HALBERG (1973) e TAKAHASHI-DEL-BIANCO & HEBLING (1992) estudaram a ritmicidade metabólica de insetos *Tribolium confusum* (Coleoptera) e *Camponotus rufipes* (Hymenoptera: Formicidae), respectivamente, indicando que houve uma flutuação rítmica da taxa respiratória sob condições normais de fotoperíodo para as duas espécies. TWEEDY & STEPHEN (1971), estudando os efeitos de luz e temperatura no ritmo circadiano do consumo de oxigênio de *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Apidae), observaram que o ritmo metabólico mudava de períodos predominantemente curtos (ultradianos) nos estágios imaturos, para um período circadiano estável no estágio adulto.

Uma análise dos dados encontrados na literatura para *Apis mellifera* e para outros meliponíneos indicou que esses insetos quando

estudados isoladamente, numa faixa de temperatura de 15 a 30 °C, apresentam um ritmo circadiano no uso de energia caracterizado por dois períodos bem definidos: um período diurno, durante o qual a taxa metabólica é bem acentuada e um período noturno com o metabolismo bem mais baixo (STUSSI & HEUSNER, 1963; PRONI, 1987; PRONI & MACIEIRA, 1998).

STUSSI (1968) observou a variação nictemeral do consumo de oxigênio de *Apis mellifera* em várias temperaturas (15, 20, 25, 30 e 35 °C), determinando quatro fases diferentes: A) duas fases em que o metabolismo se mantém num dado nível; uma fase diurna onde o metabolismo é alto (forte atividade locomotora) e uma fase noturna, quando o nível metabólico é baixo (repouso); B) duas fases de transição: uma de manhã, quando a taxa metabólica aumenta ao passar do nível noturno para o diurno, e à tarde, quando o metabolismo diminui, passando do nível diurno para o noturno.

PRONI (1987) determinou o ritmo circadiano, com fotoperíodo normal (dia/claro e noite/escuro), do consumo de oxigênio para operárias isoladas de duas subespécies de abelhas indígenas sem ferrão (jataí), *Tretragonisca angustula angustula* e *T. a. fiebrigi*. Os resultados obtidos indicaram um ritmo circadiano bem

definido, mostrando uma atividade diurna para estas subespécies. Os períodos de maior atividade e dispêndio de oxigênio ocorreram entre 06:00 e 15:00 h, até atingir valores mínimos no horário entre às 18:00 e 03:00 h, tornando a elevar-se gradualmente até às 11:00 h, quando atingiram valores semelhantes aos obtidos no dia anterior na mesma hora.

MACIEIRA (1993) determinou o consumo de oxigênio de operárias isoladas de abelhas *Trigona spinipes* (irapuá), também com fotoperíodo normal. Os resultados obtidos das taxas respiratórias médias, durante primavera, indicaram um maior consumo de oxigênio no período diurno entre às 10:00 e 15:00 h. Após às 15:00 h, as taxas respiratórias decresceram até atingirem valores mais baixos entre às 18:00 e 03:00 h, passando-se a partir daí a aumentar até atingirem valores máximos aos obtidos no dia anterior.

PRONI & MACIEIRA (1998) determinaram, durante um período de 24 horas, as taxas respiratórias de operárias isoladas de abelhas *Melipona quadrifasciata anthidioides* (mandaçaia), destacando-se uma maior intensidade no consumo entre 10:00 e 15:00 h. A partir das 15:00 h, as taxas respiratórias médias decresceram até atingirem valores mínimos no período entre 18:00 e 07:00 h, tornando a se elevar gradualmente, demonstrando um ritmo circadiano bem definido, com uma atividade predominantemente diurna.

De acordo com PIANKA (1982), a fisiologia ambiental ou ecofisiologia trata das relações e funções dos organismos em seus ambientes físicos (luz, temperatura e umidade), de como se adaptam e respondem a eles e de como os exploram. Assim, a ecofisiologia está interessada basicamente nos mecanismos funcionais e comportamentais mediante os quais os organismos agem frente ao meio ambiente, sendo que os mecanismos fisiológicos devem refletir as condições ecológicas. Então, o princípio fundamental da fisiologia é a noção de homeostase, significando a manutenção de um estado interno relativamente estável num meio ambiente que varia muito suas condições, uma vez que a homeostase é estabelecida por meios fisiológicos e também mediante às respostas adequadas de comportamento. Essas respostas comportamentais

e fisiológicas refletem uma variação ou flutuação do ritmo circadiano do consumo de oxigênio havendo, portanto, uma adaptação metabólica. Esta adaptação da taxa respiratória modula com eficiência a variação espacial e temporal do ambiente físico, onde a adaptação metabólica permite que os organismos continuem existindo e sigam ativos numa ampla gama de variações das condições ambientais externas, incrementando desta maneira um aumento da eficácia biológica.

Ainda, segundo PIANKA (1982c.), a maior parte dos habitats são formados por um mosaico espaço-temporal de muitos elementos distintos, existindo uma integração de cada um com seu próprio complemento de organismos e outros recursos. O conceito de nicho tem sido ligado, cada vez mais intrinsecamente, com o fenômeno da competição interespecífica. Seguindo essa terminologia utilizada, que definiu nicho ecológico como a soma total das adaptações de uma unidade organizacional ou como todas as maneiras diferentes que uma unidade organizacional se adapta a um ambiente determinado, pode-se falar de nicho de um indivíduo, de uma população ou de uma espécie.

Pode-se supor que as variações médias encontradas nas taxas respiratórias de operárias isoladas de *Plebeia droryana*, a 30 °C, em condições de fotoperíodo normal, sejam importantes para o apaziguamento da competição interespecífica, pois a competição se evita mediante diferenças dos micro-habitats explorados, consumo de alimentos e/ou o tempo de atividade, o qual é determinado pelo ritmo circadiano. Por conseguinte, o número efetivo de dimensões do nicho ecológico pode ser reduzido a três: lugar, alimento e tempo (PIANKA, 1982).

Para complementar esses dados obtidos referentes ao ritmo circadiano de *Plebeia droryana*, também nos períodos de verão e inverno, deverão ser realizados estudos sobre a atividade externa diurna, capacidade de termorregulação dos ninhos durante 24 horas, influência da temperatura no metabolismo respiratório de grupos de dois, cinco e 10 insetos, para se determinar um possível efeito de grupo ou não.

## Referências

- ABSY, M.L. & KERR, W.E. Algumas plantas visitadas para obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* em Manaus. *Acta Amaz.*, v. 7, p. 309 - 315, 1977.
- \_\_\_\_\_; BEZERRA, E.B. & KERR, W.E. Plantas nectaríferas utilizadas por duas espécies de *Melipona* da Amazônia. *Acta Amaz.*, Manaus: v. 10, p. 271 - 81, 1980.
- \_\_\_\_\_; CAMARGO, J.M.F. & KERR, W.E. Espécie de plantas visitadas por meliponinae. (Hymenoptera: Apoidea), para coleta de pólen na região do Amazonas. *Rev. Bras. Biol.*, Rio de Janeiro: v. 44 (22), p. 227 - 237, 1984.
- ASCHOFF, J. *Circadian rhythms: general features and endocrinological aspects*. New York: Krieger D. T Raven Press, 1979.
- \_\_\_\_\_. *Biological rhythms*. New York: Plenum Press, 1981.
- BANKS, W.M.; BRUCE, A.S. & PEART, H.T. The effects of temperature, sex and circadian rhythm on the oxygen consumption in two species of cockroaches. *Comp. Bioch. Physiol.*, v. 52 A, p. 223 - 227, 1975.
- BAWA, K.S. & OPLER, O.P. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, v. 29, p. 167 - 179, 1975.
- CHIBA, Y.; CUTKOMP, L.K. & HALBERG, F. Circadian oxygen consumption rhythm of the flour beetle, *Tribolium confusum*. *Insect. Physiol.*, v. 19, p. 2163 - 2172, 1973.
- CIPOLLA-NETO, J.; MARQUES, N. & MENNA-BARRETO, L.S. *Introdução ao estudo da cronobiologia*. São Paulo: Icone Edusp, 1988.
- DE COURSEY, P.J. Daily light sensitivity rhythm in a rodent. *Science*, Washington, DC: v. 131, p. 33 - 35, 1960.
- FINGERMAN, M.; LAGO, A.D. & LOWE, M.E. Rhythms of locomotor activity and oxygen- consumption of the grasshopper *Romalea microptera*. *Amer. Med. Nat.*, v. 59, p. 58 - 66, 1958.
- HARKER, J.E. Diurnal rhythms in the animal Kingdom. *Rev. Biol.*, v. 33, n. 1, p. 1 - 52, 1958.
- JANSEN, D.H. *Ecology of plants in the tropics*. London: Ed. Arnold, 1975.
- KAPOOR, N.N. Oxygen consumption of *Paragnetina media* (Walker): light effect on respiratory rates. *Experimentia*, v. 28, p. 1311 - 1312, 1972.
- KERR, W.E.; CUNHA, R. & PISANI, J.F. Genética de determinação de sexo. Aplicação de métodos numéricos para agrupar sexos e castas de *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. (Apidae). *Rev. Bras. Biol.*, v. 38, p. 319 - 394, 1978.
- \_\_\_\_\_; CARVALHO, G.A.; NASCIMENTO, V.A. *Abelha urucu: biologia, manejo e conservação*. Belo Horizonte: Fundação Acangaú, 1996.
- KIPPERT, F. Chrono-colloquium on the origin of circadian rhythms. *J. Inter-discip. Cycle Res*, v. 16, p. 17 - 84, 1985.
- MACIEIRA, O.J.D. *Metabolismo respiratório de Trigona spinipes, FABRICIUS, 1793 (Hymenoptera: Apidae) influência de fatores ambientais*. Rio Claro, 1993. 126 f. Tese (Doutorado em Zoologia) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Unesp).
- MICHENER, C.D. *The social behaviour of bees. A comparative study*. Cambridge: Harvard Univ., 1974.
- NOGUEIRA-NETO, P. *A criação de abelhas indígenas sem ferrão*. São Paulo: Chácaras e Quintais, 1970.
- PIANKA, E.R. *Ecología Evolutiva*. Barcelona: Omega S. A., 1982.
- PRICE, P.W. *Insect ecology*. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1975.
- PRONI, E.A. *Capacidade de tremorregulação e metabolismo respiratório de Tetragonisca angustula fiebrigi SCHWARZ, 1938 e Tetragonisca angustula angustula LATREILLE, 1807 (Hymenoptera: Apidae)*. Rio Claro. 1987. 128 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia), Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Unesp).
- \_\_\_\_\_. & MACIEIRA, O.J.D. Variação nictemeral da taxa respiratória de operárias isoladas de *Melipona quadrifasciata anthidioides* LEPELETIER (Hymenoptera: Apoidea: Meliponinae), durante o inverno e verão. In: III ENCONTRO SOBRE ABELHAS, 3., 1998, Ribeirão Preto. *Anais do III ENCONTRO SOBRE ABELHAS*, Ribeirão Preto: USP, 1998. p. 265.
- PROSSER, C.L. *Comparative animal physiology*. Philadelphia: W. B. Saunders Comp., 1973.
- ROBERTS, S.K.F. Circadian activity rhythms in cockroaches. Entrainment and phase shifting. *F. Cel. Comp. Physiol.*, v. 55, p. 175 - 186, 1962.
- ROUBIK, D.W. Nest and colony characteristics of stingless bees from French Guiana. *J. Kansas Entomol. Soc.*, v. 52, p. 443 - 470, 1979.
- STUSSI, T. Analyse de la variation nyctémérales de la consommation d oxygène de l abeille butineuse isolée place à différentes températures. *Ann. Épiphyties*, 19 (1): 145- 146, 1968.
- \_\_\_\_\_. & HEUSNER, A. Variation nyctémérale de la consommation d oxygène chez quelques espèces d insectes. *C. R. Soc. Biol.*, v. 157, p. 1509 - 1512, 1963.
- TAKAHASHY- DEL- BIANCO, M. & HEBLING, M.J.A. Circadian oscillatory patterns of oxygen uptake in individual workers of the ant *Camponotus rufipes*. *Physiological Entomology*, v. 17, p. 377 - 383, 1992.

TUKEY, J.W. *The problem of multiple comparisons*. New Jersey: Ditto, Princeton University, 1953.

TWEEDY, D.G. & STEPHEN, W.P. Light and temperature effects on the oxygen consumption rhythms of the leafcutter bee, *Megachile rotundata* (FABR.). *Comp. Biochem. Physiol.*, v. 38 (A), p. 213 - 231, 1971.

UMBREIT, W.W.; BURRIS, R.H. & STAUFFER'S, J.F. *Manometric & biochemical techniques*. Minnesota, Minneapolis: Burgess Publ. Comp., 1972.

WITHROW, R.B. *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*. Washington D. C.: American Association for the Advancement of Science, 1959.

ZUCCHI, R. & SAKAGAMI, S.F. Capacidade termo-reguladora em *Trigona spinipes* e em algumas outras espécies de abelhas sem ferrão (HYMENOPTERA: APIDAE: MELIPONINAE). In: *Livro em homenagem a Warwick Estevan Kerr*. Rio Claro: Unesp, p. 301, 1972.

Recebido para publicação em 29/03/01.

Received for publication on 29 March 2001.

Recibido para publicación en 29/03/01.

Aceito para publicação em 02/08/01.

Accepted for publication on 08 August 2001.

Acepto para publicación en 02/08/01.