


JOSÉ MAURÍCIO DIAS BEZERRA

DOAÇÃO

UFV	BIBLIOTECA	BBT	OBRA	RG000551230
	CLASSIFICAÇÃO T 595.7990436 / 8574a			
TÍTULO Aspectos da reprodução de <i>Melipona quadrif</i>				
				
		82725	BBT	

BIBLIOTECA CENTRAL
- U F V -

82.725

18.09.95

ASPECTOS DA REPRODUÇÃO DE *Melipona quadrifasciata*
(HYMENOPTERA, APIDAE)

Tese Apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como Parte das Exigências do Curso de Genética e Melhoramento, para Obtenção do Título de "Magister Scientiae".

595.7990436

B574a

1995

ex. 4 Lucia

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
DEZEMBRO - 1995

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV

T

B574a
1995 Bezerra, José Maurício Dias, 1967-
Aspectos da reprodução de *Melipona quadrifasciata*
(Hymenoptera, Apidae) / José Maurício Dias Bezerra. -
Viçosa : UFV, 1995.

65p. : il.

Orientador: Lúcio Antonio de Oliveira Campos.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Viçosa.

1. Abelha - Razão sexual. 2. Abelha - Investimento
sexual. 3. Abelha - Castas. 4. Abelha - Reprodução.
I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD. 18.ed. 595.7990436

CDD. 19.ed. 595.7990436

JOSÉ MAURÍCIO DIAS BEZERRA

**ASPECTOS DA REPRODUÇÃO DE *Melipona quadrifasciata*
(HYMENOPTERA, APIDAE)**

Tese Apresentada à Universidade
Federal de Viçosa, como Parte das
Exigências do Curso de Genética e
Melhoramento, para Obtenção do
Título de "Magister Scientiae".

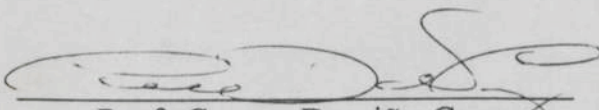
A meus pais.

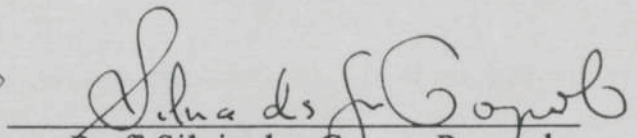
A minha avó Lóá.


A minha nova família, Neuzell e Thiago.

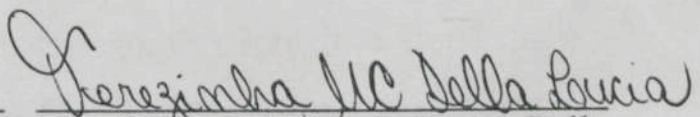
pelo amor que nos une.

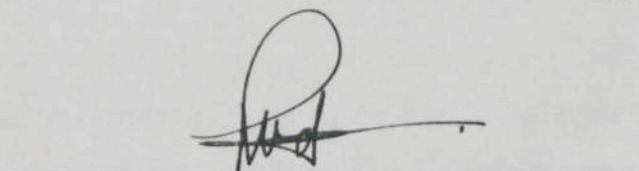
Aprovada: 16 de dezembro de 1994


Prof. Cosme Damião Cruz
(Conselheiro)


Profª Silvia das Graças Pompolo
(Conselheira)


Prof. Dejair Message


Profª Terezinha Maria Castro Della
Lucia


Prof. Lúcio Antonio de Oliveira Campos
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

A meus pais.

A minha avó Léa.

**A minha nova família, Neuzeli e Thiago,
pelo amor que nos une.**

Ao professor Dr. Warwick Estevam Kerr, um exemplo de vida científica, pelo apoio que sempre me deu.

Aos professores Maurício de Araújo Mendonça e Murilo Sérgio Drummond, por terem me iniciado na carreira científica.

Ao professor Dr. Cosme Danilo Cruz, por ter me auxiliado nas análises estatísticas e pelas sugestões dadas a este trabalho.

Aos professores Dr. Dejair Message, Dr^a Terezinha Della Lúcia e Dr^a Silvia das Graças Pompolo, pelas críticas e sugestões apresentadas.

Ao Ben Steward, *in memoriam*, pelo exemplo de amizade e fraternidade.

A Gabriel Augusto Rodrigues de Melo, pela ajuda nos cruzamentos obtidos, e a Jacinto Lana, pelas ilustrações artísticas.

Aos funcionários do apiário da UFV, pelo auxílio no andamento dos experimentos.

Ao companheirismo dos colegas que fiz durante o Mestrado e, especialmente, a João Luís Leite e a Rui Carlos Peruchetti, por terem me ajudado em diversos momentos durante a realização deste estudo.

A Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), convênio PICD/UFMA, e a Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado do **AGRADECIMENTOS**, pela bolsa de estudo concedida.

Aos irmãos Murilo, José Fernando, Helena, Lucilene, Socorro, José Raimundo, *in memoriam*, Marco, Márcia, Ana Lúcia, Marcello, Antônio

Ao meu orientador, professor Dr. Lúcio Antônio de Oliveira Campos, por ter me dado a oportunidade para o meu desenvolvimento científico, pelo apoio para a realização do presente estudo e pela convivência dos últimos anos.

Ao professor Dr. Warwick Estevam Kerr, um exemplo de vida científica, pelo apoio que sempre me deu.

Aos professores Maurício de Araújo Mendonça e Murilo Sérgio Drummond, por terem me iniciado na carreira científica.

Ao professor Dr. Cosme Damião Cruz, por ter me auxiliado nas análises estatísticas e pelas sugestões dadas a este trabalho.

Aos professores Dr. Dejair Message, Dr^a Terezinha Della Lúcia e Dr^a Silvia das Graças Pompolo, pelas críticas e sugestões apresentadas.

Ao Ben Steward, *in memoriam*, pelo exemplo de amizade e fraternidade.

A Gabriel Augusto Rodrigues de Melo, pela ajuda nos cruzamentos obtidos, e a Jacinto Lana, pelas ilustrações artísticas.

Aos funcionários do apiário da UFV, pelo auxílio no andamento dos experimentos.

Ao companheirismo dos colegas que fiz durante o Mestrado e, especialmente, a João Luís Leite e a Rui Carlos Peruquetti, por terem me ajudado em diversos momentos durante a realização deste estudo.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), convênio PICD/UFMA, e à Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado do Maranhão (FAPEMA), pela bolsa de estudo concedida.

Aos irmãos Murilo, José Fernando, Helena, Lucilene, Socorro, José Raimundo, *in memoriam*, Marco, Márcia, Ana Lúcia, Marcelle, Antônio Fernando e Luís Felipe, pelas alegrias compartilhadas.

Ao meu pai e amigo, Antônio Bezerra Filho, pelo bom exemplo, pelo incentivo e pelas sugestões dadas a este trabalho e à minha mãe Lila Léa, por seu amor, trabalho e esforço em nossa criação.

À minha esposa Neuzeli, pela ajuda, pelo desprendimento, incentivo e pela compreensão nas horas difíceis, e ao meu filho Thiago, por sua alegria e esperança que sempre me trás.

A minha avó Léa, ou melhor, à minha segunda mãe, que me criou com todas as dificuldades e por ser mais que um filho, a minha eterna gratidão.

BIOGRAFIA

JOSÉ MAURÍCIO DIAS BEZERRA, filho de Antônio Bezerra Filho e Lila Léa Dias Bezerra, nasceu em 17 de janeiro de 1967, em São Luís (MA).

Em 1978, entrou para o escotismo, onde teve sua primeira oportunidade de observar a natureza.

Concluiu o 1º e 2º graus no Colégio Marista, São Luís-MA.

Em setembro de 1990, graduou-se Bacharel e Licenciado em Biologia, pela Universidade Federal do Maranhão. Durante o curso, iniciou-se nas ciências estudando insetos.

Em junho de 1990, ajudou a fundar a Associação Maranhense para a Conservação da Natureza (AMA-VIDA).

Em outubro de 1990, estagiou no PDBFF (Smithsonian Institution/INPA), em Manaus-AM, trabalhando com biologia de himenópteros.

Foi Monitor II da disciplina Zoologia Geral na UFV.

Em março de 1991, iniciou no curso de Mestrado em Genética e Melhoramento e em 16 de dezembro de 1994, defendeu tese.

	Página
2.6. Tamanho Efetivo Populacional	25
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	28
3.1. Determinação do Peso, Densidade e Volume Médio do Alimento e Peso Médio do Ovo	38
3.1.1. Proporções do Sexo e Casta	35
3.2. Determinação do Investimento Sexual em Laboratório	40
4. RESUMO E CONCLUSÕES	58
BIBLIOGRAFIA	59
	Página
EXTRATO	viii
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Determinação de Castas nos Meliponini	2
1.2. Determinação do Sexo nos Hymenoptera	3
1.3. Investimento Parental	5
1.4. Investimento Sexual	6
1.4.1. Conseqüências da Razão de Investimento Sexual nos Hymenoptera	9
2. MATERIAL E MÉTODOS	16
2.1. Determinação do Peso, Densidade e Volume Médio do Alimento e Peso Médio do Ovo	16
2.2. Determinação do Investimento Sexual em Laboratório	18
2.3. Cruzamentos Controlados	20
2.4. Medida do Investimento Sexual	23
2.4.1. Coleta do Material de Estudo	23
2.5. Cálculo do Investimento Sexual	24

	Página
2.6. Tamanho Efetivo Populacional	25
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO	28
3.1. Determinação do Peso, Densidade e Volume Médio do Alimento e Peso Médio do Ovo	28
3.1.1. Proporções do Sexo e Casta	35
3.2. Determinação do Investimento Sexual em Laboratório	40
4. RESUMO E CONCLUSÕES	58
BIBLIOGRAFIA	59

BEZERRA, José Maurício Dias, M.S., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 1995. *Aspectos da reprodução de Mellipona quadrifasciata (Hymenoptera, Apidae)*. Professor Orientador: Lúcio Antonio da Oliveira Campos, Professores Conselheiros: Cosme Damiano Cruz e Sílvia das Graças Pompoio.

Este trabalho teve o objetivo de estudar os aspectos da reprodução de *Mellipona quadrifasciata*, enfatizando o investimento sexual e suas consequências genéticas para fêmeas, machos filhos da rainha e machos filhos das operárias. Foram feitos seis cruzamentos, entre os meses de abril e maio de 1992, dos quais somente três tiveram sucesso. Estes consistiram na cópula de rainhas que geneticamente possuíam um padrão de faixas abdominais interrompidas com machos com padrão de faixas abdominais contínuas. Dessa forma, saber-se-ia a procedência dos machos. Foram feitas transferências de larvas no laboratório, para se conhecer a quantidade de investimento em machos, rainhas e operárias. A seguir, tomou-se a distância interregular, adotada como a melhor medida que reflete o investimento parental. Durante o período de um ano junho/93 a

junho/94 foram analisadas 5.755 indivíduos pertencentes a emergir de 15 diferentes colônias do Apiário Central da UFV. Foi calculada a frequência em diferentes castas e sexo e nos adultos emergentes foi medida a distância intertegular. Observou-se que o volume médio de alimento por célula é de 114 µl e que na região central do favo as células possuem menos alimento que na periferia. Rainhas nascem preferencialmente na periferia, enquanto que os machos são mais frequentes no centro dos favos. Os meses em que ocorre o nascimento de machos foram junho a agosto e outubro. Estes resultados indicam que o investimento sexual, quando se considera apenas rainhas e machos, é de aproximadamente 1:1. A maior parte dos recursos é alocado nas operárias.

EXTRATO

BEZERRA, José Maurício Dias, M.S., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 1995. *Aspectos da reprodução de Melipona quadrifasciata (Hymenoptera, Apidae)*. Professor Orientador: Lúcio Antonio de Oliveira Campos. Professores Conselheiros: Cosme Damião Cruz e Sílvia das Graças Pompolo.

Este trabalho teve o objetivo de estudar os aspectos da reprodução de *Melipona quadrifasciata*, enfatizando o investimento sexual e suas conseqüências genéticas para fêmeas, machos filhos da rainha e machos filhos das operárias. Foram feitos seis cruzamentos, entre os meses de abril e maio de 1992, dos quais somente três tiveram sucesso. Estes consistiram na cópula de rainhas que geneticamente possuíam um padrão de faixas abdominais interrompidas com machos com padrão de faixas abdominais contínuas. Dessa forma, saber-se-ia a procedência dos machos. Foram feitas transferências de larvas no laboratório, para se conhecer a quantidade de investimento em machos, rainhas e operárias. A seguir, tomou-se a distância intertegular, adotada como a melhor medida que reflete o investimento parental. Durante o período de um ano junho/93 a

junho/94 foram analisadas 5.755 indivíduos prestes a emergir de 15 diferentes colméias do Apiário Central da UFV. Foi calculada a frequência das diferentes castas e sexo e nos adultos resultantes foi medida a distância intertegular. Observou-se que o volume médio de alimento por célula é de 114 μ l e que na região central do favo as células possuem menos alimento que na periferia. Rainhas nasceram preferencialmente na periferia, enquanto que os machos são mais freqüentes no centro dos favos. Os meses em que ocorreu o maior nascimento de machos foram junho a agosto e outubro. Estes resultados indicam que o investimento sexual, quando se considera apenas rainhas e machos, é de aproximadamente 1:1. A maior parte dos recursos é alocado nas operárias.

A sociabilidade entre os insetos sociais possivelmente evoluiu por meio de rearranjos fisiológicos simples. Os himenópteros sociais possuem características fisiológicas que permitem sua união para a divisão de trabalho. Um dos principais aspectos responsáveis pelo sucesso dessa forma de organização foi o aparecimento do polimorfismo de casta. NUHOUT e WHEELER (1982) chamaram de polimorfismo facultativo o tipo de polimorfismo em que o indivíduo possui a potencialidade para desenvolver-se em uma série de formas alternativas.

Dentre estes himenópteros, as abelhas possuem um papel importante nos estudos de diferenciação de castas. O polimorfismo existente em sua estrutura social favorece a divisão de trabalho e propicia a sociabilidade.

O polimorfismo envolve basicamente a população feminina. Tal população é dividida entre rainhas e operárias. As rainhas são fêmeas férteis responsáveis pela postura da maioria dos ovos e geralmente por todos os que darão origem às fêmeas. Já as operárias são fêmeas estéreis ou semi-estéreis, contribuem de modo efetivo para a alimentação das crias

e de comida e secretam cera para a construção de favos, além de defenderem a colônia, coletarem e processarem alimentos para a colmeia e sua algumas espécies realizam procura de água que dá origem a melchões (CAMPOS, 1973).

Em *Apis* e nas Trigontídeas as rainhas são produzidas em células especiais, chamadas usualmente de rainheiras, em *Melipona* as células nas quais emergem as rainhas são idênticas aquelas das quais emergem as operárias.

1. INTRODUÇÃO

1.1. Diferenciação de castas nos *Meliponinae*

Em abelhas do gênero *Melipona*, a diferenciação das castas é feita,

A sociabilidade entre os insetos sociais possivelmente evoluiu por meio de rearranjos fisiológicos simples. Os himenópteros sociais possuem características fisiológicas que permitem sua união para a divisão de trabalho. Um dos principais aspectos responsáveis pelo sucesso dessa forma de organização foi o aparecimento do polimorfismo de casta. NIJHOUT e WHEELER (1982) chamaram de polimorfismo facultativo o tipo de polimorfismo em que o indivíduo possui a potencialidade para desenvolver-se em uma série de formas alternativas.

Dentre estes himenópteros, as abelhas possuem um papel importante nos estudos de diferenciação de castas. O polimorfismo existente em sua estrutura social favorece a divisão de trabalho e propicia a sociabilidade.

O polimorfismo envolve basicamente a população feminina. Tal população é dividida entre rainhas e operárias. As rainhas são fêmeas férteis responsáveis pela postura da maioria dos ovos e geralmente por todos os que darão origem às fêmeas. Já as operárias são fêmeas estéreis ou semi-estéreis, contribuem de modo efetivo para a alimentação das crias

e da rainha e secretam cera para a construção de favos, além de defenderem a colônia, coletarem e processarem alimentos para a colméia e em algumas espécies realizarem postura de ovos que darão origem a machos (CAMPOS, 1975).

Em *Apis* e nos Trigonini as rainhas emergem de células especiais, chamadas usualmente de realeiras; em *Melipona*, as células das quais emergem as rainhas são idênticas aquelas das quais emergem operárias.

1.1. Determinação de castas nos Meliponini

Em abelhas do gênero *Melipona*, a diferenciação das castas é feita, segundo KERR (1946; 1948), por meio de um mecanismo genético-alimentar. As rainhas seriam heterozigotas para dois pares de alelos ($X_1^a / X_2^a; X_1^b / X_2^b$), entretanto, as abelhas que apresentarem estas duas heterozigoses só serão rainhas se receberem uma quantidade adequada de alimento durante a fase de larva; caso contrário, darão origem a operárias.

CAMPOS et al. (1975) mostraram que o hormônio juvenil tem um papel muito importante na diferenciação de castas em *Melipona quadrifasciata* e que esta é resultado da produção diferencial de hormônio juvenil.

VELTHUIS e VELTHUIS-KLUPPELL (1975) e CAMPOS et al. (1975) demonstraram que a aplicação tópica de hormônio juvenil em larvas de último instar de *Melipona quadrifasciata* induz a diferenciação de até 100% delas em rainhas.

CAMPOS (1979a, b), trabalhando com uma série de espécies de abelhas, mostrou que o H.J., assim como seus análogos, induz a diferenciação de larvas de operárias em rainhas.

1.2. Determinação do Sexo nos Hymenoptera

Bridge apud KERR (1974a), quando propôs a teoria sexual do balanço gênico em *Drosophila*, considerava a determinação do sexo nos Hymenoptera um completo mistério. RIS e KERR (1952) já sabiam que a determinação sexual nos Bombini e Apini não estava restrita a cromossomos sexuais, e sim a uma variedade de genes espalhados por todo o genótipo.

Vários autores tentaram explicar os mecanismos responsáveis pela determinação do sexo nos Hymenoptera.

WHITING (1939; 1943) formulou a hipótese dos alelos múltiplos. Esta previa a existência de uma série de alelos responsáveis pela determinação sexual. Quando os indivíduos fossem heterozigotos, originariam uma fêmea; ocorrendo o contrário, um macho. Posteriormente, foram descobertos outros genes para a sexualidade, mostrando assim que são vários os genes para a determinação do sexo e que em um grande número de himenópteros parasitas não existe o sistema de alelos múltiplos.

GOLDSCHMIDT (1943) propôs a hipótese citoplasmática, que considerava a existência de uma substância masculinizante - produzida por genes masculinizantes - presente no citoplasma do ovo e uma substância feminizante - produzida por genes feminizantes - contida no núcleo. Portanto, em indivíduos haplóides (n), haveria uma só dose de genes feminizantes que não seria suficiente para "vencer" a substância masculinizante do citoplasma, originando, assim, um macho. Por outro lado, indivíduos diplóides ($2n$) teriam duas doses de substância feminizante, que "venceriam" a ação da substância masculinizante do citoplasma, originando, então, uma fêmea. Entretanto, com a descoberta de machos diplóides nos Hymenoptera,

esta hipótese ficou desacreditada e foi abandonada.

Outra hipótese alternativa foi formulada por CROZIER (1971), que ficou conhecida como a hipótese dos múltiplos *loci* heterozigóticos. Essa considerava que o sexo seria determinado por um certo número de *loci* com dois alelos cada; o indivíduo que se apresentasse heterozigoto para um ou mais desses *loci* seria uma fêmea, e os homozigotos ou hemizigotos seriam machos diplóides ou haplóides, respectivamente. Sua explicação considera que os produtos dos alelos de cada *locus* formam polímeros e que somente heteropolímeros seriam ativos (como na molécula de hemoglobina, que só é funcional quando é composta por duas cadeias alfa e duas cadeias beta).

Entretanto, a hipótese mais aceita foi proposta inicialmente por CUNHA e KERR (1957) e aperfeiçoada sucessivamente por KERR e NIELSEN, (1967); KERR, (1969; 1974a, b) e CAMARGO (1972a,b; 1976). Esta propõe que existiria um pequeno número de genes masculinizantes, denominados "M", e feminizantes, denominados "F", espalhados nos cromossomos. Os genes feminizantes são total ou quase totalmente aditivos. Entretanto, os genes masculinizantes não são aditivos, ou possuem uma aditividade muito pequena. Por outro lado, os genes masculinizantes em dose simples suplantariam a ação dos genes feminizantes e, conseqüentemente, dariam origem a macho. Logo, organismos haplóides, como possuem uma única dose de cada gene, inclusive dos genes sexuais, apresentariam desenvolvimento testicular em conseqüência da ação dos genes masculinizantes. Já as formas diplóides, originadas de ovos fecundados, possuem doses duplas de cada gene, havendo assim uma aditividade nos efeitos dos genes feminizantes, os quais suplantariam os efeitos dos genes masculinizantes não aditivos, originando fêmeas. Qualquer destas, se tiver ovário desenvolvido, se

tratará de uma rainha; caso contrário, uma operária.

Não obstante, em alguns Hymenoptera, tais como Meliponinae, Apinae e Bombinae, outros mecanismos possivelmente se superpuseram a este.

KERR e NIELSEN (1967) acreditam que os genes responsáveis pelas castas (Xa e Xb) provavelmente tiveram sua origem por meio de alelos sexuais feminizantes, que teriam sofrido mutações sucessivas. Então, apesar dos genes que determinam sexo serem independentes dos genes que determinam casta, ambos agem conjuntamente na produção do fenótipo. Além do que, o XO em homozigose possui um efeito epistático sobre o duplo-heterozigoto - $X_1^a/X_2^a; X_1^b/X_2^b$ -, pois 25% dos machos diplóides são duplo-heterozigotos para Xa e Xb, no entanto são machos normais. Isso sugere que os genes Xa e Xb são limitados ao sexo feminino e que sua ação só se dá após a ativação de genes em heterozigose no *locus* XO (CAMARGO, 1976).

1.3. Investimento Parental

Investimento parental é entendido como todo investimento feito pelos pais na prole, que aumente as chances de sobrevivência desta, passando a possuir um maior sucesso reprodutivo, em detrimento da capacidade dos pais de investir em outra prole (WILSON, 1975).

Em muitos animais, tais como aves e mamíferos, o início do desenvolvimento está fortemente atrelado a um longo período de investimento parental.

Nos insetos sociais, assim como em aves e mamíferos, o investimento feito na cria é muito intenso. Os "pais" (a rainha) têm ajuda de um grande número de filhas (as operárias), sem as quais as chances de

sobrevivência da cria são nulas. O investimento pode ser inferido pela quantidade e qualidade do alimento fornecido às larvas e se estende também ao cuidado na alimentação dos adultos mais jovens e até a própria defesa do ninho.

1.4. Investimento Sexual

Segundo TRIVERS (1985), Darwin foi um dos primeiros a mostrar que a razão sexual em um grande número de espécies na natureza é de aproximadamente 1:1 (macho:fêmea). No entanto, o que ele não soube explicar é como a seleção natural atua sobre a razão sexual primária. Para Darwin, um indivíduo que tivesse 10 descendentes sobreviventes teria o mesmo sucesso reprodutivo se esses indivíduos fossem todos machos, todos fêmeas ou cinco de cada. FISHER (1930) resolveu esse problema mostrando que a razão sexual de uma população, em uma única geração, afeta o sucesso reprodutivo das gerações seguintes.

A razão sexual primária é a razão sexual inicial de cada geração. Esta pode ser entendida como a razão sexual dos ovos férteis. Em muitas espécies, a razão sexual primária é difícil de ser medida, conseqüentemente passa a se referir à razão sexual de crias nascentes.

De acordo com TRIVERS (1985), o modo de se entender mais facilmente como a razão sexual primária de 1:1 é a mais comum na natureza e como por meio da razão sexual pode-se inferir a respeito da biologia de uma espécie é imaginar que esta produza os dois sexos numa razão de 1:3 (macho:fêmea). Apesar de não se conhecer nada a respeito de sua biologia, sabe-se que, por meio da proporção de machos, estes possuem em média três vezes mais sucesso reprodutivo do que uma fêmea. Se acontecer de todas as fêmeas serem inseminadas, um macho teria em

média inseminado três. Se um macho "custa" o mesmo que uma fêmea, então para cada filha uma mãe pode simplesmente ter um filho. Desse modo, essa mãe triplicaria o número de netos. Conseqüentemente, a razão sexual global torna-se aos poucos menos tendenciosa a fêmeas. A vantagem do sucesso reprodutivo dos machos vai diminuindo gradativamente até atingir uma razão sexual de 1:1.

Segundo TRIVERS (1985), a teoria da razão sexual de Fisher está baseada em duas etapas: 1ª) espera-se que a razão sexual encontrada na natureza é aquela à qual o retorno por unidade de trabalho sobre os machos é igual ao retorno por unidade de trabalho sobre as fêmeas. Se considerar uma fêmea que invista em ambos os sexos esta será selecionada para produzir a razão sexual que maximize seu retorno genético. Isso ocorreria quando o retorno genético por unidade de trabalho sobre as fêmeas fosse igual ao dos machos. Este seria avaliado por meio do número de netos e netas sobreviventes. Se, por um acaso, o retorno por unidade de trabalho for maior em um dos sexos, existirá automaticamente uma pressão de seleção para que os pais invistam mais nesse sexo em detrimento do outro. Com isso a razão sexual mudaria até que restabelecesse a equivalência entre os sexos. 2ª) O sucesso reprodutivo esperado de machos e fêmeas é o mesmo e é função da razão sexual primária. Nesse caso, razão sexual alta (muitos machos e poucas fêmeas) significa que cada macho tem apenas uma pequena chance de fertilizar uma fêmea, ao contrário de razão sexual baixa (poucos machos e muitas fêmeas). Por esse motivo, indivíduos do sexo sub-representado gozam de um alto sucesso reprodutivo em comparação ao sexo oposto, e, conseqüentemente, espera-se que seus números aumentem. Apenas quando a razão sexual atinge o equilíbrio de 1:1, o sucesso reprodutivo de um macho é igual ao de uma fêmea.

A teoria de Fisher induz que tanto os custos para produzir os descendentes quanto seus números serão ajustados para que os esforços totais sejam iguais. Isso pode ser demonstrado matematicamente levando-se em conta o custo de um macho vezes o número de machos, que será igual ao custo de uma fêmea vezes o número de fêmeas.

De acordo com TRIVERS (1985), vários fatores merecem destaque na teoria de Fisher: 1º) A razão sexual primária é independente do tipo de sistema de acasalamento. Numa razão sexual de 1:3, tanto faz os machos serem poligâmicos como monogâmicos, pois somente 1/3 das fêmeas se acasalarão. Então, tanto em monogamia como em poligamia o sucesso reprodutivo de um macho será sempre três vezes maior do que o de uma fêmea. 2º) A razão sexual primária é independente de mortalidade diferencial; isso se deve ao fato de o sexo atuar após o final do investimento parental. Se machos morrem mais rapidamente do que as fêmeas, inicialmente tem-se a impressão de que estas possuem um maior sucesso reprodutivo que machos. No entanto, os machos que sobrevivem criam um aumento no sucesso reprodutivo que, *a priori* eles perderam, aumentando as chances de acasalamento. Se, por exemplo, todas as fêmeas sobrevivem para até a época de acasalamento, enquanto apenas 1/10 dos machos sobrevivem para acasalar, então os machos que sobrevivem possuem dez vezes mais sucesso reprodutivo que cada fêmea que sobrevivesse para se acasalar; contudo, a razão sexual indicaria dez fêmeas para somente um macho. Ou seja, se a razão sexual até o final de investimento parental é de 1:1, então o macho pode esperar, em seu período de vida, fertilizar, em média, apenas uma fêmea. 3º) Mortalidade diferencial no sexo, operando durante o período de investimento parental, afeta a razão sexual primária. Isto porque os custos tanto de um macho quanto de uma fêmea são afetados nesse período, sendo com isso

selecionadas razões sexuais diferentes da anterior.

O investimento entre machos e fêmeas varia de uma maneira complexa com a idade da descendência. Isso se dá principalmente para aqueles grupos que possuem grandes gastos com o investimento parental. Em muitos casos, tal como ocorre com os insetos sociais, membros de um sexo podem retornar os benefícios para seus pais, permanecendo no ninho para ajudar a cuidar de seus parentes (irmãos), resultando, assim, uma maior produção desse sexo para um maior número de ajudantes.

1.4.1. Conseqüências da Razão de Investimento Sexual nos Hymenoptera

FISHER (1930) foi o primeiro a observar que a razão sexual autossomal numa população panmítica é dependente de freqüência, levando assim a um investimento igual de recursos na descendência de machos e fêmeas. Apesar disso, muitas das vezes a razão sexual varia da proporção esperada de 1:1. Essas variações são produzidas quando membros de um sexo são mais "caros" do que membros do sexo oposto (CHARNOV, 1982).

O sistema de determinação de sexo dos Hymenoptera (haplodiploidia) faz destes um dos poucos grupos de animais que possuem a possibilidade de alterar e controlar a razão sexual de sua descendência conforme as flutuações ambientais do meio. Sendo assim, é de se esperar que a proporção de sexo, de 1:1, prevista por FISCHER (1930) em populações com acasalamento ao acaso seja desviada em muitas das populações naturais desses insetos.

Algumas vespas solitárias, que nidificam em orifícios pré-existentes, constroem uma sucessão de células, e em seu interior são aprisionados pequenos artrópodes para garantir o

desenvolvimento da larva. A seguir é colocado um único ovo. Como cada célula é tipicamente estocada com alimento, o volume da célula fornece uma medida da quantidade de alimento provisionado para a descendência. TRIVERS e HARE (1976) utilizando ninhos armadilhas, que podem ser aberto para observação, estudaram 15 espécies e constataram que os custos relativos de um macho e de uma fêmea variam por um fator de aproximadamente três vezes. Eles observaram também que esse custo era inversamente correlacionado com a razão sexual produzida e que a razão de investimento sexual para todas as espécies era de aproximadamente 1:1.

Já em formigas, TRIVERS e HARE (1976) observaram que os custos relativos de um macho reprodutivo quando comparados com os de uma fêmea varia por um fator de 10. No entanto, a razão sexual associada é novamente inversamente correlacionada, ou seja, as fêmeas tornam-se mais caras com relação aos machos e, conseqüentemente, poucas são produzidas. A mortalidade diferencial de machos durante o período de investimento parental afeta os custos relativos de machos e de fêmeas; e, com isso, o sexo que morre mais rapidamente é produzido relativamente em grandes números.

À medida que os níveis de organização social emergem, é de se esperar razões sexuais tendenciosas a fêmeas.

O investimento sexual em insetos sociais tem sido motivo de controvérsias desde que TRIVERS e HARE (1976) sustentaram que o investimento ótimo a ser dado à descendência da colônia está sob controle das operárias. Segundo eles, uma vez que a descendência fêmea da colônia tem com a operária, em média, um grau de parentesco três vezes maior do que a descendência macho, esta tenderia a investir mais nas fêmeas do que nos machos, numa razão de 1:3. Para a rainha, contudo, o investimento ótimo seria a alocação igualitária de recursos para ambos os sexos, ou

seja, numa razão de 1:1. Esta diferença no investimento ótimo a ser dado à colônia, segundo os autores, geraria um conflito de "interesses" entre ambas as castas, que levaria a uma "imposição" pelas operárias da proporção de 1:3. Sendo assim, o maior parentesco das operárias com suas irmãs é integralmente cancelado por um grande sucesso reprodutivo de seus irmãos.

Antes do trabalho de TRIVERS e HARE (1976), não esperavam-se razões de investimento sexual em insetos sociais, como por exemplo em formigas, estar entre 1:1 e 1:3. Sempre se era levado a ver o comprometimento entre pais e filhos gerando proporções próximas de 1:1. Perceberam estes autores que a grande maioria de biomassa das operárias, quando comparada com sua mãe, possui uma força efetiva. Eles argumentaram que se a proporção de 1:3 fosse verdadeira haveria então uma exceção entre as formigas. No caso, trata-se das formigas escravagistas, pois nessas espécies os jovens são criados por membros de outras espécies, que, então, são roubados de seus ninhos quando ainda no estágio de pupa. É de se esperar que esses escravos não arrisquem um investimento de 1:3, pois o parentesco entre eles e a rainha é nulo. Mesmo se ocorrer uma tentativa de investimento de 1:3, a seleção atua sobre a rainha das formigas escravagistas favorecendo estratégias para um maior investimento em machos. Então a razão de investimento evoluiria de volta a proporções próximas de 1:1. Os resultados encontrados foram exatamente esses nas duas espécies de formigas escravagistas que os referidos autores estudaram.

Os resultados acima citados suportam a teoria de investimento sexual, levando-se em conta o grau de parentesco (Quadro 1). Esses dados sugerem que a descendência está apta para evoluir mecanismos de escapes, utilizando-se de estratégias adequadas em fase de resistência parental.

QUADRO 1 - Coeficiente de Parentesco (r) em Organismos Diplóides e Haplodiplóides

Parentes	r	Genes em Comum (%)
1. Organismos Diplóides		
Mãe X filho	1/2	50,0
Pai X filha	1/2	50,0
Filha X pai	1/2	50,0
Pai X filho	1/2	50,0
Irmão X irmão	1/2	50,0
Irmão X irmã	1/2	50,0
Irmã X irmã	1/2	50,0
Tia X sobrinho	1/4	25,0
2. Organismos Hplodiplóides		
Mãe X filho	1/2	50,0
Pai X filha	1	100,0
Filha X pai	1/2	50,0
Pai X filho	0	0,0
Irmão X irmão	1/2	50,0
Irmão X irmã	1/4	25,0
Irmã X irmã	3/4	75,0
Tia X sobrinho	3/8	37,5

Essa tendência na razão de investimento sexual teria um suporte na teoria proposta por HAMILTON (1964). Este autor cria o termo *fitness* inclusivo, que é uma razão entre custos e benefícios realizados entre indivíduos e a média de parentesco entre eles. Assim, uma característica selecionada por parentesco pode aumentar de frequência, se o custo de uma ação é menor que seu benefício em valor adaptativo dispensado a um parente, ponderado pelo parentesco. Com isso, um alelo que seria desvantajoso individualmente, pode aumentar de frequência se este for disseminado entre parentes do portador. Isso se deve ao fato de o parentesco propiciar um maior número de cópias de um gene idêntico por ascendência nas próximas gerações. Com isso, duas operárias irmãs teriam um maior número de genes em comum do que elas teriam com sua mãe ou com seu pai. Esta regra é a base para explicar a razão por que as operárias

nos insetos sociais são estéreis. Esse mecanismo teria evoluído se o sacrifício do valor adaptativo individual aumentasse o número de cópias de um determinado gene entre os descendentes parentes, aumentando assim a sobrevivência destes numa proporção equivalente (ou maior) ao sucesso reprodutivo do próprio indivíduo carregador daquele gene. Portanto, um indivíduo diplóide que teoricamente poderia ter apenas dois filhos para ser representativo na geração seguinte deixaria de se reproduzir se ajudasse na criação de pelo menos quatro sobrinhos, pois estes teriam em média $1/4$ de genes iguais aos seus, com uma maior probabilidade de passar esses genes para as gerações futuras.

Um ano após o trabalho de Trivers e Hare, uma forte crítica a este assunto foi publicada. ALEXANDER e SHERMANN (1977) apontaram que muitos dos dados que foram coletados e aproveitados para a teoria do investimento sexual nos Hymenoptera eram tendenciosos e não poderiam ser aplicados neste assunto. Suas principais críticas consistem na falta de controle reprodutivo, na origem dos machos e, até mesmo, na tendenciosidade da energia alocada para o sexo e a casta dos animais estudados. A conclusão desses autores é de que a competição local por acasalamento exerceria um papel fundamental nas proporções de sexo e casta nos himenópteros sociais.

Segundo WARREN (1987), existem ainda alguns fatores da história de vida desses animais que podem influenciar na razão sexual: 1º) a qualidade dos recursos alimentares oferecidos à prole, aumentando ou diminuindo o *fitness* de machos e fêmeas; 2º) sazonalidade - influenciando na alocação sexual ótima; 3º) padrões de herança - em que o macho contribui para produção da prole apenas com genes cromossomais, enquanto as fêmeas, além de contribuírem com genes cromossomais, contribuem também com genes em organelas citoplasmáticas. Por outro

lado, diversos autores têm estudado as implicações do controle genético e da estruturação espacial de populações na determinação da razão de equilíbrio e do investimento sexual (HAMILTON, 1979; MAYNARD SMITH, 1978; CHARNOV et al., 1981; ALEXANDER e SHERMANN, 1977).

O entendimento dessa questão esbarra na falta de dados empíricos sobre o investimento sexual em colônias de insetos. As informações disponíveis a respeito de investimento sexual referem-se, principalmente, às espécies nas quais o padrão de acasalamento é desconhecido, ou onde a rainha é fecundada por vários machos (poliandria), como em *Apis mellifera*, o que tem dificultado o entendimento da mesma, já que o aumento do número de machos envolvidos na fecundação da fêmea torna difícil medir o parentesco médio esperado. Tal fato se complica ainda mais quando se considera que parte da descendência da colônia pode ser produzida pelas operárias.

Dentre os insetos sociais que se prestariam para estudos a esse respeito, destacam-se as abelhas da subfamília Meliponinae, uma vez que, em algumas espécies, podem-se controlar os cruzamentos em laboratório. Além disso, essas abelhas são fecundadas por um só macho (monandria) (KERR e KRAUSE, 1950; KERR, 1969; SILVA et al., 1972). Esses fatos permitem um melhor controle do parentesco e dos resultados obtidos. No entanto, para o estudo do investimento sexual nessas abelhas, deve-se levar em conta o modelo de determinação de casta e de sexo, a alocação de recursos dispensados à prole, além da origem dos machos (se filhos da rainha ou das operárias).

Melipona quadrifasciata, abelha representante da Tribo Meliponini, é uma espécie com ampla distribuição geográfica e que atende todas as considerações expostas acima. Ela ocupa uma grande faixa do

litoral brasileiro, estendendo-se desde Pernambuco até o Rio Grande do Sul e penetrando no Estado de Minas Gerais. Esta espécie pode ser subdividida em pelo menos duas subespécies: *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* e *Melipona quadrifasciata anthidioides*. A subespécie *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* possui a presença de faixas abdominais amarelas contínuas como principal característica, enquanto que na subespécie *Melipona quadrifasciata anthidioides*, elas aparecem interrompidas por um espaço escuro (MOURE e KERR, 1950).

Este trabalho teve como objetivos:

- 1) Determinar, em populações naturais de *Melipona quadrifasciata*, o investimento sexual em fêmeas, machos filhos da rainha e machos filhos das operárias.
- 2) Verificar a relação existente entre as proporções de castas e sexo.

Foram coletados 50 favos de cria que se encontravam em fase inicial de desenvolvimento ou recém-construídos, de nove colônias de *Melipona quadrifasciata*, entre os meses de fevereiro/93 e Junho/94, perfazendo um total de 1.361 células. Como Melo e Campos (informação pessoal) já haviam notado que em alguns favos dessas abelhas ocorre um agrupamento de crias da mesma casta e sexo em determinadas regiões, os favos foram divididos em duas regiões: central e periférica. Favos novos no início de desenvolvimento eram considerados como sendo da região central, isso foi feito porque quando o favo está completamente desenvolvido, o alimento na área central já foi totalmente consumido pelas larvas. A periférica, no entanto, era considerada como as duas últimas fileiras de células de favos completamente desenvolvidos. De tais favos, foram retirados 1.288 ovos. Além disso, foi retirado alimento de 862 células para obtenção do peso, foram utilizadas 469 células para a estimativa da

densidade e calculou-se o volume médio do alimento. Sendo assim, tornou-se uma estimativa da variância entre células de diferentes regiões dos favos.

Para o cálculo do volume de alimento alocado por célula, foi utilizada a equação:

$$V = P/D$$

2. MATERIAL E MÉTODOS

em que

V = volume do alimento (μ l);

P = peso do alimento (mg); e

2.1. Determinação do Peso, Densidade e Volume Médio do Alimento e Peso Médio do Ovo

Com os resultados obtidos do peso e densidade do alimento, assim

Foram coletados 50 favos de cria que se encontravam em fase inicial de desenvolvimento ou recém-construídos, de nove colônias de *Melipona quadrifasciata*, entre os meses de fevereiro/93 e Junho/94, perfazendo um total de 1.361 células. Como Melo e Campos (informação pessoal) já haviam notado que em alguns favos dessas abelhas ocorre um agrupamento de crias da mesma casta e sexo em determinadas regiões, os favos foram divididos em duas regiões: central e periférica. Favos novos no início do desenvolvimento eram considerados como sendo da região central. Isto foi feito porque quando o favo está completamente desenvolvido, o alimento na área central já foi totalmente consumido pelas larvas. A periferia, no entanto, era considerada como as duas últimas fileiras de células de favos completamente desenvolvidos. De tais favos, foram retirados 1.288 ovos. Além disso, foi retirado alimento de 862 células para obtenção do peso, foram utilizadas 469 células para a estimativa de

densidade e calculou-se o volume médio do alimento. Sendo assim, ter-se-ia uma estimativa da variância entre células de diferentes regiões dos favos.

Para o cálculo do volume de alimento alocado por célula, foi utilizada a equação:

$$V = P/D$$

V = volume do alimento (μl);

P = peso do alimento (mg); e

D = densidade do alimento (mg/ μl).

Com os resultados obtidos de peso e densidade do alimento, assim como de peso do ovo, foi feita a análise de variância (ANOVA). Compararam-se os dados do centro e da periferia dos favos, entre regiões e colônias, utilizando-se o delineamento inteiramente casualizado, conforme o modelo:

$$Y_{ij} = m + C_i + e_{ij}$$

em que

Y_{ij} = Observações feitas no centro e na periferia dos favos;

m = média da população;

C_i = efeito da colônia i; e

e_{ij} = erro.

Com base na ANOVA, foi calculado também o coeficiente de repetibilidade, o qual estima o número de vezes em que uma característica estudada se repete no tempo ou espaço. Este varia com a natureza do caráter considerado, com as propriedades genéticas da população e com as condições de ambiente sob as quais os indivíduos são mantidos. A importância do coeficiente de repetibilidade se deve principalmente em determinar quantas observações fenotípicas devem ser feitas em cada indivíduo para que se possa avaliar eficientemente quais os melhores fenótipos de uma população (CRUZ e REGAZZI, 1994). Este pode ser descrito pelo seguinte modelo:

$$r = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_c^2 + \sigma_e^2}$$

em que

σ_c^2 = componente da variância associada à colônia; e

σ_e^2 = componente da variância associada ao erro.

2.2. Determinação do Investimento Sexual em Laboratório

Uma forma eficaz de se medir o investimento sexual nessas abelhas é medir a quantidade de alimento alocado para cada sexo. Um dos motivos para ser tomada essa medida é que a mesma resume bem o quanto de esforço é gasto pela colônia para a produção da descendência. Espera-se que indivíduos que crescem em células com maior quantidade de alimento se tornem maiores, ao contrário de indivíduos que recebem uma menor quantidade de alimento. O tamanho do indivíduo, considerando abelhas da mesma casta e sexo, reflete o quanto foi nele investido.

Após haver sido determinado o volume médio de alimento por célula, foram estabelecidos os volumes de 57 μl , 86 μl , 114 μl , 143 μl , 171 μl e 200 μl com os quais seriam provisionadas células artificiais. A partir dos adultos obtidos com cada uma dessas quantidades de alimento, estabeleceu-se a relação entre seu tamanho e a quantidade de alimento ingerido pela larva de cada uma das castas e sexo e, desta forma, calcular-se-ia posteriormente o investimento real em sexo e casta. Para isto, foram retirados favos e, posteriormente, alimento das células de cria, com ajuda de uma bomba de sucção. O alimento foi homogeneizado e colocado em cúpulas confeccionadas com cera de *Apis*, com o auxílio de uma pipeta de 200 μl acoplada a uma seringa, cujo êmbolo é controlado por um parafuso, permitindo assim um melhor controle da quantidade de alimento colocado nas células artificiais previamente montadas em discos de isopor perfurados, os quais foram encaixados em placas de Petri. Larvas recém-eclodidas (que ainda não tinham se alimentado) foram colocadas sobre a superfície do alimento, utilizando-se um estilete com ponta dobrada em ângulo reto. Após a realização das transferências, as placas foram colocadas dentro de um umidificador, o qual foi mantido em estufa a 28°C, que corresponde, aproximadamente, à temperatura da câmara de cria no ninho natural dessa abelha.

Uma medida métrica fácil de ser tomada nos adultos vivos e que está altamente associada com a quantidade de alimento ingerido pela larva é a distância intertegular CANE (1987). A mesma não varia com o estado nutricional do adulto, estando altamente correlacionada com o peso seco.

Em virtude da ocorrência de uma grande quantidade de pelos nas bases das tégulas, o que impede a visualização da medida entre elas, foi adotada a distância de uma extremidade a outra das tégulas (Figura 1). Para a obtenção dessas medidas foi utilizada

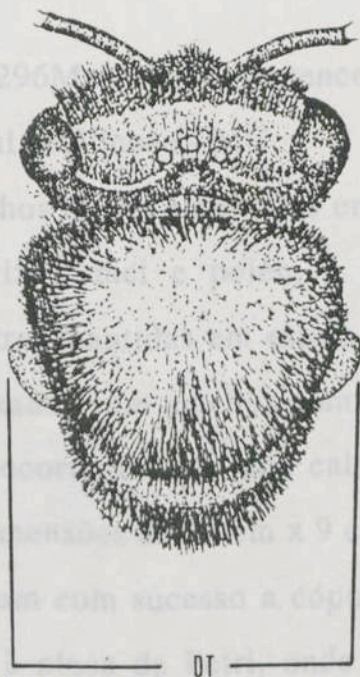


FIGURA 1 - Esquema Representativo da Distância Intertegular (DT) de *Melipona quadrifasciata*.

Esses cruzamentos envolveram rainhas que, geneticamente, possuíam micrométrica acoplada a microscópio estereoscópico.

Após o desenvolvimento das larvas, os adultos que emergiram tiveram medidos o peso seco e a distância intertegular. Posteriormente foram obtidas correlações (Pearson) e regressões entre o volume de alimento de diferentes tratamentos com a distância intertegular e o peso seco.

2.3. Cruzamentos Controlados

Foram feitos seis cruzamentos controlados para determinar a procedência dos machos em *Melipona quadrifasciata*, entre os meses de abril e maio de 1992. Para estes cruzamentos foram utilizadas rainhas provenientes das colônias 317M, 326M, 356M, 401M e 435M, e machos

oriundos das colônias 296M e 306M, pertencentes ao meliponário central da Universidade Federal de Viçosa - MG.

Rainhas e machos recém emergidos eram colocados separadamente com operárias nutrizes, mel e polén, e postos em placas de Petri forradas com papel-filtro, mantidas em estufa a 28°C. Do 3º ao 5º dia de vida, rainhas eram cruzadas com machos com idade a partir de 10 dias de vida. Os cruzamentos ocorreram em uma caixa de madeira, coberta com tampa de vidro, com dimensões de 12 cm x 9 cm x 3,5 cm. Posteriormente, as rainhas que realizaram com sucesso a cópula eram marcadas com tinta no tórax e devolvidas à placa de Petri, onde se aumentava o número de operárias e aguardava o desenvolvimento ovariano. Quando estas se tornavam fisogástricas, eram então trocadas com as rainhas fisogástricas de uma colônia normal. Para a obtenção dos dados, esperava-se um tempo até que toda a cria da colônia pertencesse à nova rainha.

Esses cruzamentos envolveram rainhas que, geneticamente, possuíam um padrão de faixas abdominais interrompidas, com machos que geneticamente possuíam um padrão de faixas abdominais contínuas. Esse tipo de cruzamento produz sempre opererárias com faixas intermediárias ao padrão de faixas de seus progenitores. Todas as operárias resultantes desses cruzamentos seriam heterozigotas para tal caráter. Conseqüentemente, seria de se esperar uma proporção na segregação de faixas, contínuas e interrompidas, de 1:1 em seus filhos. Enquanto isto, todos os filhos da rainha apresentariam faixas interrompidas, permitindo calcular a proporção de machos provenientes de rainha e das operárias (Figura 2).

Dos resultados obtidos, foi determinado a razão sexual da descendência, bem como o investimento em operárias, rainhas, machos filhos da rainha e machos filhos das operárias.

2.4. Medida do Investimento Sexual

2.4.1. Coleta do Material de Estudo

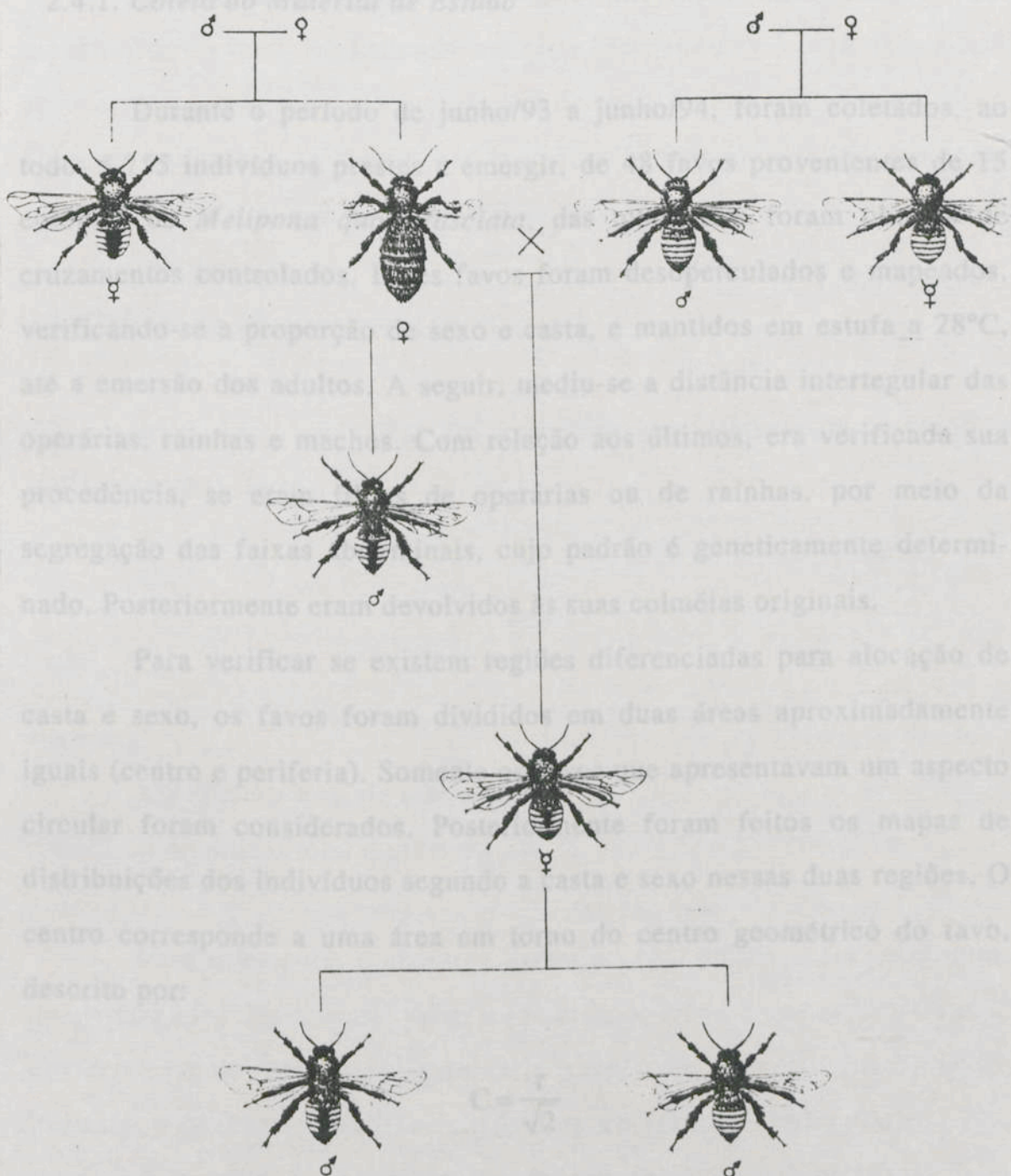


FIGURA 2 - Esquema Representativo do Cruzamento entre Rainhas que Geneticamente Possuem Gametas para Faixas Abdominais Interrompidas com Machos de Faixas Abdominais Contínuas, Mostrando a Procedência dos Machos.

2.4. Medida do Investimento Sexual

2.4.1. Coleta do Material de Estudo

Durante o período de junho/93 a junho/94, foram coletados, ao todo, 5.755 indivíduos prestes a emergir, de 48 favos provenientes de 15 colônias de *Melipona quadrifasciata*, das quais três foram obtidas de cruzamentos controlados. Esses favos foram desoperculados e mapeados, verificando-se a proporção de sexo e casta, e mantidos em estufa a 28°C, até a emersão dos adultos. A seguir, mediu-se a distância intertegular das operárias, rainhas e machos. Com relação aos últimos, era verificada sua procedência, se eram filhos de operárias ou de rainhas, por meio da segregação das faixas abdominais, cujo padrão é geneticamente determinado. Posteriormente eram devolvidos às suas colméias originais.

Para verificar se existem regiões diferenciadas para alocação de casta e sexo, os favos foram divididos em duas áreas aproximadamente iguais (centro e periferia). Somente os favos que apresentavam um aspecto circular foram considerados. Posteriormente foram feitos os mapas de distribuições dos indivíduos segundo a casta e sexo nessas duas regiões. O centro corresponde a uma área em torno do centro geométrico do favo, descrito por:

$$C = \frac{r}{\sqrt{2}}$$

em que

r = comprimento do raio do favo.

Já a periferia foi considerada como sendo a diferença entre a área total e a área central.

Após a obtenção do número total de indivíduos nas regiões central e periférica do favo, foi aplicado um teste estatístico (χ^2) para determinar se ocorre diferenciação nas proporções de sexo e casta entre essas áreas. Usou-se a correção de Yates, e a hipótese H_0 não foi rejeitada somente quando se obteve níveis de significância superior a 5%.

2.5. Cálculo do Investimento Sexual

A razão sexual (RS) foi calculada de acordo com a fórmula (DRUMMOND, 1986):

$$RS = \frac{b}{(b + a)}$$

em que

a = número total de machos; e

b = número total de fêmeas.

Para se calcular o quanto é investido em colônias num determinado tempo, foi feita uma proporcionalidade entre rainhas, machos e operárias, multiplicando-se esta pela média do volume de alimento ingerido, o qual estava correlacionado com a distância intertegular.

Não obstante, a razão de investimento sexual (RIS) é feita combinando a média do tamanho dos descendentes por sexo com a razão sexual (DRUMMOND, 1986). Esta é dada por meio da seguinte expressão:

$$RIS = \frac{[b.(d/c)]}{[b.(d/c) + a]}$$

em que

a = número de machos;

b = número de fêmeas;

c = tamanho médio dos machos; e

d = tamanho médio das fêmeas.

2.6. Tamanho Efetivo Populacional

Foram utilizadas as progênes de 11 rainhas oriundas das 11 colméias selecionadas para o estudo do investimento sexual, entre os meses de junho/93 e junho/94. A proporção de filhos das rainhas e filhos das operárias foi estimada por meio do padrão de faixas abdominais, de acordo com a metodologia descrita no item 2.3. Como o número de colméias no Apiário Central da UFV foi estimado em aproximadamente 60, neste período, e como periodicamente ocorrem introduções de novas colônias no apiário, considerou-se a população de *Melipona quadrifasciata* como panmítica e com pequenas chances de endogamia.

Para se obter o tamanho efetivo populacional (N_e), utilizou-se a expressão de WRIGHT (1933) para genes ligados ao sexo, adaptada para abelhas sociais por KERR (1967), CONTEL e MESTRINER (1974) e CONTEL e KERR (1976):

$$N_e = \frac{9 N_f N_m}{2(2 N_m + N_f)}$$

em que

N_m = número de machos. Como cada rainha é fertilizada por apenas um macho, N_m pode ser dado como o número de colméias;

N_f = número de fêmeas que colocam ovos funcionais. Este é obtido pelo número de rainhas inseminadas mais o número de operárias que realizam postura de ovos que se desenvolvem em machos.

R = contribuição efetiva total de rainhas; e

N_r = número de rainhas inseminadas por colônia.

Como,

Enquanto,

$$N_f = N_r + N_{op}$$

em que

$$N_{op} = N_c \times OP \times N_{oi}$$

N_r = número total de rainhas;

N_{op} = número total de operárias poedeiras; e

N_c = número de colméias;

A contribuição efetiva total feita pela casta do sexo feminino é:

$$\text{Rainhas (R)} = \frac{(M_r + F_r)}{2}$$

$$\text{Operárias (OP)} = \frac{(M_o + F_o)}{2}$$

em que

M_r = proporção de filhos das rainhas;

F_r = proporção de filhas das rainhas;

M_o = proporção de filhos das operárias; e

F_o = proporção de filhas das operárias.

Então,

$$N_r = N_c \times R \times N_{ri}$$

em que

N_c = número de colméias;

R = contribuição efetiva total de rainhas; e

N_{ri} = número de rainhas inseminadas por colônia.

Enquanto,

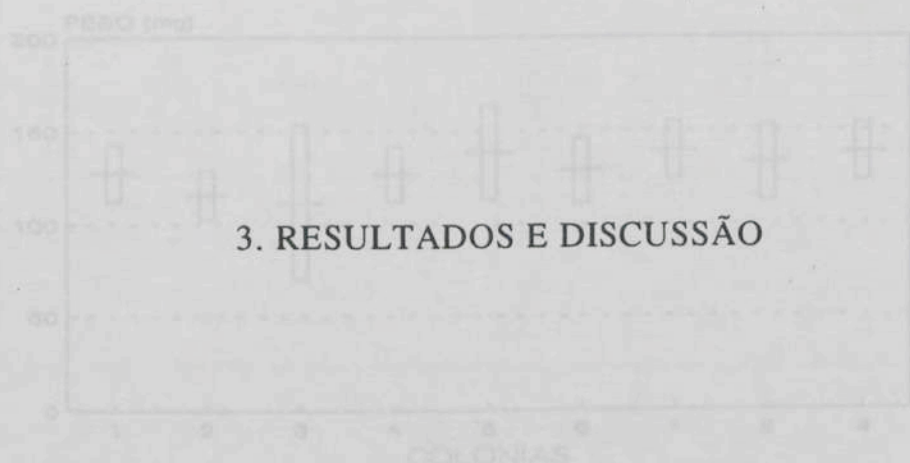
$$N_{op} = N_c \times OP \times N_{oi}$$

em que

N_c = número de colméias;

OP = contribuição efetiva total de operárias; e

N_{oi} = número de operárias que realizam postura de ovos que dão origem a machos por colônia.



3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Determinação do Peso, Densidade e Volume Médio do Alimento e Peso Médio do Ovo

FIGURA 3 - Peso médio do Alimento Contido em Cada Célula de Cria de *Melipona quadrifasciata*, entre os Meses de Fevereiro/93 e Junho/94, Vicoso-MG

Verificou-se que o peso médio do alimento larval existente em uma célula de cria de *Melipona quadrifasciata* foi de 130,6 mg (DP = ± 20,0). A Figura 3 ilustra o peso médio do alimento por célula, para cada uma das nove colônias testadas. Observou-se que, em todas as colônias analisadas, o peso médio do alimento foi superior a 100 mg.

Das nove colônias analisadas, sete possuíam o peso do alimento da periferia superior ao peso do alimento por célula do centro do favo (Figura 4).

Com relação à densidade do alimento, foi obtida uma média de 1,1492 mg/ µl (DP = ± 0,0199). A Figura 5 se refere à densidade média do alimento por célula, para cada colônia, e indica uma variação de densidade entre células e entre colônias. Já a Figura 6 exhibe a diferença existente entre a densidade do alimento do centro e o da periferia, mostrando que também ocorre uma variação de densidade entre áreas diferentes do favo.

DENSIDADE [Peso(mg)/Volume]



FIGURA 3 - Peso Médio do Alimento Contido em Cada Célula de Cria de *Melipona quadrifasciata*, entre os Meses de Fevereiro/93 e Junho/94. Viçosa-MG.

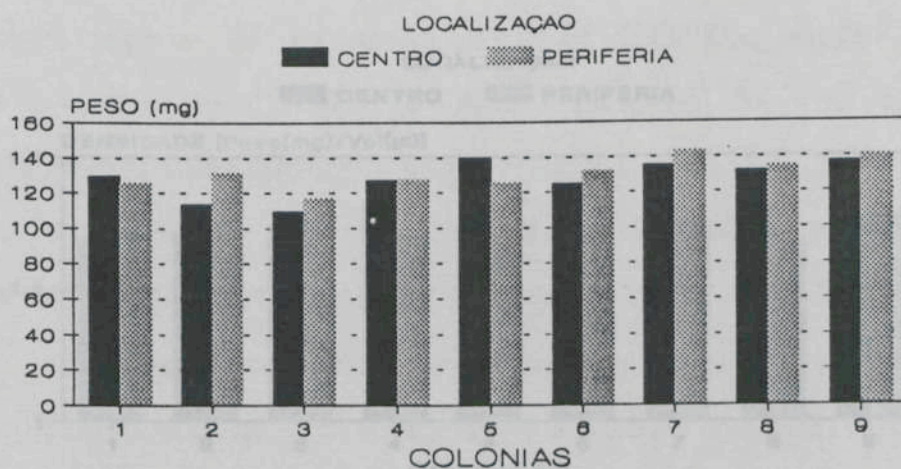


FIGURA 4 - Médias do Peso do Alimento Contido em Cada Célula de Cria de *Melipona quadrifasciata* em Diferentes Localizações do Favo, entre os Meses de Fevereiro/93 e Junho/94. Viçosa-MG.

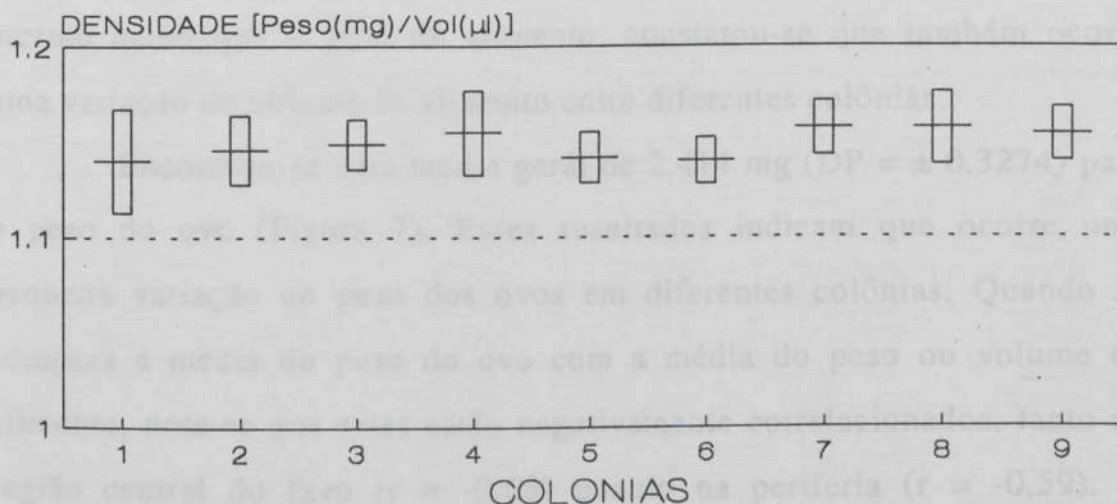


FIGURA 5 - Densidade Média de Alimento Contida em Cada Célula de Cria em Colônias de *Melipona quadrifasciata*, entre os Meses de Fevereiro/93 e Junho/94. Viçosa-MG.

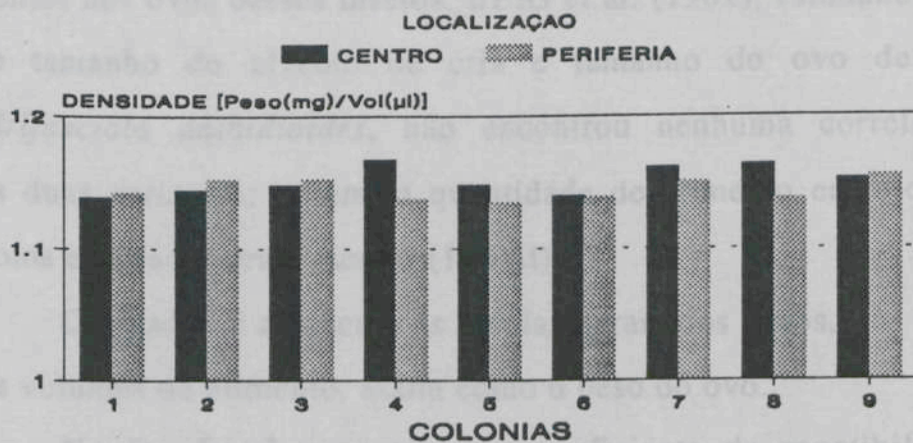


FIGURA 6 - Médias de Densidade do Alimento Contido em Cada Célula de Cria de *Melipona quadrifasciata* em Diferentes Localizações do Favo, entre os Meses de Fevereiro/93 e Junho/94. Viçosa-MG.

A partir do peso médio e da densidade média foi obtido um volume médio de 113,6442 μl por célula. O Quadro 2 ilustra o volume médio do alimento, levando-se em consideração diferentes colônias. Do mesmo modo que o peso do alimento, constatou-se que também ocorre uma variação do volume de alimento entre diferentes colônias.

Encontrou-se uma média geral de 2,414 mg (DP = $\pm 0,3274$) para o peso do ovo (Figura 7). Esses resultados indicam que ocorre uma pequena variação no peso dos ovos em diferentes colônias. Quando se compara a média do peso do ovo com a média do peso ou volume de alimento, nota-se que estes estão negativamente correlacionados, tanto na região central do favo ($r = -0,68$) quanto na periferia ($r = -0,59$). A diferença do peso dos ovos entre centro e periferia encontra-se mostrada no Quadro 2. Verificou-se que todas as colônias que possuíam médias do peso do ovo inferior ou próximo de 2,5 mg apresentaram ovos mais pesados no centro que na periferia.

KERR (1950) aventou a hipótese de que a baixa proporção de rainhas encontradas em *Melipona* se deve à deficiência de nutrientes presentes nos ovos desses insetos. BEIG et al. (1982), estudando a relação entre tamanho do alvéolo de cria e tamanho do ovo de *Melipona quadrifasciata anthidioides*, não encontrou nenhuma correlação entre essas duas variáveis; porém, a quantidade de alimento entre os tipos de alvéolos estudados era a mesma (116 μl).

O Quadro 2 apresenta as médias gerais dos pesos, das densidades e dos volumes do alimento, assim como o peso do ovo.

No Quadro 3 encontra-se o coeficiente de repetibilidade para esses caracteres. O coeficiente de repetibilidade do peso do alimento e de sua densidade é maior no centro que na periferia, enquanto que no caso do peso dos ovos a repetibilidade é maior na periferia.

QUADRO 2 - Médias dos Pesos dos Alimentos - PALIM (mg), Densidade - DENS (mg/ μ l), Volume do Alimento - VOL (μ l) e Peso do Ovo - POVO (mg) por Célula de Cria por Região (REG = 1 - Centro e REG = 2 - Periferia) em *Melipona quadrifasciata*

Colônias	REG	PALIM	DENS	VOL	POVO
1	1	129,8167	1,1390	113,9742	2,6021
	2	125,9000	1,1425	110,1969	2,3697
2	1	113,5341	1,1437	99,2691	2,6091
	2	131,6667	1,1520	114,2940	2,6280
3	1	109,3333	1,1476	95,2713	2,7425
	2	116,9000	1,1529	101,3965	2,9789
4	1	127,0192	1,1668	108,8612	2,4606
	2	127,6571	1,1380	112,1767	2,4435
5	1	139,8485	1,1486	121,7556	2,2604
	2	125,3750	1,1349	110,4723	2,1562
6	1	124,7442	1,1404	109,3864	2,6000
	2	132,4528	1,1395	116,2376	2,4750
7	1	135,2537	1,1608	116,5177	2,0949
	2	143,1167	1,1498	124,4710	1,9650
8	1	131,8354	1,1628	113,3775	2,3427
	2	134,7674	1,1386	118,3624	2,2383
9	1	136,7857	1,1523	118,7067	2,5307
	2	140,4268	1,1555	121,5290	2,7509
Total	COL	130,5534	1,1492	113,6037	2,4146
	1	128,8040*	1,1526*	111,7508	2,4390*
	2	133,5759	1,1426	116,9052	2,3742

* Diferente significativamente da média da REG 2 a 5% de probabilidade pelo teste F

Célula	REG	F	n		
			R ² = 0,90	R ² = 0,95	R ² = 0,99
PALIM	1	0,2019	35	74	357
	2	0,1337	37	121	231
DENS	1	0,2688	24	32	269
	2	0,1344	38	122	238
POVO	1	0,3665	16	35	171
	2	0,2119	6	12	62

REG = 1, Centro e REG = 2, Periferia; de diferentes colônias para o peso do alimento - PALIM (mg), Densidade - DENS (mg/ μ l), Peso do ovo - POVO (mg), assim como o número de amostras ideais para diferentes graus de significância (n) em *Melipona quadrifasciata*.

Quando se compararam as variâncias de peso, densidade e volume do alimento e peso do ovo por célula (Quadros 4 e 5), verifica-se que ocorre uma diferença significativa tanto para tratamento (centro e periferia) quanto para a interação (colônia-tratamento).

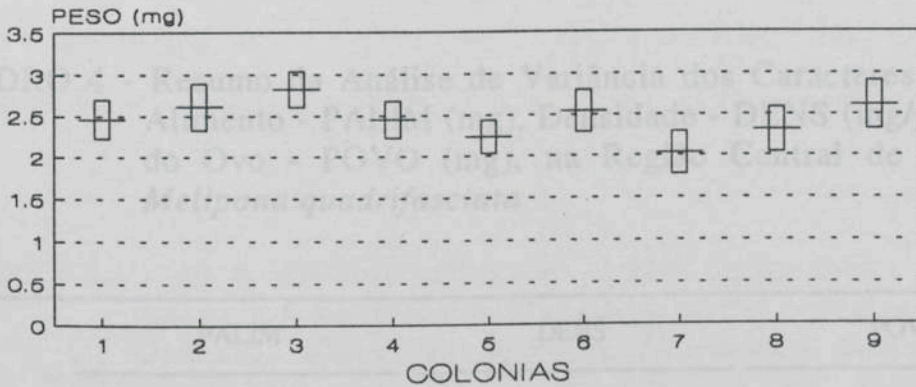


FIGURA 7 - Médias dos Pesos dos Ovos Contido em Cada Célula de Cria de *Melipona quadrifasciata*, entre os Meses de Fevereiro/93 e Junho/94. Viçosa-MG.

* Diferente significativamente entre colônias a 3% de probabilidade pelo teste F.

QUADRO 3 - Coeficiente de Repetibilidade (r) para Diferentes Caracteres por Região de Diferentes Colônias

Caráter	REG	r	n		
			R ² = 0,90	R ² = 0,95	R ² = 0,99
PALIM	1	0,2039	35	74	387
	2	0,1357	57	121	631
DENS	1	0,2688	24	52	269
	2	0,1344	58	122	638
POVO	1	0,3665	16	33	171
	2	0,6139	6	12	62

REG = 1. Centro e REG = 2. Periferia, de diferentes colônias para o peso do alimento - PALIM (mg), Densidade - DENS (mg/μl), Peso do ovo - POVO (mg), assim como o número de amostras ideais para diferentes graus de significância (n) em *Melipona quadrifasciata*.

Quando se comparam as variâncias de peso, densidade e volume do alimento e peso do ovo por célula (Quadros 4 e 5), verifica-se que ocorre uma diferença significativa tanto para tratamento (centro e periferia) quanto para a interação (colônia-tratamento).

QUADRO 4 - Resumo da Análise de Variância dos Caracteres Peso do Alimento - PALIM (mg), Densidade - DENS (mg/ μ l) e Peso do Ovo - POVO (mg), na Região Central de Favos de *Melipona quadrifasciata*

FV	PALIM		DENS		POVO	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Colônia	8	5,679,9340*	8	0,0046*	8	3,4176*
Resíduo	537	347,3977	322	0,0003	794	0,0658
Média		128,8040		1,1526		2,4390
CV (%)		14,4710		1,5510		10,5140

* Diferente significativamente entre colônias a 5% de probabilidade pelo teste F.

QUADRO 5 - Resumo da Análise de Variância dos Caracteres Peso do Alimento - PALIM (mg), Densidade - DENS (mg/ μ l) e Peso do Ovo - POVO (mg), na Região Periférica de Favos de *Melipona quadrifasciata*

FV	PALIM		DENS		POVO	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Colônia	8	1.888,4260*	8	0,0009*	8	4,2033*
Resíduo	307	298,5595	159	0,0002	476	0,0494
Média		133,5760		1,1426		2,3742
CV (%)		12,9360		1,3690		9,3710

* Diferente significativamente entre colônias a 5% de probabilidade pelo teste F.

3.1.1. Proporções de Sexo e Casta

Dos 5.755 indivíduos coletados nos favos dessas abelhas, obtiveram-se 5.012 (87,09%) operárias, 401 (6,97%) rainhas e 342 (5,94%) machos.

Verificou-se que as proporções observadas de rainhas e operárias diferem estatisticamente, pelo teste qui-quadrado, das proporções esperadas de 1:3 proposta por KERR e NIELSEN (1966) (Quadro 6).

QUADRO 6 - Proporções Observadas e Esperadas de Rainhas e Operárias em Favos de *Melipona quadrifasciata* e Valor do Qui-Quadrado Considerando como Esperado a Segregação de uma Rainha para Três Operárias

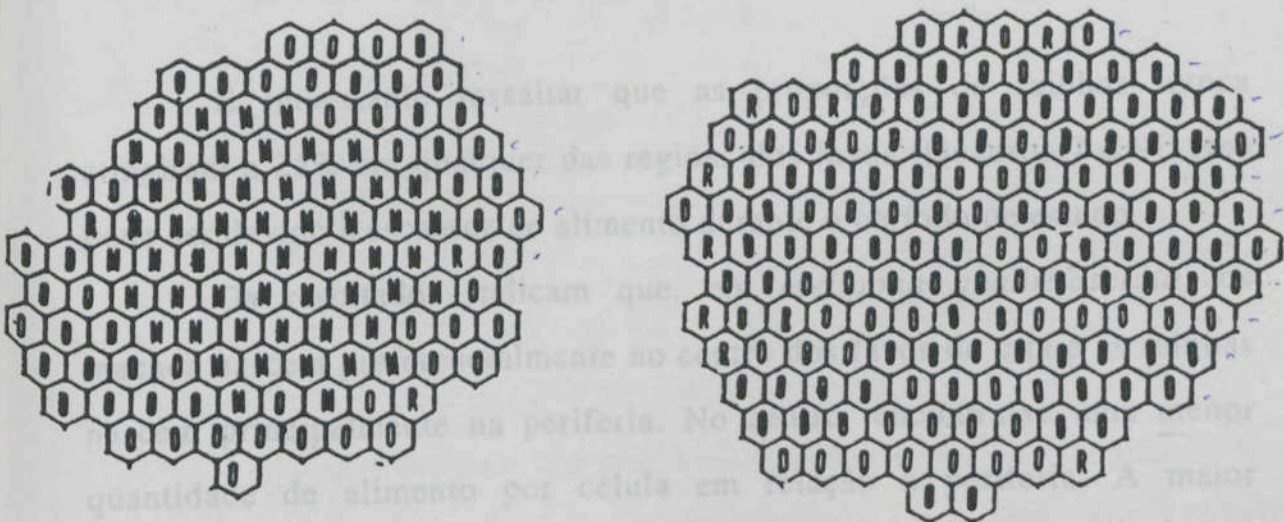
CASTA	OBS	ESP	GL	χ^2	SIG
Rainhas	401	1.353,25	1	894,50	< 0,001
Operárias	5.012	4.059,75			
Total	5.413				

Foi observado um total de 2.444 indivíduos na região central. Nesta foram obtidos 254 (10,39%) machos, 131 (5,36%) rainhas e 2.059 (84,25%) operárias. Na região periférica, foram contadas 2.720 indivíduos; destes, 87 (3,20%) eram machos, 235 (8,64%) rainhas e 2.398 (88,16%) operárias.

De acordo com o teste qui-quadrado, a frequência de machos, rainhas e operárias diferem significativamente ($P < 0,001$) nas duas regiões dos favos (Quadro 7). Machos são mais frequentes no centro, enquanto rainhas o são na periferia, afetando dessa forma a distribuição de sexo e casta no favo (Figura 8).

QUADRO 7 - Proporções Observadas e Esperadas de Machos, Rainhas e Operárias em Favos de *Melipona quadrifasciata* e Valor do Qui-Quadrado Considerando como Esperado a Segregação de Um Indivíduo no Centro para um Indivíduo na Periferia

Sexo		CENTRO	PERIFERIA	TOTAL	GL	χ^2	SIG
Machos	O	254,0	87,0	341,0	1	80,81	< 0,001
	E	170,5	170,5				
Rainhas	O	131,0	235,0	366,0	1	28,99	< 0,001
	E	183,0	183,0				
Operárias	O	2.059,0	2.398,0	4.457,0	1	25,63	< 0,001
	E	2.228,5	2.228,5				



M = machos; R = rainhas; O = operárias.

FIGURA 8 - Favos de *Melipona quadrifasciata* Indicando a Tendência na Distribuição de Machos, Rainhas e Operárias em Relação ao Centro e Periferia.

Rainhas e operárias diferem também significativamente pelo teste qui-quadrado ($P < 0,001$) quanto às proporções esperadas de 1:3 (rainha: operária), tanto para o centro quanto para a periferia (Quadro 8).

QUADRO 8 - Proporções Observadas e Esperadas de Rainhas e Operárias em Diferentes Regiões dos Favos de *Melipona quadrifasciata* e Valor do Qui-Quadrado Considerado como Esperado para a Segregação de uma Rainha para Três Operárias

Localização		RAINHA	OPERÁRIA	TOTAL	GL	χ^2	SIG
Centro	O	131,0	2.059,0	2.190	1	423,0	< 0,001
	E	547,5	1.642,5				
Periferia	O	235,0	2.398,0	2.633	1	363,3	< 0,001
	E	658,2	1.974,8				

É importante ressaltar que as proporções de rainhas nunca atingiram a 25% em qualquer das regiões dos favos (Quadros 7 e 8). Isso pode ser devido à escassez de alimento durante o período de estudo.

Os resultados indicam que, em *Melipona quadrifasciata*, os machos nascem preferencialmente no centro dos favos de cria e as rainhas nascem principalmente na periferia. No centro, encontra-se uma menor quantidade de alimento por célula em relação à periferia. A maior quantidade de alimento por célula na periferia em relação ao centro do favo aumenta a probabilidade de que as larvas femininas geneticamente competentes se diferenciem em rainhas.

O agrupamento dos machos na parte central do favo, assim como sua produção em determinadas épocas do ano, indica que as rainhas fisogástricas dessas abelhas são aptas a escolher o sexo da descendência.

Portanto, colônias que apresentem quantidade suficiente de alimento estocado investem na produção de ovos não fecundados, o que possivelmente coincide com a época mais favorável para a enxameação (Figura 9).

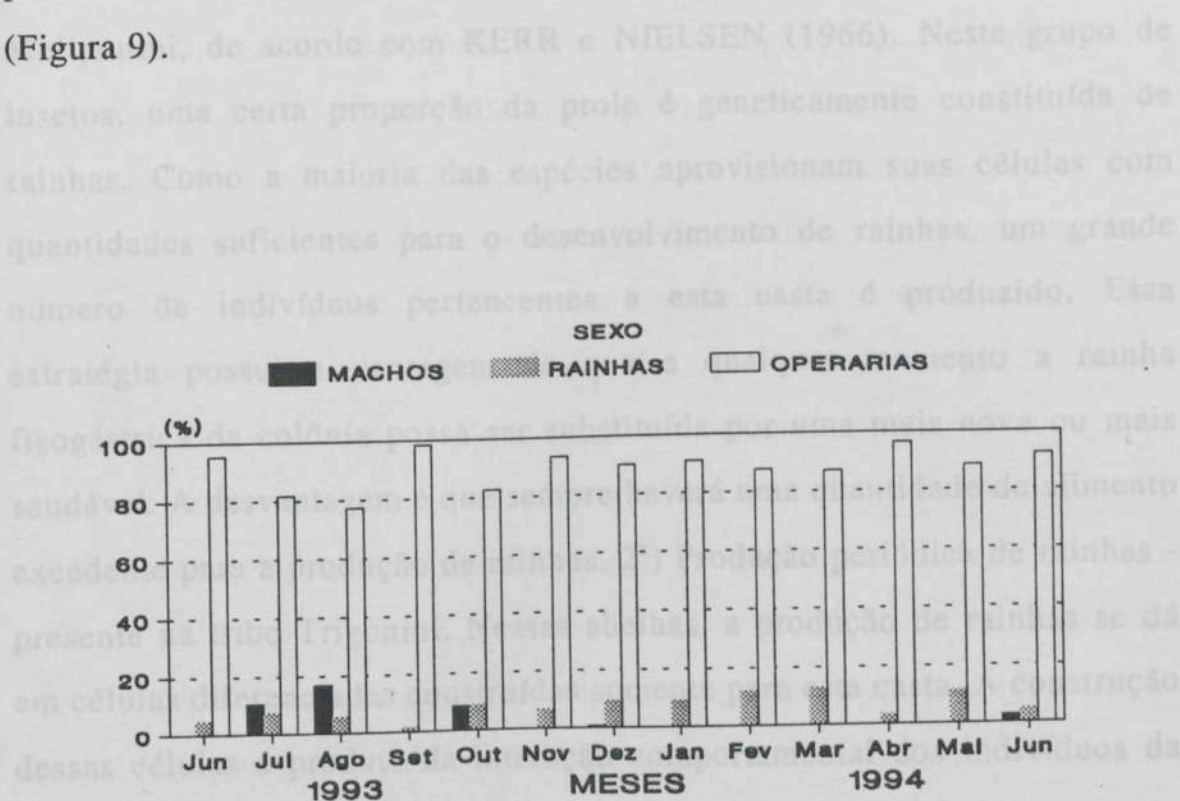


FIGURA 9 - Proporção de Machos, Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata*, entre os Anos de 1993 e 1994.

Em Trigonini, uma das principais características das células reais é que elas são construídas preferencialmente na periferia dos favos; conseqüentemente, ocorre uma maior probabilidade de se obter rainhas nascidas nessa região (KERR, 1950; KERR et al., 1967; WILLE e MICHENER, 1973; MICHENER, 1974).

Pode-se apontar duas estratégias reprodutivas encontradas nos Meliponinae, intimamente relacionadas com a diferenciação de castas nesses animais: 1ª) Produção constante de rainhas - encontrada na tribo Meliponini, de acordo com KERR e NIELSEN (1966). Neste grupo de insetos, uma certa proporção da prole é geneticamente constituída de rainhas. Como a maioria das espécies aprovicionam suas células com quantidades suficientes para o desenvolvimento de rainhas, um grande número de indivíduos pertencentes a esta casta é produzido. Essa estratégia possui a vantagem de que a qualquer momento a rainha fisogástrica da colônia possa ser substituída por uma mais nova ou mais saudável. A desvantagem é que sempre haverá uma quantidade de alimento excedente para a produção de rainhas. 2ª) Produção periódica de rainhas - presente na tribo Trigonini. Nessas abelhas, a produção de rainhas se dá em células diferenciadas construídas somente para esta casta. A construção dessas células é produto da interação comportamental dos indivíduos da colônia. Essa estratégia permite uma maior utilização dos recursos disponíveis no ambiente, de acordo com as necessidades da colônia.

Em alguns Trigonini, tais como *Plebeia julianii* (= *nigriceps*), *Schwarziana quadripunctata*, *Cephalotrigona capitata* (NOGUEIRA-NETO, 1970) e *Nannotrigona testaceicornis* (DRUMMOND, informação pessoal), foi verificado o nascimento de rainhas em células tipicamente de operárias. No entanto, essas rainhas são menores do que rainhas que nascem de células reais. ZUCCHI (1977) observou uma série de variações entre rainhas que emergem de células reais e rainhas que emergem de células de operárias. CAMPOS e COSTA (1989) observaram que, em *Schwarziana quadripunctata*, pequenas diferenças no volume de alimento podem afetar a proporção de castas. Se levarmos em consideração a alocação de recursos alimentares para a produção da descendência, pode-

se hipotetizar para os meliponíneos o seguinte caminho evolutivo: 1º) Em espécies mais primitivas, a diferenciação de castas poderia ser conseqüência de pequenas diferenças alimentares. Como o processo de determinação de castas ainda não estava rigidamente canalizado, a proporção de sexo e casta poderia variar grandemente na colônia; 2º) À medida que o processo de determinação de castas foi canalizando, só eram produzidas rainhas quando a quantidade de alimento ingerida pela larva fosse maior que duas vezes aquela ingerida pelas operárias. Outra possibilidade foi o desenvolvimento de um mecanismo genético que limitou a porcentagem de rainhas, como o observado em *Melipona*.

3.2. Determinação do Investimento Sexual em Laboratório

O Quadro 9 apresenta as médias e os respectivos desvios padrões para a distância intertegular e peso seco de 188 indivíduos coletados de cinco colônias das nove estudadas, que possuíam um volume médio de alimento larval de aproximadamente 114 μ l. Foi verificado que a variável peso fresco é a menos consistente, pois um indivíduo adulto pode ser mais pesado em relação a um outro e, no entanto, ter recebido um menor investimento parental, ou seja, uma menor quantidade de alimento larval. Isso se deve ao fato de que o indivíduo mais pesado pode ter acabado de se alimentar.

A seguir foram obtidas as correlações entre a distância intertegular (medida de investimento utilizada neste trabalho), peso fresco e peso seco para machos, rainhas e operárias (Quadro 10). Como a variação do peso fresco é alta e a correlação existente entre distância intertegular e peso seco é consistente, utilizaram-se as duas últimas medidas para a obtenção das equações de investimento parental.

QUADRO 9 - Médias e Desvios Padrões das Variáveis (VAR) de Distância Intertegular - DT (mm) e Peso Seco-PS (mg) de Machos, Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata*

	VAR	INDIV	MÉDIA	DESVIO PADRÃO
Machos	DT	51	3,99	± 0,09
	PS	51	12,30	± 1,05
Rainhas	DT	19	3,60	± 0,22
	PS	18	13,60	± 1,45
Operárias	DT	118	4,11	± 0,09
	PS	113	13,10	± 0,99
Total	DT	188	4,02	± 0,19
	PS	182	12,90	± 1,13

QUADRO 10 - Correlações entre Distância Intertegular - DT (mm) e Peso Seco - PS (mg) de Machos, Rainhas e Operárias. VAR = Variável, OBS = Número de Observações, COR = Coeficiente de Correlação de Pearson, T = Teste t de Student e SIG = Grau de Significância

	VARIÁVEIS		OBS	COR	T	SIG
Machos	DT	PS	51	0,63	5,69	0,000
	DT	PF	51	0,62	5,60	0,000
	PS	PF	51	0,74	7,76	0,000
Rainhas	DT	PS	18	0,36	1,56	0,069
	DT	PF	19	0,34	1,52	0,074
	PS	PF	18	0,65	3,39	0,002
Operárias	DT	PS	18	0,36	1,56	0,069
	DT	PF	19	0,34	1,52	0,074
	PS	PF	18	0,65	3,39	0,002

É importante observar que a correlação entre distância intertegular e peso seco de 51 machos ($r = 0,63$) e de 118 operárias ($r = 0,53$) seguem a mesma distribuição (Figura 10). Como não se obteve nenhum macho nas transferências, levar-se-á em consideração a alta correlação entre machos e operárias e serão aplicadas as mesmas equações de investimento de operárias para os machos.

Das 120 transferências realizadas, obtiveram-se 88 indivíduos que alcançaram o estágio adulto. Deste total, 80 (90,9%) indivíduos eram operárias e o restante (9,1%), rainhas.

Foram obtidas rainhas a partir do tratamento que continha 86 μ l de alimento larval. Verificou-se uma média de 3,77 mm (DP = $\pm 0,36$) de distância intertegular e uma média de 15,85 mg (DP = $\pm 4,67$) de peso seco para os cinco tratamentos considerados.

No que se refere às operárias, estas foram observadas em todos os tratamentos e apresentaram uma média de 4,01 mm (DP = $\pm 0,54$) de distância intertegular e uma média de 13,36 mg (DP = $\pm 4,67$) de peso seco, levando-se em conta todos os tratamentos.

As Figuras 11 e 12 mostram as médias da distância intertegular e do peso seco quando comparadas rainhas e operárias obtidas com diferentes volumes de alimento, respectivamente.

Para saber o grau de dependência da distância intertegular e peso seco em relação ao volume de alimento, assim como obter uma equação que permitisse estimar a quantidade de investimento dada a um indivíduo, foi feita a análise de regressão entre essas variáveis.

A análise de regressão indica que tanto o peso seco quanto a medida intertegular aumentaram com o volume de alimento oferecido às larvas dessas abelhas.

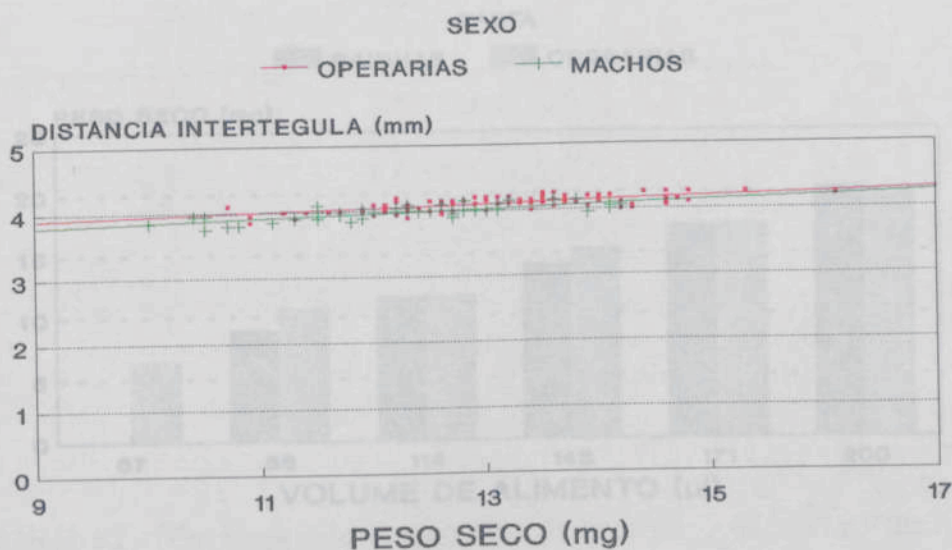


FIGURA 12 - Médias do Peso Seco de Rainhas e Operárias de *Melipona*

FIGURA 10 - Distribuição da Distância Intertegular e Peso Seco de Machos e Operárias de *Melipona quadrifasciata*, Quando Comparados Simultaneamente.

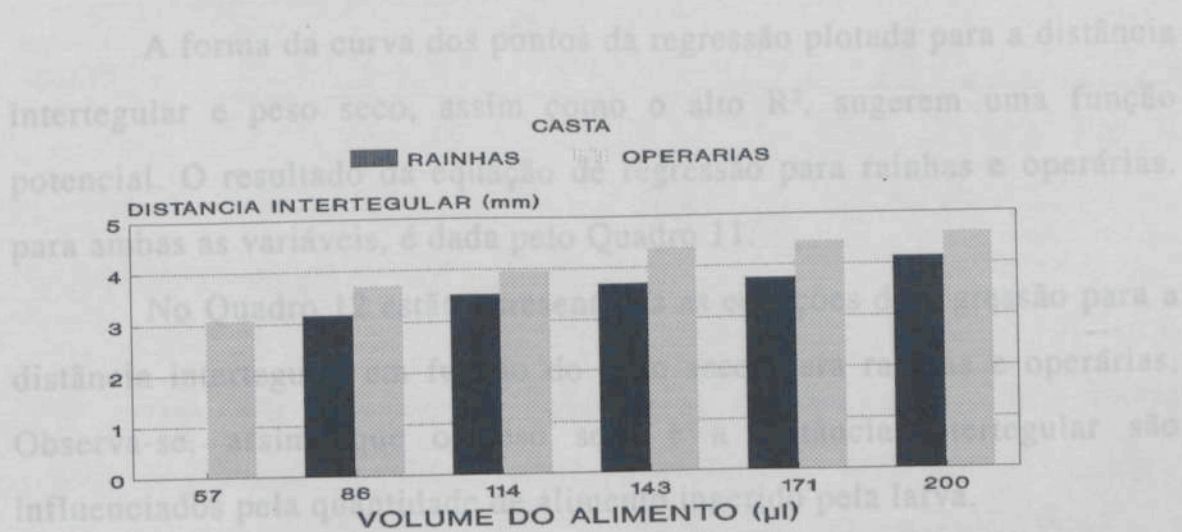


FIGURA 11 - Médias da Distância Intertegular de Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata* Correspondente ao Volume de Alimento Ingerido.

QUADRO 11 - Equações de Regressão, Seguindo o Modelo Potencial para as Variáveis Dependentes Y [DT = Distância Intertegular (mm) e PS = Peso Seco (mg)] em Relação à Variável Independente X [Volume do Alimento (μ l)] Representativas de Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata*.

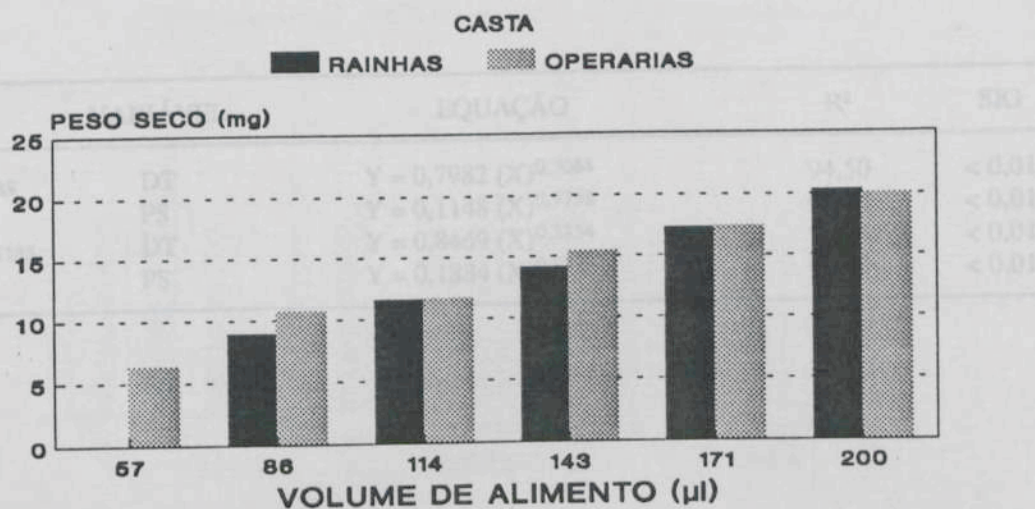


FIGURA 12 - Médias do Peso Seco de Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata* Correspondente ao Volume de Alimento Ingerido.

A forma da curva dos pontos da regressão plotada para a distância intertegular e peso seco, assim como o alto R^2 , sugerem uma função potencial. O resultado da equação de regressão para rainhas e operárias, para ambas as variáveis, é dada pelo Quadro 11.

No Quadro 12 estão apresentadas as equações de regressão para a distância intertegular em função do peso seco, para rainhas e operárias. Observa-se, assim, que o peso seco e a distância intertegular são influenciados pela quantidade de alimento ingerido pela larva.

A quantidade média de alimento ingerido a machos, rainhas e operárias foi encontrada por meio das regressões obtidas no item 3.2 e foi de aproximadamente 115,3007, 129,4090 e 126,2573, respectivamente (Figura 13).

QUADRO 11 - Equações de Regressão, Seguindo o Modelo Potencial para as Variáveis Dependentes Y [DT = Distância Intertegular (mm) e PS = Peso Seco (mg)] em Relação à Variável Independente X [Volume do Alimento (μ l)] Representativas de Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata*

VARIÁVEL		EQUAÇÃO	R ²	SIG
Rainhas	DT	$Y = 0,7982 (X)^{0,3084}$	94,50	< 0,01
	PS	$Y = 0,1148 (X)^{0,9738}$	90,74	< 0,01
Operárias	DT	$Y = 0,8469 (X)^{0,3254}$	95,75	< 0,01
	PS	$Y = 0,1884 (X)^{0,8824}$	95,05	< 0,01

QUADRO 12 - Equações de Regressão, Seguindo o Modelo Potencial para a Variável Dependente Y [DT = Distância Intertegular (mm)] em Relação à Variável Independente X [Peso Seco (mg)] Representativas de Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata*

VARIÁVEL		EQUAÇÃO	R ²	SIG
Rainhas	DT	$Y = 1,7009 (X)^{0,2907}$	85,05	< 0,01
Operárias	DT	$Y = 1,5908 (X)^{0,3624}$	96,55	< 0,01

3.2.1. Investimento Sexual

Dos seis cruzamentos controlados obtidos, apenas três foram usados; nos demais, as rainhas morreram ou foram substituídas.

A quantidade média de alimento oferecido a machos, rainhas e operárias foi encontrada por meio das regressões obtidas no item 3.2 e foi de aproximadamente 115,3007, 129,4090 e 126,2573, respectivamente (Figura 13).

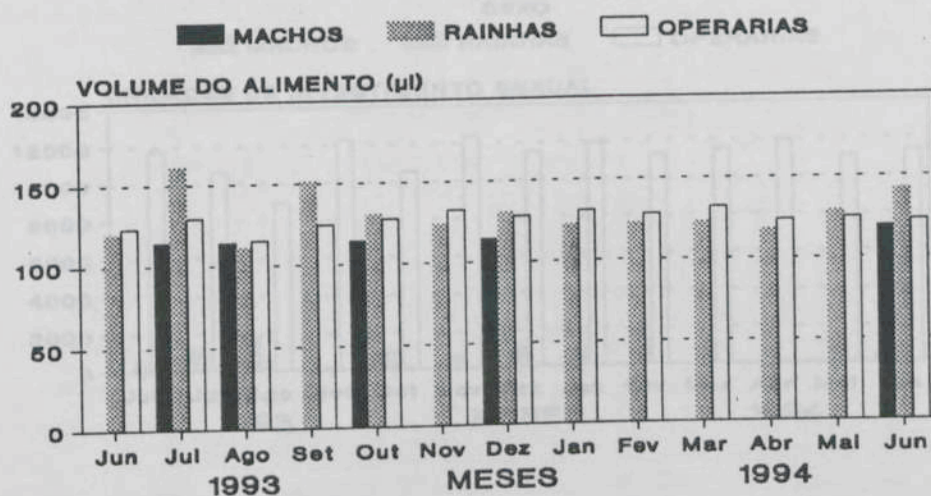


FIGURA 13 - Quantidades Médias de Alimento para Machos, Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata* Durante a Fase de Investimento Sexual.

fêmeas, nota-se que os meses de maior investimento em machos são julho, agosto e setembro de 1993 e junho de 1994. A maior mortalidade de indivíduos em fase de tecelagem de casulo foi verificada nos meses de julho/93 e junho/94, perfazendo um total de 0,78% e 1,58%, respectivamente. (Figura 15).

A época de maior produção de machos correspondeu aos meses de julho, agosto e outubro de 1993 e junho de 1994, enquanto rainhas e operárias foram produzidas constantemente durante todo o período 1993-1994. Observou-se, no entanto, que a maior produção de rainhas foi nos meses de fevereiro, março e maio de 1994 (Figura 9). Isso mostra que o maior sucesso reprodutivo de machos e fêmea ocorre em épocas diferentes.

A Figura 14 mostra que o maior investimento em machos, rainhas e operárias ocorre nos meses de agosto/93, março/94, novembro/93, respectivamente. Quando se compara o investimento entre machos e

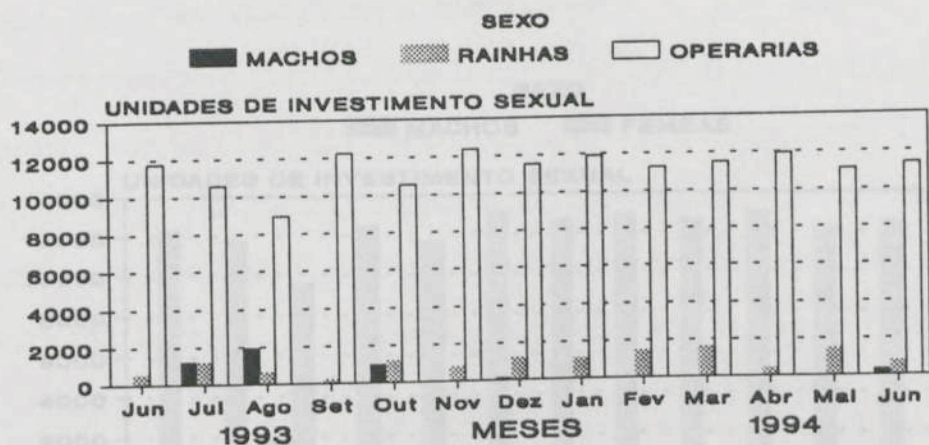


FIGURA 14 - Quantidade de Investimento Sexual para Machos, Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata* entre os Meses de junho/93 e Junho/94.

fêmeas, nota-se que os meses de maior investimento em machos são julho, agosto e outubro de 1993, e junho de 1994, enquanto que o investimento em fêmeas correspondem, aos meses de novembro e dezembro de 1993, além de janeiro, fevereiro e março de 1994 (Figura 15).

Quando se compara a quantidade de investimento alocado para machos, rainhas e operárias, observa-se que os machos possuem um maior investimento no centro, enquanto que rainhas, na periferia. Isso se deve pelo fato de que os machos são produzidos em maior número no centro, ao contrário de rainhas que são produzidas na periferia. Quando os machos são produzidos, o investimento das operárias é deslocado para ocorrer numa maior proporção na periferia (Figura 16). Portanto, quando machos são produzidos na periferia esses devem ser maiores, pois nessa região existe mais alimento em cada célula. Não obstante, machos, rainhas e

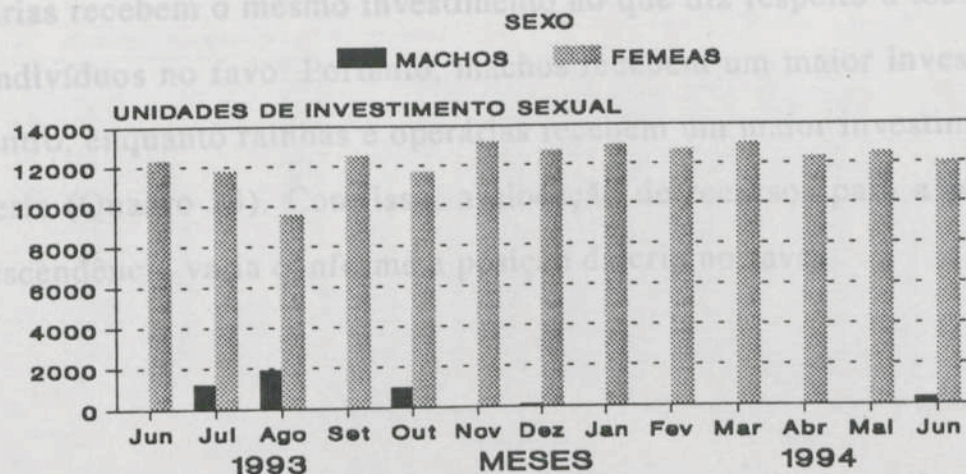


FIGURA 15 - Quantidade de Investimento Sexual Recebido por Machos e Fêmeas de *Melipona quadrifasciata* entre os Meses de Junho/93 e Junho/94.

SEXO		CENTRO	PERIFERIA	TOTAL	GL	F	SIG
Machos	O	1.205,3	371,0	1.576,3	1	40,5	<0,001
	E	788,2	788,2	1.576,4	1	99,0	<0,001
Rainhas	O	693,6	1.115,5	1.809,1	1	11,2	<0,001
	E	905,8	905,8	1.811,6	1	11,2	<0,001
Operárias	O	18.636,8	11.200,0	29.836,8	1	11,2	<0,001
	E	18.636,8	11.200,0	29.836,8	1	11,2	<0,001

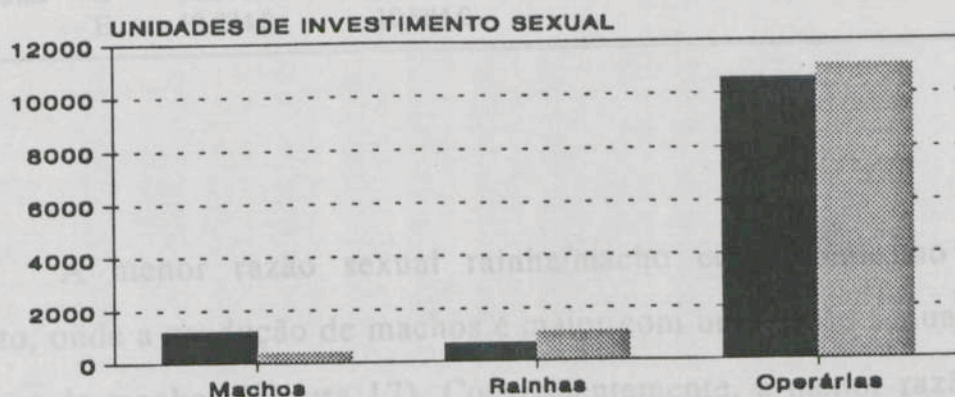


FIGURA 16 - Investimento Sexual em Machos, Rainhas e Operárias de *Melipona quadrifasciata*, em Diferentes Localizações no Favo.

operárias diferem significativamente pelo teste qui-quadrado quanto à quantidade de investimento alocado tanto no centro como na periferia dos favos. Com isso, rejeita-se a hipótese H_0 de que machos, rainhas e operárias recebem o mesmo investimento no que diz respeito à localização dos indivíduos no favo. Portanto, machos recebem um maior investimento no centro, enquanto rainhas e operárias recebem um maior investimento na periferia (Quadro 13). Com isso, a alocação de recursos para a produção da descendência varia conforme a posição da cria no favo.

QUADRO 13 - Proporções Observadas e Esperadas do Investimento Parental para Machos, Rainhas e Operárias em Diferentes Localizações nos Favos de *Melipona quadrifasciata*, Verificando a Distribuição Igualitária de Investimento no Favo, Segundo a Razão de 1:1 (H_0)

SEXO		CENTRO	PERIFERIA	TOTAL	GL	χ^2	SIG
Machos	O	1.205,3	371,0	1.576,3	1	440,6	< 0,001
	E	788,2	788,2				
Rainhas	O	693,6	1.118,0	1.811,7	1	99,0	< 0,001
	E	905,8	905,8				
Operárias	O	10.636,8	11.131,1	21.767,9	1	11,2	< 0,001
	E	10.884,0	10.884,0				

A menor razão sexual rainha/macho corresponde ao mês de agosto, onde a produção de machos é maior com uma razão sexual de 0,75 a favor de machos (Figura 17). Conseqüentemente, a menor razão sexual fêmea/macho também se refere ao mês de agosto, onde a razão sexual a favor das fêmeas diminuiu para 0,83 (Figura 18). Por outro lado, a menor razão de investimento sexual rainha/macho permanece a mesma da razão

sexual, ou seja, 0,75 a favor de machos no mês de agosto (Figura 17). O mesmo não acontece para a menor razão de investimento sexual fêmea/macho, pois nesse caso ocorre um aumento a favor das fêmeas de 0,83 para 0,96 (Figura 18).

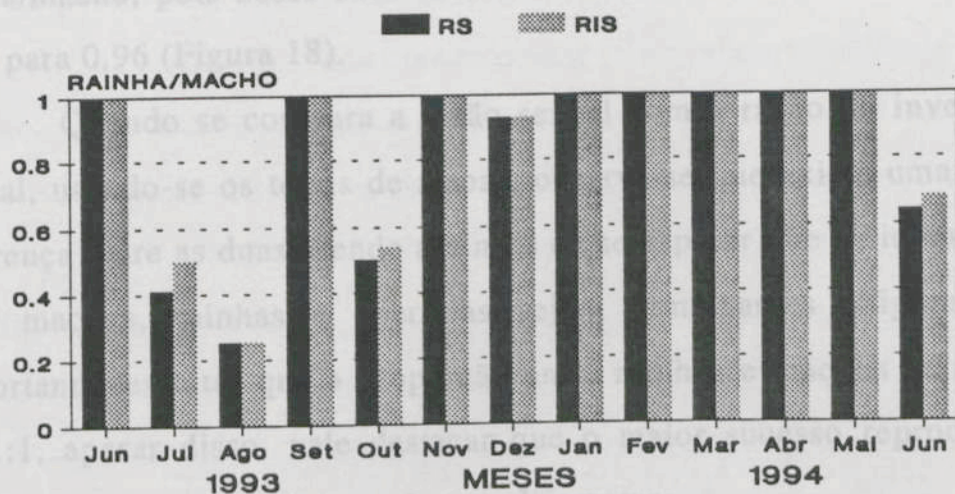


FIGURA 17 - Razão Sexual (RS) e Razão de Investimento Sexual (RIS) em *Melipona quadrifasciata*, Levando-se em Consideração a Proporção entre as Castas Reprodutivas (Rainha/Macho).

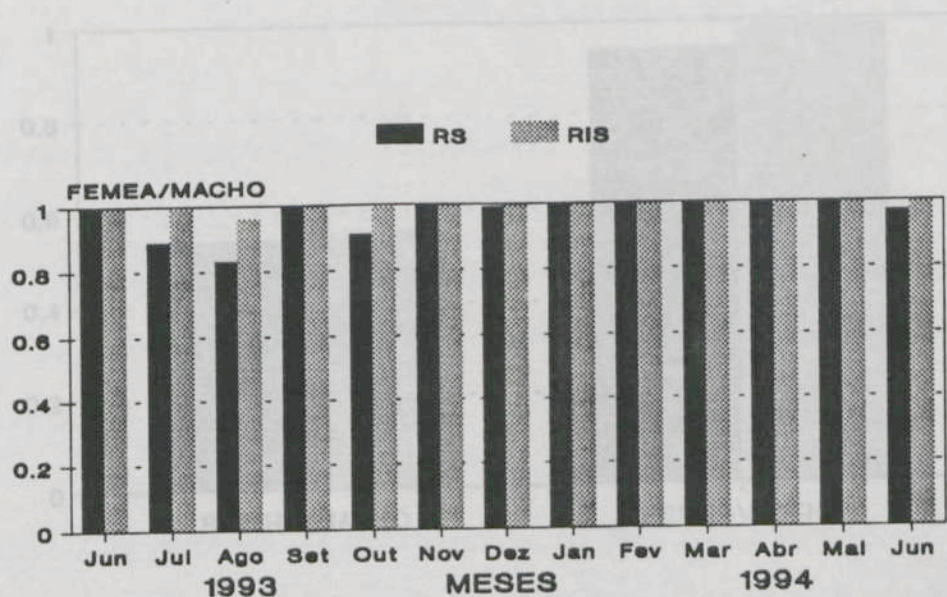


FIGURA 18 - Razão Sexual (RS) e Razão de Investimento Sexual (RIS) em *Melipona quadrifasciata* entre Fêmeas e Machos.

sexual, ou seja, 0,75 a favor de machos no mês de agosto (Figura 17). O mesmo não acontece para a menor razão de investimento sexual fêmea/macho, pois nesse caso ocorre um aumento a favor das fêmeas de 0,83 para 0,96 (Figura 18).

Quando se compara a razão sexual com a razão de investimento sexual, usando-se os totais de ambas, observa-se que existe uma pequena diferença entre as duas. Sendo assim, é de se esperar que os investimentos para machos, rainhas e operárias sejam semelhantes (Figura 19). É importante ressaltar que a proporção entre rainhas e machos se aproxima de 1:1, apesar disso, vale destacar que o maior sucesso reprodutivo de machos e fêmeas ocorrem em épocas diferentes.

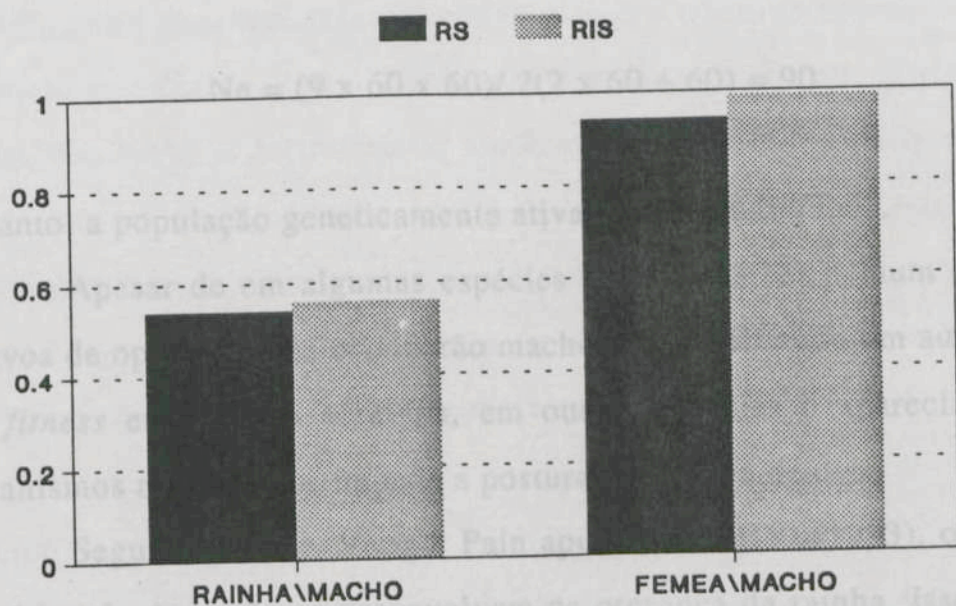


FIGURA 19 - Razão Sexual (RS) e Razão de Investimento Sexual (RIS) em *Melipona quadrifasciata* entre Rainhas e Machos e entre Fêmeas e Machos.

À semelhança dos trabalhos de CONTEL e KERR (1976) e SILVA (1977), foi verificado que o número de machos varia enormemente de uma colônia para outra, tanto na mesma época quanto em épocas diferentes.

Os resultados dos cruzamentos controlados indicam que os machos, no período estudado, foram todos produzidos pelas rainhas, diferindo dos resultados obtidos por CAMILLO (1971), TAMBASCO (1971), BEIG (1972), CONTEL e KERR (1976) e SILVA (1977). Os resultados desses autores apontam que parte dos machos de uma colônia de Meliponinae são oriundos de ovos postos por operárias.

Ao se aplicar a fórmula descrita no item 2.6, e considerando-se que todos os machos são filhos da rainha, estima-se o número efetivo populacional.

Como $N_f = N_r$, pois N_{op} é igual a zero, logo, $R = (1,00 + 1,00)/2 = 1,00$. Então, $N_r = 60 \times 1 \times 1$. Portanto, $N_f = 60$. Conseqüentemente, o número efetivo populacional é dado por:

$$N_e = (9 \times 60 \times 60) / 2(2 \times 60 + 60) = 90$$

Portanto, a população geneticamente ativa é de 90 indivíduos.

Apesar de em algumas espécies de abelhas ser comum a postura de ovos de operárias que originarão machos, possibilitando um aumento no seu *fitness* em relação à rainha, em outras espécies o aparecimento de mecanismos regulatórios impede a postura desse tipo de ovo.

Segundo Butler, Voogd, Pain apud BUSCHINI (1993), ovários de operárias de *Apis* não se desenvolvem na presença da rainha. Isso se deve ao fato de a rainha secretar um feromônio conhecido como "substância de rainha", que age impedindo o desenvolvimento dos ovários das operárias e a construção de células reais. Sendo assim, nas abelhas desse gênero,

todos os machos que nascem em colônias que não são órfãs são filhos da rainha. Esse fato demonstra a possibilidade de rainhas serem aptas a investir em machos de acordo com seus interesses reprodutivos.

Em algumas sociedades de abelhas hipersociais nunca ocorre o fenômeno de oviposição das operárias. Isso se deve ao fato de ocorrer uma degeneração nos ovários das operárias, fazendo com que as mesmas fiquem impedidas de produzir ovos funcionais. Esta condição acontece principalmente em abelhas do gênero *Frieseomelitta*, tal como observado por DA CUNHA et al. (1986) e DA CUNHA e CAMPOS (1993). Como operárias nunca produzem machos neste tipo de organização social, é de se esperar, apesar da assimetria no parentesco ser alta devido a uma provável cópula monogâmica, que o conflito rainha X operária seja diminuído, por meio da produção de um macho para cada rainha, e que a razão de investimento sexual ótima seja alcançada rapidamente por ambas as castas.

Levando-se em consideração WILLIAMS (1975), percebe-se que os Meliponini possuem algumas estratégias reprodutivas semelhantes às de espécies assexuadas, pois essas abelhas compreendem espécies com adaptações locais a determinados ambientes. Uma razão para isto pode ser devida ao fato de a produção de um dos sexos ser haplóide, pois o índice de seleção é bem maior nos machos do que nas fêmeas. Logo, machos seriam mais adaptados que fêmeas às condições locais da colônia, e a seleção sexual seria muito mais intensa neste sexo.

Pamilo (1967) citado por QUELLER (1993) desenvolveu um modelo em que a poliandria poderia evoluir como uma adaptação para reduzir o conflito da razão sexual entre rainha e operária. Nesse caso, a rainha colocaria uma certa proporção de machos de acordo com o número de acasalamentos realizados. Isso porque as operárias reconheceriam o parentesco médio entre irmãs e investiriam mais em machos filhos da

rainha para aumentar o seu *fitness*, beneficiando, dessa forma, a rainha. QUELLER (1993) estendeu esse modelo argumentando que a vantagem seletiva é suavemente diferente. Sua hipótese é a de que a poliandria poderia ser uma adaptação de rainhas para vencer o conflito genético da razão sexual com as operárias. Se isso fosse verdade, esperar-se-ia que o processo seletivo levaria ao extremo acasalamento múltiplo. Esse processo só não se desencadearia se os custos para o acasalamento de rainhas fossem altos. Um exemplo disso é quando se comparam duas populações de formigas *Lasius niger* que, em média, diferem no número de acasalamentos. Os resultados sugerem que as operárias podem certamente dividir a razão sexual com base no número de acasalamentos.

BOOMSMA e GRAFEN (1990) perceberam que o parentesco assimétrico varia muito entre colônias de formigas e que as operárias são aptas a acessar parentesco assimétrico dentro de cada colônia. Dessa forma, operárias poderiam maximizar seu *fitness* inclusive por se especializarem na produção do sexo com o qual elas são mais aparentadas. Portanto, colônias nas quais elas possuem um parentesco médio baixo se especializariam na produção de machos, enquanto colônias nas quais tivessem um parentesco alto investiriam na produção de fêmeas. Assim, espera-se que a razão sexual seja bimodalmente distribuída, devido ao acasalamento múltiplo de rainhas. Por outro lado, a razão sexual deve permanecer constante onde não ocorre variação no grau de parentesco entre operárias, ou no caso onde o parentesco assimétrico é considerado irrelevante devido à característica de criar descendentes de outras colônias, tal como acontece nas formigas escravagistas.

As principais conclusões a que pode-se chegar do modelo de Pamilo e Queeler são: 1º) Rainhas que produzem uma razão sexual tendendo a machos contribuem com um maior número de genes para as

próximas gerações do que rainhas que possuem o comportamento oposto;

2º) Operárias reconheceriam o número de acasalamentos de sua mãe e tenderiam a criar machos para rainhas que se acasalassem muitas vezes;

3º) Rainhas que se acasalassem diversas vezes teriam um sucesso reprodutivo maior do que rainhas que se acasalassem com pouca freqüência. Portanto, operárias teriam que possuir um comportamento de resposta quanto a razões sexuais mal adaptativas para seus interesses.

Sendo assim, é de se esperar que o conflito entre castas nos Meliponini seja maior do que em espécies poligâmicas, tais como abelhas do gênero *Apis*. Os resultados deste trabalho indicam que possivelmente ocorrem outros mecanismos como válvulas reguladoras da razão sexual ótima. A monandria, por exemplo, pode ser responsável pela razão sexual ótima de rainhas, levando em consideração as proporções de 1:1 entre machos e rainhas. A proporção de aproximadamente um macho para cada rainha indica que os custos de produzir um filho são quase os mesmos de produzir uma filha rainha. Como as filhas são todas de um mesmo pai, ocorre uma pequena variação genética entre irmãs e, conseqüentemente, os custos de produzir uma filha são os mesmos de produzir qualquer outra filha. Com isso, o sucesso reprodutivo da rainha pode ser alcançado, sem no entanto afetar o sucesso reprodutivo de operárias e ao mesmo tempo acasalar com apenas um macho. Por outro lado, a variação existente entre o parentesco de operárias oriundas de acasalamento poligâmico não permitiria a alocação igualitária de recursos, desequilibrando assim o investimento da casta reprodutiva. Dessa forma, filhas com determinados genótipos poderiam ser mais freqüentes se a contribuição de gametas dos pais fosse desbalanceada, em que um macho contribuiria com mais espermatozóides que outros durante a cópula, ou se um genótipo do progenitor fosse mais eficiente que outro. Portanto, ocorreria uma

assimetria no investimento e no parentesco de filhas rainhas quando comparadas com filhos. Logo, a seleção poderia favorecer a diminuição do conflito rainha X operária se ocorresse monogamia e se os custos de machos e fêmeas fossem aproximados.

A vantagem da monogamia pode estar no fato de que acasalamento extra pode sair extremamente caro para os parceiros sexuais, pois os mesmos estão permanentemente submetidos a predação e doenças, além de ocorrer competição pelo sexo oposto. Além disso, operárias com o mesmo grau de parentesco são mais aptas no processo de comunicação e, conseqüentemente, no desenvolvimento de tarefas no interior da colônia. PAGE et al. (1989) atribuem à variabilidade genética interindividual de colônias do gênero *Apis* a responsabilidade pela formação de diferentes repertórios comportamentais, resultando em diferentes subcastas intracolônial isoladas temporal e fisicamente. Sendo assim, membros de subfamílias distintas se engajam em diferentes tarefas com diferentes probabilidades. Nesse caso, a poligamia exerce um papel importante nessas abelhas, pois a alta variabilidade poderia ser uma adaptação à grande quantidade de enxameação e dispersão. Já a monogamia encontrada nos Meliponini permite uma melhor exploração de recursos locais, pois, ao contrário de abelhas do gênero *Apis*, estes possuem baixas taxas de enxameação e dispersão.

Por último, a monogamia poderia não afetar a razão sexual ótima de operárias, que poderia chegar a níveis críticos a ponto de colocar em riscos a sobrevivência da própria colônia. Pois quando o número de acasalamentos se torna muito alto, como no caso de espécies poligâmicas, pequenas variações teriam pouco efeito sobre o parentesco. Assim, a grande produção de machos aliada a valores abaixo dos limiares de comportamento operário afetariam negativamente tal cooperação (QUELLER, 1993).

Como a maioria das espécies de insetos sociais não possuem casta trabalhadora formada de machos, e como estes morrem logo após a fecundação da rainha, grande parte dos trabalhos que dizem respeito a evolução social explora quase sempre a importância de rainhas e operárias, ficando os machos, via de regra, em segundo plano. No entanto, HAMILTON (1967) chamou a atenção para a possibilidade de razões sexuais serem geneticamente determinadas por machos. Pelo fato de estes possuírem apenas metade do número de cromossomos de sua mãe e todos os seus genes em dose simples, qualquer mutação que porventura venha a tornar sua razão sexual adaptativa é rapidamente selecionada. Este fato é de extrema importância, não só para o sucesso reprodutivo de machos, mas, também, para as proporções ótimas esperadas de rainhas e operárias. Uma vez que rainhas alcancem um alto sucesso reprodutivo, é de se esperar que, indiretamente, o sucesso reprodutivo de seus pais também seja alcançado. Contudo, genes da casta reprodutiva devem ser aptos para oscilarem entre a razão sexual ótima de rainhas e de operárias, pois destas últimas depende também o sucesso reprodutivo de machos e rainhas.

mente durante todo ano, com uma maior produção no mês de fevereiro, março e maio.

3º) O maior sucesso reprodutivo de rainhas e machos ocorreu em épocas diferentes.

4. RESUMO E CONCLUSÕES

Os resultados obtidos permitiram concluir que:

1º) As células do centro do favo de *Melipona quadrifasciata* possuem menos alimento que as da periferia, e o nascimento de machos ocorre preferencialmente no centro, ao passo que o das rainhas se dá na periferia.

2º) Os meses de maior nascimento de machos corresponderam a junho, julho, agosto e outubro, enquanto que rainhas nascem constantemente durante todo ano, com uma maior produção no mês de fevereiro, março e maio.

3º) O maior sucesso reprodutivo de rainhas e machos ocorrem em épocas diferentes.

BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R.D. & SHERMANN, P.W. Local mate competition and parental investment in social insects. *Science*, 196:494-500, 1977.
- BEIG, D. The production of right colonies of *Trigona* (*Scaptotrigona*) *postica*. *J. Apicul. Res.*, 11(1):33-39, 1972.
- BEIG, D.; BUENO, O.C.; MÜLLER, T.J. Determinação do tamanho do alvéolo de cria, da quantidade do alimento, do tamanho do ovo e sua relação com o sexo da abelha *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. (HYM., APIDAE). *Ciência e Cultura*, 34(7):853, 1982.
- BUSCHINI, M.L.T. *Determinação das castas em Trigona spinipes* (Fab. 1793) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae, Trigonini): *Influência da alimentação e do hormônio juvenil*. Viçosa, M.G., UFV, 1993. 64p. (Tese M.S.).
- BOOMSMA, J.J. & GRAFEN, A. Intraspecific variation and sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution*, 44(4):1026-1034, 1990.
- CAMARGO, C.A. *Aspectos da reprodução dos Apídeos sociais*. Ribeirão Preto, FMRP, 1972a. 63p. (Tese M.S.).
- CAMARGO, C.A. Determinação de castas em *Scaptotrigona postica* Latreille (Hymenoptera, Apidae). *Rev. Bras. Biol.*, 32(3):133-138, 1972b.

CAMARGO, C.A. Determinação do sexo e controle da reprodução em *Melipona quadrifasciata* Lep. (Hymenoptera, Apidae). Ribeirão Preto, S.P., FMRP, 1976. 146p. (Tese D.S.)

CASATILO, C. Estudos adicionais sobre os zangões de *Trigona (Pseudotrigona) spinipes* (Hym., Apidae). *Ciência e Cultura*, 23:273, 1971.

CAMPOS, L.A.O. Determinação de castas no gênero *Melipona* (Hymenoptera, Apidae). Papel do hormônio juvenil. Ribeirão Preto, S.P., FMRP, 1975. 44p. (Tese M.S.)

CAMPOS, L.A.O. Determinação do sexo nas abelhas. XIV. Papel do hormônio juvenil na determinação das castas na subfamília Meliponinae (Hymenoptera, Apidae). *Rev. Bras. Biol.*, 39(4):955-971, 1979a.

BIBLIOGRAFIA

CAMPOS, L.A.O. Determinação do sexo em abelhas. XV. Determinação das castas em *Purpuriscia cupira* (Hymenoptera, Apidae). Papel do hormônio juvenil. Ribeirão Preto, S.P., FMRP, 1979b.

ALEXANDER, R.D. & SHERMANN, P.W. Local mate competition and parental investment in social insects. *Science*, 196:494-500, 1977.

BEIG, D. The production of males in queenright colonies of *Trigona (Scaptotrigona) postica*. *J. Apicul. Res.*, 11(1):33-39, 1972.

BEIG, D.; BUENO, O.C.; MÜLLER, T.J. Determinação do tamanho do alvéolo de cria, da quantidade do alimento, do tamanho do ovo e sua relação com o sexo da abelha *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lep. (HYM., APIDAE). *Ciência e Cultura*, 34(7):853, 1982.

BUSCHINI, M.L.T. Determinação das castas em *Trigona spinipes* (Fab. 1793) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae, Trigonini): Influência da alimentação e do hormônio juvenil. Viçosa, M.G., UFV, 1993. 64p. (Tese M.S.).

BOOMSMA, J.J. & GRAFEN, A. Intraspecific variation ant sex ratios and the Tivers-Hare hypothesis. *Evolution*, 44(4):1026-1034, 1990.

CAMARGO, C.A. Aspectos da reprodução dos Apídeos sociais. Ribeirão Preto, FMRP, 1972a. 63p. (Tese M.S.)

CAMARGO, C.A. Determinação de castas em *Scaptotrigona postica* Latreille (Hymenoptera, Apidae). *Rev. Bras. Biol.*, 32(1):133-138, 1972b.

- CAMARGO, C.A. *Determinação do sexo e controle de reprodução em Melipona quadrifasciata Lep. (Hymenoptera, Apidae)*. Ribeirão Preto, S.P., FMRP, 1976. 140p. (Tese D.S.)
- CAMILLO, C. Estudos adicionais sobre os zangões de *Trigona (Friesella) schrottkyi* (Hym., Apidae). **Ciência e Cultura**, 23:273, 1971.
- CAMPOS, L.A.O. *Determinação de castas no gênero Melipona (Hymenoptera, Apidae). Papel do hormônio juvenil*. Ribeirão Preto, S.P., FMRP, 1975. 44p. (Tese M.S.).
- CAMPOS, L.A.O. Determinação do sexo nas abelhas. XIV. Papel do hormônio juvenil na diferenciação das castas na subfamília Meliponinae (Hymenoptera, Apidae). **Rev. Bras. Biol.**, 39(4):965-971, 1979a.
- CAMPOS, L.A.O. Determinação do sexo em abelhas. XII. Determinação das castas em *Partamona cupira* (Hymenoptera, Apidae). Papel do hormônio juvenil. **Ciência e Cultura**, 31(1):65-70, 1979b.
- CAMPOS, L.A.O. & COSTA, M.A. Determinação do sexo em abelhas XXVIII. Determinação das castas em *Schwarziana quadripunctata* (Hymenoptera, Apidae). **Rev. Bras. Biol.**, 49(4):999-1001, 1989.
- CAMPOS, L.A.O.; VELTHUIS, F.M.; VELTHUIS-KLUPPEL, H.H.W. Juvenile hormone and caste determination in a stingless bee. **Naturwissenschaften**, 2:98-99, 1975.
- CANE, J.H. Estimation of bee size using intertegular span (Apoidea). **J. Kansas Entom. Soc.**, 60(1):145-147, 1987.
- CHARNOV, E.L. *The theory of sex allocation*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 1982. 355p.
- CHARNOV, E. L.; LOS-DEN HARTOGH, R. L.; JONES, W. T.; VAN DEN ASSEM, J. Sex ratio evolution in a variable environment. **Nature**, 289:27-33, 1981.
- CONTEL, E.P.B. & MESTRINER, M.A. Esterase polymorphisms at two loci in the social bee. **J. Heredity**, 65:349-325, 1974.
- CONTEL, E.P.B. & KERR, W.E. Origin of males in *Melipona subnitida* estimated from data of an isozymic polymorphic system. **Genetica**, 46:271-277, 1976.

- CROZIER, R.H. Heterozigosity and sex determination in haplo-diploidy. *Amer. Nat.*, **105**(945):399-412, 1971.
- CRUZ, C.D. & REGAZZI, A.J. *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa, M.G., UFV, 1994, 390p.
- CUNHA, A.B. & KERR, W.E. A genetical theory to explain sex-determination by arrhenotokus parthenogenesis. *Forma e Function*, **1**(4):33-36, 1957.
- DA CUNHA, M.A.S. & CAMPOS, L.A.O. Desenvolvimento ovariano em operárias de *Frieseomelitta varia varia* (Lep. 1836) (Hymenoptera, Apidae). *Rev. Brasil. Biol.*, **53**(1):63-9, 1993.
- DA CUNHA, M.A.S.; GOMES, G.M.; CAMPOS, L.A.O. Desenvolvimento ovariano em operárias adultas de *Frieseomelitta silvestri languida* (Hym., Apidae) sob condições normais e de orfandade. *Ciência e Cultura*, **38**(10):1725-1731, 1986.
- DRUMMOND, M.S. *Aspectos bionômicos e eto-evolutivos da vespa Zethus (Zethoides) miniatus Saussure, 1858 (Hymenoptera, Eumenidae)*. Ribeirão Preto, S.P., FFCLRP, 1986. 162p. (Tese M.S.).
- FISHER, R.A. *The genetical theory of natural selection*. Oxford, Clarendon Press. 1930. 272p.
- GOLDSCHMIDT, R. The influence of the cytoplasm upon gene-controlled hereditary. *Amer. Natur.*, **68**: 5-23, 1943.
- HAMILTON, W.D. The genetical theory of social behavior, I, II. *J. Theor. Biol.*, **7**:1-52, 1964.
- HAMILTON, W.D. Extraordinary sex ratios. *Science*, **156**:477-488, 1967.
- HAMILTON, W.D. Wigless and fighting males in fig wasps and other insects. In: BLUM, M.S. & BLUM, N.A. (ed.) *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Ney York, Academic Press, 1979. p. 167-220.
- KERR, W.E. Formação de castas do gênero *Melipona* (Illinger, 1806). *An. da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"*, **5**:181-276, 1946.
- KERR, W.E. Estudos sobre o gênero *Melipona*. *An. Esc. Sup. Agric. "Luiz de Queiroz"*, **5**: 181-276, 1948.

- KERR, W.E. Genetic determination of castes in the genus *Melipona*. *Genetics*, 35:143-152, 1950.
- KERR, W.E. Multiple alleles and genetic load in bees. *J. Apic. Res.*, 6(2): 61-64, 1967.
- KERR, W.E. Some aspects of the evolution of social bees (Apinae). *Evol. Biol.*, 3(4):119-175, 1969.
- KERR, W.E. Genética da determinação do sexo em abelhas X. Programação da atividade dos genes determinadores de sexo e casta. In: 3º CONGRESSO BRASILEIRO DE APICULTURA, Piracicaba, 1974a. *Anais...* Ribeirão Preto: Ellos, 1975. p.179-190.
- KERR, W.E. Advances in cytology and genetics of bees. *Ann. Rev. Ent.*, 19: 253-267, 1974b.
- KERR, W.E. & KRAUSE, W. Contribuição para o conhecimento da bionomia dos Meliponini. *Deusernia*, 1(15):275-282, 1950.
- KERR, W.E. & NIELSEN, R. A. Evidences that genetically determined *Melipona* can become workers. *Genetics*, 54(3): 859-866, 1966.
- KERR, W.E. & NIELSEN, R.A. Sex determination in bees (Apinae). *J. Apic. Res.*, 6(1):3-9, 1967.
- KERR, W.E.; SAKAGAMI, S.F.; ZUCCHI, R.; ARAÚJO, V.P.; CAMARGO, J.M.F. Observações sobre arquitetura de ninhos e comportamento de algumas espécies de abelhas sem ferrão das vizinhanças de Manaus, Amazonas (Hymenoptera, Apoidea). *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 5:255-309, 1967.
- MAYNARD SMITH, J. *The evolution of sex*. Cambridge, London, New York, Melbourne, Cambridge University Press, 1978. 222p.
- MICHENER, C.D. *The social behavior of the bees*. Massachusetts Cambridge, Belknap Press, 1974. 404p.
- MOURE, J.S. & KERR, W.E. Sugestões para a modificação da sistemática do gênero *Melipona* (Hymen.-Apoidea). *Deusernia*, 1(2):5-129, 1950.
- NIJHOUT, H.F. & WHEELER, D.E. Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphisms. *The Quart. Rev. of Biol.*, 57(2):109-133, 1982.

- NOGUEIRA-NETO, P. *A criação de abelhas indígenas sem ferrão*. São Paulo. Coleção Chácaras e Quintais, 1970. 365p.
- PAGE JR., R.E.; ROBINSON, G.E.; CALDERONE, N.W.; ROTHENBUHLER, W.C. *Genetic structure, division of labor, and the evolution of insect societies*. MICHAEL, D.B. & ROBERT JR., E.P. (eds.) *The genetics of social evolution*. Westview Press, Boulder, San Francisco, London, 1989, p.15-30.
- QUELLER, C.D. Worker control of sex ratios and selection for extreme multiple mating by queens. *Am. Nat.*, **142**(2):346-351, 1993.
- RIS, H. & KERR, W.E. Sex determination in honey bee. *Evolution*, **6**:244-245, 1952.
- SILVA, D.L.N.; ZUCCHI, R.; KERR, W.E. Biological and behavioral aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Anim. Behav.*, **20**:123-131, 1972.
- SILVA, D.L.N. Estudos bionômicos em colônias mistas de Meliponinae (Hymenoptera, Apoidea). *Bolm. Zool. Univ. S. Paulo*, **2**:7-106, 1977.
- TAMBASCO, A.J. Processo reprodutivo em *Melipona quadrifasciata* e seu impacto na população geneticamente ativa. *Ciência e Cultura*, **23**:104-105, 1971.
- TRIVERS, R.L. *Social evolution*. Ed. Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park, California, 1985. 462p.
- TRIVERS, R.L. & HARE, H. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science*, **191**:249-263, 1976.
- VELTHUIS, H.H.W. & VELTHUIS-KLUPPELL, F.M. Caste differentiation in a stingless bee, *Melipona quadrifasciata* Lep., influenced by juvenile hormone application. *Entomol.*, **78**(1):81-94, 1975.
- WARREN, J.H. Labile sex ratios in wasps and bees. *Bio Science*, **37**(7):498-506, 1987.
- WHITING, P.W. Sex-determination and reproductive economy in *Habrobacon*. *Genetics*, **24**: 110-111, 1939.
- WHITING, P.W. Multiples alleles in complementary sex-determination of *Habrobacon*. *Genetics*, **28**(5):365-382, 1943.

- WILLE, A. & MICHENER, C.D. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae). **Rev. Biol. Tropical**, 219(1):1-278, 1973.
- WILLIAMS, G.C. *Sex and evolution*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 1975. 200p.
- WILSON, E.O. *Sociobiology*. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press, 1975. 697p.
- WRIGHT, S. Inbreeding and homozygosis. **Proc. Natn. Acad. Sci. U.S.A.**, 19:411-420, 1933.
- ZUCCHI, R.A. *Aspectos etológico-evolutivos da bionomia dos Meliponinae (Hymenoptera, Apidae)*. Ribeirão Preto, FFCLRP, 1977. 204p.(Tese Livre Docência).

515.7930436 2574a 1995 ex.1
 S. R. 82.725

Aspectos da reprodução de
 Melipona truncaticeps (Hym-
 enoptera, Apidae)

29 ABR 1996 26900M

03 JUN 1996 26900M

27 JUN 1996 26900M

JULY 4

515.7930436

2574a

1995

ex.1

S. R. 82.725