

A genética da organização social das abelhas



Leonardo Campana¹, Larissa Daniela Ribeiro de Souza¹, Klaus Hartfelder^{1,2}

¹Departamento de Genética, FMRP, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP

²Departamento de Biologia Celular e Molecular e Bioagentes Patogênicos, FMRP, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP

Autor para correspondência - Leonardo.campana@usp.br

Palavras-chave: *Apis mellifera*, insetos sociais, seleção por parentesco, conflitos reprodutivos, sociobiologia, castas

Este texto introduz alguns conceitos centrais da Genética dos insetos sociais, como o altruísmo, a determinação do sexo e das castas e os conflitos reprodutivos da organização social. Partindo do organismo modelo *Apis mellifera*, popularmente chamada de abelha europeia, as abelhas sem ferrão foram colocadas em foco, por dois motivos: primeiro, por serem as abelhas sociais nativas dos Neotrópicos, com grande diversidade biológica e importância como polinizadores; segundo, para chamar atenção ao centenário de um dos grandes geneticistas brasileiros, o Prof. Dr. Warwick Estevam Kerr, que realizou muitos estudos sobre a genética das abelhas.

A importância das abelhas

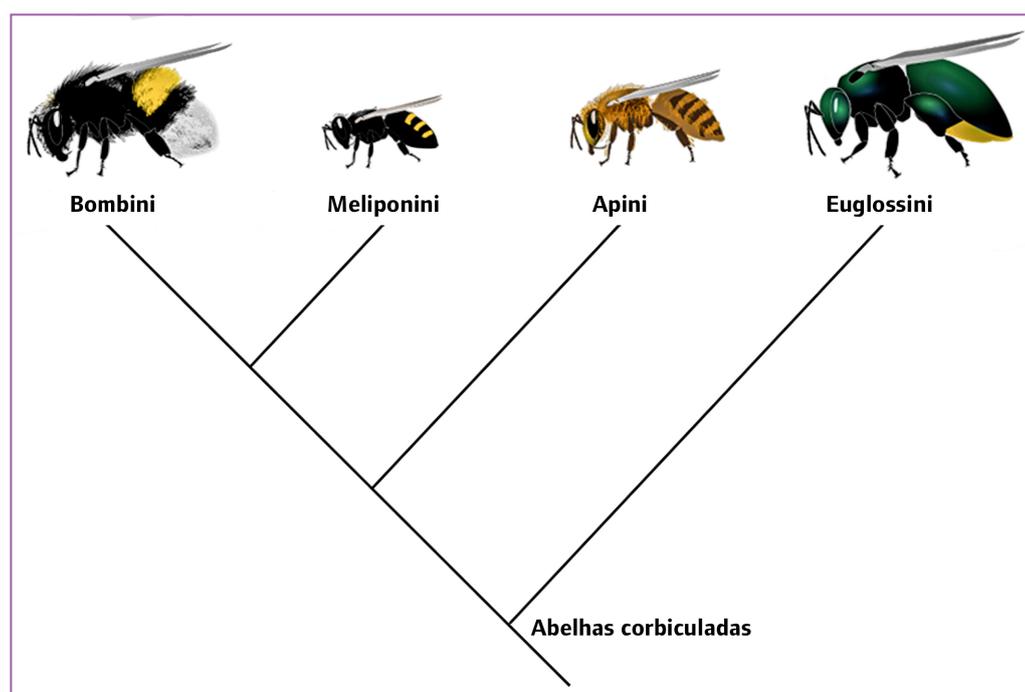
As abelhas são um verdadeiro patrimônio da humanidade devido aos importantes serviços ecossistêmicos que prestam como polinizadoras da flora nativa e da maioria dos cultivos que chegam às nossas mesas. Também são a fonte de importantes produtos naturais, especialmente o mel, a cera e o própolis, utilizados pela humanidade desde os tempos longínquos. As abelhas pertencem à ordem Hymenoptera, que compreende também as vespas e as formigas. Uma característica que distingue as abelhas dos demais himenópteros é a sua dependência de pólen floral como fonte de proteína quase exclusiva em sua alimentação. A superfamília Apoidea abrange,

além de algumas famílias de vespas, todas as abelhas (Anthophila). Dentro das Anthophila, a família Apidae é a maior, com mais de 6 mil espécies, na maioria de estilo de vida solitária, isto é, cada fêmea produz e mantém o seu próprio ninho, sem ajuda de operárias. Um estilo de vida social, pelo menos incipiente, é encontrado em algumas espécies de Halictidae, mas surgiu principalmente entre as abelhas corbiculadas da família Apidae. As abelhas corbiculadas, que apresentam nas pernas traseiras uma corbícula, aparato especializado para transporte de pólen, se dividem em quatro tribos, as Apini (abelhas melíferas), Meliponini (abelhas sem ferrão), Bombini (mamangavas) e Euglossini (abelha das orquídeas) (Figura 1). Notadamente, a espécie mais conhecida é a “abelha europeia” (*Apis mellifera* L., Apini), um organismo modelo em estudos sobre socialidade de insetos.

Tribo - Nível de classificação taxonômica habitualmente posicionado entre os níveis de subfamília e gênero.

Figura 1.

As quatro tribos das abelhas corbiculadas. As quatro espécies representam exemplarmente as mamangavas (Bombini), cuja organização é classificada como primitivamente eussocial, as abelhas sem ferrão (Meliponini), as abelhas melíferas (Apini), que são altamente eussociais, e as abelhas das orquídeas (Euglossini), estas tendo um estilo de vida solitário ou facultativamente social. Nos Neotrópicos, os Meliponini possuem o maior número de espécies (mais que 400 em 31 gêneros), os Bombini são representados por cerca de 60 espécies e os Euglossini com mais que 200 espécies em 5 gêneros. Já as Apini não são nativas das Américas, mas com a intensa introdução de *Apis mellifera* nos últimos dois séculos, são hoje um componente importante da fauna apícola. A árvore filogenética representada é atualmente a mais aceita. (Agradecemos ao Dr. Douglas Elias Santos pela disponibilização dos desenhos das espécies).



São inúmeros os motivos que fazem das abelhas um objeto de interesse, tanto para aplicações práticas (utilização de seus produtos naturais e serviço de polinização), quanto acadêmico. “*The Feminine Monarchie*” de Charles Butler (1571-1647), que teve a sua primeira edição publicada em 1609, foi um dos livros que reuniu esses dois aspectos. Escrito no idioma inglês, é considerado o primeiro livro que fornece, de forma sistematizada, informações sobre a apicultura. Na obra, Butler afirmou que as colônias de *A. mellifera* são lideradas por uma abelha rainha ao invés de um governante do sexo masculino, conforme dizia a saga popular – é possível até imaginar se a afirmação do Butler sobre a “monarquia feminina” nas abelhas foi influenciada pelo fato de o livro ter sido escrito durante o reinado da rainha Elizabeth I da Inglaterra.

Os machos (também chamados de zangões) compõem apenas uma pequena porção de indivíduos dentro da colônia, e a sua principal função é de se acasalar com as “princesas” (as rainhas virgens). Todos os demais indivíduos da colônia são fêmeas, divididas em duas castas, a rainha e as operárias, que apresentam diferenças comportamentais, fisiológicas e morfológicas muito marcantes. A rainha detém o monopólio reprodutivo na colônia, sendo significativamente mais fértil e mais longa que as operárias. Já estas realizam todas as demais tarefas necessárias para a manutenção e crescimento da colônia, como cuidar da cria e buscar alimento. Além de possuir um aparelho reprodutor muito menor que as rainhas e, assim, serem parcialmente ou totalmente estéreis, possuem glândulas de cera e pernas especificamente adaptadas para a coleta e transporte do pólen.

Os insetos sociais – um dilema para Darwin

O que distingue os insetos sociais dos demais é que estes formam uma verdadeira sociedade na qual os indivíduos interagem de forma cooperativa, visando um bem comum, a reprodução da organização em colônia. En-

quanto na maioria das espécies de abelhas as fêmeas se reproduzem de forma não social, solitária, o fenômeno da sociabilidade apresenta um espectro contínuo, sendo que as diferentes espécies de abelhas podem apresentar um grau de organização mais ou menos social. As categorizações e subdivisões mais comuns são: facultativamente social, primitivamente eussocial e altamente eussocial. Neste ponto vale lembrar que em mais de 90% das espécies, as fêmeas apresentam um modo de vida solitário, suscitando assim questões sobre o porquê da transição de um comportamento solitário para o social. Qual seria a vantagem?

Essa pergunta emerge do fato de que Charles Darwin (1809-1882), na sua teoria da Seleção Natural, teve grande dificuldade em explicar o motivo pelo qual um indivíduo passaria, de forma altruísta, vantagens reprodutivas a outro em detrimento da sua própria capacidade reprodutiva ou, em outros termos, diminuiria o seu próprio *fitness*. No capítulo 7 da “Origem das Espécies”, o próprio Darwin considerou que os insetos sociais apresentam um dos maiores desafios para a universalidade da sua teoria da Evolução por Seleção Natural. Entretanto, esse aparente dilema se resolveu 100 anos mais tarde, dentro do contexto da teoria da seleção por parentesco (*kin selection theory*), também conhecida como teoria de *inclusive fitness*, proposta em 1964 pelo biólogo inglês William D. Hamilton (1936-2000).

Hamilton esteve pela primeira vez no Brasil em 1964, na Universidade Estadual Paulista (UNESP) - Rio Claro, sendo recebido pelo Dr. Kerr. Aqui no Brasil, Hamilton coletou dados e finalizou dois dos seus mais importantes trabalhos sobre a evolução do comportamento social, contribuindo de forma substancial para a Teoria da Evolução proposta por Darwin. Hamilton propôs a seguinte formulação:

$$r \times B > C,$$

em que *r* é o coeficiente de parentesco, *B* o benefício em unidades de *fitness* recebidos de outro indivíduo por meio de atos altruístas, e *C*, o custo em termos de redução do *fitness* individual/direto para o altruísta.

Fitness - sucesso reprodutivo de um organismo, ou seja, a sua capacidade de deixar descendentes saudáveis e férteis na próxima geração. Em textos em português, *fitness* é frequentemente traduzido como *valor adaptativo*. Entretanto, em textos em inglês existe também o termo *adaptive value*, mas este significa o efeito ou contribuição que um caráter biológico (morfológico, fisiológico ou comportamental) tem sobre a/o *fitness* (sucesso reprodutivo) de um organismo. É devido a essa ambiguidade no significado do termo valor adaptativo na língua portuguesa que, no atual texto, preferimos usar o termo *fitness*.

O teorema preconiza que alelos que promovem um comportamento altruísta aumentariam em frequência quando o benefício recebido, multiplicado pelo fator de parentesco, é maior que o custo de *fitness* para quem realizou o ato altruísta. Dito isso, ao longo das gerações, os alelos de genes que promovem um comportamento altruísta seriam mantidos, fixando essa característica na população. Em suma, o grau de parentesco genético entre indivíduos influenciaria na probabilidade de surgirem atos de altruísmo e, assim, geraria associações entre indivíduos aparentados. Entretanto, a raridade de espécies que apresentam de fato um estilo de vida social indica que outros fatores são necessários para facilitar a evolução social. Nesse contexto, o sistema haplodiploide da determinação do sexo dos himenópteros pode ser considerado um dos fatores facilitadores.

A haplodiploidia e as suas consequências na sociabilidade dos insetos

Nos Hymenoptera, a determinação do sexo segue o sistema haplodiploide, em que as fêmeas são diploides (2n), nascidas de ovos fertilizados, enquanto os machos são haploides (n), oriundos de ovos não-fertilizados. No entanto, sabe-se que a fertilização do óvulo por um espermatozoide não é, por si só, o que determina o sexo, sendo que já foi documentado em *A. mellifera* a existência de machos diploides. Com isso, foi proposto um sistema chamado de determinação complementar do sexo (*Complementary Sex Determination, CSD*), que depende de um locus *csd*, que é multialélico, no qual os indivíduos heterozigóticos são fêmeas, enquanto os indivíduos hemizigóticos são machos. Em caso de homozigose no locus *csd*, os indivíduos são machos diploides. Estes são rara-

mente observados na natureza em razão da sua baixa viabilidade e baixa capacidade reprodutiva. Deste modo, garantindo o sucesso reprodutivo das colônias, existe uma pressão seletiva muito forte contra machos diploides. Tal fato explica o número alto de alelos diferentes no locus *csd* (15), gerado por uma forte seleção positiva (divergente), uma vez que o aumento do número de alelos *csd* na população diminui a probabilidade de termos uma homozigose indesejada neste locus.

Na cascata gênica da determinação do sexo de *Apis mellifera* (Figura 2), a proteína Csd não é funcional quando produzida por apenas um alelo (em indivíduos hemizigóticos), ou a partir de dois alelos iguais (em indivíduos homozigóticos). Nesses casos a via de determinação do sexo segue para o desenvolvimento de machos. Ao contrário, quando produzida pela combinação de dois alelos diferentes (indivíduos heterozigóticos), a proteína Csd é funcional e leva ao **splicing alternativo** do RNA transcrito do gene *feminizer* (*fem*). A presença ou não de uma proteína Fem funcional define o padrão de *splicing* dos transcritos do gene *doublesex* (*dsx*), que é o passo final na determinação genética do sexo. Em fêmeas, o *splicing* alternativo gera transcritos que serão traduzidos na isoforma proteica Dsx^F. Já nos machos, com a ausência de Fem, é produzida a **isoforma** proteica Dsx^M. Funcionalmente, as duas isoformas da proteína Dsx atuam como fatores de transcrição que ativam a expressão de genes subsequentemente responsáveis pelo dimorfismo dos fenótipos sexuais (Figura 2).

Em termos moleculares, apenas em *A. mellifera* o gene *csd* foi caracterizado como responsável pela determinação do sexo. Nos genomas das outras abelhas, incluindo as abelhas sem ferrão, um **ortólogo** do gene *csd* não foi identificado. Acredita-se que o gene *csd* tenha surgido no gênero *Apis* a partir de uma duplicação de *fem*. O gene *fem*, por sua vez, é evolutivamente conservado, e a sua expressão foi detectada em diferentes fases da vida das abelhas, desde estágios larvais até em adultos.

Splicing alternativo - também chamado de recomposição alternativa, é o processo em que são produzidos RNAs mensageiros diferentes a partir de um transcrito primário (pré-mRNA). Ver também a entrada isoformas.

Isoforma - diferentes formas de proteína geradas a partir de um único gene. O principal processo que gera isoformas é o *splicing* alternativo do transcrito primário (pré-RNA mensageiro) deste gene. O *splicing* alternativo gera RNAs mensageiros maduros que diferem na sequência e/ou composição dos éxons e, assim, podem resultar em diferentes proteínas a partir de um único gene.

Ortólogos - são genes presentes em espécies diferentes que descenderam de um ancestral comum. Devido à sua história evolutiva comum, esses genes apresentam alto grau de similaridade entre si nas suas sequências de aminoácidos.

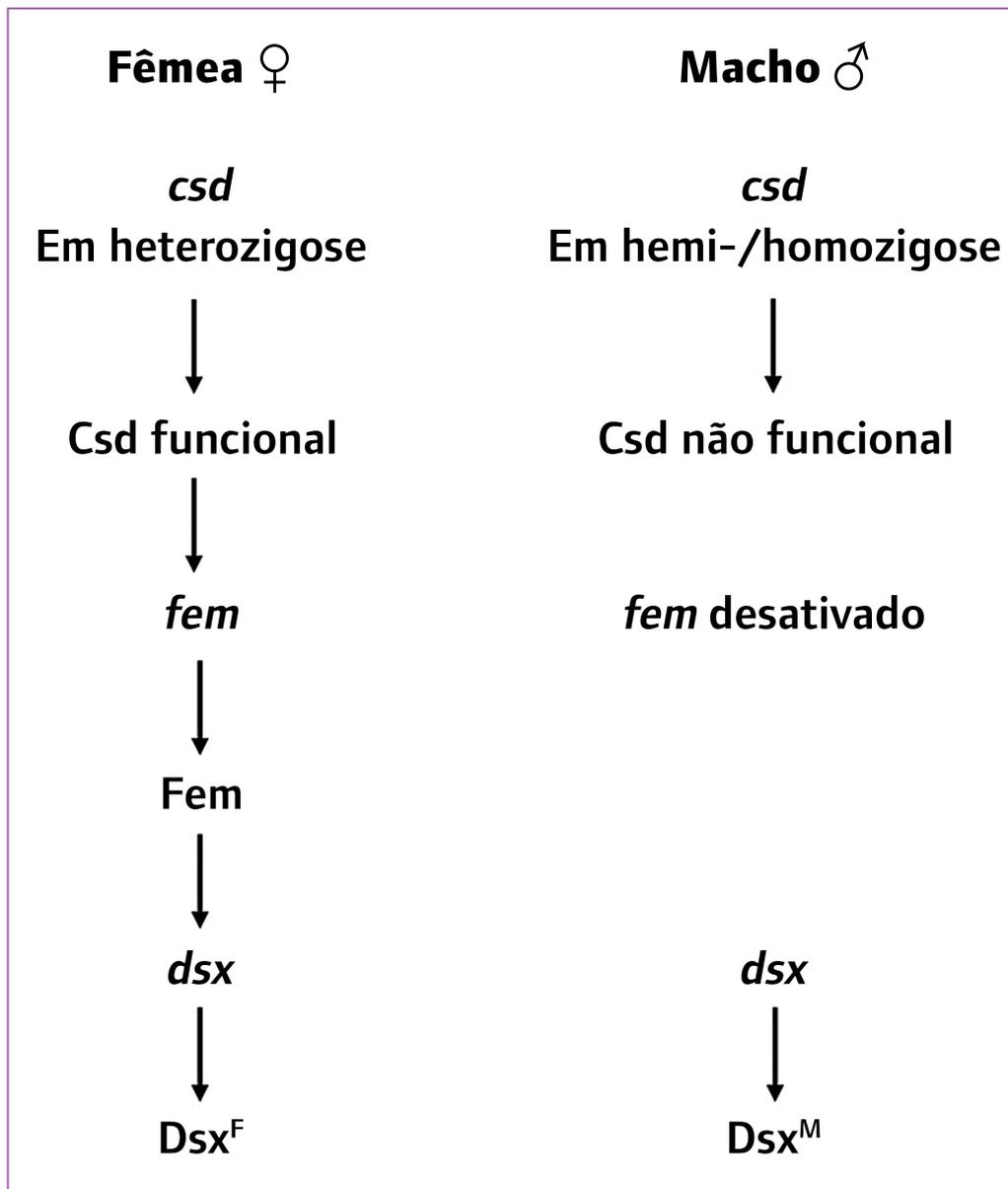


Figura 2. Cascata gênica da determinação do sexo em *Apis mellifera*. A cascata inicia com a combinação dos alelos do gene *complementary sex determiner* (*csd*), que define o padrão da recomposição (*splicing*) dos transcritos do gene *feminizer* (*fem*). Uma isoforma funcional da proteína Fem resulta no *splicing* do transcrito do gene *doublesex* (*dsx*), gerando a proteína Dsx^F, um fator de transcrição que define o fenótipo da abelha como sendo uma fêmea (rainha ou operária). Na ausência de uma proteína Fem funcional, o transcrito *dsx* gera a proteína Dsx^M, que é o fator de transcrição que define o fenótipo como sendo de zangão. A alteração na grafia dos mesmos termos segue a norma de nomenclatura da Genética, sendo em itálico/letra minúscula quando se refere ao gene, e em letra não itálico/maiúscula quando se refere à proteína, como produto final do gene. A representação gráfica da cascata gênica foi baseada no artigo de GEMPE et al. (2009), listado em "Para saber mais".

Determinação de castas em abelhas melíferas

A maioria das espécies de abelhas eussociais possuem a forma de determinação de castas não genética, baseada na alimentação da cria. As larvas de *A. mellifera* são alimentadas constantemente durante o desenvolvimento larval, e todas as larvas do sexo feminino têm o potencial de desenvolverem-se, alternativamente, em uma operária ou em uma rainha. Essencialmente, o seu fenótipo definitivo, ou destino de casta, depende da qualidade e da

quantidade da dieta recebida durante a fase larval de crescimento. Tal depende inicialmente do tipo de **célula de cria** onde o ovo foi posto, sendo que as rainhas se desenvolvem em células grandes, as realeiras, e as operárias em células pequenas.

O alimento fornecido às larvas que se tornarão rainhas é conhecido como geleia real, sendo uma secreção das glândulas hipofaríngeas e mandibulares localizadas na cabeça das operárias nutridoras. Já as larvas que se tornarão operárias também recebem produtos secretados destas glândulas nas fases iniciais de desenvolvimento, entretanto com menor concentração de açúcares. No penúl-

Célula de cria - estruturas nos ninhos onde a abelha rainha ovipõe seus ovos. Em cada célula de cria a larva que eclodiu do ovo se desenvolve antes de se tornar adulta. Frequentemente, as células de cria formam um favo.

timo estágio larval, contudo, ocorre uma mudança bem marcante na dieta que, a partir desse momento, é composta de mel e pólen adicionados às secreções glandulares. Além do tipo de alimento distinto entre larvas de rainhas e operárias, a quantidade também difere. As larvas de rainhas recebem muito mais alimento do que as larvas de operárias. Assim, durante o desenvolvimento larval, por meio do regime alimentar, o destino da casta se torna gradualmente fixado, especialmente no último (quinto) estágio larval. Antes disso, larvas inicialmente criadas em células de operárias podem ser transferidas para células realeiras artificiais, onde são então alimentadas com geleia real e se tornam rainhas. Esse processo, chamado de enxertia, permite que o apicultor crie grande quantidade de rainhas a partir de matrizes geneticamente selecionadas.

Determinação de castas em abelhas sem ferrão

As abelhas sem ferrão (Meliponini) têm um estilo de vida altamente eussocial, e nas Américas possuem mais de 400 espécies. Também ocorrem nas outras regiões tropicais e subtropicais do mundo, mas com menor número de espécies. As abelhas sem ferrão apresentam um modo de determinação das castas diferente de *Apis*. Enquanto as larvas de *A. mellifera* são constantemente alimentadas ao longo da fase larval (alimentação progressiva), as larvas dos Meliponini crescem dentro de um ambiente fechado, em uma célula de cria que recebeu uma quantidade definida de alimento larval antes da oviposição. Este processo é denominado POP (*Provisioning Oviposition Process*), que consiste em uma série de comportamentos coordenados e ritualizados entre as operárias nutridoras e a rainha. Primeiramente, as operárias constroem as células de cria e, em seguida, as enchem de alimento larval, que é uma mistura de secreções glandulares, mel e pólen. Logo depois, a rainha chega na cena e deposita um ovo em cada célula provisionada com alimento. A célula é então imediatamente fechada pelas operárias e somente aberta quando a abelha

adulto emerge. A maioria dos gêneros de abelhas sem ferrão que possuem determinação de castas por meio da alimentação apresenta dois tipos de células de cria. As rainhas são criadas nas células realeiras, de tamanho grande (dependendo da espécie de até 10 mm de altura) e provisionadas com grande quantidade de alimento, enquanto as operárias e machos são criados em células de tamanho menor (4,5 mm a 5,5 mm de altura) e com menor quantidade de alimento.

Já o gênero *Melipona*, representado por espécies popularmente conhecidas como uruçú, mandaçaia e outras, apresenta um mecanismo de determinação de castas com forte evidência de uma contribuição genética, e não apenas alimentar. Na primeira metade do século XX, no seu doutorado na ESALQ (USP), o Dr. Kerr observou que cerca de 25% das fêmeas que nasciam em colônias de *Melipona* eram rainhas. Frente ao fato de que todas as células de cria são iguais em tamanho, e sendo geneticista, essa porcentagem o fez sugerir que a proporção entre as duas castas seguia um padrão de segregação de genética Mendeliana, em que as rainhas seriam heterozigóticas em dois loci, cada um com dois alelos (Aa e Bb). Assumindo que todas as rainhas são heterozigóticas, do genótipo Aa|Bb, supõe-se que elas produzem quatro tipos de gametas: AB, Ab, aB e ab. Como os machos de abelhas são haploides e as rainhas virgens de abelhas sem ferrão copulam somente com um único macho no começo da sua vida adulta, a combinação de gametas que resultaria no genótipo Aa|Bb teria uma frequência de 25%, que se aproxima muito da taxa observada nas crias fêmeas das colônias.

O papel dos hormônios e de fatores epigenéticos no desenvolvimento das castas

Sabe-se que a alimentação larval diferencial influencia na atividade do sistema endócrino

das abelhas. O hormônio juvenil (HJ), produzido pelos *corpora allata* (CA), anexos do cérebro, e o hormônio ecdisona, produzido nas glândulas protorácicas, coordenam criticamente os processos da muda e metamorfose dos insetos. Não seria de se estranhar que esses dois hormônios possam também desempenhar papéis importantes na determinação das castas dos insetos sociais. Com a disponibilização de hormônio juvenil sintético a partir do ano 1970, pesquisas demonstraram que a sua aplicação na cutícula de operárias de *A. mellifera* do penúltimo estágio larval levava ao desenvolvimento de adultos com fenótipo de rainha. Trabalhos subsequentes, quantificando as concentrações de HJ na hemolinfa (sangue) das operárias e rainhas, documentaram a importância fisiológica do HJ no desenvolvimento das castas, sugerindo que a alimentação das larvas de operárias com geleia real resulta em altos níveis de HJ na fase crítica de determinação das castas, culminando no desenvolvimento do fenótipo rainha.

Os primeiros experimentos com HJ em abelhas sem ferrão foram realizados já na década de 1970 na USP de Ribeirão Preto, pelo Dr. Lúcio de Oliveira Campos, sob orientação do Dr. Kerr. Esses experimentos logo demonstraram que, também em *Melipona*, o HJ induz a diferenciação de larvas em rainhas, independentemente do seu genótipo. Além de *Melipona*, outros gêneros de abelhas sem ferrão também apresentaram esse padrão de influência do HJ.

Entretanto, até a publicação do sequenciamento do genoma de *A. mellifera* em 2006, a busca por genes diferencialmente expressos em *Melipona*, que permitiriam testar a hipótese do genótipo Aa|Bb ainda era muito complicada. Mas já na década seguinte, as técnicas de **sequenciamento de nova geração (NGS)** e o desenvolvimento da bioinformática possibilitaram sequenciamento dos genomas de mais e mais espécies de abelhas, sendo que em 2015 foi disponibilizado o genoma de *Melipona quadrifasciata*.

Com essas novas ferramentas, foram retomados os temas já discutidos desde 1974, quan-

do o Dr. Kerr levantou a hipótese de que os genes em condições heterozigóticas promoveriam a síntese de HJ nas larvas, levando à expressão do fenótipo de rainha. Além disso, quando os genes de determinação do sexo em abelhas ficaram conhecidos, a sua participação na determinação das castas das abelhas sem ferrão, em especial no gênero *Melipona*, pôde ser investigada. Neste sentido, um trabalho realizado com *Melipona interrupta* mostrou que o gene *fem* apresenta maior expressão na fase de pupa das rainhas. Além disso, pupas que eram tratadas com HJ apresentavam uma maior expressão do gene *fem*. Enquanto é pouco provável que o gene *fem* seja um dos loci do modelo Aa|Bb, existem evidências de que esse gene participa como regulador na determinação dos sexos na fase embrionária e que, na fase larval, interage com **fatores epigenéticos** na determinação das castas.

A determinação das castas por meio de fatores ambientais, como o alimento larval, implicitamente sugere a participação de fatores epigenéticos neste processo e, em comparação com *Drosophila melanogaster*, os himenópteros possuem um repertório epigenético muito mais amplo e muito parecido com o dos vertebrados. Nos genomas dos himenópteros geralmente são encontrados os genes codificadores de quatro DNA metiltransferases (DNMTs), que são as enzimas responsáveis pela **metilação do DNA**. Dentre elas, a DNMT3 é responsável pela **metilação de novo** do DNA em resposta a estímulos ambientais, e experimentos com larvas de *A. mellifera*, nos quais o gene *dnmt3* foi silenciado por meio de **interferência por RNA (RNAi)**, resultaram em abelhas adultas com fenótipo predominante de rainha.

Em comparação com *A. mellifera*, os processos e mecanismos epigenéticos nas abelhas sem ferrão ainda são pouco conhecidos. Mas a partir dos genomas sequenciados, observou-se que *M. quadrifasciata* apresenta uma porcentagem similar a *A. mellifera* em termos de DNA potencialmente metilado no genoma, e em *M. scutellaris* foi demonstrado que existe hipermetilação do DNA nas pupas de operárias. As rainhas desta espécie, por sua

Fatores epigenéticos - fatores que levam a modificações potencialmente herdáveis na estrutura do DNA ou da cromatina, sem levar a alterações na sequência de nucleotídeos do DNA. As principais modificações epigenéticas são a metilação do DNA, modificações em histonas e a ligação de RNAs longos não codificadores.

Sequenciamento de nova geração (NGS) - O sequenciamento de nova geração (NGS) é uma tecnologia avançada que possibilita a leitura e análise rápida e eficiente das sequências nucleotídicas de amostras de DNA ou RNA. Diferentes da metodologia de sequenciamento tradicional pela metodologia Sanger, as metodologias NGS permitem o sequenciamento massivo em paralelo.

Metilação do DNA - adição de um grupo metil (CH₃) em bases do DNA, principalmente em citosina por meio de uma DNA metiltransferase. A metilação do DNA é um processo epigenético.

Interferência por RNA (RNAi) - técnica de biologia molecular usada para manipular experimentalmente os níveis de um RNA mensageiro (RNAm) ou do seu produto proteico por meio da síntese de um RNA dupla fita correspondente ao RNAm alvo. Após introdução na célula ou tecido, o RNA dupla fita ativa um complexo proteico (RISC) que causa a degradação do RNAm alvo. Dessa forma, a metodologia RNAi resulta na diminuição ou silenciamento (*knock-down*) da expressão de genes que são alvos de estudos de genômica funcional.

vez, apresentam maiores níveis nas marcas de histonas, em conjunto com maiores níveis de HJ na hemolinfa. Dessa forma, existem padrões epigenéticos diferentes entre as castas também nas abelhas sem ferrão, tornando a epigenética um campo fértil para pesquisas sobre a determinação das castas e na divisão do trabalho nas abelhas sociais.

Conflitos reprodutivos

Embora em insetos sociais haja uma marcante organização na divisão e especialização de tarefas dentro da colônia, a fertilidade não se restringe às rainhas. Especificamente nas abelhas sem ferrão, há situações em que as operárias também podem botar ovos. Estes ovos podem servir como alimento para a rainha (ovos tróficos) ou também podem ser reprodutivos, dando origem a machos, uma vez que as operárias não se acasalam.

Por outro lado, em espécies como *Frieso-melitta varia*, as operárias são totalmente estéreis, pois seus ovários passam por um processo de degeneração ainda na fase pupal. As circunstâncias nas quais as operárias botam ovos também são bastante variáveis. Em algumas espécies de abelhas sem ferrão, as operárias podem botar ovos mesmo na presença da rainha, enquanto em outras, somente na ausência dela. Em *A. mellifera*, as operárias botam ovos reprodutivos apenas na ausência da rainha. Essa variabilidade na capacidade e no modo reprodutivo das operárias pode, inclusive, culminar em diversos tipos de conflitos reprodutivos entre os membros da colônia.

Nos insetos sociais, existem dois tipos de modos de acasalamento das rainhas, o monândrico e o poliândrico. No primeiro, que é o mais comum, as rainhas se acasalam com apenas um macho no seu voo nupcial. Já no modo poliândrico, que é bem mais raro, elas se acasalam com mais de um macho, tipicamente de dois a cinco. Entretanto, no caso de *A. mellifera*, podem se acasalar com dez a vinte machos. Um efeito marcante da poliandria é a consequente redução da taxa

de parentesco genético entre as operárias da colônia, devido às diferentes descendências paternas (patrilinhas). Desse modo, este é notadamente um fator importante nos conflitos reprodutivos entre a rainha e as suas filhas (operárias) e também entre as próprias operárias.

No caso da reprodução sexual entre indivíduos diploides, que representam a maioria das espécies de animais, o grau de parentesco entre pais e filhos é $r = 0,50$ e entre irmãos também é $r = 0,50$. O r aqui representa a porção genômica (alélica) compartilhada entre os respectivos indivíduos. Já no caso de reprodução sexual em sistema haplodiploide, como é o caso dos himenópteros, no macho existe apenas um alelo para cada gene e, portanto, o macho transmite sempre o mesmo alelo para todas as suas filhas descendentes, sendo o $r = 1$. Já a rainha, que é diploide, sempre transmite, alternativamente, um dos dois alelos de cada gene para os seus descendentes (filhas e filhos) e, portanto, o coeficiente de parentesco entre ela e seus descendentes é $r = 0,50$. Em consequência disso, o grau de parentesco entre irmãs plenas (operárias e rainhas virgens) é $r = 0,75 [(1,0+0,50)/2]$. Todos os demais coeficientes de parentesco, no caso de haplodiploidia, seguem esse mesmo princípio.

Dito isso, a condição da monandria (Figura 3, parte superior) resulta em um coeficiente de parentesco alto entre as operárias (irmãs plenas, $r = 0,75$), enquanto o grau de parentesco com os seus irmãos machos (filhos da rainha) é de apenas $r = 0,25 (0,5/2)$. Já com seus próprios filhos, caso as operárias sejam reprodutivas, o coeficiente de parentesco é de $r = 0,50$; e de $r = 0,375$ com os filhos de suas irmãs completas (sobrinhos completos). Por sua vez, a rainha apresenta um grau de parentesco maior com os seus próprios filhos ($r = 0,50$) do que com os filhos das operárias (netos, $r = 0,25$). Desta forma, o elevado grau de parentesco entre operárias irmãs poderia, em princípio, promover a cooperação entre elas na criação de suas novas irmãs (filhas da rainha), ao invés do investimento na sua própria reprodução. Assim, na condição de monandria, a assimetria de parentesco

entre irmãs e irmãos gera um conflito genético de interesses apenas entre as operárias e a rainha sobre a produção dos machos da colônia.

Em contraste, no caso de acasalamentos poliândricos (Figura 3, parte inferior), um conflito surge também entre as próprias operárias, pois há na colônia uma mistura de irmãs

plenas ($r = 0,75$) e meias-irmãs ($r = 0,25$). Em consequência, as operárias seriam mais aparentadas dos seus próprios filhos do que dos seus sobrinhos completos ou dos meio-sobrinhos ($r = 0,125$). Tal as levaria a adotar uma conduta potencialmente nepotista, optando pela criação de seus próprios filhos e filhos da rainha ($r = 0,25$), ao invés dos seus meio-sobrinhos.

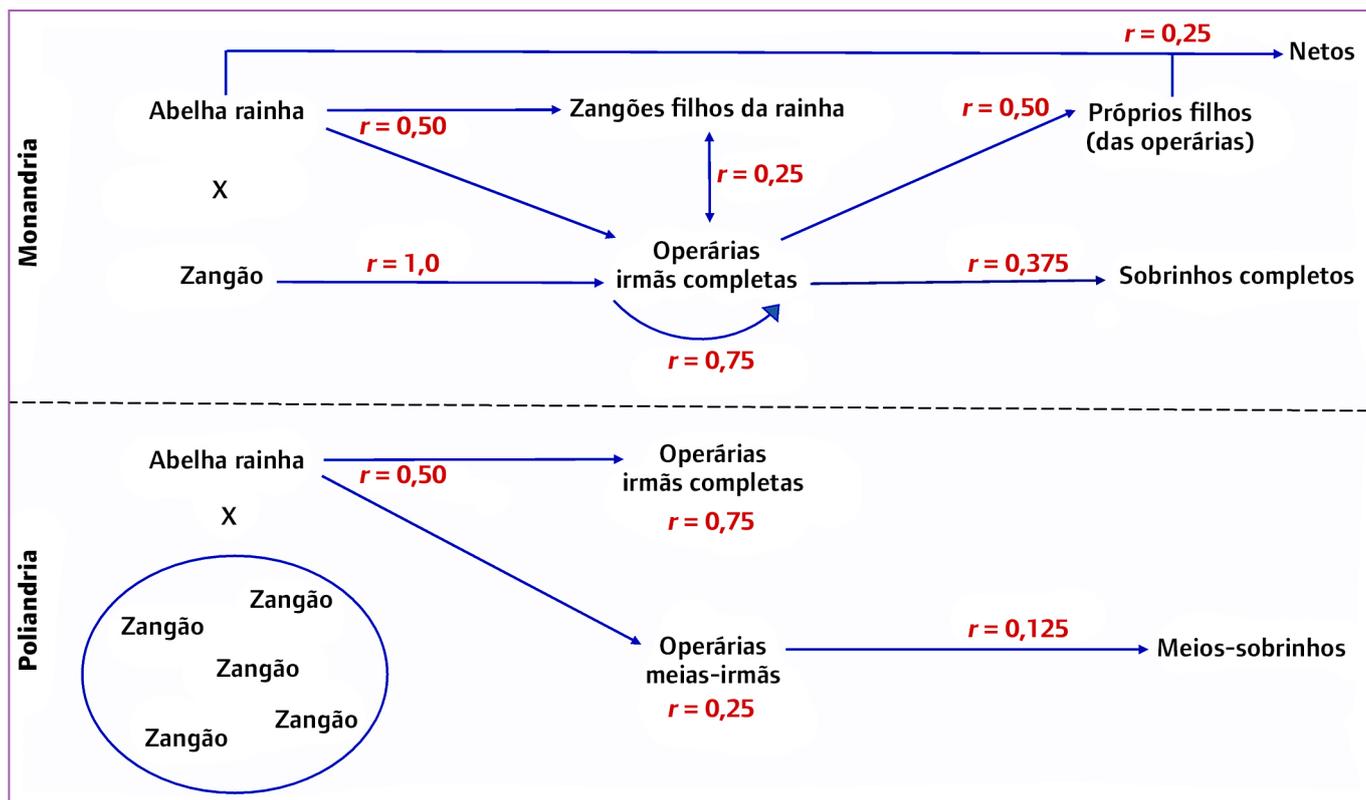


Figura 3. Representação esquemática dos graus de parentesco genético entre os membros de uma colônia de insetos sociais nos quais a rainha se acasalou com um único macho (monandria) ou com múltiplos machos (poliandria).

Esse comportamento menos cooperativo (não altruísta) entre as operárias pode implicar em grandes custos para o coletivo, uma vez que as operárias reprodutivas consomem recursos ao destinar energia para a reprodução e não só para a manutenção da colônia. Além disso, há a possibilidade de um excesso na quantidade de machos gerados e, conseqüentemente, uma diminuição da produtividade da colônia como um todo. Para resolver este conflito de interesses surgiram diversas estratégias. Em algumas espécies foram identificados mecanismos de coerção social por meio de agressão às operárias ovipositoras, ou mecanismos de “policiamento”, quando operárias removem seletivamente os ovos reprodutivos que não foram postos

pela rainha. Esta variabilidade no potencial reprodutivo das operárias e no comportamento das castas dentro dos diversos táxons de abelhas é particularmente instrutiva para pesquisas sobre a evolução de estratégias de histórias de vida no âmbito da sociabilidade.

Considerações finais

Neste texto introduzimos alguns conceitos centrais da Genética dos insetos sociais, como o altruísmo, a determinação do sexo e das castas, e os conflitos reprodutivos da organização social. Partindo do organismo

modelo *Apis mellifera*, colocamos em foco as abelhas sem ferrão. São estas as abelhas sociais nativas dos Neotrópicos, com grande diversidade biológica e importância como polinizadores. Por meio destas também lembramos do centenário do nascimento de um dos grandes geneticistas brasileiros, o Prof. Dr. Warwick Estevam Kerr, que realizou muitos estudos sobre a genética dessas abelhas. A sua hipótese da determinação genética das castas no gênero *Melipona* pode agora, por meio das novas ferramentas da genômica e epigenômica, gerar conhecimento sobre as bases moleculares da organização social dos insetos, especialmente dos himenópteros (abelhas, formigas e vespas). Vale afinal lembrar que insetos sociais, himenópteros e cupins juntos, tipicamente constituem 30% da biomassa animal em qualquer tipo de ecossistema terrestre, o que destaca o seu sucesso ecológico e evolutivo.

Dedicatória

Dedicamos este artigo à memória do Prof. Dr. Warwick Estevam Kerr, em homenagem ao centenário do seu nascimento (9 de setembro de 1922). O Prof. Kerr foi um dos fundadores da Sociedade Brasileira de Genética, foi o primeiro Diretor Científico da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), o primeiro geneticista (agrônomo) a criar e chefiar um Departamento de Genética em uma Faculdade de Medicina (Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo), foi duas vezes Diretor do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), criou o Departamento de Genética na Universidade Federal de Maranhão e, em seguida, foi professor de Genética da Universidade Federal de Uberlândia. O Dr. Kerr, como sempre foi chamado, recebeu inúmeras honrarias por suas contribuições à Ciência. Mas o que marcou mesmo a sua contribuição para a Genética foi o seu fascínio pelas abelhas, especialmente as abelhas sem ferrão, nativas do Brasil. Tal fascínio guiou as suas pesquisas desde o doutorado, defendido em 1948 na Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da USP em Piracicaba.

Para saber mais

GEMPE, T.; HASSELMANN, M.; SCHIÖTT, M.; HAUSE, G.; OTTE, M.; BEYE, M. Sex determination in honeybees: Two separate mechanisms induce and maintain the female pathway. *PLoS Biology* v.7: e1000222, 2009. doi: 10.1371/journal.pbio.1000222

GRÜTER, C. *Stingless Bees – their Ecology, Behavior, and Evolution*. Springer Nature, Cham, Suíça, 385 pp, 2020.

HUGHES, W.O.H.; OLDROYD, B.P.; BEEKMAN, M.; RATNIEKS, F.L.W. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science* v.320, n. 5880 p. 1213–1216, 2008. doi: 10.1126/science.1156108

RATNIEKS, F.L.W.; FOSTER, K.R.; WENSELEERS, T. Conflict resolution in insect societies. *Annual Review of Entomology* v.51: p.581–608, 2006. doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151003.

