

Bases para o estudo da genética de populações dos *Hymenoptera* em geral e dos *Apinae* sociais em particular^(*)^(**)

WARWICK E. KERR

Livre Docente e Assistente da Cadeira de Citologia e Genética Geral da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" Universidade de São Paulo

(*) Entregue para a publicação em 1 de Março de 1950.

(**) Tese para o concurso para obtenção do título de Livre Docente, apresentada à Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", em 30 de Janeiro de 1950 e defendida em 17 de Junho de 1950.

ÍNDICE

Índice	220
Prefácio e agradecimentos	221
Introdução	223
1ª. Parte : Modelos matemáticos	224
I — Processos básicos de reprodução	225
II — Populações panmíticas	227
a) Sem seleção	227
b) Com seleção	228
c) Gens limitados ao sexo feminino	238
d) Gens limitados ao sexo masculino	239
e) Duração do ciclo biológico — Fator tempo	240
f) Seleção devida à organização social	243
III — Populações endogâmicas	245
a) Sem seleção	245
b) Com seleção	252
IV — Populações mistas	263
V — Mudanças no mecanismo de reprodução	265
2ª. Parte — Informações biológicas sôbre os <i>Apinae</i> sociais, es-	
pecialmente sôbre os <i>Meliponini</i>, necessárias ao estudo parti-	
cular da sua genética de populações	268
I — Determinantes das potencialidades evolutivas	269
a) Mecanismo e hábitos de reprodução	269
b) Tipo de distribuição	277
c) Densidade de população	278
d) Meios de distribuição	282
e) Taxas de mutação	284
f) Estrutura e comportamento do mecanismo cromossômico	288
II — Fatores seletivos importantes	290
a) Competição	290
b) Predação	294
3ª. Parte — Considerações gerais	301
I — Plasticidade genética	302
Variações citológicas	303
b) Reserva gênica	304
II — Oscilação genética	321
III — Caracteres genéticos com propriedades adaptativas dife-	
rentes	326
IV — Conclusões e sumário	329
Summary	336
Literatura citada	342
Explicação das figuras	350
Explicação dos gráficos	351

PREFÁCIO E AGRADECIMENTOS

A primeira sugestão que nos levou a pesquisar o terreno da genética de populações nos himenópteros veio-nos de uma série de aulas especializadas versando sobre o assunto da genética em populações, ministradas pelo Prof. F. G. Brieger no período de 26-3-48 a 21-5-48. Nesse mesmo tempo iniciámos nossos estudos, que se foram ampliando até chegar ao ponto em que os apresentamos agora.

Para a execução da primeira parte destes estudos tivemos a orientação constante e segura do Prof. F. G. Brieger. Aproveitamos esta oportunidade ímpar para demonstrar a nossa gratidão ao Prof. F. G. Brieger, dedicando-lhe este trabalho.

Queremos consignar ao Prof. Th. Dobzhansky nossos agradecimentos por várias sugestões feitas e aproveitadas por nós nesta tese.

Para conseguir parte das informações biológicas contidas nesta tese, tivemos de fazer duas viagens, uma, ao Norte do país, (Maranhão, Pará e Amapá), de 10-10-48 a 5-11-48, e outra, ao Oeste, na região do Sul de Mato Grosso e Bolívia, de 22-6-49 a 22-7-49. Para a primeira dessas viagens tivemos o auxílio imprescindível do Prof. José de Mello Moraes, DD. Diretor da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", do Prof. F. G. Brieger e do Dr. Paulo Nogueira Neto; para a segunda, tivemos, além das citadas autoridades, o apoio do Dr. José T. A. Gurgel, que, na ocasião, substituiu o Prof. F. G. Brieger. Em Belém, Pará, tivemos as maiores atenções do Dr. Felisberto de Camargo e do Dr. George O'Neill Addison que tornaram nossa viagem ao Norte a mais proveitosa possível. Com o auxílio e apresentações do Major Jorge de Arruda Proença pudemos estender nossa viagem ao Norte, até a fronteira com a Guiana Francesa, no Território Federal do Amapá. A todos estes senhores, os nossos sinceros agradecimentos.

Exceptuando-se umas poucas espécies, quase todas as nossas abelhas, tanto sociais como solitárias, foram classificadas pelo Revmo. Pe. Jesus Santiago Moure, C. M. F., a quem, mais uma vez, somos agradecidos.

Necessitámos, para diversas experiências, de numerosas colônias de *Melipona marginata* LEPELETIER e *Melipona quadrifasciata* LEPELETIER. Para tanto, recebemos um inestimável auxílio de nosso pai, Sr. Américo Caldas Kerr, que nos conseguiu, entre os seus empregados e amigos, um número de colônias dessas duas espécies, o que nos seria impossível de outra

forma; deixamos-lhe, portanto, registrados, nossos grandes agradecimentos por tal apóio.

Na tarefa de conseguir material fomos auxiliados grandemente pelo nosso amigo Dr. Paulo Nogueira Neto, que, de tempos em tempos, nos enviou colônias preciosas para os nossos estudos. Assim, pudemos verificar os tipos de *M. quadrifasciata* LEPELETIER existentes em Goiaz e em Santa Catarina, e estudar uma subespécie de *M. marginata* LEPELETIER de Santa Catarina, por colônias que nos enviou.

Para o levantamento da distribuição geográfica da espécie *Melipona quadrifasciata* LEPELETIER necessitamos de amostras de operárias de diversas zonas. Devemos nossos agradecimentos aos Srs.: Dr. Nilson Ramos Righi, que nos enviou amostras de Avaré; Dr. Carlos Ventura Cerqueira, que nos enviou de Salvador, Bahia; Dr. A. da Costa Lima que nos permitiu estudar sua coleção, com exemplares do Estado do Rio de Janeiro; Dr. Frederico Lane, que nos permitiu observar a coleção do Departamento de Zoologia, de onde coletamos, aproximadamente, a metade das anotações; Dr. Lauro Travassos, que nos permitiu observar a coleção do Inst. Osvaldo Cruz; Dr. Eduardo Navajas, que nos facilitou os estudos da coleção do Inst. Biológico; Pe. Jesus Santiago Moure, C. M. F., que nos enviou os dados da sua enorme coleção; Dr. Paulo Nogueira Neto, que nos remeteu informações de Campinas e abelhas de Pariqueira-Assú, Brotas, Cafelândia (E. S. Paulo), Piracanjuba (E. de Goiás) e Taunay (Santa Catarina); Sr. Teodoro Mendes, que nos mandou exemplares de Três Lagoas (Mato Grosso); Sr. David de Paiva Cortes, que nos facilitou a aquisição de material de Poços de Caldas (Minas Gerais) e arredores; Sr. Antonio Loiola Junqueira e Dr. Osmani Junqueira, que puseram à nossa disposição colmeias de S. José do Rio Pardo (E. São Paulo); Dr. Helio Monfrinato, que nos trouxe exemplares de colônias de Ipanema (E. S. Paulo).

Pela oportunidade de coletar abelhas na zona servida pela Estrada de Ferro Brasil-Bolívia devemos favores aos Srs.: Dr. José Bardauil, Rachid Bardauil, Wadib Bardauil e Dr. M. da Silva Torres; os três primeiros Senhores e mais o Sr. José Xavier facilitaram-nos a obtenção de abelhas de Corumbá (Mato Grosso) e arredores; por essa cooperação estendemos-lhes nossos agradecimentos.

Somos gratos ao Dr. H. Osorno, de Bogotá, Colômbia, por nos ter enviado da sua região, exemplares de fêmeas e machos de *Bombus rubicundus* SMITH.

Somos obrigados aos Dr. Liders Pareja e Dr. Osvaldo Pa-

reja pelas facilidades que nos proporcionaram em Santa Cruz de la Sierra, Bolívia, e ao primeiro pelo envio de abelhas dos arredores dessa cidade.

Deixamos, também, os nossos agradecimentos ao nosso amigo Sr. Estêvão Barroso por diversas colônias de meliponíneos que nos forneceu, especialmente por uma colônia híbrida de *Trigona Plebeia mosquito* F. SMITH que nos foi de muita valia. Também, por exemplares de uma colônia híbrida entre duas subespécies de *Melipona quadrifasciata* LEPELETIER somos gratos ao Sr. Schiller Torres.

Na primeira parte de nossa tese tivemos, na resolução de alguns problemas, o auxílio precioso do Dr. Frederico Pimentel Gomes, a quem agradecemos.

Agradecemos ao Dr. Charles D. Michener, Chairman of Department, Kansas University, pela autorização de transcrevermos um quadro de sua publicação "Notes on the habits of some Panamanian stingless bees (Hymenoptera, Apidae)".

Ao Prof. Silvio de Souza agradecemos o auxílio que nos deu executando a revisão gramatical deste trabalho.

Aos amigos Sr. João Zandoval, Sr. Walter Bortolazzo, Sr. Sebastião Coelho Fischer, Sr. Adalberto Gorga e Sr. Oswaldo Perez agradecemos o interesse e esforços dispendidos na confecção deste trabalho.

Em diversas partes da execução desta tese tivemos o auxílio inestimável de nossa esposa Lygia F. S. Kerr, tanto datilografando os originais como organizando a bibliografia e outros detalhes; por tudo isso e pelo seu grande apóio moral, somos-lhe imensamente gratos.

Aos Drs. Lindolfo Guimarães e Prof. Salvador de Toledo Piza Jr. consignamos nossos agradecimentos por informações sobre nomenclatura de aves e mamíferos e literatura científica.

Durante e após a defesa desta tese recebemos sugestões dos membros da banca examinadora que nos foram de muita utilidade, e portanto somos agradecidos.

INTRODUÇÃO

Em nossa tese para doutoramento (1947) fizemos um estudo geral sobre o gênero *Melipona*, tendo aproveitado as conclusões para traçarmos um esquema para a evolução do gênero. Esse estudo final sobre a evolução foi feito sobre as seguintes bases: determinação das castas, bionomia, fósseis, distribuição geográfica, anatomia interna e externa e variação intra-específica. É claro que um estudo dessa natureza não po-

de ser generalizado e nem dêle podemos tirar conclusões para outros grupos de *Hymenoptera*. Não podemos, também, evidenciar quais os mecanismos seguidos nos seus processos de evolução e especiação.

Resolvemos, portanto, pesquisar quais as fórmulas teóricas que uma determinada população de himenópteros teria de obedecer, conhecidos os seus métodos de reprodução e outros dados biológicos. O nosso problema é, então, o de aplicar os conhecimentos de genética de populações para o caso especial dos *Hymenoptera*, que com o seu sistema reprodutivo haplo-diplóide, afasta-se extraordinariamente da diplóidia comumente encontrada entre os animais. Nas segunda e terceira partes dêste trabalho colecionamos diversos dados importantes para o estudo da genética de populações dos *Apinae* sociais.

O único trabalho que, até o momento em que escrevemos esta tese, veio ter às nossas mãos e que trata, sob alguns aspectos, da aplicação de modelos matemáticos à genética de população em himenópteros, é o de *H. Kalmus* e *C. A. B. Smith* (1948): "Production of pure lines in bees", baseado, essencialmente, em duas publicações de *Haldane* (1936, 1937). Sobre êsse estudo de *Kalmus* e *Smith* nos reportaremos diversas vezes na primeira parte desta tese.

A nomenclatura dos *Meliponini* que adotámos para agrupamentos superiores a gênero consta do trabalho de *Michener* (1944). Para o gênero *Melipona* (*ILLIGER*) seguimos o trabalho de *Schwarz* (1932), aceitando as modificações sugeridas por *Moure* e *Kerr* (1950). Para o gênero *Trigona* (*JURINE*) e *Lestrimelitta* (*FRIESE*) utilizamo-nos de denominações genéricas e subgenéricas de *Schwarz* (1948), com exceções nos seguintes sub-gêneros: *Friesella* (*MOURE*), *Tetragonisca* (*MOURE*), e *Schwarzula* (*MOURE*), em que concordamos com as denominações subgenéricas de *Moure* (1946 a e b).

1a. Parte

MODELOS MATEMATICOS

Ultimamente tem-se desenvolvido muito o ramo da genética de populações que procura encontrar esquemas matemáticos que correspondam às situações genéticas encontradas em diversos organismos através de um grande número de gerações. Assim, vemos os estudos de *Dobzhansky*, *Paterson* e outros em *Drosophila*, de *Brieger* e *Crow* em milho, *Dahlberg* em

populações humanas, de Lerner em galinhas e outros, e os que estudaram êsse problema sob um ponto de vista mais geral, como Sewall Wright, Fischer, Haldane, Hogben, Mather e outros. Para podermos elaborar alguns esquemas matemáticos para as populações de himenópteros, temos, em primeiro lugar, que examinar qual o processo de reprodução do grupo.

I — PROCESSOS BÁSICOS DE REPRODUÇÃO

Em tôdas as deduções que serão feitas nesta tese não levaremos em conta a poliembrionia; também nos restringiremos, devido ao maior interêsse que apresentam, do ponto de vista da genética de populações, aos himenópteros arrenótocos.

Temos que considerar dois processos básicos de reprodução: endogamia e panmixia. Endogamia — quando o acasalamento se dá obrigatoriamente entre parentes; Panmixia — quando o acasalamento é completamente livre.

Tanto um como outro processo pode ser afetado por diversos fatores, como, por exemplo:

1) para endogamia: postura de duas fêmeas num mesmo hospedeiro, fêmea fecundada ocasionalmente, após abandonar o hospedeiro, por macho estranho (ambos se aplicam a himenópteros parasitas), enxames sincrônicos (formigas), etc.

2) Para panmixia: Distâncias e densidade relativa de populações, número de machos por colmeia, maior probabilidade dos machos irmãos fecundarem a rainha virgem, etc...

Chamamos tipo de reprodução mista quando ambos os processos básicos citados são afetados por diversos fatores que introduzem, na endogamia e na panmixia, respectivamente, uma taxa de fecundação livre ou uma taxa de endogamia. Pensamos serem dêste tipo os casos mais frequentes entre os *Hymenoptera*.

A endogamia dá-se em alguns himenópteros parasitas como *Telenomus fariai* LIMA, estudado por Dreyfus e Breuer (1944), e *Melittobia chalybii* ASMEAD estudado por Schmieder (1938), Whiting (1947) e Schmieder e Whiting (1947) onde as fêmeas são fecundadas por seus irmãos dentro, ainda, da vítima que parasitaram. Também temos verificado que nas enxameações de *Atta* sp. é relativamente raro haver enxames sincrônicos dentro da área em que as içás são fecundadas, dando-se portanto, a endogamia.

A panmixia é encontrada em diversos himenópteros superiores. Assim, entre algumas abelhas solitárias, segundo fo-

mos informados pelo especialista da matéria, Pe. J. S. Moure C. M. F., os machos, quando se tornam adultos, abandonam o sítio em que nasceram e não voltam mais, indo esperar as fêmeas nas flores da predileção do grupo. Confirmando essa observação, vimos, em Janeiro de 1949, muitos machos de *Haliictidae* esperando as fêmeas em flores de *Portulaca oleracea* L.

Em muitas espécies do gênero *Anthidium*, os machos esperam as fêmeas dentro das flores de *Anthirrinum*, majus L. Em diversos *Anthophoridae* os machos esperam as fêmeas dentro de *Convolvaceae*. Nêstes casos, é claro que a panmixia é praticamente total.

Nos himenópteros sociais, a não ser em colônias isoladas, a reprodução é mista, com maior porcentagem de panmixia. E' sabido que uma operária de *Apis mellifera* LINNAEUS, a não ser em condições muito particulares, (sendo nova e bem alimentada), não tem permissão de entrar em colônia que não seja a sua. Porém, o mesmo não se dá com os machos dessa espécie, que possuem um livre trânsito em tôdas as colmeias, principalmente naquelas em que está prestes a nascer uma rainha. Assim, é fato conhecido dos apicultores, que uma colônia com rainha e sem muitos machos se encherá de uma legião dêstes em poucos dias, após matarmos a rainha.

O mesmo observámos em *Melipona*. Em uma colônia de *Melipona quadrifasciata anthidioides* LEP., que houvera ficado órfã de rainha, notámos, dentro e fora da colmeia, diversos exemplares de *M. quadrifasciata quadrifasciata* LEP. Suspeitando de saque, coletámos algumas dessas abelhas e verificámos serem machos que, portanto, tiveram livre entrada à colmeia que dêles ia necessitar. Verificámos, também, em colônias de *M. quadrifasciata* LEP., um ardil utilizado pelos machos para terem acesso a qualquer colônia da sua espécie. Vão ter às flores, onde se empoam de pólen, e, depois, procuram entrar em qualquer colmeia, o que com facilidade conseguem. E' sabido que operárias carregadas de pólen geralmente não são impedidas de entrar em colônias estranhas da mesma espécie, e êsse mesmo processo é utilizado pelos machos, para poderem introduzir-se em diversas colmeias.

Apesar de o processo de reprodução ser aparentemente panmítico, verificaremos, no fim dêste trabalho, que, devido à baixa densidade de população dos *Meliponini* deverá, forçosamente, haver uma certa taxa de endogamia. Se não houver outra colmeia num raio de 3 a 7 quilômetros aproximadamente, dever-se-á processar a endogamia, porém, nas nossas matas, essa situação não é muito comum. Do processo generalizado de

reprodução dos *Meliponini*, vamos cuidar, com mais detalhe, na segunda parte.

II — POPULAÇÕES PANMÍTICAS

Entre os himenópteros sociais o processo de reprodução é misto, porém com predominância de panmixia. Temos, por isso, grande interesse em conhecer as regras que regem as populações panmíticas.

Desconsideraremos, nesta parte, a possibilidade da ocorrência de novas mutações ou da existência de uma taxa de migração, para facilitar os cálculos.

a) *Sem seleção*

Sewall Wright, em diversas de suas publicações, aconselha-nos a estudar genética de populações em modelos bastante simples, para podermos tirar conclusões apreciáveis.

Suporemos, portanto, uma população totalmente heterozigota para um par de gens onde teremos fêmeas Aa e machos A e a . Na 1.ª geração, teremos:

$$\begin{aligned} Aa \times A &= \text{♀♀ } AA + Aa; \text{♂♂ } A + a \\ Aa \times a &= \text{♀♀ } Aa + aa; \text{♂♂ } A + a \end{aligned}$$

Portanto, somando, teremos:

$$\begin{aligned} P_1 \text{ ♀♀} &= \frac{1}{4} AA + \frac{2}{4} Aa + \frac{1}{4} aa \\ \text{♂♂} &= \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} a \end{aligned}$$

Passemos, agora, ao cálculo da segunda geração. Levaremos em conta a segregação gônica da população, pois todos os gônes têm oportunidades iguais de unir-se:

Segregação gônica dos machos: $\frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a$

Segregação gônica das fêmeas: $\left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4}A + \frac{1}{4}A = \frac{1}{2}A \\ \frac{1}{4}a + \frac{1}{4}a = \frac{1}{2}a \end{array} \right.$

Combinando êsses gônes entre si, teremos a segunda geração:

$$P_2 \left\{ \begin{array}{l} \text{♀ ♀} = \frac{1}{4}AA + \frac{2}{4}Aa + \frac{1}{4}aa \\ \text{♂ ♂} = \frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a \end{array} \right.$$

O mesmo acontecerá para as populações subseqüentes; vemos, por aí, que as populações panmíticas de himenópteros seguem perfeitamente o teorema de Hardy-Weinberg, e, portanto, sua fórmula geral poderia ser escrita da seguinte maneira, indicando as freqüências gônicas dos gens com as letras p e q:

$\text{♀ ♀} = p^2 (AA) + 2pq (Aa) + q^2 (aa)$; $\text{♂ ♂} = p (A) + q (a)$ ou, se seguirmos a maneira de Brieger (1948), empregando as letras u, v e w para as freqüências zigóticas:

$$\text{♀ ♀} = \left(u + \frac{v}{2}\right)^2 AA + 2\left(u + \frac{v}{2}\right)\left(w + \frac{v}{2}\right)(Aa) + \left(w + \frac{v}{2}\right)^2 (aa)$$

$$\text{♂ ♂} = \left(u + \frac{v}{2}\right)A + \left(w + \frac{v}{2}\right)a$$

b) Com seleção

Para entrarmos neste assunto precisamos decidir sobre

a nomenclatura e processo que determinem o valor de seleção a ser utilizado.

Examinemos algumas delas :

1) Sewall Wright (1931) utiliza-se como índices de seleção, dos seguintes valores : 1 para os homozigotos dominantes, (1—s) para os homozigotos recessivos e (1—hs) para os heterozigotos.

Achamos muito razoável êsse método de dar ao “gên selvagem” o valor unitário, porém, para não complicar as operações matemáticas com o aparecimento de valores assimétricos, não o seguiremos.

2) Wright, num rodapé (pg. 102) da mesma publicação de 1931, sugere uma forma mais simétrica, concluindo que as razões da reprodução dos três genótipos sejam (*) :

homozigoto dominante : 1 - S_A

heterozigoto : 1

homozigoto recessivo : 1 - S_a

3) Fisher (1930, pg. 100) supõe que as três fases de uma população aparecem, em uma geração qualquer, na razão $p^2 : 2pq : q^2$, e que suas vantagens seletivas relativas estão respectivamente na razão $a : b : c$, e portanto as três fases, nessa geração, reproduzir-se-ão segundo a razão $ap^2 : 2bpq : cq^2$ sendo que no equilíbrio teremos

$$\frac{p}{q} = \frac{b-c}{b-a}$$

Este método que achamos melhor que os precedentes, foi simplificado por Brieger, como veremos em seguida.

4) Brieger (1948, 1950) admite que, se houver seleção, o número de indivíduos ficará reduzido de uma certa fração, e a população restante se tornará :

$$x AA + y Aa + z aa$$

onde x, y e z têm o mesmo sentido dos índices a, b e c de Fisher. Para dar as frequências em função dos heterozigotos, Brieger dividiu todos os termos por y, dando, portanto :

$$\frac{x}{y} (AA) + (Aa) + \frac{z}{y} (aa)$$

(*) Mais tarde, Wright substituiu os valores SA por s e Sa por t que, evidentemente, facilitou a grafia das fórmulas.

Ao valor $\frac{x}{y}$ chamou RA e ao valor $\frac{z}{y}$ chamou Ra. Tais va-

lores de sobrevivência podem ser maiores ou menores que um, segundo a viabilidade dos homozigotos seja maior ou menor, em relação ao heterozigoto. Devido à simplicidade e às facilidades nos cálculos subsequentes, adotamos esta última nomenclatura, se bem que não haja diferença de aplicação entre as fórmulas de Brieger, as de Fisher e as de Wright, pois :

$$R_A = \frac{a}{b} = 1 - S_A$$

$$R_a = \frac{c}{b} = 1 - S_a$$

Os termos RA e Ra de Brieger são estimativas médias que incluem o resultado de todos os processos de seleção.

Queremos deixar claro, aqui, que os índices de sobrevivência RA e Ra não estão relacionados com a dominância ou recessividade dos gens, mas sim com o maior ou menor valor da seleção. Por definição, RA será sempre o índice de sobrevivência do alelo, dominante ou recessivo, menos sujeito à ação seletiva, ou seja, com maior capacidade adaptativa.

Não vamos admitir, inicialmente, diversas modalidades de alimentação (ou seleção) como o faz Brieger (reprodutiva e vegetativa, sendo ambas passíveis de mais subdivisões) para não complicarmos este estudo; consideraremos, aqui, somente a eliminação de indivíduos após a fecundação da oosfera ("eliminação vegetativa" segundo Brieger, 1948).

Para encontrarmos uma fórmula bem geral suporemos inicialmente que os índices de sobrevivência das fêmeas sejam diferentes dos índices de sobrevivência dos machos. Assim teremos :

Índice de sobrevivência RA para fêmeas AA

Índice de sobrevivência 1 para fêmeas Aa

Índice de sobrevivência Ra para fêmeas aa

Índice de sobrevivência R'A para machos A

Índice de sobrevivência R'a para machos a

sendo, portanto, todos os índices tomados em relação a sobrevivência das fêmeas heterozigotas.

Quando temos uma população panmítica de himenópteros, ideal, as fórmulas gerais que a regem são :

$$\left. \begin{array}{l} \text{♀♀} = p^2 [AA] + 2pq [Aa] + q^2 [aa] \\ \text{♂♂} = p [A] + q [a] \end{array} \right\} \text{Sem Seleção}$$

$$\left. \begin{array}{l} \text{♀♀} = p^2 R_A [AA] + 2pq [Aa] + q^2 R_a [aa] \\ \text{♂♂} = p R'_A [A] + q R'_a [a] \end{array} \right\} \text{Com Seleção}$$

Para o cálculo das gerações subseqüentes teremos, sempre, que nos utilizar das segregações gônicas da geração anterior, isto é, tomar em consideração a segregação mendeliana entre os óvulos produzidos por cada fêmea e a segregação entre os machos haploides e combiná-las. Do resultado que obtivermos, multiplicaremos os homozigotos por seus respectivos valores de seleção.

Interessam-nos, especialmente, quais serão as fórmulas de equilíbrio para uma população de himenópteros com fecundação livre.

Encontramos, na literatura sobre genética de populações, o tratamento de equilíbrio sob dois aspectos : — 1) quando todos os aleles existentes na geração inicial permanecem dentro da população nas gerações futuras e 2) quando os aleles existentes na geração inicial atingem valores constantes para a sua frequência. Parece-nos, porém, mais indicado, manter apenas a segunda condição, o que nos permitirá, como foi demonstrado por Brieger (1948), tratar todos os casos uniformemente. Assim, não importa que valores atingidos no equilíbrio variem entre zero e qualquer valor positivo.

Para calcular as fórmulas do equilíbrio, utilizar-nos-emos da enézima e da $(n + 1)$ geração de uma população, pois, se tivermos alcançado o equilíbrio, é claro que ambas serão iguais. Podemos, portanto, igualar suas gerações gônicas. Como aqui os machos são o produto da segregação gônica da $(n - 1)$ população, não os conhecemos; porisso, chamaremos de r e s as frequências com que ocorrem os genótipos A e a , entre os machos, sendo que $r + s = 1$.

Assim temos :

Gametas da geração P_{n-1} :

$$\text{♀♀} = p + q \quad \text{♂♂} = r + s$$

Zigotos da geração P_n :

$$\text{antes da seleção} \begin{cases} \text{♀♀} = pr [AA] + (ps + qr) [Aa] + qs [aa] \\ \text{♂♂} = p [A] + q [a] \end{cases}$$

$$\text{após a seleção} \begin{cases} \text{♀♀} = pr.R'_A [AA] + (ps + qr) [Aa] + qs.R'_a [aa] \\ \text{♂♂} = p.R'_A [A] + q.R'_a [a] \end{cases}$$

Gêmeias da geração P_n :

$$\begin{aligned} \text{♀♀} &= \left(pr.R'_A + \frac{ps + qr}{2} \right) [A] + \left(qs.R'_a + \frac{ps + qr}{2} \right) [a] \\ \text{♂♂} &= p.R'_A [A] + q.R'_a [a] \end{aligned}$$

No equilíbrio:

proporção de gametas $[P_{n+1}] = \text{proporção de gametas } [P_n]$

Séxo feminino	Séxo masculino
$\frac{pr.R'_A + \frac{ps + qr}{2}}{qs.R'_a + \frac{ps + qr}{2}} = \frac{p}{q} \quad (2)$	$\frac{p.R'_A}{q.R'_a} = \frac{r}{s} \quad (3)$

$$r = \frac{p.R'_A}{p.R'_A + q.R'_a} \quad (4) \quad \text{e tambem} \quad s = \frac{q.R'_a}{p.R'_A + q.R'_a} \quad (5)$$

Substituindo r e s em (2):

$$\frac{2p.R_A R'_A + q(R'_A + R'_o)}{2q.R_o R'_o + q(R'_A + R'_o)} = 1$$

$$\therefore 2p.R_A R'_A - 2q.R_o R'_o + (q - p)(R'_A + R'_o) = 0$$

$$q = 1 - p$$

$$2p.R_A R'_A + 2p.R_o R'_o - 2R_o R'_o + (1 - 2p)(R'_A + R'_o) = 0$$

$$p = \frac{R'_A + R'_o - 2R_o R'_o}{2(R'_A + R'_o - R_A R'_A - R_o R'_o)} \quad (6)$$

$$q = \frac{R'_A + R'_o - 2R_A R'_A}{2(R'_A + R'_o - R_A R'_A - R_o R'_o)} \quad (7)$$

$$\therefore \frac{p}{q} = \frac{R'_A + R'_o - 2R_o R'_o}{R'_A + R'_o - 2R_A R'_A} \quad (8)$$

Para facilitar nossas considerações sôbre essas fórmulas de equilíbrio suporemos que os índices de sobrevivência das fêmeas sejam idênticos aos dos machos, isto é: $R_A = R'_A$ e $R_o = R'_o$. Assim as fórmulas (6) e (7) tornar-se-ão:

$$p = \frac{R_A + R_o - 2R_o^2}{2(R_A + R_o - R_A^2 - R_o^2)} \quad (9)$$

$$q = \frac{R_A + R_o - 2R_A^2}{2(R_A + R_o - R_A^2 - R_o^2)} \quad (10)$$

Para o uso destas fórmulas devemos deixar mencionado que, quando seus numeradores ou denominadores adquirem valores inferiores a zero, elas deixam de ter significado biológico, pois, matematicamente, podemos obter resultados nega-

tivos; porém, biologicamente, um determinado genótipo só pode descer até seu desaparecimento, isto é, até zero.

Agora que temos estas fórmulas, podemos considerar diversos casos, de acôrdo com o tipo de mutação ocorrido em determinado alele.

Podemos distinguir os seguintes casos :

1) $RA = Ra = 1$, "gens neutros", sem efeito sôbre a viabilidade.

2) $RA = 1 > Ra$. Se a mutação tiver índice de sobrevivência Ra , teremos os "gens recessivos subviáveis", onde a viabilidade do híbrido não é afetada; se, porém, a mutação tiver índice de sobrevivência RA , teremos os "gens superviáveis dominantes", cujo híbrido terá o mesmo valor de sobrevivência que o homozigoto dominante.

3) $RA > 1 > Ra$. Também temos dois casos: quando a mutação tiver valor de sobrevivência Ra teremos os "gens subviáveis semi-dominantes", e, quando tiver valor de sobrevivência RA , teremos os "gens superviáveis semi-dominantes". Em ambos os casos, os heterozigotos terão viabilidade intermediária entre os dois homozigotos.

4) $RA > 1 = Ra$. Teremos, quando o mutante tiver índice de sobrevivência Ra , os "gens subviáveis dominantes", porém, se o índice de sobrevivência for RA , teremos os "gens superviáveis recessivos".

5) $RA > Ra > 1$ e 6) $RA = Ra > 1$. Chamaremos a êsses tipos de mutantes, onde os híbridos possuem viabilidade inferior a ambos os homozigotos, de "gens de isolamento", pois, com acúmulo de gens desta natureza, teremos a dicotomia da população em duas espécies.

7) $1 > RA \geq Ra$. É o caso dos "gens heteróticos", em que ambos os homozigotos apresentam índices de sobrevivência inferiores aos dos híbridos.

Estudaremos, agora, cada um desses casos, procurando aplicar, quando fôr necessário, as fórmulas (9) e (10) :

1) Quando $RA = Ra = 1$

Ambos os aleles permanecem na população nas proporções iniciais (equilíbrio de Hardy-Weinberg), como ilustrado pelo gráfico 1, em que consideramos a freqüência inicial do gen A igual a 90 % e de a 10%.

2) Quando $RA = 1 > Ra$

Obtem-se o equilíbrio com o desaparecimento do gen menos viável. (veja no gráfico 2 que a tendência da curva de AA (femeas) e de A (machos) é alcançar 100% e a da curva de

aa e a é alcançar zero). Esta é uma das situações em que nossa fórmula apresenta valores negativos; neste caso, p apresentará um valor positivo e q um valor negativo; porém, como já nos referimos acima, o valor biológico de q não pode ser inferior a zero.

3) $RA > 1 > Ra$. Neste caso, o gen menos viável será eliminado rapidamente, quaisquer que sejam as frequências iniciais. Ilustrando este caso construímos o Gráfico n.º 3.

4) $RA > 1 = Ra$. O gen com valor de sobrevivência RA suplantará seu aléle em poucas gerações, acabando por eliminá-lo completamente.

No gráfico 4 está ilustrado este caso, onde verificamos a acentuada tendência de ser o gen a eliminado da população.

5) $RA > Ra > 1$. Aplicando as fórmulas (9) e (10), quando temos ambos os valores de R superiores a 1, verificamos que, tanto o numerador como o denominador tem valor negativo, dando-nos portanto um valor de equilíbrio positivo. Para o caso dos gens heteróticos, que estudaremos mais adiante, podemos, dentro de certos limites, ter uma população inicial com qualquer proporção entre p e q, que será alcançado, ao fim de algumas gerações, um equilíbrio com todos os gens na população. Neste caso, dos gens de isolamento, essa situação não acontece, pois, se a população inicial não estiver exatamente na proporção de equilíbrio teremos a eliminação do aléle cuja frequência estiver abaixo da frequência de equilíbrio.

Fizemos, para exemplificar este caso, 3 gráficos em que RA é igual a 3 e Ra é igual a 2, sendo as proporções gênicas de equilíbrio, para este exemplo, as seguintes:

$$p(A) = \frac{3}{16}, \quad q(a) = \frac{13}{16}, \quad r(A) = \frac{9}{35}, \quad s(a) = \frac{26}{35}$$

No primeiro gráfico (gráfico 5) escolhemos uma frequência gênica inicial em que o gen mais viável (A) estivesse abaixo do equilíbrio ($P=10\%$). Não obstante o índice de sobrevivência de (A) ser superior ao de (a) nota-se que o alele A, ao fim de um certo número de gerações, será eliminado.

Isto vem demonstrar que uma mutação para o gen de isolamento não tem chance de suplantar o seu alele, a não ser em populações muito pequenas, de um ou dois indivíduos por área reprodutiva, nas quais essa mutação poderá alcançar, no momento em que ocorrer, uma frequência superior a do ponto de equilíbrio.

No segundo gráfico (gráfico 6) escolhemos exatamente as frequências de equilíbrio, e podemos ver que as gerações seguintes são sempre iguais as anteriores, dando, na represen-

tação gráfica, uma linha reta, paralela ao eixo das ordenadas. Esta situação só pode ocorrer na zona de contato entre duas distribuições geográficas de subespécies adaptadas às condições ecológicas diferentes.

No gráfico 7 escolhemos um exemplo em que a frequência inicial de A, o gen de maior índice de sobrevivência, seja maior que a frequência de equilíbrio ($P=50\%$), demonstrando a rápida eliminação do alele menos adaptado.

A razão pela qual o alele mais freqüente (em relação ao ponto de equilíbrio), suplanta o seu parceiro é por a variação nas gerações seguintes ser exponencial; assim sendo qualquer diferença pequena ficará exagerada em cada geração adicional.

6) Quando $RA = Ra > 1$. É um caso particular do que foi estudado sob o número 5. Aplicando as fórmulas 9 e 10 vemos que o ponto de equilíbrio é alcançado quando $p = q = \frac{1}{2}$. Por-

tanto, se as frequências iniciais dos gens forem as mesmas, ambos os aléles se manterão na população; porém, se a frequência inicial de um for muito maior que a de outro, então o aléle menos freqüente será eliminado, como podemos ver pelo seguinte esquema, substituindo RA e Ra por um valor qualquer maior que 1 no nosso caso tomamos o valor 2):

$$P0 \text{ } \text{♀} \text{ } \text{♀} = (p^2) AA + (2 pq) Aa + (q^2) aa; \text{ } \text{♂} \text{ } \text{♂} = (p) A + (q) a$$

$$P1 \text{ } \text{♀} \text{ } \text{♀} = (2p^2) AA + (2 pq) Aa + (2 q^2) aa;$$

$$\text{ } \text{♂} \text{ } \text{♂} = (2p) A + (2q) a$$

$$P2 \text{ } \text{♀} \text{ } \text{♀} = [2(2p^3 + 2p^2)] AA + [6pq] Aa + [2(2q^3 + 2q^2)] aa;$$

$$\text{ } \text{♂} \text{ } \text{♂} = [2(p^2 + q)] A + [2(q^2 + q)] a$$

Vemos, por aí, que os valores de p e q variam exponencialmente; portanto, qualquer diferença entre eles será extremamente aumentada, acarretando a eliminação do alele inicialmente menos freqüente.

Fizemos um gráfico (gráfico 8) para exemplificar a situação deste caso quando a frequência de um gen for maior que a de outro. Verificamos pelas curvas de a, que esse alele, de frequência inicial menor, será rapidamente eliminado.

Pelo que vimos acima, um gen de isolamento em uma população estática, só tem chance de sobrevivência eliminando seu alele; concluímos que, para haver acúmulo de gens dessa natureza, de modo que venham a formar uma nova espécie, necessário se torna um isolamento geográfico ou ecológico.

7) $1 > R_A > R_a$. É o caso dos gens heteróticos, que vêm sendo muito estudados ultimamente devido a seu alto valor a plasticidade genética de uma população. Em populações diploides panmíticas é já sabido que tais gens permanecem, em todos os seus aleles, nas populações, atingindo proporções fixas entre os genótipos. Também para populações com autofecundação obrigatória foi demonstrado (Brieger, 1948) que teremos situação idêntica quando ambos os gens heteróticos possuírem índices de sobrevivência para ambos os genótipos homozigotos, inferiores a 0,5.

Estudando o caso dos gens heteróticos para populações panmíticas de himenópteros, chegámos ao seguinte resultado: ambos os gens permanecerão indefinidamente na população em proporções determinadas entre os tais genótipos, desde que os valores de R_A não sejam muito maiores que R_a .

$$\text{quando } R_A + R_a - 2R_A^2 = 0$$

$$\frac{p}{q} = \frac{R_A + R_a - 2R_a^2}{R_A + R_a - 2R_A^2} = \infty$$

teremos na população somente o gen mais viável, sendo eliminado o gen com índice de seleção igual a R_a .

Porisso, para cada determinado valor de R_a , temos determinado limite de variação para R_A , que podemos calcular resolvendo a equação do segundo grau:

$$2R_A^2 + R_A + R_a > 0$$

$$\therefore R_A < \frac{1 + \sqrt{1 + 8R_a}}{4} \quad (11)$$

sendo que a outra raiz não nos interessa, por ser negativa. Usando somente a fórmula com raiz positiva, podemos calcular para cada valor de R_a , um valor limitante para R_A .

Determinaremos, como exemplo, para alguns valores de R_a , qual o valor máximo que pode ter R_A , para que ambos os gens se conservem na população:

$$Ra = 0,90 \quad RA < 0,96$$

$$Ra = 0,80 \quad RA < 0,93$$

$$Ra = 0,70 \quad RA < 0,89$$

$$Ra = 0,60 \quad RA < 0,85$$

$$Ra = 0,50 \quad RA < 0,81$$

$$Ra = 0,40 \quad RA < 0,76$$

$$Ra = 0,30 \quad RA < 0,71$$

$$Ra = 0,20 \quad RA < 0,65$$

$$Ra = 0,10 \quad RA < 0,63$$

$$Ra = 0,00 \quad RA < 0,50$$

Com estas considerações podemos dizer que, em populações panmíticas de himenópteros, devido ao mecanismo haplo-diploide que rege seu sistema sexual-nuclear, para cada valor de Ra haverá um valor máximo de RA, o qual, se for ultrapassado, acarretará a eliminação do gen menos viável.

Ilustrámos o caso dos gens heteróticos com dois gráficos:

Gráfico 9 — em que o valor de RA está dentro do limite imposto pela fórmula 11. Verificamos que os diversos genótipos mantem-se dentro da população tendendo assintoticamente para seus limites de equilíbrio.

Gráfico 10 — O valor de RA escolhido (0,9) é acima de seu limite (0,71) e o resultado é que o gen a tende a ser rapidamente eliminado.

c) Gens limitados ao sexo feminino

Quando temos gens limitados a um dos sexos, a fórmula de equilíbrio muda-se, dando resultados bastante diferentes conforme seja limitado ao sexo feminino ou masculino. Estudemos, primeiramente, o caso que consideramos mais importante entre os *Hymenoptera*: os gens limitados ao sexo feminino.

Neste caso a dedução das fórmulas para o equilíbrio segue a mesma marcha inicialmente como no caso das fórmulas (2) e (5). Porém temos agora para o equilíbrio a seguinte proporção entre os gametas dos machos:

$$\therefore \frac{r}{s} = \frac{p}{q} \quad \therefore \frac{r}{s+r} = \frac{p}{p+q}$$

Logo: $r = p$, e igualmente, $s = q$

Fazendo a proporção com os gametas das fêmeas e substituindo r por p e s por q temos:

$$\frac{p^2 R_A + pq}{q^2 R_a + pq} = \frac{p}{q}$$

$$\frac{pR_A + q}{qR_a + p} = 1$$

Dai extraímos as fórmulas do equilíbrio para gens limitados ao sexo em populações de himenópteros com fecundação cruzada:

$$p = \frac{1 - R_A}{2 - R_a - R_A} \quad (12)$$

$$q = \frac{1 - R_a}{2 - R_a - R_A} \quad (1) \quad (13)$$

portanto, igual ao equilíbrio das populações diploides com fecundação cruzada. Tôdas as considerações concernentes a essa fórmula já foram discutidas por Fischer (1930) e por Brieger (1948), para populações diploides e aplicam-se, integralmente, ao caso de gens limitados ao sexo feminino em populações panmíticas de himenópteros, com a diferença que, no caso dos himenópteros, os valores tendem para os limites um pouco mais lentamente.

d) Gens limitados ao sexo masculino

Consideraremos, aqui, os gens que possuem os seus efeitos ou a sua seleção, limitados aos machos.

Tomando por base as equações entre as gerações P_n e P_{n+1} , teremos:

(1) Uma outra maneira de derivar as fórmulas (12) e (13) é igualando $R'A$ e $R'a$ a um nas fórmulas (6) e (7).

$$\frac{pr + \frac{ps + qr}{2}}{qs + \frac{ps + qr}{2}} = \frac{p}{q} \quad \left| \quad \begin{array}{l} r = \frac{pR_A}{pR_A + qR_a} \\ s = \frac{qR_a}{pR_A + qR_a} \end{array} \right.$$

$$\frac{2p^2R_A + pqR_a + pqR_A}{2q^2R_a + pqR_a + pqR_A} = \frac{p}{q}$$

$$2pR_A + qR_a + qR_A = 2qR_a + pR_a + pR_A$$

$$\therefore R_A = R_a \quad (14)$$

Portanto, a condição essencial para que dois aleles (A) e (a) permaneçam na população, quando forem limitados, em seus efeitos seletivos, ao sexo masculino, é que seus respectivos valores de sobrevivência (R_A) e (R_a) sejam iguais entre si, podendo ser menores, iguais ou maiores que a unidade. É fácil de ver que a maioria dos gens limitados a sexo masculino deverão ser monotípicos, ou mantidos pela pressão de novas mutações devido ao fato de serem raras as mutações de aleles com idêntico valor de sobrevivência.

e) Duração do ciclo biológico — Fator tempo

Temos visto, nas diversas publicações que manuseámos sobre o assunto da genética de populações, pouca ou nenhuma referência sobre o fator tempo relacionado com o coeficiente de seleção, em termos da duração das diferentes fases do ciclo biológico de um indivíduo. Aachamos, no entanto, que, para o caso de indivíduos com vida adulta relativamente muito longa, esse fator não deve ser desprezado. E, para o caso especial dos himenópteros sociais, esse fator tem muita importância devido a dois pontos:

1) A fase adulta das fêmeas férteis dos himenópteros sociais é extremamente maior que a fase preadulta, exagerando

o que acontece em outros organismos, como podemos verificar, comparando:

a) o homem — fase adulta aproximadamente 2 vezes maior que a pré-adulta.

b) *Drosophila melanogaster* MEIGEN — fase adulta aproximadamente 3 vezes maior que a fase pré-adulta.

c) *Mamíferos* — fase adulta é, na maioria dos casos, aproximadamente 4 a 7 vezes maior que a fase pré-adulta.

d) *Apis mellifera* L. e alguns *Meliponini* (rainha) — fase adulta de 30 a 50 vezes maior que a fase pré-adulta. Apesar dos machos durarem poucas semanas, para efeito da genética de populações, sua vida é tão longa quanto a da rainha, devido ao fato de sua carga de espermatozoides ser depositada na espermatoca daquela, enquanto a mesma durar.

Deveríamos aqui, para proceder a uma comparação de dados mais homogêneos, relatar a duração da vida de outras abelhas, para verificar se há tendência de, nas espécies mais evoluídas, a vida dos indivíduos férteis ser mais longa. Infelizmente não temos dados neste sentido.

2) Os fatores de seleção atingirão o genótipo menos viável de maneira um tanto mais favorável nas populações de himenópteros sociais, que nas populações diplóides, como verificaremos em um exemplo concreto, mais abaixo.

Brieger (1948) considera R como sendo o valor de sobrevivência final, passível de ser dividido em duas classes, sendo o valor de R o produto das duas classes. Assim, $R_v \times R_r = R$, onde R_v é o valor de sobrevivência vegetativa e R_r o valor de sobrevivência reprodutiva. Por sua vez, R_v pode ser subdividido em diversas porções, de acordo com o organismo:

$$R_{v1} \cdot R_{v2} \cdot R_{v3} \cdot R_{v4} \cdot \dots = R_v$$

Para o caso especial dos apíneos sociais, podemos considerar $R_{v1} \times R_{v2} \times R_{v3} = R_v$ onde R_{v1} representa o índice de seleção na fase larval, R_{v2} na fase pupal e R_{v3} na fase adulta. Como as larvas e pupas das fêmeas dos Apini e Meliponini são criados em células isoladas, admitamos que R_{v1} e R_{v2} sejam iguais a 1 devido a seleção ser desprezível, ao contrário do que acontece com outros organismos, como a *Drosophila*, por exemplo, em que a competição entre larvas já foi demonstrada (Dobzhansky 1947, pg. 148). A seleção na fase adulta deve ser

relacionada a uma unidade de tempo; assim, a fórmula nos-
sa se tornará:

$$R_v = R_v^3 \cdot t \quad (10)$$

pois a seleção caracterizada pelo índice R_v3 , num segundo período de tempo (t), se dará sobre os indivíduos que restam do primeiro período. Num terceiro período de tempo dar-se-á sobre os indivíduos que restaram do segundo, e assim por diante.

Assim, o valor de R_v3 será, para nós, o índice de seleção na unidade de tempo, supondo, para simplificar os cálculos, que os valores de R_v3 , em anos seguidos, sejam da mesma ordem.

Ainda para o caso dos apíneos sociais achamos que a unidade de tempo para a fase adulta deve ser um ano, pois só no fim de um ano se completará um ciclo das variações climáticas, pelas quais os himenópteros sociais, como a maioria dos organismos, são muito afetados.

Vejamos um exemplo prático da importância desse fator tempo: Suponhamos que, para um par de aleles, tenhamos: $RA_v3 = 0,90$ e $Ra_v3 = 0,70$ e que a nossa unidade de tempo seja um ano.

Se os genótipos AA, Aa e aa estiverem em concorrência apenas durante um ano, os valores de R_v seriam iguais aos de R_v3 e o equilíbrio para o qual "tenderia" a população seria alcançado com a eliminação do genótipo menos viável devido ao valor máximo permitido a RA ser 0,89, neste caso de $Ra = 0,70$.

Se os genótipos AA, Aa e aa, estiverem em concorrência por dois anos, os valores de R_v seriam:

$$RAV = (0,90)^2 = 0,81; \quad RaV = (0,70)^2 = 0,49$$

e o equilíbrio para o qual tenderia a população seria, também, a eliminação do genótipo menos viável, pois, para $Ra = 0,49$ o valor máximo permitido a RA para termos ambos os gens na população é 0,805.

Se o tempo for 3 anos, os valores de R_v serão:

$$RAV = (0,90)^3 = 0,729 \quad RaV = (0,70)^3 = 0,343$$

em que já haverá equilíbrio, pois quando $Ra = 0,343$, RA deverá ter um valor inferior a 0,74 (segundo nossa fórmula (11) para que todos os genótipos permaneçam na população. Assim o equilíbrio para o qual tenderia a população seria, agora:

$$\begin{array}{ll}
 AA = 0,978557 & AA = 0,978557 \times 0,729 \\
 Aa = 0,021327 & \text{ou, após a seleção, } Aa = 0,021327 \times 1,000 \\
 aa = 0,000116 & aa = 0,000116 \times 0,343
 \end{array}$$

Talvez um fator desta natureza possa ter influenciado uma seleção favorável no sentido de prolongação da vida dos organismos haplodiploides culminando com os apíneos sociais em que a vida adulta é extremamente longa, quando comparada com a pré-adulta.

f) Seleção devido à organização social

Nos himenópteros sociais a rainha sofre dois tipos de seleção: uma, individual, que chamaremos de R_i (índice de sobrevivência individual) e outra, devido à sua progênie, social, que chamaremos de R_s , (índice de sobrevivência devido à sua progênie) sendo o índice de sobrevivência global:

$$R = R_i \times R_s \quad (16)$$

Esse fator R_s , por sua vez, é o produto de duas classes de seleção: R_{rs} , que é a eliminação devida às diferentes capacidades de postura dos diversos genótipos das rainhas e R_{rvs} , que é devida às diferentes capacidades de trabalho dos diversos genótipos de operárias.

Se os gens heteróticos tiverem um grande papel nos himenópteros sociais, como parece, teremos a seguinte situação: as rainhas e operárias AA' serão melhores que as rainhas e operárias, os heterozigotas AA ou $A'A'$. Vamos considerar um terceiro alele, A'' , fazendo que AA' , $A'A''$ e $A''A$ tenham valor seletivo igual a um, e os homozigotos, quaisquer índices de sobrevivência inferiores a um.

Portanto, se essa hipótese for satisfeita, teremos maior viabilidade nas colônias de combinação tipo $AA' \times A''$, em que tanto operárias como rainhas serão heterozigotas, vindo em segundo lugar os tipos $AA' \times A$ (rainhas e metade das operárias heterozigotas), em terceiro os tipos $AA \times A'$ (rainha homozigota e operárias heterozigotas) e, em último, combinações tipo $AA \times A$ (rainha e operárias serão homozigotas). Uma tal situação já foi reconhecida pelos melhoristas norteamericanos de *Apis mellifera* L., que, para produzirem colônias híbridas com máxima produtividade, cruzam uma linhagem pura (AA) com outra ($A'A'$) para obter descendentes híbridos (AA'). As colméias assim obtidas conterão operárias ativas e fortes devido à sua heterose, porém, pouco numerosas devido ao fato de as rainhas dessas colmeias serem ainda puras (AA).

As rainhas virgens heterózigotas (AA') produzidas por essa colméia são, por sua vez, cruzadas com machos de uma terceira linhagem pura (A''A''), resultando colméias com rainhas híbridas (A'A) e operárias híbridas (A'A'') e AA''). Com esse sistema foi obtido um estoque altamente produtivo, que deu uma média de 120kg. de mel disponível por colméia (Farrar, 1947, pg. 684).

O método seguido por Farrar, Mackensen e Roberts (em Farrar 1947, pg. 683) corresponde, exatamente, ao processo de híbridos triplos em milho, em que os descendentes do primeiro cruzamento são heteróticos; porém, seu número é relativamente pequeno, pois provem de sementes de espigas produzidas ainda nas plantas das linhas puras, igualmente como as operárias no primeiro cruzamento citado. São descendentes de uma rainha de linhagem pura. No 2º. cruzamento, do milho híbrido como fêmea com uma terceira linhagem pura, obteremos, agora sementes híbridas em plantas híbridas.

O processo chamado "híbrido duplo", em milho, que resulta da combinação de 4 linhagens puras, não pode ser imitado nas abelhas, em virtude da natureza haploide dos machos,

Nos detalhes biológicos, porém, os dois casos (milho e a abelha) não são idênticos. No milho, precisamos de um indivíduo mãe, muito robusto, que produza bastante sementes, e descendentes semelhantes ou mais fortes. Nas abelhas, precisamos de uma rainha híbrida, para ser bastante prolífica, e, na mesma colônia, necessitamos de operárias robustas em número suficiente para bem alimentar a colméia. Poderíamos considerar a colméia como um organismo social, atribuindo-lhe seus próprios índices de sobrevivência, definidos, agora, em relação à sociedade e não à rainha individual. Precisaríamos dos mesmos índices que já mencionamos no início, isto é, um índice (Rrs) que meça o número de ovos produzidos e outro (Rsv) que meça a atividade das operárias; em terceiro lugar, necessitaríamos de rainhas com altos índices de sobrevivência (Ri).

A sobrevivência total para uma colméia seria, portanto, o produto de todos os índices parciais sendo o seu máximo, para gens heteróticos, por definição, o valor um. Esse valor poderá ser um, só quando todos os índices parciais forem por sua vez iguais a um, isto é, quando todos os componentes de uma colméia, sem exceção, forem heterozigotos (excepto os machos que não entram em discussão).

Podemos aventar a hipótese de que tal sistema (AA' x A''), sendo freqüente em uma espécie selvagem, favorecerá a existência de numerosos aléles múltiplos.

III — POPULAÇÕES ENDOGÂMICAS

a) *Sem seleção*

Suporemos, inicialmente, para facilidade de compreensão, uma população (Po) que dê uma segregação gônica ($\frac{1}{2} A$ e $\frac{1}{2} a$).

Lembraremos, ainda, que os machos dos himenopteros são haploides (excetuando-se poucos casos), oriundos por arrenotoquia. Portanto, temos que separar os machos e as fêmeas para efeito de cálculo.

Como estamos adiante de uma população inicial (Po) híbrida e endogâmica, teremos, dentro de uma mesma vítima (lagarta, ovo, etc.), fêmeas Aa e machos A e a. A primeira geração (P1) de fêmeas resultantes desse acasalamento será:

$\frac{1}{4} AA + \frac{2}{4} Aa + \frac{1}{4} aa$ (veja o Quadro I), ao passo que a geração de machos corresponderá à segregação gônica das fêmeas, portanto: $\frac{1}{2} A + \frac{1}{2} a$.

Como cada fêmea escolhe uma vítima própria para sua desova, temos de considerar cada progênie em separado, segundo o seu tipo de acasalamento, para o cálculo da segunda

geração (P2). Assim $\frac{1}{4} AA$ (fêmeas) podem acasalar-se com

machos A ou a, porém, só produzirão machos A, devido à sua segregação gônica (2a. coluna do Quadro I). Colocando em linhas seguidas as vítimas parasitadas, segundo os acasalamentos, teríamos:

$$\begin{array}{l} \text{♀♀} = \frac{1}{8} AA + \frac{1}{8} Aa ; \quad \text{♂♂} = \frac{1}{4} A \\ \text{♀♀} = \frac{1}{8} AA + \frac{2}{8} Aa + \frac{1}{8} aa ; \quad \text{♂♂} = \frac{1}{4} A + \frac{1}{4} a \\ \text{♀♀} = \frac{1}{8} Aa + \frac{1}{8} aa ; \quad \text{♂♂} = \frac{1}{4} Aa \end{array}$$

Prosseguindo assim, completamos o Quadro I, seguindo sempre o processo indicado pelas flexas; vemos que poderão existir 7 tipos de acasalamentos, sendo que os únicos que não segregam são os das extremidades marginais do Quadro I.

Como podemos verificar pelo Quadro I, temos, nas 5 colunas centrais, nos numeradores, diversas sucessões, cuja lei de formação verificamos ser $A_n = A_{n-1} + A_{n-2}$, porém, como não nos foi possível determinar o termo geral por indução, entregámos o problema ao Dr. Frederico Pimentel Gomes, Livre Docente da Cadeira de Matemática, que nos disse estarmos diante da "sucessão de Fibonacci" e, por sua indicação, encontramos as fórmulas dessa sucessão no livro de Hogben (1946). Tendo a fórmula da sucessão da coluna central, foi-nos fácil calcular os outros termos em questão que se encontram na penúltima linha do Quadro I.

Nesse Quadro I temos, na primeira linha o genótipo das fêmeas e na segunda o genótipo dos machos (irmãos das fêmeas) que podem ser encontrados dentro de um hospedeiro qualquer.

Os símbolos que colocámos em cada linha, P1, P2, etc., até Pn, não querem dizer precisamente a constituição genética da população, mas representam a constituição genética dos "tipos de cruzamento". Em uma população Pn qualquer obtivemos as seguintes fórmulas gerais para os diversos tipos de cruzamento:

$$\left. \begin{array}{l} \text{Tipo } \alpha\alpha \times \alpha \\ \text{Tipo } AA \times A \end{array} \right\} = \frac{2^{(2^{n-1})} \sqrt{5} (1 + \sqrt{5})^n (2 + \sqrt{5}) + (1 - \sqrt{5})^n (2 - \sqrt{5})}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (17)$$

$$\left. \begin{array}{l} \text{Tipo } AA \times (A \text{ ou } \alpha) \\ \text{Tipo } \alpha\alpha \times (A \text{ ou } \alpha) \end{array} \right\} = \frac{(1 + \sqrt{5})^n - (1 - \sqrt{5})^n}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (18)$$

$$\left. \begin{array}{l} \text{Tipo } A\alpha \times A \\ \text{Tipo } A\alpha \times \alpha \end{array} \right\} = \frac{(1 + \sqrt{5})^{n-1} - (1 - \sqrt{5})^{n-1}}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (19)$$

$$\text{Tipo } A\alpha \times (A \text{ ou } \alpha) = \frac{(1 + \sqrt{5})^n - (1 - \sqrt{5})^n}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (20)$$

Na última linha do Quadro I colocámos o limite para o qual tenderão nossos grupos de casamentos quando o número de gerações fôr muito grande. Constatámos matematicamente o que a simples indução já nos indicara, isto é, que não havendo seleção teremos ao fim de um grande número de gerações somente fêmeas AA fecundadas por machos A e fêmeas aa fecundadas por machos a.

Resultados semelhantes a estes que chegamos, porém, com outras finalidades e por outros métodos, alcançaram, também Kalmus e Smith. Em sua publicação (1948), Kalmus e Smith analisaram o problema da obtenção de linhas puras em abelhas, sendo que, para isso, consideraram três métodos: a) cruzamento entre mãe e filho; b) cruzamento entre irmão e irmã e c) cruzamento entre tia e sobrinho. Esses estudos tiveram o fim de verificar, por esquemas matemáticos, por quais dos três métodos se obteriam mais rapidamente, linhagens puras.

Como poderemos vêr, o segundo caso considerado pelos autores, cruzamento entre irmão e irmã, cai no caso que estudámos agora como existente em populações de himenópteros endogâmicos; por isso, vamos dar aquí o método e resultados daqueles autores, já que têm relação com o que fizemos.

Kalmus e Smith distinguiram 4 tipos de cruzamentos, cada um desses tipos ocorrendo com uma certa probabilidade na enésima geração, considerando a existência de três aléles (A, A' e A'') :

Cruzamento tipo P = AA x A, A'A' x A' e A''A'' x A' ocorrendo com uma probabilidade pn.

Cruzamento tipo Q = AA x A', A'A' x A, ou A''A'' x A, etc. ... ocorrendo com uma probabilidade qn.

Cruzamento tipo R = AA' x A, AA' x A', AA'' x A, etc.... ocorrendo com uma probabilidade rn.

Cruzamento tipo S = AA' x A'' ocorrendo com uma probabilidade sn.

Assim, os autores, aplicando o método de Haldane (1937a) para gens ligados ao sexo, acharam que as probabilidades correspondentes na geração (n + 1) são :

$$P_{n+1} = P_n + \frac{1}{4}$$

$$q_{n+1} = \frac{1}{4} r_n$$

$$r_{n+1} = q_n + \frac{1}{4} r_n + \frac{1}{2} s_n$$

$$s_{n+1} = \frac{1}{2} s_n$$

Essas equações foram resolvidas e a fórmula encontrada para p_n , que é a probabilidade de haver fêmeas AA fecundadas por machos A, a partir do pior caso, isto é, de um cruzamento tipo S, foi:

$$P_n = 1 - \frac{(15 + 7\sqrt{5})}{20} \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{4} \right)^n - \frac{(15 - 7\sqrt{5})}{20} \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{4} \right)^n + 2^{-(n+1)}$$

Apesar das equações apresentadas por Kalmus e Smith satisfazerem o caso das abelhas, achamos que, para o caso das populações de himenópteros endogâmicos terão de ser deduzidas do seguinte esquema, baseado no Quadro I, seguindo o método de Haldane (1):

Cruzamento tipo P = AA x A ou aa x a ocorrendo numa probabilidade p_n .

Cruzamento tipo Q = AA x (A ou a) ou aa x A ou a), ocorrendo numa probabilidade q_n .

Cruzamento tipo R = Aa x A ou Aa x a ocorrendo numa probabilidade r_n .

Cruzamento tipo S = Aa x (A ou a) ocorrendo numa probabilidade s_n .

(1) Como não pudemos dispôr da publicação de Haldane (1937a.) em tempo, utilizamo-nos, aqui, de outra, que também descreve o método de Haldane e Waddington (1931) e do livro de Hogben (1946).

Sendo as equações :

$$P_{n+1} = P_n + \frac{1}{2} q_n$$

$$q_{n+1} = \frac{1}{2} r_n + \frac{1}{2} s_n$$

$$r_{n+1} = \frac{1}{2} q_n$$

$$s_{n+1} = \frac{1}{2} r_n + \frac{1}{2} s_n$$

Essas equações, considerando-se a frequência inicial dos gens como sendo iguais para darem valores simétricos, nos dariam o mesmo resultado obtido pelo método por nós utilizado.

Para obtermos os valores de p_n , q_n , r_n e s_n a partir das 4 equações enunciadas, teríamos que proceder da maneira descrita abaixo, conforme nos foi indicado pelo Dr. Frederico Pimentel Gomes, de acôrdo com sua publicação de 1950a. Vamos verificar sómente o valor de q_n , unicamente para provar que dá o mesmo resultado que o método por nós utilizado;

Verifica-se, em primeiro lugar, que

$$s_n = q_n$$

$$r_n = \frac{1}{2} q_{n-1}$$

$$\therefore P_{n+1} = P_n + \frac{1}{2} q_n$$

$$q_{n+1} = \frac{1}{4} q_{n-1} + \frac{1}{2} q_n \quad (21)$$

$$q_{n+1} = \frac{1}{2} q_n - \frac{1}{4} q_{n-1} = 0 \quad (22)$$

Esta equação linear de diferenças, ou também equação recorrente de Haldane, pode ser resolvida por meio do método da função geratriz, introduzido por Laplace.

Esse método das funções geratrizes consiste em determi-

nar o termo geral de uma função desenvolvida em série. Para achar essa função combinam-se 3 funções cujos coeficientes sejam os termos da sucessão em pesquisa.

Admitamos uma função $f(x)$ que, desenvolvida em série, nos dê:

$$\begin{aligned} f(x) &= q_1 + q_2 x + q_3 x^2 - \dots \\ -\frac{1}{2} x \cdot f(x) &= -\frac{1}{2} q_1 x - \frac{1}{2} q_2 x^2 - \frac{1}{2} q_3 x^3 - \dots \\ -\frac{1}{4} x^2 \cdot f(x) &= -\frac{1}{4} q_1 x^2 - \frac{1}{4} q_2 x^3 - \frac{1}{4} q_3 x^4 - \dots \\ \therefore f(x) \cdot \left[1 - \frac{1}{2} x - \frac{1}{4} x^2 \right] &= q_1 + x \left(q_2 - \frac{1}{2} q_1 \right) \\ &\quad + x^2 \left(q_3 - \frac{1}{2} q_2 - \frac{1}{4} q_1 \right) \\ &\quad + x^3 \left(q_4 - \frac{1}{2} q_3 - \frac{1}{4} q_2 \right) \\ &\quad + \dots \end{aligned}$$

Os coeficientes de x^2 , x^3 , x^4 ... são nulos em virtude da equação (22) cuja solução buscamos.

Logo, tem-se:

$$\begin{aligned} \left[1 - \frac{1}{2} x - \frac{1}{4} x^2 \right] f(x) &= q_1 + x \left(q_2 - \frac{1}{2} q_1 \right) \\ \therefore f(x) &= \frac{q_1 + x \left(q_2 - \frac{1}{2} q_1 \right)}{1 - \frac{1}{2} x - \frac{1}{4} x^2} \quad (23) \end{aligned}$$

Substituindo-se os valores de q_1 e q_2 pelos seus valores iniciais, (veja-se Quadro I, coluna central ou a soma das 2a. e 6a. colunas):

$$\begin{aligned} q_1 &= \frac{2}{4} & q_2 &= \frac{2}{8} \\ f(x) &= \frac{\frac{2}{4} + x \left(\frac{2}{8} - \frac{1}{2} \cdot \frac{2}{4} \right)}{1 - \frac{1}{2} x - \frac{1}{4} x^2} \\ &= \frac{2}{4 - 2x - x^2} \quad (24) \end{aligned}$$

Resolvendo a equação obtida quando se iguala o denominador a zero, encontram-se as duas raízes, com os seguintes valores :

$$a = 1 + \sqrt{5},$$

$$\beta = 1 - \sqrt{5}$$

Precisamos, agora, desenvolver $f(x)$ em série para buscar o termo geral. Para tanto fazemos :

$$f(x) = \frac{-2}{(x-a)(x-\beta)} = (-2)(x-a)^{-1}(x-\beta)^{-1}$$

$$(x-a)^{-1} = (-a)^{-1} + \frac{-1}{1}(-a)^{-2}x + \frac{(-1)(-2)}{1 \cdot 2}(-a)^{-3}x^2 + \dots$$

$$= -\frac{1}{a} - \frac{1}{a^2}x - \frac{1}{a^3}x^2 - \dots$$

$$-(x-\beta)^{-1} = \frac{1}{\beta} + \frac{1}{\beta^2}x + \frac{1}{\beta^3}x^2 + \dots$$

Sendo então a função geratriz

$$f(x) = 2 \left[-\frac{1}{a\beta} + x \left(-\frac{1}{a^2\beta} - \frac{1}{a\beta^2} \right) + x^2 \left(-\frac{1}{a^3\beta} - \frac{1}{a^2\beta^2} - \frac{1}{a\beta^3} \right) + \dots + x^n \left(-\frac{1}{a^{n+1}\beta} - \frac{1}{a^n\beta^2} + \dots + \frac{1}{a\beta^{n+1}} \right) \right]$$

O valor $q_{n+1} + 1$ será igual ao coeficiente do termo geral da série resultante do desenvolvimento em série da função geratriz :

$$q_{n+1} = -2 \left[\frac{1}{a^{n+1}\beta} + \frac{1}{a^n\beta^2} + \dots + \frac{1}{a\beta^{n+1}} \right] \quad (25)$$

Para condensar este termo podemos utilizar a fórmula da soma de uma série onde a_1 é o primeiro termo, a_n o último termo considerado, e r a razão.

$$\begin{aligned}
 q_{n+1} &= -2 \left[\frac{\frac{1}{\alpha^{n+1}\beta} - \frac{1}{\alpha\beta^{n+1}} - \frac{\alpha}{\beta}}{1 - \frac{\alpha}{\beta}} \right] = -2 \left[\frac{\frac{1}{\alpha^{n+1}\beta} - \frac{1}{\beta^{n+2}}}{1 - \frac{\alpha}{\beta}} \right] \\
 &= -2 \left[\frac{\frac{1}{\alpha^{n+1}} - \frac{1}{\beta^{n+1}}}{\beta - \alpha} \right] = -2 \left[\frac{\frac{1}{(-1+\sqrt{5})^{n+1}} - \frac{1}{(-1-\sqrt{5})^{n+1}}}{-1-\sqrt{5} + 1-\sqrt{5}} \right] \\
 &= 2 \left[\frac{\frac{1}{(\sqrt{5}-1)^{n-1}} - \frac{1}{(-\sqrt{5}-1)^{n+1}}}{2\sqrt{5}} \right] = \frac{\frac{1}{(\sqrt{5}-1)^{n+1}} - \frac{1}{(-\sqrt{5}-1)^{n+1}}}{\sqrt{5}} \\
 q_n &= \frac{\frac{1}{(\sqrt{5}-1)^n} - \frac{1}{(-\sqrt{5}-1)^n}}{\sqrt{5}} = \frac{\frac{1}{(\sqrt{5}-1)^n} - \frac{1}{(-\sqrt{5}-1)^n}}{\sqrt{5}} \\
 &= \frac{\frac{(-1)^n (-1-\sqrt{5})^n - (-1)^n (-1+\sqrt{5})^n}{(-1)^n (\sqrt{5}-1) (-\sqrt{5}-1)^n}}{\sqrt{5}} = \frac{(1+\sqrt{5})^n - (1-\sqrt{5})^n}{2^n \sqrt{5}} \quad (26)
 \end{aligned}$$

Essa fórmula (26) para q_n é igual à que foi dada no Quadro I, na coluna central, como se pode verificar facilmente.

b) Com seleção

Quando há seleção, interessa-nos saber as fórmulas de equilíbrio, sendo que esse equilíbrio poderá dar-se permanecendo todos os genótipos na população ou com a eliminação completa de um deles.

Para determinar as diversas fórmulas de equilíbrio, raciocinamos da seguinte maneira: se a população está em equilíbrio, então a geração (n) será igual à geração (n + 1). Por isso analisemos separadamente os 7 casos possíveis de cruzamentos (segundo o método de Haldane, 1937a), que já ilustramos no Quadro I:

- 1) AA x A, 2) AA x $\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a, 3) Aa x A,
 - 4) Aa x $\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a, 5) Aa x a, 6) aa x $\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a,
 - 7) aa x a, cada caso acontecendo, respectivamente, com uma probabilidade: $p_n, q_n, r_n, s_n, t_n, u_n$ e v_n .
- Portanto, esquematizando, temos:

Tipos de Cruzamentos	Geração n antes da seleção	Geração n após a seleção ♀ ♂	Geração n+1 antes da seleção
AA x A	P_n	$P_n R_A$	$P_n R_A^2 + \frac{1}{2} q_n R_A^2$
AA x ($\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a)	q_n	$q_n R_A$	$\frac{1}{2} r_n R_A + \frac{1}{4} s_n R_A$
Aa x A	r_n	$r_n R_A$	$\frac{1}{2} q_n R_A R_a$
Aa x ($\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a)	s_n	$s_n R_A$	$\frac{1}{2} r_n R_A + \frac{1}{4} s_n R_a + \frac{1}{4} s_n R + \frac{1}{2} t_n R_a$
Aa x a	t_n	$t_n R_a$	$\frac{1}{2} u_n R R_a$
aa x ($\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a)	u_n	$u_n R_a$	$\frac{1}{2} t_n R_a + \frac{1}{4} s_n R_a$
aa x a	v_n	$v_n R_a$	$v_n R_a^2 + \frac{1}{2} u_n R_a^2$

Chamaremos por Σ a soma de todos os termos da geração (n + 1).

Igualando a geração (n) à geração (n + 1), teremos a seguinte série de equações, que, resolvidas, nos darão as fórmulas de equilíbrio para cada caso :

$$p = \left(pR_A^2 + \frac{1}{2} qR_A^2 \right) : \Sigma \quad (27)$$

$$q = \left(\frac{1}{2} rR_A + \frac{1}{4} sR_A \right) : \Sigma \quad (28)$$

$$r = \left(\frac{1}{2} qR_A R_0 \right) : \Sigma \quad (29)$$

$$s = \left(\frac{1}{2} rR_A + \frac{1}{4} sR_0 + \frac{1}{4} sR_A + \frac{1}{2} tR_0 \right) : \Sigma \quad (30)$$

$$t = \left(\frac{1}{2} uR_A R_0 \right) : \Sigma \quad (31)$$

$$u = \left(\frac{1}{2} tR_0 + \frac{1}{4} sR_0 \right) : \Sigma \quad (32)$$

$$v = \left(vR_0^2 + \frac{1}{2} uR_0^2 \right) : \Sigma \quad (33)$$

A necessidade de dividir por Σ vem da introdução dos valores de seleção RA e Ra que fazem a soma dos termos da geração (n + 1) diferente de 1. Para restabelecer essa igualdade a um, dividimos por Σ . Deixaremos somente indicadas essas equações, pois sua resolução implica numa equação de 5º grau, na maioria das vezes muito complexa.

Conseguimos, assim, com o auxílio do Dr. Frederico Pimentel Gomes, chegar a um resultado importante. Suponhamos, para facilidade de cálculo, que RA seja igual a Ra , e, para não haver confusão de termos, designaremos êsse valor de sobrevivência pela letra B .

Podemos extrair o valor de Σ da equação (29) :

$$r\Sigma = \frac{1}{2} q \cdot R_A R_0 \quad \therefore \quad \Sigma = \frac{qB^2}{2r} \quad (34)$$

Utilizar-nos-emos, agora, somente das equações (28), (30), (31) e, (32), substituindo Σ pelo seu valor achado em (34), teremos:

$$\left\{ \begin{array}{l} q = \left(-\frac{1}{2} Br + \frac{1}{4} Bs \right) \frac{2r}{qB^2} \\ s = \left(-\frac{1}{2} Br + \frac{1}{4} Bs + \frac{1}{4} Bs + \frac{1}{2} Bt \right) \frac{2r}{qB^2} \\ t = \frac{1}{2} B^2 u \cdot \frac{2r}{B^2q} \\ u = \left(-\frac{1}{2} Bt + \frac{1}{4} Bs \right) \frac{2r}{B^2q} \end{array} \right.$$

Simplificando, temos:

$$\left\{ \begin{array}{l} q = \left(r + \frac{s}{2} \right) \frac{r}{Bq} \\ s = (r + s + t) \frac{r}{Bq} \\ t = \frac{ru}{q} \\ u = \left(t + \frac{s}{2} \right) \frac{r}{Bq} \end{array} \right.$$

$$\text{Fazendo: } Q = \frac{q}{q}, S = \frac{s}{q}, R = \frac{r}{q}, U = \frac{u}{q}$$

e fazendo-se as substituições nas equações acima, chegamos ao seguinte:

$$1 = \left(R + \frac{S}{2} \right) \frac{R}{B} \quad (35)$$

$$S = (R + S + T) \frac{R}{B} \quad (36)$$

$$T = RU \quad (37)$$

$$U = \left(T + \frac{S}{2}\right) \frac{R}{B} \quad (38)$$

Substituindo o valor de T encontrado em (37), nas equações (36) e (38), temos:

$$S = (R + S + RU) \frac{R}{B} \quad (39)$$

$$U = \left(RU + \frac{S}{2}\right) \frac{R}{B} \quad (40)$$

Somando (35) com 38), obtemos:

$$1 + U = \frac{R}{B} (R + S + RU) \quad (41)$$

Porém, verificámos, pela equação (36), que o segundo membro da equação (41) é igual a S.

Portanto:

$$1 + U = S \quad (42)$$

Da equação (35), (39) e (40) extraímos, respectivamente:

$$\frac{B}{R} = R + \frac{S}{2} \quad (43)$$

$$\frac{BS}{R} = R + S + RU \quad (44)$$

$$\frac{RU}{R} = RU + \frac{S}{2} \quad (45)$$

Substituindo S nas equações (43) e (44) pelo seu valor encontrado em (42), temos:

$$\frac{B}{R} = R + \frac{1+U}{2}$$

$$\frac{RU}{R} = RU + \frac{1+U}{2}$$

que, simplificadas, dão:

$$2B = 2R^2 + R + RU, \therefore 2B - 2R^2 = R + RU \quad (46)$$

$$2BU = 2R^2U + R + RU, \therefore U(2B - 2R^2) = R + RU \quad (47)$$

Dividindo (46) por (47), achamos:

$$U = 1 \quad (48)$$

Substituindo êsse valor de U na equação (46), temos:

$$2B - 2R^2 = R + R$$

$$\therefore R^2 + R - B = 0 \quad (49)$$

$$\therefore R = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2}$$

A raiz com sinal negativo não nos interessa por dar resultado absurdo biologicamente; portanto:

$$R = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2} \quad (50)$$

Voltando à equação e substituindo U por 1, temos:

$$S = 2 \quad (51)$$

O valor de Q já é, por hipótese inicial:

$$Q = \frac{q}{q} = 1$$

Como U é igual a um e T é igual a RU , temos que $T = R$,

$$\therefore T = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2} \quad (52)$$

Falta-nos calcular os valores para P e V , que, devido ao fato de termos feito por hipótese, $RA = Ra$ serão iguais: $\therefore P = V$. Recorremos, para acharmos o valor de P , à equação inicial (27):

$$p = (pB^2 + \frac{1}{2} qB^2) \frac{1}{\Sigma}$$

Simplificando e substituindo Σ por seu valor em (34), temos:

$$p = (p + \frac{1}{2} q) \frac{2r}{q}$$

$$p = (2p + q) \frac{r}{q} \quad (53)$$

Portanto, dividindo ambos os membros da equação (53) por q , temos:

$$P = (2P + 1) R$$

$$\therefore P = \frac{2PR + R}{R} \quad (54)$$

$$\therefore P = \frac{R}{1-2R}$$

Substituindo R pelo seu valor em (50), temos:

$$P = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2}$$

$$\therefore P = \frac{1}{2} \cdot \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2(2 - \sqrt{1 - 4B})} \quad (55)$$

Encontramos, na equação (55), uma limitação que reputamos importantíssima: para que P seja positivo (condição para haver equilíbrio sem eliminação dos demais genótipos, é necessário que o denominador seja positivo; logo, surge a seguinte limitação para B:

$$\begin{aligned} \sqrt{1 + 4B} &< 2 \\ 1 + 4B &< 4 \\ \therefore B &< 0,75 \end{aligned} \quad (56)$$

Isto significa que, para existirem gens heteróticos nas populações endogâmicas de Hymenópteros do tipo que estudamos, (porque veremos adiante que poderão existir outros tipos de populações endogâmicas, que não são encontrados na natureza), de maneira a permanecerem na população todos os genótipos, é necessário que esses valores de sobrevivência sejam inferiores a 0,75.

Agora que temos os valores de P, Q, R, S, T, U e V, podemos, facilmente, obter os valores de p, q, r, s, t, u e v, multiplicando cada um dos primeiros por q. O valor de q pode ser obtido da seguinte relação:

$$p + q + r + s + t + u + v = 1 \quad (57)$$

$$q = \frac{1}{P + Q + R + S + T + U + V} \quad (58)$$

Como $P = V$, $Q = U$, $R = T$
e substituindo P por seu valor em (55), U por seu valor em (48) R por seu valor em (50) e S por seu valor em (51), temos:

$$\begin{aligned} \therefore q &= \frac{i}{2P + 2U + 2V + S} = \\ &= \frac{i}{\frac{-1 + \sqrt{1+4B}}{2 - \sqrt{1+4B}} + 2 + (-1 + \sqrt{1+4B}) + 2} = (59) \\ &= \frac{i}{4} \frac{3-4B}{(1-B)(2+\sqrt{1+4B})} \quad (60) \end{aligned}$$

Para darmos um exemplo concreto da aplicação dessas fórmulas, demonstrando a sua perfeita validade, calculámos um caso em que $B \doteq RA = Ra = 0,11$.

Esse valor 0,11 foi escolhido por duas razões:

a) por ser inferior a 0,75 e b) porque nos permite extrair uma raiz exata de $\sqrt{1+4B}$, que fica, assim, igual a 1,2.

Aplicando as fórmulas e fazendo os cálculos para as frequências dos sete tipos de acasalamento citados à página 27, quando o equilíbrio for alcançado, obteremos o seguinte:

QUADRO II

Frequência no equilíbrio	Tipo de acasalamento
$q = \frac{1}{4,45} = 0,22472$ 0,125	AA x ($\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a)
$p = \frac{4,45}{0,1} = 0,02809$	AA x A
$r = \frac{4,45}{2} = 0,02247$	Aa x A
$s = \frac{4,45}{0,1} = 0,44944$	Aa x ($\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a)
$t = \frac{4,45}{1} = 0,02247$	Aa x a
$u = \frac{1}{4,45} = 0,22472$ 0,125	aa x ($\frac{1}{2}$ A ou $\frac{1}{2}$ a)
$v = \frac{4,45}{4,45} = 0,02809$	aa x a

Podemos verificar que a soma dos valores encontrados é igual a 1.

Esses valores encontrados dão-nos a constituição genética de uma população endogâmica de himenópteros, no equilíbrio, com ambos os valores de sobrevivência igual a 0,11.

Essa frequência de equilíbrio é para os tipos de acasalamento; se, no entanto, quizermos a frequência das fêmeas AA teremos que somar as frequências dos acasalamentos tipos p e q, se quizermos a frequência das fêmeas Aa teremos que somar as frequências dos acasalamentos tipos r, s e t, e finalmente, se desejarmos a frequência das fêmeas aa precisaremos somar as frequências dos acasalamentos tipos u e v.

E' claro que, para nossas considerações serem válidas, é preciso que existam heterozigotos, pois se somente houver acasalamentos tipos p ou v, não haverá oportunidade para estabelecer-se o nosso esquema.

Para elucidar melhor estes pontos fizemos o gráfico 11, em que demonstramos gráficamente a validade das demonstrações e fórmulas expostas neste capítulo. Nesse gráfico fizemos $B = RA = Ra = 0,11$ (caso calculado acima) e desenhámos a curva seguida pelos diversos tipos de acasalamento por 6 gerações. Para cada tipo de acasalamento calculámos duas curvas, com frequências iniciais diferentes; verifica-se que tanto as curvas pontilhadas como as curvas cheias aproximam-se aos mesmos limites, que são os calculados nos Quadros II.

Após demonstrado um caso em que escolhemos arbitrariamente os valores de sobrevivência, passaremos a fazer algumas considerações de ordem geral. Poderíamos substituir os índices de sobrevivência por valores que correspondam aos diferentes tipos de mutação possíveis, porém, queremos citar apenas os gens heteróticos.

Talvez a principal conclusão que podemos tirar dos estudos deste capítulo é que há a possibilidade de existirem gens heteróticos em populações endogâmicas de himenópteros.

Para gens heteróticos temos, em geral, a situação seguinte:

a) em plantas ou animais que se reproduzem por autofecundação, para um par de gens heteróticos poder conservar-se na população, é necessário que ambos os índices de sobrevivência sejam inferiores a 0,5 (Brieger 1948).

b) em plantas ou animais diploides, que se reproduzem por fecundação cruzada (panmixia), para os gens poderem ser mantidos na população é necessário que ambos os índices sejam abaixo de 1.

c) em populações panmíticas de himenópteros as condições para haver gens heteróticos nas populações são: 1.º) ambos os índices de sobrevivência devem ser menores que 1 e 2.º) pa-

ra cada valor de R_a , o valor máximo que R_A poderá alcançar é restringido pela fórmula.

$$R_A = \frac{1 + \sqrt{1 + 8R_a}}{4}$$

(veja página 238)

d) em populações endogâmicas de himenópteros, para existirem gens heteróticos passíveis de permanecer em proporções definidas numa população, é necessário que satisfaçam duas condições:

1) Serem, ambos os seus índices de sobrevivência, inferiores a 0,75 (veja fórmula (56)).

Para ilustrar esta conclusão construímos dois gráficos: Gráfico 12 e Gráfico 13. Para o Gráfico 12 escolhemos valores de R_A e R_a abaixo de 0,75 e para o Gráfico 13 escolhemos valores para os índices de sobrevivência acima de 0,75. Apesar de os índices de sobrevivência do gráfico 12 diferirem, proporcionalmente, mais entre si ($R_A = 0,5$ $R_a = 0,4$) do que os índices do gráfico 13 ($R_A = 0,9$ $R_a = 0,8$) verificamos que, no gráfico 12, as curvas tendem para um equilíbrio com todos os tipos de cruzamento na população, quaisquer que sejam as proporções iniciais entre esses tipos de cruzamento, ao passo que no gráfico 13 o gen mais viável (A) tende a eliminar o seu alele (a).

A razão dessa eliminação é que, com índices acima de 0,75, os segregados do tipo s ($Aa \times A$ ou a) são em maior proporção que a contribuição que o tipo s recebe dos demais tipos de acasalamento, e portanto tende a desaparecer. Desaparecendo os híbridos, os gens homocigotos de maior viabilidade rapidamente eliminarão seus aleles devido a que quaisquer pequenas diferenças de viabilidade entre eles serem, agora, aumentadas exponencialmente.

2) Esta segunda condição foi verificada recentemente pelo Dr. Frederico Pimentel Gomes (1950) e pode ser resumida da seguinte maneira: Para haver equilíbrio com todos os tipos de cruzamento na população, para cada valor de R_a , o valor máximo que R_A poderá alcançar é restringido pela fórmula:

$$4 R_A^5 + 8 R_0 R_A^4 - 4 R_0 R_A^3 + 8 R_0^3 (R_0 - 1) R_A^2 - \\ - R_0^2 (4 R_0^2 + 4 R_0 - 1) R_A + 2 R_0^3 < 0$$

Fórmula n.º 3,09 da publicação de Pimentel Gomes, (1950).

Com auxílio dessa fórmula de Pimentel Gomes determinamos, para alguns valores de R_A , qual o valor máximo correspondente que RA poderá ter para que todos os tipos de cruzamentos possam conservar-se na população: São eles :

$R_A = 0,00$	$RA < 0,75$	$R_A = 0,50$	$RA < 0,47$
$R_A = 0,10$	$RA < 0,73$	$R_A = 0,60$	$RA < 0,38$
$R_A = 0,20$	$RA < 0,67$	$R_A = 0,70$	$RA < 0,27$
$R_A = 0,30$	$RA < 0,61$	$R_A = 0,74$	$RA = 0,00$
$R_A = 0,40$	$RA < 0,54$		

Para demonstrar gráficamente a veracidade desses valores limites executamos o Gráfico 14, em que um dos índices de sobrevivência (R_A) é 0,4 e outro (RA) é 0,7. Apesar de ambos os valores serem inferiores a 0,75, verificamos, pela tendência dos gráficos, que o tipo de cruzamento $AA \times A$ em poucas gerações suplantará os demais.

IV — POPULAÇÕES MISTAS

Como postulou Bateman (1949), populações verdadeiramente panmíticas, definidas como sendo aquelas nas quais a correlação entre os genótipos de reunirem seus gametas é zero, são necessariamente muito raras. Portanto, o caso mais comum entre os himenópteros não deve ser o de encontrarmos populações endogâmicas ou panmíticas, mas sim populações mistas com preferência a endogamia ou a panmíxia.

Deixaremos, aqui, indicadas as equações que regerão uma população mista.

Além dos acasalamentos considerados no capítulo anterior, teremos que admitir mais dois, $AA \times a$ e $aa \times A$, que no caso de endogamia, não acontece.

Portanto, teremos os seguintes tipos de cruzamentos:

$AA \times A$	$Aa \times A$	$aa \times A$
$AA \times (\frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a)$	$Aa \times (\frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a)$	$aa \times (\frac{1}{2}A + \frac{1}{2}a)$
$AA \times a$	$Aa \times a$	$aa \times a$

que acontecerão, respectivamente, numa probabilidade pn , qn , rn , sn , tn , un , vn , wn , xn . Admitiremos que haja uma fração (α) de endogamia e uma fração (β) de fecundação livre, sendo que:

$$\alpha + \beta = 1.$$

Para calcular a equação do equilíbrio dessa população teremos que calcular a porção de endogamia separadamente da porção de cruzamento livre. Para a primeira, procedemos como no capítulo anterior, isto é: os tipos de cruzamento entre dois homozigotos, pn e xn , contribuem somente para $p(n + 1)$ e $x(n + 1)$; o tipo qn contribue para $p(n + 1)$ com $\frac{1}{2}qn$ e para $s(n + 1)$ com $\frac{1}{2}qn$, e assim por diante segundo o esquema que faremos abaixo, sendo cada termo multiplicado pelo fator de endogamia (α).

Para calcular a porção com cruzamento livre fizemos a seguinte suposição: ainda dentro do hospedeiro (se for, por exemplo o caso de alguns himenópteros parasitas) ou na vizinhança de uma mesma colônia (como no caso de algumas formigas), teremos que considerar os machos de acôrdo com a segregação gônica da fêmea mãe, e, porisso, teremos três casos:

(A), (a) e ($\frac{1}{2}A$ ou $\frac{1}{2}a$), porém, após sair do hospedeiro ou no outro caso da vizinhança do próprio formigueiro, ou se houver enxames sincrônicos, só precisaremos considerar a frequência com que ocorrem os machos A e a.

A frequência dos machos A, ou a e de fêmeas AA, Aa e aa será:

$$\text{♂♂ } A = y = p_n + q_n + r_n + \frac{1}{2}(s_n + t_n + u_n) \quad (61)$$

$$\text{♂♂ } a = z = v_n + w_n + x_n + \frac{1}{2}(s_n + t_n + u_n) \quad (62)$$

$$\text{♀♀ } AA = p_n + q_n + r_n$$

$$\text{♀♀ } Aa = s_n + t_n + u_n$$

$$\text{♀♀ } aa = v_n + w_n + x_n$$

Portanto, basta-nos combinar as frequências dos machos com as fêmeas, multiplicando seus termos por b (fração de cruzamento livre) que obteremos a porção da população que se reproduz por panmixia.

Teremos, portanto, a seguinte série de equações que regerão uma população mista de himenópteros:

$$\begin{array}{ll}
 AA \times A & p_{n+1} = a \left(p_n + \frac{1}{2} q_n \right) + by \left(p_n + q_n + r_n \right) \\
 AA \times \left(\frac{1}{2} A \text{ ou } \frac{1}{2} a \right) & q_{n+1} = a \left(\frac{1}{2} s_n + \frac{1}{4} t_n \right) \\
 AA \times a & r_{n+1} = bz \left(p_n + q_n + r_n \right) \\
 Aa \times A & s_{n+1} = a \left(\frac{1}{2} q_n + r_n \right) + by \left(s_n + t_n + u_n \right) \\
 Aa \times \left(\frac{1}{2} A \text{ ou } \frac{1}{2} a \right) & t_{n+1} = a \left(\frac{1}{2} s_n + \frac{1}{2} t_n + \frac{1}{2} u_n \right) \\
 Aa \times a & u_{n+1} = a \left(v_n + \frac{1}{2} w_n \right) + bz \left(s_n + t_n + u_n \right) \\
 aa \times A & v_{n+1} = by \left(v_n + w_n + x_n \right) \\
 aa \times \left(\frac{1}{2} A \text{ ou } \frac{1}{2} a \right) & w_{n+1} = a \left(\frac{1}{2} u_n + \frac{1}{2} t_n \right) \\
 aa \times a & x_{n+1} = a \left(x_n + \frac{1}{2} w_n \right) + bz \left(v_n + w_n + x_n \right)
 \end{array}$$

Não resolveremos estas equações, por desconhecermos os métodos para a sua resolução; porém, achamos de certa importância podermos relatar quais as bases teóricas de uma população mista de himenópteros, pois julgamos ser desta classe a maioria dos casos que temos encontrado.

V — MUDANÇAS NO MECANISMO DE REPRODUÇÃO

No caso de himenópteros com fecundação cruzada tornou-se possível, em algumas espécies, a mudança no mecanismo de cruzamento por meio da técnica de inseminação artificial com a microseringa. Esse método foi desenvolvido por Watson (1927 a e b) e ultimamente aperfeiçoado por Nolan (1937), Roberts (1947), Mackensen (1948) e Laidlaw (1949).

Com êsse processo Mackensen conseguiu até mesmo autofecundar uma rainha de *Apis mellifera* L., seguindo os seguintes passos (Farrar 1947, 1948, Hambleton, 1947): Adormece-se a rainha virgem com CO₂, o que a excita a iniciar a postura poucos dias após, mesmo sem fecundação (Mackensen 1947). Os filhos dessa rainha serão todos machos, devido à razão de a mesma não ser fecundada. Um desses machos, então, é utilizado para ceder o semen, que irá fecundar sua própria mãe. Como êsse macho é originado de uma oosfera não fertilizada, os seus espermatozoides serão todos desse mesmo tipo. Assim, se repetirmos êsse processo em uma população que vinha mantendo seu equilíbrio, segundo o que estudamos para as populações panmíticas, esta passará, agora, a seguir o mesmo esquema dos organismos autofecundados. E' claro que, para a seleção artificial, êsse processo ainda é melhor que a autofecundação, porque, como é o operador que escolhe os machos, a situação é idêntica a um melhorista que pudesse autofecundar uma planta com grãos de pólen de um só genótipo previamente escolhido.

Esse assunto, o da mudança do mecanismo reprodutivo, foi fartamente estudado por Brieger em populações diploides, em sua publicação já citada (1948). Para o caso especial de *Apis mellifera* L. foi estudado, se bem que à parte do estudo da genética de populações, por Kalmus e Smith na sua publicação já citada (1948), e são analisados três casos básicos possíveis de mudança do sistema reprodutivo que, como já dissemos, é o de panmixia (1). Daremos, aqui, os 3 casos estudados pelos autores, com as observações que julgamos mais interessantes.

1.o) Cruzamento entre mãe e filho

E' o que já citámos, à guisa de exemplo, e que consiste em excitar uma rainha virgem (fo) à postura e utilizar um dos seus filhos (mo) para fecundá-la, obtendo-se, assim, uma fêmea (f1), continuando-se o processo.

Kalmus e Smith esquematizaram êste caso, segundo a figura 1.

Cada passo da geração (n) para a geração (n + 1) é chamada pelos autores como "geração dupla".

Desconsiderando mutações ou letais ligados a um determinado par de caracteres, os autores verificaram que, desde que homozigotos produzem só homozigotos, a probabilidade de uma rainha ser heterozigota é reduzida pela metade em cada geração, e, portanto, após (n) "gerações duplas", será igual a 2^{-n} (portanto, igual a $0,5^n$), e de ser homozigota será $(1 - 2^{-n})$. Se ao invés de um par de aléles forem considerados (m) pares de gens. não ligados em diferentes cromossomos então após (n) "gerações duplas", a chance de (m) pares serem homozigotos será $(1 - 2^{-n})^m$.

2.o) Cruzamento entre irmã e irmão

Este caso corresponde ao que estudámos sob o título de "populações endogâmicas", ao qual já fizemos fartas referências. Foi esquematizado por Kalmus e Smith segundo a fig. 2. Para valores moderadamente elevados de números de gerações (n) o valor de pn , que citámos no capítulo sobre populações endogâmicas, transforma-se, segundo Kalmus e Smith, em $pn = 1 - 1,533 (0,8090)^n$.

3.o) Cruzamento entre tia e sobrinho

Este sistema, que segue o esquema da fig. 3, pode ser sumarizado como segue: um macho (mo) é cruzado com uma fêmea (fo) e obtemos duas fêmeas f1 e f'1. De f'1 obtemos o macho m1, que será cruzado com f1, sendo êsse processo repetido daí por diante. Cada passo dêesses é, também, chamado por Kalmus e Smith de "geração dupla". Neste sistema, o valor de pn , isto é a probabilidade de encontrar na enésima geração cruzamentos do tipo AA x A ou A'A' x A' ou A"A" x A", é, segundo Kalmus e Smith, para valores de n moderadamente grandes: $pn = 1 - 1,616 (0,6830)^n$.

Comparando êstes três sistemas de cruzamento, Kalmus e Smith chegaram às seguintes conclusões, muito interessantes principalmente para os melhoristas de abelhas:

No sistema de cruzamento "mãe com filho" a impureza é reduzida por um fator $0,5^n$ onde n é o número de "gerações

(1) — Após termos defendido esta tésse, tivemos em nossas mãos a publicação de Polhemus, Lush e Rothenbuhler (1950), que descreve, além dos 3 tipos de endocruzamento citados aqui, mais os seguintes:

c) sobrinha x tio

d) Sucessivas rainhas com machos de uma rainha (ou seja irmã x irmão, sobrinha x tio, sobrinha neta x tio avô, etc.).

f) primos de 1.o grau.

duplas"; igualmente, no cruzamento de "tia com sobrinho" é reduzida por um fator 0,6830ⁿ, e em n "gerações simples" nos cruzamentos entre "irmão e irmã" é reduzida por um fator 0,8090ⁿ.

Desde que :

$$0,56 = 0,016, \quad 0,6830^{11} = 0,015, \quad 0,8090^{20} = 0,015$$

Kalmus e Smith concluem que 6 gerações duplas, nos cruzamentos "mãe x filho", são tão efetivos como 11 gerações duplas nos cruzamentos tipo "tia x sobrinho" e 20 gerações simples nos cruzamentos tipo "irmã x irmão".

Digamos de passagem, que, dos tipos de endocruzamentos descritos por Kalmus e Smith, só temos notícia da existência, na natureza do tipo "irmã x irmão" e por isso nos detivemos em estudá-lo com mais detalhe.

2.a Parte

INFORMAÇÕES BIOLÓGICAS SÔBRE OS APINAE SOCIAIS, ESPECIALMENTE OS MELIPONINI, NECESSÁRIOS AO ESTUDO PARTICULAR DA GENÉTICA DE POPULAÇÕES

Em sua publicação "Mecanismo da Evolução e origem das espécies" (1944) Dobzhansky esboça 7 tipos de informações necessárias para o julgamento das potencialidades evolutivas de um ser vivo ou grupo de organismos :

1) Mecanismo de reprodução 2) Hábitos de reprodução 3) Tipo de distribuição 4) Densidade de população 5) Meios de distribuição 6) Taxas de mutação 7) Estrutura e comportamento do mecanismo cromosômico.

Em carta a nós dirigida, o prof. Dobzhansky acha que a êsses pontos se poderia acrescentar mais um, também muito importante, que é o "coeficiente de endocruzamento". Deixaremos, entretanto de tratar nesta tese desse coeficiente, por nos faltarem dados tanto para calculá-lo como para demonstrar sua atuação entre os *Hymenoptera* sociais. Pela mesma razão deixaremos de falar sôbre a "taxa de infiltração" que é também, um fator importante.

Tôdas estas informações são também úteis ao estudo da genética de populações, mesmo porque podemos considerar o

estudo da evolução como um dos capítulos mais excitantes da genética de populações; por essa razão estudaremos êsses tópicos, de acôrdo com os conhecimentos atuais sôbre os Apinae sociais, nêste primeiro capítulo desta parte.

I — DETERMINANTES DAS POTENCIALIDADES EVOLUTIVAS

Antes de entrar, diretamente, no estudo dos diversos determinantes das potencialidades evolutivas queremos definir o que entendemos por "potencialidade evolutiva". Chamamos de "potencialidade evolutiva" à capacidade potencial de uma espécie poder modificar sua frequência gênica e a sua frequência de combinações gênicas.

Seguindo o esquema de Dobzhansky, passaremos a relatar diversas informações importantes ao estudo da genética de populações dos himenópteros sociais.

a) Mecanismo e hábitos de reprodução

Como dissemos, ao distinguir os tipos de reprodução, no início da primeira parte deste estudo, os himenópteros sociais reproduzem-se, preferencialmente, por fecundação livre.

Nos *Bombini*, que constituem a tribo mais primitiva dos Apinae, há diversos trabalhos sôbre seus processos de reprodução, porém só tivemos a oportunidade de conhecer o de Fairchild e Barrett, o de Frison (1927) e o de Sladen (19). Os primeiros observaram, no outono (13 de Outubro), uma fêmea e um macho de *Bombus fervidus* F. em cópula, parados sôbre um tronco de cereja, a 6 polegadas do chão. Frison (1927) conseguiu a fertilização de fêmeas dentro de vasilhames de vidro, tendo sido bem sucedido nas seguintes espécies: *Bombus americanorum* FAB., *B. bimaculatus* CRESSON e *B. vagans* CRESSON. Sladen (pg. 14) sugere-nos que algumas espécies de *Bombus* (especialmente *B. ruderatus*) copulem no ar.

Sôbre a duração das colônias, os *Bombini* diferem fundamentalmente dos *Apini* e *Meliponini*, pois enquanto os *Bombini* possuem colônias anuais formando-as no início da primavera e dissolvendo-as no fim do outono, as outras duas tribus possuem-nas permanentes.

Tanto nos *Apini* como nos *Meliponini*, o processo de reprodução está intimamente ligado à formação de uma nova col-

méia, porém o processo utilizado por ambas as tribus é bastante divergente, como podemos verificar pelo resumo que faremos :

APINI — Descreveremos, aqui, resumidamente, a formação de novas colméias, como se dá na natureza, para a espécie *Apis mellifera* L., que é sem dúvida a mais estudada.

Por motivos diversos, por exemplo exiguidade de espaço, excesso de população, estação do ano, as operárias iniciam a construção de diversas células para machos com o objetivo de produzir zangões para próximos enxames. Daí a poucos dias inicia-se a construção de células reais em cada uma das quais a rainha põe um ovô. Cada larva de rainha é alimentada com a "papa real" (alimentação glandular especial) desde seu nascimento até o fim da vida, ao contrário dos machos e operárias, que após o 3.º dia da fase larval passam a receber em sua alimentação pólen e mel. Uns 8 a 9 dias após as células reais mais adiantadas terem sido operculadas, se o tempo estiver bom, entre 10 e 14 horas (Root, 1943, pag. 228) a rainha velha acompanhada de uma boa quantidade de abelhas adultas enxameia e abandona a colméia primitiva, em busca de outra casa. Esse enxame é chamado, pelos apicultores, como enxame primário. Na colméia velha nasce uma das rainhas prestes a emergir, e que, depois de fecundada, pode sair em um novo enxame que é chamado secundário. As operárias, rainhas e também alguns machos que saem no enxame, quer seja primário, quer secundário, (que pode sair da colméia mãe mais ou menos uma semana após a saída do primário, Root (1943) estacionam em qualquer sítio, tal seja um galho de árvore, para descansar, (de 15 minutos até mais de um dia). Daí as operárias voam a procura de nova morada. E' sabido que, em alguns casos, o enxame abandona a colméia mãe e segue diretamente para uma caixa, ôco de árvore ou outro sítio apropriado, instalando-se imediatamente, dando indicação de que as operárias já visitaram e elegeram o local antecipadamente (Allan Lathan, Apud Root, 1943).

A fecundação de uma rainha virgem é uma operação independente da enxameação: desde que haja falta da rainha fecundada em uma colméia, quer por decrepitude ou morte, quer por sua saída em um enxame, uma nova rainha será fecundada. Para a sua fecundação, a rainha virgem, 5 a 12 dias após sua emergência, sai da colméia, para o "vôo nupcial" (pois ela sai, também, para vôos de reconhecimento) acompanhada de um grande número de machos. Dêsses machos, um consegue vencer a competição e acasalar-se com a rainha, passando

para esta todo o seu conteúdo de semen e do mucus secretado pelas glândulas acessórias. Esse mucus seca-se e vai servir como um tampão impedindo a saída imediata dos espermatozoides. O macho morre, logo em seguida ao vôo nupcial, devido ao fato de ser parte de seus órgãos genitais arrancada no final da cópula. O vôo nupcial dura, desde 5 até 31 minutos (Robert, 1944), iniciando a rainha sua postura 3 a 4 dias após a realização da cópula (Root 1943).

Acreditava-se que as rainhas sofressem, sempre, uma só fecundação, porém trabalhos recentes de Roberts (1944) e Shoemaker (1947) mostraram que tal não se dá, havendo com alta frequência o acasalamento múltiplo.

Na ocasião do vôo nupcial são admitidos, tanto na colméia como no enxame de machos que procurarão acasalar-se com a rainha, não só os machos da própria colméia, portanto irmãos da rainha, como também machos de outras colméias, que poderão ser da mesma subespécie como de subespécies diferentes. E' por isso que Watson (1928) escreve: "Todas essas variedades (1) intercruzam-se assim que lhes é dada a oportunidade, parecendo certo que as barreiras geográficas tais como águas, montanhas e desertos, tornaram possível, primeiro, a evolução dessas variedades e depois, sua preservação através dos séculos". Podemos dizer que, a não ser em casos de colméias isoladas, sem outras nas proximidades dentro de um raio de 10 kms., a porcentagem de fecundação livre deverá ser relativamente maior que a de endocruzamento.

MELIPONINI — Até há pouco tempo, o mecanismo da enxameagem entre as *Meliponini* era praticamente desconhecido. Porém, agora, temos mais luzes sobre esse problema em face das observações feitas recentemente por Nogueira Neto (1948). Daremos, aqui, resumidamente, o que foi observado por esse autor, frisando, quando fôr o caso, nossas observações sobre esse assunto.

Sintetizando, em forma, tanto quanto possível cronológica, temos o seguinte esquema para os diferentes passos executados pelos elementos de uma colônia mãe para a fundação de uma nova colônia.

(1) Dentro da espécie *Apis mellifera* L. há diversas subespécies às vezes acreditadas erradamente, pelos apicultores, como boas espécies. As variedades consideradas pelo autor citado são carniolanas, italianas, cipreanas e caucasianas.

a) *Atividades de reconhecimento e escolha da nova moradia.* — Quando a colônia está apta para enxamear, verifica-se em determinados pontos, onde haja ôcos em uma parede, em uma pedra, em um tronco de páu, etc., que há um certo número de abelhas voejando à procura de um local onde possam estabelecer a nova moradia. As abelhas parecem preferir sítios já visitados no ano anterior ou lugares em que já houve uma colônia, talvez devido ao aproveitamento da cêra. As primeiras observações sôbre êsse assunto foram feitas por Nogueira Neto (pp. c.) em 5 sub-gêneros de *Trigona*.

Verificámos que há preferência por um lugar já visitado no ano anterior, observando-se nos meses de Setembro a Novembro a visita a um mesmo sítio por operárias de *T. (Plebeia) mosquito* F. SMITH, em 4 anos (1944, 1945, 1946, 1949). Quanto à escolha prévia do local, verificámos em *T. (Friesella) schrottkyi* FRIESE em Julho e Agosto de 1949, um detalhe interessante, aparentemente na primeira semana da "escolha". Diversas operárias optaram por diversas fendas do soalho de uma casa em Rasgão (E. S. Paulo). Dois dias depois uma grande parte das fendas foram abandonadas, ficando sômente três. Após mais uma semana haviam optado por duas sômente, eliminando as demais. Este foi o único caso de enxame duplo que observámos até agora.

b) *Fechamento das frestas* — Assim que as operárias escolham um determinado local para abrigar a nova colônia iniciam uma operação de calafetamento de tôdas as frestas e a construção do orifício de saída (Nogueira Neto, o. c.). Verificámos em *T. (F.)schrottkyi* FRIESE que, mesmo quando ainda havia diversos locais em experimentação, as operárias de cada um dêles iniciaram o proceso de lacramento das frestas.

c) *Transporte de cera, mel e pólen da colméia mãe para o novo local.*

Êste é um dos passos mais importantes, que separa rigidamente o tipo de enxameação dos *Meliponini* do existente entre os *Apini*. Após a calafetagem da nova colméia, as operárias agora em número crescente, iniciam o transporte de cera da colméia mãe para a nova. Tal fato foi observado pela primeira vez e experimentalmente demonstrado por Nogueira Neto (o. c.) em *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH, *T. (Plebeia) mosquito* F. SMITH, *T. (Friesella) schrottkyi* FRIESE, *T. (Nannotrigona) testaceicornis* LEP., *T. (Trigona) hyalinata* LEP.. Tivemos ocasião de observar êsse fato pessoalmente em *T. (Plebeia) mosquito* F. SMITH, *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH, *Trigona (Friesella) schrottkyi* FRIESE e *M.*

fuscata melanoventer (SCHWARZ), sendo, provavelmente, patrimônio comum dos *Meliponini*.

Outro detalhe sugerido por Nogueira Neto foi por nós observado em *Trigona* (*Tetragonisca*) *jaty* F. SMITH e em *M. fuscata melanoventer* (SCHWARZ). Trata-se do transporte de mel e de pólen. Em *T. (Tetragonisca) jaty* F. SMITH verificamos que as operárias entravam sem pólen nas patas e no entanto alguns potes começaram a encher-se desse material. Cêdo verificamos que o pólen era trazido no "papo" das operárias, razão pela qual o pólen da colônia incipiente ao invés de ser granulado era pastoso; como êsse processo é o utilizado para "saque" pelas *Lestrimelittas* e como não é o método normal de transporte de pólen, deduzimos que êsse material era retirado pelas operárias na colônia mãe. Nogueira Neto verificou o transporte de pólen nas patas trazeiras, em *Trigona (Trigona) hyalinata* LEP., porém, não há certeza de que seja da colônia mãe ou coletado diretamente das flores, sendo esta última hipótese a mais provável. Constatamos na colônia de *Melipona fuscata melanoventer* (SCHWARZ) ainda sem rainha, a existência de "invólucro" e de potes de pólen e mel. Vemos assim que se estabelece uma verdadeira colônia parasita, até estar suficientemente equipada para manter-se. Como pondera Nogueira Neto (op. cit.) êsse hábito é muito mais seguro para garantir o sucesso da enxameagem que o utilizado pela *Apis mellifera* L.

d) *Enxame de machos* — Depois do que acima foi exposto, os machos da colônia mãe e de outras colméias vizinhas começam a chegar em número cada vez maior, pelo espaço de 4 a 5 dias aproximadamente, estacionando em galhos, troncos ou objetos próximos à nova colméia ou dentro da mesma; uma grande parte deles fica voejando ao redor da colméia, possivelmente à espera do vôo nupcial da nova rainha.

Esse enxame de machos já foi observado em diferentes espécies por diversas pessoas:

Alfonso Dampf observou em 18 de Setembro de 1932 às 4 horas da tarde um enxame de machos de *Trigona*, subgênero *Scaptotrigona*, porém na amostra que coletou foi verificado existirem 32 espécimens da espécie *luteipennis* FRIESE e 2 espécimes da espécie *pectoralis*, DALLA TORRE (Schwarz 1948, pg. 57), fato interessantíssimo, demonstrando que os enxames de machos não só são de colônias diferentes, (como verificamos em *Melipona quadrifasciata* LEP.) mas, também, de espécies diferentes. Estas observações de Dampf e Schwarz levaram-nos a compará-las às de George Streisinger (1948) com

machos de *Drosophila melanogaster* MEIGEN e *D. pseudoobscura* FROLOVA e fêmeas de *D. pseudoobscura* FROLOVA, *D. melanogaster* MEIGEN e *D. persimilis* DOBZHANSKY e EPLING, eterizadas ou não, demonstrando que os machos têm uma tendência, embora mais acentuada em umas espécies que em outras, de aceitarem fêmeas de espécies diferentes, verificada pelo fato de os machos copularem com fêmeas heteroespecíficas quando eterizadas, porém, quando as fêmeas não estão eterizadas, não permitem ou permitem raramente a cópula heteroespecífica.

Bequaert observou muitos machos de *Trigona* (*Cephalotrigona*) *capitata* variedade *zexmeniae* COCKRELL em galhos e fôlhas próximos à colméia (ap. Schwarz, 1948, pg. 57).

Michener (1946) observou diversos enxames de machos: em *Trigona* (*Tetragonisca*) *jaty* F. SMITH, *Trigona* (*Trigona*) *fulviventris* variedade *fulviventris* GUÉRIN, *Trigona* (*Scaura*) *latitarsis* FRIESE, *Trigona* (*Nannotrigona*) *testaceicornis* variedades *perilampoides* CRESSON, *Melipona* *favosa* variedade *phenax* COCKRELL e *Trigona* (*Partamona*) *testacea* KLUG. Pode ser que uma grande parte destes enxames observados não esteja ligada à formação de uma nova colônia, mas sim que seus componentes sejam apenas machos expulsos da colônia mãe, ou, então, enxames de machos para fecundação de uma nova rainha por falta da rainha fecundada. Achamos que a expulsão de um grande número de machos de diversas colméias que não têm necessidade deles, na época da enxameagem, obrigando-os a procurar os lugares onde há colônias incipientes ou colônias com falta de rainhas fecundadas, constitui um dos principais fatores responsáveis pela porcentagem de fecundação livre nos *Meliponini*. Fatos dessa natureza observamos em *Trigona* (*Scaptotrigona*) *pectoralis* DALLA TORRE, onde não era permitido aos machos, em número superior a 1.000, entrarem na colônia durante o dia; paulatinamente foram se dispersando até que, ao fim de 15 dias, não eram mais encontrados nas proximidades da colônia-mãe.

Enxames de machos diretamente relacionados com a fundação de uma nova colônia, ao que parece, até agora só foram observados, primeiramente, por Paulo Nogueira Neto em *Trigona* (*Tetragonisca*) *jaty* F. SMITH, *T. (Plebeia)* *mosquito* F. SMITH *T. (Friesella)* *schrottkyi* FRIESE, *T. (Nannotrigona)* *testaceicornis* LEP., e *T. (Trigona)* *hyalinata* LEP., e por nós, em *Trigona* (*Tetragonisca*) *jaty* F. SMITH, *T. (Plebeia)* *mosquito* F. SMITH, *T. (Friesella)* *schrottkyi*, FRIESE, *Melipona* *fuscata melanoverter*.

e) *Instalação da rainha virgem* — Suprida a nova colméia de cêra, mel e pólen, tendo um número suficiente de operárias, e após haver, já, um bom número de machos, que, às vezes, atinge proporções enormes, uma rainha virgem (não a fecundada como no caso de *Apis mellifera* L.) transporta-se para a nova colônia. Segundo Nogueira Neto (op. cit.), ela talvez tome posse primeiro da colméia, para depois, ser fecundada. A ida da nova rainha, em alguns casos, parece ser acompanhada de grande número de operárias, como foi verificado por Peckolt (Apud Schwarz, 1948, pag. 60) em Cantagalo com *Trigona (Trigona) ruficrus* LATREILLE; essa observação é, no entanto, posta em dúvida quanto à sua interpretação, por diversos pesquisadores.

f) *Fecundação da fêmea fértil* — Este detalhe do mecanismo de reprodução dos Meliponini foi, até agora, somente observado por Kerr e Krause (1950) em *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* LEP. Nessa observação de Kerr e Krause foi constatada que, após a colônia ter ficado orfã, as operárias continuam a matança das virgens até se aperceberem que não possuem rainha fecundada: na experiência realizada as operárias mataram virgens até quase dois dias após a rainha ter sido retirada. No sexto dia de observação uma rainha virgem saiu da colméia, executou um vôo nupcial que durou 4 minutos e meio e ao tentar entrar novamente na colônia foi capturada e dissecada tendo os autores verificado que toda a genitália do macho, incluindo o penis e as vesículas seminais estavam presos dentro de sua vagina. Esse é um passo em que os Meliponini diferem da *Apis mellifera* L., pois nesta a única parte do macho que é arrancada é o penis, e a obstrução da vagina é feita pela secreção das glândulas acessórias do macho, que ao secar serve de tampão para evitar a saída dos espermatozoides, para o exterior. Nos Meliponini essa operação é executada pela genitália, penis e vesículas seminais que ficam comprimidos pelos últimos segmentos abdominais da fêmea.

Entretanto, não há diferenças fundamentais entre o processo de fecundação da fêmea fértil entre os Apini e Meliponini.

g) *Início da postura* — O início da postura da fêmea, após a fecundação é variável, de acordo com o alimento existente na colméia e com o número de operárias. Assim, verificamos em duas colônias novas que observamos, de *Trigona (Tetrago-*

nisca) *jaty* F. SMITH, que as rainhas iniciaram a sua postura aproximadamente 5 e 6 dias, após constatada sua presença na colméia. Por perda da rainha fecundada verificámos, em diversas colônias já estabelecidas, duração de tempo variável para o início da postura. Provavelmente, a duração de tempo para início da postura, após os enxames será idêntica; por isso damos aqui alguns exemplos :

Melipona quadrifasciata LEPELETIER : desde 6 até 20 dias.

Melipona scutellaris scutellaris LATREILLE : 6 dias.

Melipona rufiventris rufiventris LEPELETIER : 16 dias.

Melipona schencki GRIBODO : 30 dias.

Melipona favosa orbignyi GUÉRIN : 10 dias.

Observámos, em *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH numa das colônias recenfundadas já citadas, que a rainha iniciou sua postura em células colocadas em planos diferentes, unidas entre si por pequenas pilastras de cêra, dando uma idéia do conjunto de alvéolos que se verifica nas colônias das espécies do tipo *Trigona (Tetragona) silvestrii* FRIESE. Só após alguns dias é que, com o aumento da postura, as operárias iniciaram paulatinamente a construção em forma de favos organizados, quer seja em camadas, quer helicoidalmente. Isso porém, não é geral, pois na outra colméia de *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH citada, as operárias desde o início construíram seus alvéolos em camadas. O tempo de duração de tôdas estas operações de enxameagem é muito variável de caso para caso. O enxame mais rápido que observámos foi o que saiu de nossa colméia n. 94 (*T. (T.) jaty* F. SMITH) para a n. 100, que se iniciou em 1.º de Janeiro de 1950 e 18 dias mais tarde a rainha pôs o 1.º ovo.

Temos assim tratado do mecanismo de reprodução, que é um ponto de grande importância para o estudo da genética de populações de três gêneros de himenópteros sociais (*Apis*, *Melipona*, e *Trigona*).

O sexo feminino (operárias e rainhas) é o mais frequente nos himenópteros sociais, porém se considerarmos somente os indivíduos férteis, isto é os machos e rainhas, verificaremos que a classe masculina é muito mais representada, mesmo no gênero *Melipona*, onde há produção de maior número de rainhas. Porém na grande maioria dos casos, uma rainha é

fecundada uma única vez e por um só macho (1), o que torna o número de machos e fêmeas geneticamente ativos iguais; dessa forma, cremos que a competição entre os machos deve ser muito grande.

Como usámos, aqui, o termo “geneticamente ativos”, queremos deixar definido que consideramos “indivíduos geneticamente ativos” os indivíduos que deixam descendentes, pois os milhares de machos e centenas de rainhas produzidos não têm interesse para a genética de populações, a não ser a rainha que formará a nova colônia e o macho que a fecundou.

A duração da vida de um macho, após sua maturidade sexual, é aproximadamente de 5 a 10 semanas para *Apis*, *Melipona* e *Trigona*, e para a rainha podemos ter como base no mínimo 2 anos; (esta é a idade em que os apicultores costumam substituir suas rainhas, porém, normalmente, a rainha dura até 4 a 5 anos). É claro que essa situação diminui a população geneticamente ativa, pois, nesse período de aproximadamente 2 a 3 anos, a rainha age com a carga hereditária de um só macho; sem dúvida, haveria uma população geneticamente ativa maior, se nesse mesmo tempo a rainha fosse fecundada por um grande número de machos.

b) Tipos de distribuição.

Aqui não podemos fazer generalizações para quaisquer dos grupos dos himenópteros sociais, como fizemos com o mecanismo e hábitos de reprodução para os *Apini* e *Meliponini*, pois quanto ao tipo de distribuição, estamos na absoluta dependência da espécie, principalmente por entrarem em jôgo fatores ecológicos e geográficos.

Do ponto de vista da distribuição geográfica estudámos com detalhe uma espécie, a *M. quadrifasciata* LEP. e construímos o mapa da figura (7) com os dados que conseguimos, quer pessoalmente, quer estudando insetos encontrados nas coleções dos museus e de particulares, ou por insetos recebidos por intermédio de amigos, já citados no início deste trabalho. Outras espécies do complexo *fasciata*, foram também estudadas geograficamente no trabalho de Moure e Kerr (1950).

(1) Como já citámos, uma rainha pode ser fecundada por dois ou mais machos (Robert 1944); o contrário, porém isto é, um macho fecundar duas ou mais fêmeas, nunca se dá naturalmente; com auxílio da microseringa pode se conseguir uma inseminação de mais de uma fêmea com semen de um só macho; Watson (1927b) e outros (Nolan 1937) conseguiram inseminar rainhas virgens de *Apis mellifera* L. com semen de seus próprios pais, utilizando-se do esperma depositado na spermateca das rainhas mães.

Pelos estudos que já fizemos, verificámos que há algumas espécies, adaptadas às mais variadas condições ecológicas como a *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH, *Trigona (Nanotrigona) testaceicornis* LEP., *M. rufiventris ruficentris* LEP., e outras adaptadas a condições ecológicas muito restrictas como a *Melipona fuscata melanoventer* SCHWARZ, estreitamente limitada à região do baixo Amazonas. Apesar de haver espécies cujas zonas de distribuição geográfica, em certas regiões, se súpêrpoem, tal seja o caso da *M. quadrifasciata* LEP. e da *M. marginata* LEP., verificámos que as condições ecológicas escolhidas são um pouco diferentes; assim, a *M. marginata* LEP. é com mais frequência encontrada nas árvores dos campos, ao passo que a *M. quadrifasciata* LEP. é mais frequentemente encontrada nas matas, especialmente à margem dos rios.

Conforme a região, observámos a predominância de uma ou outra espécie, ou mesmo de duas ou três numa mesma zona, e concluímos que elas deverão ser as mais adaptadas àquelas condições ecológicas. Assim, entre o gênero *Melipona* há predominância da espécie *M. quadrifasciata* LEP. no sul do país, das espécies *M. quadrifasciata* LEP. e *M. marginata* LEP. nos arredores de São Paulo, de *M. schencki* GRIBODO na região de P. de Caldas, de *M. fuscata melanoventer* SCHWARZ na de Belém, Pará, de *M. interrupta fasciculata* SMITH na região de Carolina, Maranhão, de *M. favosa* FAB. na região de Mato Grosso e Bolívia, etc.

Pela publicação de Michener (1946) vimos que parece existir, entre os meliponíneos, uma tendência de formar concentrações locais de espécies, provavelmente devido às maiores fontes de alimentação e às maiores facilidades de encontrar ôcos passíveis de serem habitados na área em questão; e, também, ao processo de enxameagem do grupo, que não permite a formação de colônias muito afastadas da colônia-mãe. Porém, a expulsão dos machos das colméias e seu ráio de vôo muito maior que o da rainha devem diminuir o efeito da localização agrupada das colônias.

Deixámos, aqui, expostos êstes diversos fatos, porém, voltaremos, mais adiante, a tratar da distribuição geográfica da *Melipona quadrifasciata* LEP., que se nos apresenta um problema muito interessante.

c) Densidade de população

Dobzhansky e Wright (1943), para estabelecerem o número de indivíduos por área em *Drosophila pseudoobscura* FRO-

LOVA descrevem um método que se resume no seguinte: libertaram, em determinados pontos, 14026 moscas de olhos laranja. Foram colocadas iscas de 20 em 20 metros, ao longo de linhas que se cruzavam em ângulos retos no ponto onde as moscas foram libertadas. Capturaram, nessas iscas, tanto moscas com olhos laranja como selvagens, tendo-se anotado os dados. Com base nesses dados, foi calculada a densidade da população selvagem, que foi estimada em 400 indivíduos por 10.000 ms², no começo de junho, e 800 por 10.000ms² de meados de junho ao fim de julho do mesmo ano (1942). Analisando-se a estrutura da população na base da frequência de alelismo de letais, a "densidade efetiva" da população foi estimada em 50 indivíduos por 10.000 ms².

Para os himenópteros sociais tal processo de iscas não pode ser adaptado, pois aqui não são os indivíduos geneticamente ativos que vão ter às fontes de alimento, porém, são as operárias; também, mesmo que o número de operárias atraídas a uma fonte de alimento fosse da mesma espécie, não nos daria qualquer indicação sobre o número de colônias a que pertencem, havendo alta probabilidade, devido ao seu sistema de comunicação cu "linguagem", de que tivéssemos, em uma certa fonte de alimentos, somente operárias de uma só colônia.

As operárias não entram em nossos cálculos, apesar de, em condições excepcionais, põem ovos de onde nascerão somente machos. A contagem, tanto das fêmeas virgens como dos machos, que consideramos como "potencialmente ativos", não tem interesse para nós, não só por não interessar à genética de população, como por ser o seu número muito variável com as estações, como demonstrámos para algumas espécies do gênero *Melipona* (Kerr, 1948). Só nos interessam os indivíduos geneticamente ativos, e, como não podemos usar iscas, o único meio de determinar o seu número é contar o número das colméias; considerando como "geneticamente ativos" a rainha fecundada e o macho ou os machos que a fecundaram, devemos multiplicar por $(1 + x)$ o número de colônias encontradas, onde x é o número médio de machos que fecunda uma rainha.

Em *Apis mellifera* L., a julgar pelos dados de William C. Robert (1944) cerca de 50% das rainhas sofrem fecundação dupla. Nas zonas apícolas recomenda-se um número máximo de 120 colméias por área de pastagem, portanto o seu número

de indivíduos geneticamente ativos nessa area será de: $120(1 + 1, 5) = 300$.

Nos *Meliponini*, o trabalho mais perfeito sôbre contagem de colônias, em determinadas áreas, é o de Michener (1946, pp. 180-181) em diversas espécies de Meliponini, baseando suas observações em colméias, nas ruínas de Panamá Velha, Panamá. Os dados coletados foram agrupados num quadro, que o Dr. C. D. Michener nos permitiu reproduzir. Para maior clareza dos nossos objetivos, adicionámos, no Quadro III, as duas últimas colunas, que nos dão, uma, os números de colméias por 10.000 ms² (calculados sôbre dados da publicação citada) e outra, os números de indivíduos geneticamente ativos por 10.000 ms², que é como dissemos, o dôbro do número de colméias. Mantivemos, neste quadro, a divisão feita por Michener, em 5 zonas, onde se verificou que há, em certas zonas, uma visível concentração de espécies diversas; isto mostra uma preferência das abelhas em estabelecer-se em uma zona determinada; portanto, os dados calculados nas duas últimas colônias são médios, podendo ser bem menores em certas áreas, e, em outras, ser mais elevada como, no quadro, é o caso da *Trigona (Nannotrigona) testaceicornis perilampoides* CRESSON que, na zona A, tem uma densidade de população 2,7 vezes maior que a média calculada. Vemos que a densidade das espécies mais abundante é de, aproximadamente, 1 indivíduo por 10.000 ms².

Verificámos que essa é, aproximadamente, a densidade para *Melipona marginata* LEP. e *Trigona (Trigona) ruficrus* LAT. em algumas matas das proximidades de Araçariguana e Cabreúva. Em Piracicaba, mesmo na zona urbana, essa é aproximadamente a densidade de *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH. Em uma mata entre Pirapóra do Bom Jesús e Araçariguana em que estavam procedendo à derrubada, contámos, em um alqueire, 11 colônias de *Melipona marginata* LEP. e 4 de *M. quadrifasciata*, LEP., o que deu para a primeira espécie uma densidade de, aproximadamente, 4,5 colméias por 10.000 ms², ou seja, 9 indivíduos geneticamente ativos por .. 10.000 ms². Entretanto nas matas visinhas a densidade foi bem menor, o que nos levou o considerar êsse excesso como uma aglomeração natural de núcleos devido a facilidades de construção de colônias e de aquisição de alimentos, tal como foi constatado nas observações acima citadas de Michener.

QUADRO III (1)

ESPÉCIES	ZONAS					Total	N de colméias por 10.000ms ²	N. de indivíduos geneticamente ativos, machos e fêmeas por 10.000ms ²
	A	B	C	D	E			
	<i>Melipona favosa</i> var. <i>phenax</i> COCKERELL	3	4	0	3	1	11	0,1698
<i>Melipona interrupta</i> var. <i>triplaridis</i> COCKERELL	1	1	0	0	0	2	0,0308	0,0616
<i>Trigona (Nannotrigona) testaceicornis</i> var. <i>perilampoides</i> (CRESSON)	26	20	1	2	0	49	0,7568	1,5136
<i>Trigona (Trigona) jaty</i> F. SMITH (2)	6	3	3	11	6	29	0,4479	0,8958
<i>Trigona (Partamona) testacea</i> , nova var.	11	6	0	19	0	36	0,5560	1,1120
<i>Trigona (Trigona) nigra</i> var. <i>paupera</i> (PROVANCHER)	0	4	0	3	0	7	0,1081	0,2162
<i>Trigona (Scaptotrigona) pachysoma</i> COCKERELL	1	0	0	4	0	5	0,0772	0,1544
<i>Trigona (Trigona) fulviventris</i> var. <i>fulviventris</i> GUÉRIN	0	0	0	1	0	1	0,0154	0,0308
<i>Trigona (Trigona) corvina</i> COCKERELL	0	0	0	1	0	1	0,0154	0,0308
TOTAL	48	38	4	44	7	141	2,1727	4,3454

(1) Igual ao Quadro I de Michener (1946), com adição das duas últimas colunas para melhor atingirmos nosso objetivo.

(2) O mesmo que *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH das nossas demais citações.

Na região de Sta. Cruz de La Sierra (Bolívia) (1), a espécie de maior densidade é a *Trigona (Scaptotrigona) depilis* MOURE e *T. (S.) bipunctata polysticta* MOURE, e, na zona do pantanal, (Mato Grosso), as espécies mais frequentes são: *Melipona favosa orbigny* GUÉRIN, *Trigona (Oxitrigona) tataira* F. SMITH e *Trigona (Tetragonisca) jaty fiebrigi* SCHWARZ, tôdas, também, da ordem de um indivíduo por 10.000 ms², aproximadamente.

A densidade de população nos *Meliponini* é muito constante devido à sua organização social, com reservas alimentares para contrabalançar a variação das fontes de alimentos, e devido ao seu cuidadoso processo de enxameagem, não tendo, como a maioria dos insetos, flutuações de acôrdo com a época do ano. Essa constância concorre sensivelmente para fazer com que os *Meliponini* sociais estejam, do ponto de vista da densidade da população geneticamente ativa, em quase paridade de condições com muitos outros organismos que variam demasiadamente em determinadas épocas desfavoráveis. Dizemos isso, porque, segundo Wright, (1931), "the effective N (breeding population) is much closer to the minimum number than to the maximum number (pg. 111)"

d) Meios de distribuição

Na literatura sôbre genética de populações, especialmente de *Drosophilas*, encontrámos, geralmente incluídos sob este título, duas espécies de dados: a) a distância média percorrida por um indivíduo em um dia ou em uma outra qualquer unidade de tempo e b) a distância média percorrida por um indivíduo desde o lugar em que nasceu até o lugar em que irá reproduzir-se.

Esta classe de dados é bastante difícil de ser obtida, porém, podemos tecer algumas considerações sôbre o que já foi verificado em algumas espécies dos *Apinae*.

Apis dorsata FABRICIUS, ou abelha gigante da Índia, enxameia percorrendo distâncias muito grandes, de muitos quilômetros, o que faz que sua população geneticamente ativa por área de reprodução seja maior. Há, entretanto, outros fatores que não são muito favoráveis a essa espécie, tal seja a sua adaptação a um nicho ecológico particular.

(1) As abelhas coletadas nessa região foram classificadas por Pe. J. S. Moure, C. M. F. e estão incluídas na sua publicação de 1950.

Apis mellifera LINNAEUS: seus enxames vão a distâncias também muito grandes. Esse fato contribuiu para o rápido estabelecimento dessa espécie na América do Sul, em áreas consideráveis, num espaço de tempo relativamente curto, após sua introdução pelos jesuitas. A enxameação é o meio de distribuição da fêmea, porém, o meio de distribuição do macho é mais interessante do ponto de vista da genética de populações, porque, enquanto a fêmea sofre a fecundação geralmente nas proximidades da colônia mãe, o macho, ao contrário, percorre distâncias consideráveis, procurando uma fêmea para acasalar-se. Segundo os comentários de Dadant (1948) aceita-se, comumente, que apiários colocados de 3,2 a 4,8 ks. (2 a 3 milhas) distantes de outras abelhas estão livres de acasalamentos indesejáveis; porém, julga-se que os zangões devam alcançar maiores distâncias que as operárias, e estas, se bem que possuam um raio de atividade normal ao redor de 1 k., podem, no entanto, alcançar até a distância de 16 ks. Continua Dadant seus comentários dizendo que há dados sobre abelhas italianas (amarelas) colocadas em uma ilha situada a diversas milhas da costa que copularam comumente com zangões pretos provenientes do continente.

Meliponini — Já verificamos que há, entre certos *Meliponini* (talvez em todos) o hábito de expulsão dos machos, que praticamente os obriga a procurar outras colônias. Também, pela maior robustez dos seus torax, podemos deduzir que seus raios de vôo sejam superiores aos das operárias. Até hoje, as operárias mais retiradas da colônia, que encontramos, achavam-se a 1 k. e 100 ms. e eram de *M. quadrifasciata* LEP. porém, isso não é o limite, pois trata-se de uma observação isolada, numa única fonte de alimentos, mas que prova que o raio de vôo das operárias de certas *Meliponas* é, aproximadamente, da mesma ordem que o de *Apis mellifera* L., portanto, o macho, que, pelo indicado pelos seus caracteres anatômicos deve possuir maior raio de vôo, é o portador da carga genética para grandes distâncias.

Sobre a distância de vôo dos enxames. (que é o meio de distribuição da fêmea) anotamos, até agora, somente um dado extremo em *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH. Houve, em uma de nossas caixas de observação, que na época estava vazia, um enxame dessa espécie. A colônia de *T. (T.) jaty* F. SMITH, mais próxima dessa caixa de observação distava entre 250 a 280 ms., devendo, portanto, a fêmea, ter voado pelo menos essa distância, pois poderia, também, provir de alguma

colônia mais retirada. Entretanto, uma outra colônia de *T. (T.) jaty* F. SMITH enxameou de uma de nossas caixas de observação para outra, situada à 20 ms. de distância. Em outra espécie (*M. marginata* LEP.) temos encontrado agrupamentos de colônias que não distam umas das outras, mais que 100 ms. Acreditamos que, talvez, essa distância (100 ms) não seja limitada somente pelo raio de vôo da fêmea, mas, também, pelas facilidades de construção de colméias em determinados lugares. Já encontramos em uma só árvore: 1 colônia de *M. rufiventris rufiventris* LEP., 2 de *M. quadrifasciata* LEP. e 2 de *Trigona (Plebeia) mosquito* F. SMITH, havendo, na literatura, casos mais extremos como o citado por Schwarz (1948, pg. 12), de 25 colônias em uma só árvore, demonstrando a grande preferência por lugares onde há facilidades para construção de colméias. Baseando-nos em nossas observações, podemos, com reservas, admitir um vôo médio por geração de 100 ms para os *Meliponini* de espécies próximas às que estudamos.

e) TAXAS DE MUTAÇÃO

Infelizmente, não temos dado algum sobre a taxa de mutação para quaisquer dos gens conhecidos entre os himenópteros sociais. No himenóptero *Habrobracon juglandis* ASHMEAD há cerca de 20 mutantes detectados, porém, todos estes provocados por raios X, que aumentam consideravelmente a taxa de mutação.

Na *Apis mellifera* LINNAEUS já há diversos gens mutados conhecidos; um ótimo sumário desses gens e de suas funções encontramos na publicação de Nolan (1937), às páginas 1411-1415. Nada sabemos, entretanto, da frequência de mutação entre eles.

O dado da literatura que mais nos chamou a atenção, sobre *Apis mellifera* L., foi o de Root (1943, pg. 695) que diz: "Os zangões com cabeça de diferentes cores constituem um dos interessantes fenômenos da história natural. Quase não passa um verão sem que alguma pessoa nos escreva sobre o assunto, ou nos envie exemplares de zangões que apresentam esta estranha característica. Não somente se têm encontrado zangões de olhos brancos, como, também, com cabeça cor de cereja, e, também, verde brilhante, ou, em outras ocasiões, amarela. Por que se observará mais esta peculiaridade nos machos que nas rainhas e operárias, e mais, por que será a cabeça a única parte do corpo sujeita a essa mudança de cores?" Por aí vemos que, apesar de não haver dados quantitativos, temos uma indi-

cação de que, para certos gens, a taxa de mutação não deve ser muito baixa. Não podemos afirmar que as taxas de mutação para os gens que afetam a cabeça sejam maiores que para os demais gens; parece-nos que tais mutações têm sido detectadas mais frequentemente, porque um macho que tivesse afetado o tamanho da asa, por exemplo, não teria probabilidade de vir a ser observado pelo apicultor, a não ser por medições comparativas; o mesmo não acontece com os gens que afetam a côr da cabeça, que poderão ser facilmente percebidos pelos apicultores. A outra pergunta de Root: "Por que são os machos mais afetados?", tem uma resposta na natureza haploide dos mesmos, sendo, êste, um ponto a que nos reportaremos mais adiante.

Para a determinação da taxa de mutação podemos usar processos matemáticos, partindo dos gens mutados que já encontramos presentes nas populações selvagens. Em espécies com reprodução panmítica, como em *Drosophila*, êste meio é muito utilizado, postulando-se, porém, que as mutações sejam sempre para gens recessivos subviáveis. Neste caso, pode-se empregar uma fórmula de Haldane (1937b, Apud Brieger 1950):

$$u = q^2 (1 - R_a)$$

onde u é a taxa de mutação de A para a , q^2 é a frequência dos homozigotos duplo-recessivos (aa), e R_a é o índice de sobrevivência dêsses recessivos.

Em vista, porém, da possibilidade de muitos aleles subviáveis recessivos possuírem efeito heterótico, achamos que essa fórmula deve ser substituída pela fórmula mais geral:

$$u = q^2 (1 - R_a) - pq (1 - R_A) \quad (64)$$

pois a primeira é um caso especial desta última, desde que consideramos $R_A = 1$.

Do exposto, fica evidente que, também nos *Hymenoptera* devemos achar diferentes fórmulas, se quisermos avaliar a taxa de mutação, a partir dos gens mutados.

A influência da taxa de mutação varia de acôrdo com os métodos e hábitos de reprodução exibidos por uma espécie ou grupo. Assim, verificaremos, para os himenópteros, qual será a fórmula da taxa de mutação, em termos de q (frequência do gen mutado (a) na população das fêmeas) e s (frequência do gen (a) na população dos machos) e dos índices de sobrevivência R_A e R_a .

Supomos que a mutação se dá de A para a com uma taxa de mutação (u), desprezando as mutações de a para A (mutações recorrentes) para não complicar os cálculos.

	♂♂	♀♀
Gens que formarão P_n	$p(A) \quad q(a)$	$r(A) \quad s(a)$
População P_n	$pr(AA) + (ps+qr)(Aa) + qs(aa)$	$p(A) \quad q(a)$
População P_n após a seleção	$(prR_A)AA + (ps+qr)Aa + (qsR_a)aa'$	$pR_A(A) \quad qR_a(a)$
Gens que formarão P_{n+1} supondo-se que (p) e (r) mutaram respectivamente para (q) e (s) numa taxa (u)	$\left[prR_A + \frac{ps+qr}{2} - u(p+r) \right] A +$ $+ \left[qsR_a + \frac{ps+qr}{2} + u(p+r) \right] a$	$(pR_A - up) A +$ $+ (qR_a + up) a$

$$\frac{p}{q} = \frac{prR_A + \frac{ps+qr}{2} - u(p+r)}{qsR_a + \frac{ps+qr}{2} + u(p+r)} \quad (64) \quad \text{e} \quad \frac{r}{s} = \frac{pR_A - up}{qR_a + up} \quad (65)$$

No equilíbrio, teremos que a população P_n será igual à população $P_n + 1$. Portanto, obtemos as proporções (64) e (63)

Da equação 65, que é mais simples, podemos extrair a seguinte fórmula para u , em termos dos indivíduos recessivos.

$$u = s \cdot RA - q \cdot Ra \frac{1-s}{1-q} \quad (66)$$

Estudaremos, agora, alguns casos mais comuns, para verificar o comportamento da fórmula, 66 comparando-a a situações idênticas, em populações panmíticas diploides.

1) Gens heteróticos, isto é, quando $1 > RA \geq Ra$.

Em populações panmíticas de himenópteros teremos de aplicar a mesma fórmula 66. A fórmula correspondente em populações panmíticas diploides é:

$$u = q^2 (1-Ra) - pq (1-RA)$$

2) Gens subviáveis recessivos, isto é, quando $1 = RA > Ra$. Em populações panmíticas de himenópteros teremos, substituindo na fórmula (66) RA por 1.

$$u = s - Raq \frac{1-s}{1-q} \quad (67)$$

Para populações diploides, a fórmula correspondente seria:

$$u = q^2 (1 - Ra)$$

3) Gens letais recessivos, isto é, quando $RA = 1$, $Ra = 0$
A fórmula (66) tornará a seguinte expressão:

$$u = s \quad (68)$$

A fórmula correspondente em populações diploides será:

$$u = q^2$$

Já elaborámos planos para a verificação da taxa de mutação em abelhas procurando aplicar a fórmula (68).

Poderá parecer estranho não nos termos utilizado da segregação feminina, porém, a razão por que assim procedemos é que, a partir da população feminina, chegaremos a fórmulas extremamente complicadas. Para darmos um exemplo, calcularemos o valor de "a" em função de "q" para gens letais recessivos, não heteróticos. Assim, a equação (64) se tornará:

$$\frac{p}{q} = \frac{\frac{ps + qr}{pr + 2 - u(p + r)}}{\frac{ps + qr}{2} + u(p + r)} \quad (69)$$

Substituindo, nesta equação, p por $1-q$, r por $1-s$ e s por u (segundo a fórmula 68) teremos a seguinte equação de segundo grau:

$$\begin{aligned} -2(1-q)u^2 + (6q^2 - 9q + 5)u - (q^2 + q) &= 0 \\ \therefore u = \frac{-(6q^2 - 9q + 5) + \sqrt{(6q^2 - 9q + 5)^2 - 8(1-q)(q^2 + q)}}{-4(1-q)} \quad (70) \end{aligned}$$

Este exemplo nos mostra a complexidade da fórmula de u, quando calculada em função dos genótipos femininos.

f) *Estrutura e comportamento do mecanismo cromossômico*

A ordem *Hymenoptera*, na sua quase totalidade, possui um mecanismo cromossômico haplo-diplóide, isto é, os machos são haplóides, oriundos de oosferas não fecundadas, e as fêmeas são diplóides, provenientes de oosferas fecundadas. Algumas das influências desta circunstância foram analisadas na primeira parte desta tese, e, daí, podemos aquilatar sua grande importância. As abelhas sociais, como himenópteros, estão sujeitas à sua atuação. Entre elas, porém, um dos gêneros, o gênero *Melipona* adiciona à complicação do sistema haplo-diplóide, mais uma, que é a de possuir como determinador da casta feminina fértil (e, portanto, da metade da população geneticamente ativa) um mecanismo duplo e triplo-híbrido, conforme a espécie, isto é, respectivamente, *Melipona marginata* LEP. (duplo) e as demais analisadas triplo, que são: *M. quadrifasciata* LEP. (subespécies *quadrifasciata* LEP. e *anthidioides* LEP.), *M. rufiventris* (subespécie *paraensis* DUCKE), *M. interrupta* (subespécie *fasciculata* F. SMITH), *Melipona favosa* (subespécie *orbigny* GUÉRIN), *M. fuscata* (subespécie *melanoventer* (SCHWARZ)), *M. flavipennis* F. SMITH e *M. schencki* GRIBODO).

Esse mecanismo, que já foi por nós descrito e comentado em publicações anteriores (Kerr, 1946, 1948, 1950a e b), consiste, rapidamente, no seguinte: Todas as fêmeas homozigotas para um, dois ou três fatores determinantes de casta (A ou a e B ou b) em *Melipona marginata* LEP. e A ou a, B ou b e C ou c nas demais estudadas) serão operárias, e as fêmeas dupla (AaBb) ou triplo heterozigotas (AaBbCc) para os mesmos fatores, serão rainhas. Não podemos, entretanto, dizer, pela falta de gens ligados, ou outro método qualquer, se os fatores A, B ou C são simples gens, regiões, ou todo um cromossoma. A-chamos, entretanto, mais provável que se trate de regiões cromossômicas por dois motivos: 1) os loci situados muito próximos ao fator principal terão pouca ou nenhuma probabilidade de se desligarem por "crossing over". 2) Os efeitos desses fatores são em tão grande número, que nos fazem supor estarmos diante, ou de gens altamente pleiotrópicos, ou de regiões cromossômicas carregando diferentes fatores. Da ação múltipla do fator para casta (gen ou região) podemos citar o seguinte exemplo em *Melipona quadrifasciata* LEP., comparando a rainha à operária.

1) A cabeça é grande na operária e pequena na rainha; 2) os olhos da rainha são elípticos como os das operárias, porém, mais curtos e mais estreitos; 3) o comprimento total da língua é, ao redor, de 5,95mms. para as operárias e 4,11mms. para as rainhas (Quadro IX); 4) o mesonoto da rainha é liso, desprovido da superfície finamente reticulada e pontuada, observável na operária; 5) as pernas das operárias são pretas e as das rainhas são marron-escuras; 6) a tíbia trazeira da rainha é muito mais estreita e de diferente forma (não triangular) que na operária; 7) a largura do tórax da rainha é, ao redor, de 3,5mms. e, na operárias, entre 3,8 e 4,8mms.; 8) o comprimento da asa anterior (incluindo a tegula) é, na rainha, ao redor, de 6,25mms. e, na operária, de 7 a 8mms. (Schwarz, 1932); 9) o abdômen da rainha é marron, enquanto que, nas operárias, é castanho escuro, com largas bandas amarelas nos tergitos metasomáticos 2-5, completas ou interrompidas conforme se trate das subespécies *quadrifasciata* LEP. ou *anthidiodes* LEP.; 10) o comprimento dos ovários de rainha virgem é 5 a 6 vezes maior que o da operária, e o da rainha fecundada idosa, 30 ou 40 vezes; 11) o casulo tecido pela rainha é mais delgado que o da operária, demonstrando que suas glândulas serígenas são menos desenvolvidas; 12) a rainha é mais precoce que a operária, tanto para iniciar a pigmentação, como para emergir; 13) por pesagens de centenas de pupas (a ser publicado) verificamos que as pupas de rainhas perdem peso mais rapidamente que as de operárias; 14) os instintos são completamente diferentes. Além desses 14 caracteres citados, outros mais deverão, certamente, existir, porém, achamos suficiente demonstrar a ação dos fatores determinantes de casta nesses pontos.

Após estas considerações, não podemos excluir a hipótese de os fatores casta-determinantes do gênero *Melipona*, serem regiões cromossômicas, e, portanto, incluir-nos neste 7º. ponto em estudo. A origem de tais regiões, se foram por duplicações e mutações posteriores diferentes dos locus duplicados, ou se foram por mutações dos locus vizinhos à mutação inicial, é assunto que de modo algum podemos decidir.

Tôdas as espécies de *Melipona* que estudamos citologicamente até hoje apresentaram 9 cromosomas no macho e 18 nas fêmeas (*M. marginata* LEP., *M. quadrifasciata* LEP., *M. rufiventris ruficentris* LEP., *M. schencki* GRIBODO, *M. interrupta fasciculata* F. SMITH). Verificamos, assim, que, por esse mecanismo determinador de castas, 1/3 do genoma feminino fica com regiões cromossômicas heterozigotas.

Como descrevemos nas publicações citadas, há um grande excesso de rainhas (12,5% e 25%) que são, contínua e quase totalmente, eliminadas pelas operárias. Um tal perda necessita de ser equilibrada por algum outro mecanismo compensador, e, por tôdas as indicações que possuímos, o mecanismo que equilibra tal situação é o da obrigatoriedade de a fêmea heterozigota ser a fêmea fértil. Outros organismos estudados, como as *Drosophilas*, também se utilizam de mecanismos cromossômicos (inversões) para manterem a heterozigotia (Wright e Dobzhansky, 1946). Tanto as inversões em *Drosophila*, como a situação encontrada no gênero *Melipona* se acham estritamente relacionadas com a heterose.

Um outro mecanismo cromossômico interessante foi o recentemente descoberto por Manning (1948), que constatou a existência de um cromossoma sexual (chamado por Manning de cromossoma X) em *Apis mellifera* L. sôbre o qual nos referiremos com mais detalhe no 1º. capítulo da III parte.

II — FATORES SELETIVOS IMPORTANTES

Fizemos, nos capítulos anteriores, por diversas vezes, referências ao efeito da seleção, tendo-nos utilizado, como medida da sua intensidade, dos índices de sobrevivência. Discutimos, na 1a. parte desta tese, o aspecto matemático desse problema, e agora trataremos mais de perto de alguns fatores bionômicos envolvidos na determinação desses índices de sobrevivência.

Tomaremos, em consideração especial, dois fatores seletivos, considerados por May (1947, pg. 271 e 272) como os principais na diferenciação de espécies incipientes: Competição e predação.

a) *Competição*

Apesar de análise dos diversos fatores que afetam a competição entre as abelhas sociais ser muito difícil, muitos deles podendo ser confundidos com os que já estudámos afetando a capacidade evolutiva, citaremos os seguintes, que são de suma importância: capacidade de vôo e de coletar alimento das operárias, e postura da rainha.

A capacidade de vôo é de muita importância devido ao facto de possibilitar às operárias o transporte de uma maior quantidade de alimentos e obtê-los de uma maior área. Os gêneros

Melipona, *Apis* e *Bombus* e algumas *Trigonas* possuem suas asas construídas segundo um plano geral, porém, em grande número de espécies de *Trigonas*, principalmente dos subgêneros *Hypotrigona*, *Plebeia*, *Friesella*, *Schwarzula* e *Scaura*, notamos uma grande redução na venação das asas, principalmente das veias distais. A explicação de como se pode estabelecer um acontecimento dessa natureza, aparentemente desvantajoso para as abelhas, foi muito bem dada por Michener (1944, pg. 219) como segue: "Além de certo ponto, tais reduções poderão constituir-se em desvantagens para as abelhas grandes ou médias, por, talvez, tornar as asas demasiadamente frágeis; porém, tais mutações poderão estabelecer-se quando o tamanho das asas for gradamente reduzido em espécies diminutas".

A capacidade de coletar alimentos varia conforme a classe de alimentos a ser coletado: mel ou pólen. Na coleta do mel, dois fatores são importantes: o comprimento da língua e o tamanho da abelha. Sobre o primeiro, não precisamos comentar, pois já foi de há muito percebido pelos apicultores e melhoristas, os quais têm feito diversos levantamentos sobre o comprimento da língua das operárias em diversas raças de *Apis mellifera* L. (literatura em Alpatov, 1929, e Nolan 1937). Fizemos, também, algumas medidas na espécie *M. quadrifasciata* LEP. e verificamos que os futuros criadores de *Meliponini* precisam dar bastante atenção a êsse ponto, pois a variação de colônia para colônia é bastante grande, como podemos vêr pelas seguintes médias encontradas em três de nossas colônias: colônia 8 = 5,34 mms; colônia 35 = 5,76 mms; colônia 40-B = 5,95 mms.

Ainda sobre a língua das abelhas podemos nos referir a capacidade que as abelhas do gênero *Bombus* possuem de perfurar certas flores com suas línguas, pelo lado de fora, para mais facilmente alcançarem os nectários.

Citamos o tamanho da abelha em conexão com êste assunto devido às nossas observações seguintes: verificamos que certas flores, como, por exemplo, certas espécies de *Flox*, de *Nicotiana*, de *Liliaceae*, de *Bignonaceae*, etc.) algumas normalmente visitadas por borboletas, sendo as abelhas grandes, incapazes de tirar-lhes o nectar, são exploradas pelas *Trigonas* diminutas, pois, apesar de suas línguas serem muito pequenas, essas abelhas podem aproximá-la muito mais da fonte de nectar por caberem facilmente no tubo formado pelas pétalas.

Quanto à colheita de pólen, as abelhas sociais comportam-se quase tôdas da mesma maneira, utilizando-se das corbículas. Porém, há uma exceção que queremos mencionar: trata-se do

gênero *Lestrimelitta*. Esse gênero possui a face exterior da tíbia traseira com superfície uniforme, um tanto abaulada para fora, portanto, desprovida da concavidade apropriada à coleta do pólen: a corbícula.

Essa abelha é conhecida pelos seus hábitos belicosos, e foi, mesmo, tida por alguns pesquisadores (Müller, 1874) como incapaz de autosustentar-se, a não ser pelo saque. Porém, Fiebrig (1908), tendo colocado uma colônia de *Lestrimelitta limão* F. SMITH em um vaso de vidro, pode observar que algumas operárias voltavam do campo carregadas de pólen.

Constatamos, nessa mesma espécie, que o método utilizado pelas operárias para o transporte do pólen das colméias saqueadas é o seguinte: primeiramente, secretam um líquido, de sabor muito ácido, que torna a massa de pólen pastosa. Dessa forma é ingerido e transportado, no estômago, para sua própria colméia. Esse relato verificamos quando a *Lestrimelitta* roubava pólen dos potes. Mais tarde, fizemos, na colméia de *Lestrimelitta* e em uma de *M. quadrifasciata* LEP., a seguinte experiência: Jogávamos pólen de *T. (T) jaty* F. SMITH sobre o favo de filhos e, imediatamente, as operárias iniciavam a mesma operação descrita, i. e, secretavam um líquido que formava uma papa com o pólen e ingeriam-no, para irem depositá-lo nos potes. O pólen saqueado, quando depositado nos potes, não apresenta o aspecto de pequenos glóbulos aglomerados, provenientes das corbículas, porém, apresenta-se em um estado semi-líquido. As vezes, as operárias colocam tal pólen em potes para mel, tornando, assim ainda mais desagradável, o mel das *Lestrimelittas*, que já não é muito bom.

Nogueira-Neto (1949) verificou que operárias saqueadoras de *M. quadrifasciata anthidioides* LEP. roubavam "mingau alimentício". Temos a impressão de que esse "mingau" nada mais é que o pólen misturado com a secreção da própria abelha, conforme observamos em *Lestrimelitta*, sendo, provavelmente, um processo geral utilizado pelos *Meliponini* para retransporte de pólen já armazenado. Esse seria, também, o processo para transporte de pólen durante a enxameação.

A capacidade de postura da rainha é de extrema importância para as abelhas, pois, como cada operária produz muito mais que consome, quanto maior for a postura, tanto maior será a reserva de alimentos para a manutenção da colônia em épocas más. Esses detalhes já são sobejamente conhecidos dos apicultores que, ao comprarem suas rainhas, exigem, como principal condição, a de serem de linhagens de alta postura. Também temos verificado que, em caso de luta entre colônias,

o número de abelhas é muito mais eficiente que o seu tamanho; assim, já verificámos o desalojamento de uma colónia de *Apis mellifera* L. por uma de *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH; apesar de esta última ser extremamente menor que a primeira, seu número era muito superior. Comumente, uma abelha de *T. (T.) jaty* F. SMITH agarra-se à asa, antena ou perna de uma abelha de *Apis* e, apesar de a não matar imediatamente, impede-a de voar, vindo, ambas, a perecer pelas formigas que geralmente se aproximam do local da luta.

Temos verificado, tanto na zona de Piracicaba como na dos municípios de S. Roque, Parnaíba e Cabreúva, que as *Meliponini* mais comuns são: *Trigona (Plebeia) mosquito* F. SMITH, *T. (Tetragonisca) jaty* F. SMITH e *T. (Scaptotrigona) pectoralis* DALLA TORRE e em contagem que fizemos, de suas posturas, verificámos serem superiores às da *M. marginata* LEP. e esta, superior à *M. quadrifasciata* LEP. sendo, aproximadamente, esta a ordem de frequência das colónias na região.

Encontramos numa mata da Serra do Japy (Município de Cabreúva) cerca de 25 espécies diferentes de *Meliponini* que, pelo fato de explorarem um grande número de flores em comum, forçosamente competem umas com as outras. Também mais da metade dessas espécies possuem preferências idênticas para localização da colónia. Como êsse fato, de serem encontradas diversas espécies numa mesma zona, é geral nos trópicos e subtropicais, queremos citar as três variáveis que, segundo Cunha, Burla e Dobzhansky (1950) controlam a variedade de habitantes dominados: 1) O número de nichos ecológicos potencialmente utilizáveis para uma dada forma de vida em uma dada região; 2) uma espécie tem maiores probabilidades de controlar mais nichos ecológicos no território que habita há mais tempo do que um recentemente colonizado; e 3) Presença de espécies competidoras com necessidade ecológicas semelhantes. É claro que esta última variável diminuirá os habitantes disponíveis e como inclui o nosso caso, podemos dizer que é um dos fatores responsáveis pela baixa densidade de população entre os *Meliponini*.

Para terminar êste capítulo sobre a Competição, queremos acrescentar algumas considerações tecidas por Mayr sobre êsse assunto.

Sobre a competição, Mayr (1942) postula que: a) uma forte competição é um fator retardante na evolução; b) diversas famílias evoluíram e diferenciaram-se muito rapidamente em certas regiões por encontrarem, aí, muitos nichos ecológicos disponíveis. Documentando seus pontos de vista, Mayr dá

alguns exemplos, dos quais citaremos, por nos interessarem diretamente, um, de Worthington, 1940 (Ap. Mayr o. c.) sobre o cyprinídeo do gênero *Engraulicypris*, de hábitos pelágicos, que, com diversas subespécies e espécies allopátricas, habita em diversos lagos do este africano. No lago Edward, entretanto, esse gênero é ausente, e o mesmo nicho ecológico é ocupado pela espécie *Haplochilichthys pelagicus*, a qual abandonou o "hábitat" usual dos Cyprindontes, de viver nas margens e nos pântanos, para ter uma verdadeira existência pelágica. A lição importante deste fato é que a competição teve uma influência decisiva na especiação no lago Edward.

Em termos de Sewall Wright, a ausência de competidores aparentemente facilita o cruzamento de vales entre um pico adaptativo e outro (Mayr o. c.).

Entre os Meliponini e Apini podemos, também, sugerir que uma competição mais acentuada diminua a intensidade da especiação evolutiva. Assim, os Apini, por se terem conservado no continente Eurasiático, onde a competição já devia ser muito grande, teriam sido impedidos de se diferenciarem muito, dando um único gênero, *Apis*, com menos de 10 espécies. Por outro lado, os Meliponini, que emigraram para o continente americano, e se expandiram para a África e Oceania, desenvolveram-se devido ao relaxamento da competição e devido ao grande número de nichos ecológicos disponíveis, em centenas de espécies agrupadas no mínimo em três gêneros: *Lestrimelitta*, *Trigona* e *Melipona* (segundo Schwarz 1948). Na Índia, onde temos idênticas condições tanto para os Apini como para os Meliponini, existem três espécies de *Apis* (*Apis mellifera indica*), *Apis dorsata* FABRICIUS e *Apis florea* FABRICIUS é também três espécies de *Trigona*: *Trigona (Tetragona) iridipennis iridipennis* F. SMITH, *Trigona (Tetragona) smithii* C. T. BINGHAM e *Trigona (Lepidotrigona) ventralis* subespécie *arcifera* COCKERELL (Schwarz, 1939).

b) Predação

Nesse sentido, os Meliponini oferecem duas particularidades interessantes: 1) com exceção de uma espécie, *Trigona (Oxytrigona) tataira* F. SMITH com suas 6 subespécies (Schwarz 1948) nenhuma outra espécie conhecida possui aparelho venenífero; 2) são de vôo muito lento, algumas como as *Trigona (Trigona) trinidadensis* PROVANCHER, *Trigona (Trigona) ruficuns* LAT., *Trigona (Trigona) hyalinata* LEP., *Trigo-*

na (*Geotrigona*) *mombuca* F. SMITH, etc., são de uma lentidão espantosa, deixando-se aprisionar com a mão com extrema facilidade.

Isso nos leva a perguntar como puderam tais indivíduos suportar a predação, por parte de diversas aves (e. g. *Satrapa icterophrys* VIEILLOT, *Cephloeus lineatus* LINNAEUS, (1), *Guira guira* GMELIN, *Dendrocolaptes picumnus* LICHTENSTEIN, *Tyrannus melancholicus* VIEILLOT, *Pitangus sulphuratus maximiliani* CABANIS e HEINE, picideos em geral, etc.) que, em certos lugares, consomem grandes quantidades de zangões de *Apis mellifera* LINNAEUS e de exemplares de *Meliponini*, e de animais como as iraras (*Tayra barbara* L.) e outros organismos, possuindo essas duas deficiências de capital importância para sua preservação.

Sem dúvida, a preservação individual e coletiva dos *Meliponini* depende de outros meios de defesa desenvolvidos pelo grupo, dos quais citaremos :

a) reservas de cera misturada com gomas vegetais para, na hora da luta, empastarem ou mesmo embalsamarem seus inimigos, sistema êsse muito utilizado por espécies dos sub-gêneros *Plebeia*, *Tetragona*, *Tetragonisca*, etc.

b) Mandíbulas muito reforçadas de maneira a decepar um inimigo facilmente, destacando-se, com êste característico, as espécies *Trigona* (*Trigona*) *trinidadensis* PROVANCHER, *T. (T.) hyalinata* LEP., *T. (T.) amalthea* OLIVIER, e um grande número de espécies do gênero *Melipona* (Mariano Filho, 1910).

c) Gôsto e cheiro desagradável devido a secreções de glândulas especiais; essa propriedade é considerada como primordial por Mariano Filho (op. c.), o qual diz haver correlação entre as espécies de colônias de maior população com as de possuidoras de princípio odorífero mais ativo (o. c. pg. 8). Constituem bons exemplos desta modalidade de defesa as espécies dos sub-gêneros (*Trigona*), (*Scaptotrigona*), a espécie *Melipona marginata* LEP. e outras.

d) Ataque massiço, contra qualquer intruso, enrolando-se nos seus pêlos ou cabelos, penetrando, devido a um melanotropismo, nos orifícios do nariz e ouvidos. Exemplos bem caracte-

(1) Schwarz (1938), pg. 505) chegou a descrever uma espécie *Trigona* (*Hypotrigona*) *cephloeae* SCHWARZ por exemplares encontrados, em tôdas as fases de seu desenvolvimento, no estômago de um picapau, *Cephloeus lineatus* L., que havia engulido, também, exemplares de *Trigona* (*Hypotrigona*) *duckei* FRIESE.

rísticos dessa propriedade temos na maioria das espécies dos sub-gêneros *Scaptotrigona*, *Trigona*, *Partamona* e outros.

e) Número grande de operárias — as vantagens de um número grande de operárias já foram discutidas mais atrás; por isso, citaremos, somente, algumas espécies que se destacam nesse sentido: *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH, *Trigona (Scaptotrigona) pectoralis* DALLA TORRE, *Trigona (Trigona) hyalinata* LEP., etc.

f) Entradas individuais seguidas de um pequeno túnel, antes de chegar ao lugar onde estão os filhos e provisões. Essas medidas defensivas são encontradas em tôdas as espécies do gênero *Melipona* que conhecemos e em diversas espécies do gênero *Trigona* como por exemplo: *Trigona (Tetragona) silvestrii* FRIESE.

g) Fechamento do orifício de entrada à tarde, para reabrirlo na manhã do dia seguinte, evitando predadores noturnos: êste processo é utilizado pelas trigonas menores e mais tímidas, como, por exemplo: colônias fracas em geral, *Trigona (Friesella) schrottkyi* FRIESE, *Trigona (Plebeia) mosquito* F. SMITH (observámos somente em determinadas colônias), etc. As espécies mais bravias possuem orifício de entrada muito largo e mantêm-no aberto à noite, como acontece com as espécies dos sub-gêneros *Scaptotrigona* e *Trigona*.

h) Bloqueamento de entrada com cêra ou resina. — Segundo Fiebrig (em Maidl, 1934) as operárias de *Lestrimelitta limão* F. SMITH colocam à entrada do ninho pequenos blocos de cêra para impedir a entrada de formigas (*Camponotus*?). Quando o perigo passa retiram a cera para outros mistéres. Maidl (1934, pg. 317) refere-se também ao hábito da *Melipona canifrons* (sic), que faz um anel de resina à entrada para o mesmo fim, renovando-o constantemente.

i) Em *Trigona (Tetragona) silvestrii* FRIESE, as operárias, quando atacadas, fingem-se mortas, por uma imobilidade momentânea (1).

Entretanto, achamos que todos êsses meios de defesa seriam insuficientes para preservar um grupo se não houvesse algum método adicional que as encobrisse das vistas dos predadores; por essa razão e pelos fatos observados, consideramos o disfarce da colônia e o mimetismo como um dos agentes mais eficazes na preservação dos *Meliponini*. Citaremos, consubstanciando êsse ponto, os seguintes fatos:

(1) Segundo informação verbal do Dr. Paulo Nogueira Neto.

a) Encontramos, em diversas espécies do gênero *Melipona*, especialmente na *Melipona quadrifasciata* LEP. que temos observado com mais detalhe, o hábito de construir uma porta de entrada de barro, com um formato especial, formando uma escultura em alto relêvo, de formação radial (Fig. 4). Afastados do orifício de entrada, as operárias colocam pequenos amontoados de barro até um espaço de 30 cms. de raio, aproximadamente, chegando, às vezes, a rodear totalmente a região da árvore em que se encontram. Passados 3 a 6 meses, nas matas, êsse sistema de barro é infestado por musgos, algas, líquens, etc., que disfarçam a entrada do ninho, confundindo-a com as formações da casca da árvore. Comumente, o material usado para êsse sistema consta de dejeções animais, provavelmente para ser infeccionado mais rapidamente.

Em *Trigona (Partamona) testacea* subespécie *helleri* FRIESE Ihering (1903) descreve o hábito que possui essa abelha de construir a colméia preferencialmente entre bromeliáceas, quer arbóreas quer terrestres, e, como exemplo, cita tôdas as 5 colméias que recebeu de diferentes lugares. Também, podemos considerar êste fato como disfarçamento, pois a finalidade aparente de uma tal construção é confundir o ninho com os detritos que sempre se acumulam na base das bromélias nativas (Fig. 5).

b) Tôdas as rainhas das espécies que conhecemos do gênero *Melipona* possuem uma coloração uniforme praticamente igual à coloração da cera utilizada pela respectiva espécie, tornando mais difícil a encontrar a rainha que as operárias.

c) Diversas espécies de *Meliponini* possuem um mimetismo muito grande em relação a outra espécie de abelhas e vespas; as espécies "copiadas" são quase sempre bravias e possuem acúleos bem desenvolvidos. Os seguintes exemplos podem ser citados:

I — *Trigona (Trigona) hyalinata* LEP., *T. (T.) rufirus* LAT., *T. (T.) trinidadensis* PROVANCHER, *T. (Geotrigona) mombuca* F. SMITH, *Trigona (Trigona) fulviventris* GUÉRIN, etc. que imitam algumas abelhas solitárias dos gêneros *Tetrapedia* (especialmente da espécie *Tetrapedia diversipes* KLUG) e *Paratetrapedia*.

II — *Melipona quadrifasciata* LEP., *M. quinquefasciata* LEP., *M. favosa orbigny* GUÉRIN, *M. favosa favosa* FABRICIUS, *M. favosa lunulata* FRIESE, *M. favosa baeri* VACHAL.

(1) Segundo informação verbal do Dr. Nogueira Netto.

Melipona interrupta grandis GUÉRIN (1), *M. mandacaia* F. SMITH que imitam, principalmente pela coloração do abdômen, abelhas solitárias do gênero *Epanthidium* (1), *Diadasia*, *Megachile* (2), *Ptilitrix* (2), *Thygater*; as bandas amarelas do abdômen constituem patrimônio comum também a muitas outras abelhas solitárias.

III — *Trigona* (*Tetragona*) *clavipes* FABRICIUS e *Trigona* (*Tetragona*) *varia* LEP. que imitam com perfeição, especialmente a primeira, indivíduos da espécie *Paratetrapedia lineata* SPIN.

IV — *Melipona fluvipennis* F. SMITH (3) imita, não só no seu tamanho, como na maneira de voar, as operárias das *Bombus* inteiramente pretas, sendo, à primeira vista, extremamente parecidas com as operárias pequenas de *B. morio* (Sw.), *B. solus* FRANKLIN, *B. atratus* FRANKLIN, *B. niger* FRANKLIN, etc.

V — *Melipona scutellaris scutellaris* LAT. e *Melipona interrupta fasciculata* F. SMITH, imitam, na coloração do corpo, fêmeas da espécie *Melitoma euglossoides* LEPELETIER e SERVILLE.

VI — *Melipona rufiventris* LEP. e suas subespécies imitam exemplares de *Hemisiella lanipes* (FAB.) e *Hemisiella hoplopoda* (MOURE).

VII — *Lestrimelitta limão* F. SMITH apresenta-se com formas vespoideas, afastando-se do tipo comum entre os *Meliponini*.

(1) Nos municípios de Piracicaba, S. Roque, Cabreúva e Parnaíba co-existem *Melipona quadrifasciata anthidioides* LEP. e espécies de *Epanthidium*. Packard (1869 pg. 59, Apud Schwarz, 1948, pg. 77) classificou um exemplar de *Melipona interrupta grandis* GUÉRIN como sendo *Anthidium pictifrons* devido às bandas e maculações do abdômen, e outros caracteres. Neste caso, o mimetismo enganou até ao sistemata.

(2) Em S. José de Chiquitos (Bolívia) coletámos diversas abelhas, julgando serem tôdas diversos exemplares de *M. favosa baeri* VACHAL, e *M. favosa lunulata* FRIESE, porém, verificámos que, entre elas, havia diversos exemplares de *Megachile* (*Chryosarus*) sp., e *Ptilothrix* relata (HOLMBERG). Em Guaicurús fizemos idêntico engano, com exemplares de *M. favosa orbigny* GUÉRIN e uma outra espécie do mesmo gênero de abelha solitária *Megachile* (*Chryosarus*).

3) Devido a semelhança com *Bombus*, muitas vezes as colônias de *Melipona flavipennis* F. SMITH são preservadas pelos sertanejos nordestinos e nordestinos. Nos arredores de Belém e Guamá (Pará) verificámos diversas pessoas com a crença errônea de que a *M. flavipennis* F. SMITH seria provida de acúleo fortemente desenvolvido.

VIII — As *M. marginata* LEP., quando coletando mel e pólen, são facilmente confundíveis com diversas abelhas solitárias das quais podemos citar a espécie *Acamptopoeum flavifröns* (F. SMITH), espécies do gênero *Exomalopsis* e espécies da tribu *Dianthidiinae*.

IX — operárias de *Trigona (Tetragona) silvestrii* FRIESE e *Trigona (Trigona) dimidiata* SMITH possuem azas escuras com suas extremidades incolores, imitando vespas do gênero *Chartergus* e algumas *Eulema*. A posição das azas das operárias de *T. (Tetragona) silvestrii* FRIESE, quando estão movimentando-se ou quando estão coletando alimentos imitam também certas vespas.

Julgamos que deve haver muito mais casos de mimetismo entre os *Meliponini* que ainda não foram devidamente analisados. Queremos, para evitar dúvidas, frisar que as espécies de abelhas solitárias que citámos são tôdas de idêntica distribuição geográfica que as espécies miméticas.

Por aí podemos concluir ser o mimetismo um dos principais meios de defesa dos atuais *Meliponini*; cremos que uma grande quantidade de espécies tenha sido dizimada pelos muitos predadores, tendo sobrevivido somente as que apresentavam meios mais eficientes de defesa, como os que citámos.

Achámos muito razoável a existência de mimetismo entre os *Meliponini*, imitando as abelhas mais ferozes, pois, se encontramos, *cerambicideos* imitando vespas, borboletas imitando *Bombus*, gafanhotos imitando folhas, uma espécie de *Apiomerus* (1) imitando operárias de *Melipona quadrifasciata* LEP., com mais frequência deveremos encontrar abelhas sem ferão imitando as que o tem bem desenvolvido. Uma idéia de quanto um tal sistema deverá proteger os *Meliponini* temos na seguinte experiência, citada por Poulton (1933, pg. 103) : “Uma operária de *Apis mellifera* LINNAEUS foi libertada numa gaiola que continha um cameleão, o qual logo começou a observá-la, e, assim que esta ficou parada, capturou-a com sua língua. Assim que a língua foi sendo retirada com a abelha aderente na extremidade, o cameleão foi picado e imediatamente mostrou sinais de desconforto, tendo lançado fora a abelha. Muitos meses após êsse fato, foram colocadas abelhas nessa gaiola, a

(1) Sendo frequentemente encontrado na porta das colônias de *Melipona quadrifasciata* LEP. para aprisionar suas operárias.

intervalos regulares, porém, a educação do cameleão, nesse sentido, foi completa, e nenhuma outra abelha foi tocada. Essa experiência nos mostra quanta utilidade será para os *Meliponini* um mimetismo com espécies com ferrão bem desenvolvido.

Ainda sobre o assunto de predação queríamos mencionar algumas espécies que possuem grande propensão ao saque (2) como as espécies do gênero *Lestrimelitta* e mais as *Trigona* (*Trigona*) *hialinata* LEP., *Trigona* (*Trigona*) *ruficrus* LAT., *Trigona* (*Trigona*) *amalthea* OLIVIER, *Trigona* (*Scaptotrigona*) *pectoralis* DALLA TORRE, etc., e também, menos comumente, *Melipona quadrifasciata* LEP. e *Trigona* (*Tretragonisca*) *jaty* F. SMITH. Com exceção das espécies de *Lestrimelitta* que, apesar de poderem executar as tarefas de armazenar alimentos, são especializadas para o saque, as demais praticam o saque somente quando há escassez de alimentos ou quando há uma colônia fraca demais que lhes favorece a oportunidade; sempre, nesses casos, há uma grande mortalidade de ambos os lados. Nos saques praticados pelas espécies do gênero *Lestrimelitta* é interessante notar que há muito poucos mortos de ambos os lados. As *Lestrimelittas* praticam o saque comumente, usando, para isso, um processo que tivemos a oportunidade de, pelo menos em parte, desvendar. Estávamos fazendo uma revisão nas nossas colônias, quando notámos um grande reboliço na colônia número 8 de *M. quadrifasciata anthidioides* LEP. Quando chegámos a 1,50ms. aproximadamente, da dita colônia, sentimos um forte cheiro de limão, característico da espécie *Lestrimelitta limão* F. SMITH que possuíamos. Abrimos a colméia e verificámos que duas operárias de *L. limão* F. SMITH haviam burlado a vigilância dos vigias de *M. quadrifasciata* LEP. e estavam no interior da colônia, onde se notava mais fortemente

(2) Chamamos de 'saque', aqui, à pilhagem executada por um grande número de abelhas com visível prejuízo para as reservas e muitas vezes para a sobrevivência da colônia pilhada. Não tratamos, aqui, do roubo ocasional executado por poucas abelhas e que pouco dano faz a colônia. Tanto o primeiro como segundo casos foram muito bem estudados numa publicação recente de Nogueira Netto (1949).

o cheiro de limão. No mesmo dia, à tarde, essa colméia foi saqueada por grande número de operárias, tendo havido pouquíssimas mortes, ao contrário do que acontece com as demais espécies saqueantes (1). Daí, deduzimos que o que se passa é o seguinte: preliminarmente algumas operárias de *Lestrilitta limão* F. SMITH entram na colméia escolhida para o saque e secretam um líquido que faz a colméia ficar com o cheiro forte de limão. Como é sabido, as operárias vigias vetam a entrada aos indivíduos que não possuam o cheiro da colméia; assim, após estarem tôdas impregnadas com cheiro de limão, é fácil às operárias de *Lestrimelitta* entrarem e saquearem.

Entretanto, observámos, em uma colônia de *Trigona (Nannotrigona) testaceicornis* LEP., saqueada por *Lestrimelitta*, que tôdas as operárias adultas, da primeira, ficaram esvoaçando do lado de fora, mantidas a distância por umas 20 operárias de *Lestrimelitta*. Essa observação foi por diversas vezes feita por Michener (1946) e com a mesma espécie *Trigona (Nannotrigona) testaceicornis* LEP. A atuação das operárias dessa espécie, que não hesitariam em atacar um inimigo maior, nos leva a crer que o cheiro das *Lestrimelittas* talvez lhes atue como um forte repelente.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

3a. Parte

Foram discutidos nesta tese, em sua primeira parte, alguns princípios da genética de populações em himenópteros arrenótocos. Na 2a. parte demos certos dados biológicos que interessam a esta classe de estudos, e, finalmente, nesta última parte, queremos considerar algumas possibilidades evolutivas dos himenópteros e umas tantas observações esparsas que dizem respeito ao assunto de que tratámos.

A teoria moderna da evolução toma como ponto de partida a existência de mutações, sôbre as quais atua a seleção natural. Como acentua Brieger (1949), ser-nos-ia difícil explicar uma evolução filogenética, baseados sômente em mutações aci-

(1) Recentemente, uma das nossas colônias de *M. quadrifasciata anthidioides* LEP. atacou outra da mesma subespécie, tendo perecido cêrca de 500 abelhas. Essa mesma colônia atacante saqueou e destruiu uma colônia de *M. favosa orbigny* GUÉRIN, tendo perecido tantas de suas operárias quantas eram as operárias adultas de *M. favosa orbigny* GUÉRIN.

dentais e não dirigidas. Porém, essa situação muda-se, se supusermos que as mutações se acumulam gradativamente, formando uma "reserva gênica", sobre a qual a seleção natural age em dadas circunstâncias, como, por exemplo, quando houver mudanças do meio exterior, como variações do clima, ou interior, devido a alguma nova mutação. Essa reserva gênica determina, portanto, uma plasticidade genética, que é de extrema importância para a especiação, devido a favorecer o aparecimento de indivíduos adaptados a maior número de condições ecológicas, e favorecer, também, a sobrevivência da espécie, quando se mudarem bruscamente as condições ambientes do momento. Brieger (1949) acha que a seleção, atuando sobre a reserva gênica, em determinadas condições, não só tem a função de eliminar ou favorecer determinados gens, mas também pôde provocar, como efeito indireto, mudanças na interação dos gens; tal processo foi por Brieger denominado "modifier shift".

Outro mecanismo cujo valor vem ganhando terreno dia a dia nos estudos de genética de populações, devido ao fato de estar se tornando patente a sua grande importância é a "oscilação genética", que modifica profundamente as possibilidades evolutivas das espécies pouco numerosas; como êste é o caso de alguns himenópteros sociais, trataremos, também, deste assunto, aqui.

Em primeiro lugar, teceremos considerações sobre a "plasticidade genética", por ser um assunto de que possuímos mais dados.

I — PLASTICIDADE GENÉTICA

Entendemos por plasticidade genética a capacidade de uma determinada população ou espécie poder reagir prontamente a variações do meio ambiente por mudanças no equilíbrio de seus diversos genótipos. Uma das exigências básicas para haver tal plasticidade genética é a existência de diversos genótipos diferentes.

Pensou-se, por muito tempo, que os *Hymenoptera* deviam possuir populações extremamente homogêneas devido ao seu mecanismo haplodiploide, visto com quaisquer mutações subvíveis ou letais nas atuais condições mesológicas seriam eliminadas, não contribuindo; portanto, para a plasticidade do grupo.

Podemos, no entanto, assinalar para os *Hymenoptera* alguns mecanismos que podem favorecer tal plasticidade, que são: 1) variações citológicas e 2) reserva gênica.

a) *Variações citológicas*

Temos que considerar dois tipos de variações citológicas: a) numéricas (poliploidia e polisomia) e b) duplicações.

1 — POLIPLÓIDIA E POLISOMIA

Nos *Hymenoptera*, a mudança para um sistema diplo-tetraplóide, ao invés de haplodiplóide, impedirá o desaparecimento imediato dos recessivos letais ou subviáveis. Esse mecanismo parece existir em diversos grupos dos *Hymenoptera* como em *Diprion*, estudado por Smith (1941) onde as espécies *D. polytomum* ATG. (canadense), *D. abieticolor*, D.T., *D. pallidum*, KL., *D. nemorum* F. VON GMEL, *Neodiprion sertifer* GEOFFR, possuem 7 cromossômas (n) ao passo que a espécie *Diprion simile* ATG. possui $n = 14$ cromossômas.

Em *Apis mellifera* L., foi relatado por diversos autores (Nachtsheim 1913, Manning 1948, 1949) um pareamento secundário na profase II da meiose, no macho, sugerindo uma possível origem tetraplóide. Esse pareamento secundário, é, entretanto, negado por Sanderson e Hall (1948), mas, em lâminas que fizemos para verificação do assunto, constatamos a exatidão das seguintes observações de Manning (1948): pareamento secundário e existência de um cromossôma sexual que é expulso na II divisão meiótica do macho.

Também, o fato de um grupo de abelhas da mesma sub-família *Apinae*, o gênero *Melipona*, possuir um número haploide de 9 cromossômas (Kerr, 1948), que é, aproximadamente, a metade do número de cromossômas de *Apis* ($n = 16$), sugere a provável origem deste último, de um estoque primitivo com $n = 8$ cromossômas por poliploidia ($n + n$) e do gênero *Melipona* por polisomia ($n + 1$).

Pensamos que a origem do cromossôma sexual em *Apis* seja ligada as complicações impostas pela diplo-tetraploidia. Na fase haplodiplóide a espécie possuía o mecanismo comum pelo qual os indivíduos haplóides seriam machos e os diplóides, fêmeas. Ao dar-se a poliploidia, aquêl equílibrio foi quebrado, e os indivíduos com 16 cromossômas, que antes eram fêmeas, agora deverão ser machos. Como se sabe, há gens para sexualidade nos cromossômas de himenópteros (Whiting 1940). Pode,

então, ter-se processado uma seleção em que um dos cromossômas, que possuía gens para sexualidade, transformou-se em um cromossôma do sexo. Como analogia, podemos nos referir aos estudos de Winge (1934) em *Lepistes reticulatus* onde houve, também, mudanças no equilíbrio gênico, de modo que um outosoma pode transformar-se em cromossoma sexual. Segundo Manning (1948) as fêmeas de *Apis* têm 31 cromossômas (30 + X) e os machos, 16 cromossômas (15 + X). Assim, devido à diplo-tetraploidia o seu mecanismo determinador do sexo voltou a ser da mesma ordem que em muitos outros insetos diplóides, isto é na base de balanço gênico, em que o cromossôma X conteria gens masculinizantes e os autosomas gens feminizantes sendo que

$$\frac{X}{2A} = \text{♀} \text{ e } \frac{X}{A} = \text{♂}.$$

Assim, o acréscimo do mecanismo gênico, ligado ao aparecimento do cromossôma sexual, permitiu às *Apis* manterem seu sistema partenogenético, com as vantagens adaptativas que tal sistema já lhes havia conferido. Conhecemos dois outros exemplos de cromossômas do sexo, em himenópteros: um é em *Telenomus jariai* LIMA estudado por Dreyfus e Breuer (1944) e outro é o do *Pteromalus puparum*, estudado por Dozorceva (1936). É interessante notar que nesses dois himenópteros o número haplóide de cromossômas é 10, que é superior ao número da maioria dos microhimenópteros conhecidos, que varia entre 4 e 8 cromossômas.

2 — DUPLICAÇÕES

Este processo é sugerido por White (1945, pg. 279) da seguinte maneira: "É, certamente, possível que os genomas dos *Hymenoptera* contenham duplicações, numerosas e grandes, podendo, neste caso, existir um reservatório de variabilidade escondida, com respeito a todos os loci situados nas regiões duplicadas (que poderiam ser presentes em dose dupla nos machos e quadrupla nas fêmeas)". Concordamos com White na possibilidade desse mecanismo, porém, não conhecemos dados que provem sua existência entre os himenópteros.

b) Reserva Gênica

A reserva gênica de uma população compõe-se de tôdas as mutações que ocorreram e que são acumuladas e conservadas por diversos mecanismos. As mutações, tanto gênicas, cromos-

sômicas, como citoplasmáticas, podem ser classificadas, de acordo com seu efeito sobre a sobrevivência, nas seguintes categorias (1) :

- 1) subviáveis
- 2) superviáveis
- 3) de isolamento
- 4) neutras
- 5) heteróticas

Estudaremos qual o comportamento de cada uma, e suas possibilidades para o aumento da reserva gênica :

1) As mutações subviáveis (não heteróticas) só poderão ser mantidas e acumuladas em uma população pela pressão de novas mutações ou de constantes migrações. Existem, ainda, muito poucos casos de mutações deste tipo estudados em abelhas, sendo um dos poucos o do gen para olho branco, em *Apis mellifera* L., que atrapalha seriamente a visão dos indivíduos que o possuem em dupla dose (Mikhaïloff 1931, Nolan 1937).

2) Os gens superviáveis, por pequena que seja sua frequência inicial, substituirão o alele primitivo em um número de gerações tanto menor quanto maior for seu valor de sobrevivência. A única possibilidade de gens deste tipo serem eliminados antes de poderem substituir seu alele é a das populações pequenas, devido ao efeito da oscilação genética.

Forçosamente, uma grande maioria dos gens de uma população pertencem a este tipo, porém, estes gens não contribuem para a "reserva gênica", mas sim para os gens que se estão manifestando imediatamente; a contribuição para a plasticidade genética dos mutantes deste tipo depende exclusivamente das suas propriedades fisiológicas particulares.

Tanto para as mutações para gens subviáveis como para superviáveis, a situação para os fatores limitados ao sexo feminino é a mesma já descrita, somente variando o número de gerações com que alcançarão o equilíbrio final. Para os mutantes limitados ao sexo masculino teremos que o gen menos viável só poderá ser mantido por força de novas mutações. Também serão mantidos os gens dessa natureza quando ambos os genótipos possuírem índices de sobrevivência iguais, porém, tal situação dificilmente poderá acontecer na natureza.

(1) Queremos lembrar que não importa, nesta classificação, que os gens sejam dominantes, intermediários ou recessivos, mas o que interessa são os seus efeitos sobre a sobrevivência.

3) Os mutantes de isolamento são os que determinam qualquer modificação no indivíduo de maneira que os híbridos possuam menor valor de sobrevivência. Em uma população grande, tais gens poderão permanecer pela pressão de novas mutações, quer sejam menos ou mais viáveis que o alele primitivo; porém, em populações pequenas e isoladas, o gen mais viável tem possibilidades de suplantá-lo o seu alele. Não temos dados sobre a frequência ou existência de mutantes desta natureza entre os *Hymenoptera*, porém, seguramente, muito pouco contribuirão para a plasticidade genética de uma determinada população.

4) Os gens neutros constituem uma grande fonte de variabilidade, dando às populações que o possuem em grande número uma grande plasticidade. Essa plasticidade é oriunda do fato de um par de alelos poder ser neutro nas atuais condições mesológicas, mas, mudando-se estas, ambos os alelos não tomarão valores proporcionais, porém, terão adaptabilidades diferentes. Em *Drosophila pseudoobscura* FROLOVA é conhecido o caso de que certos tipos de inversões, entre 15° e 16°C, são praticamente neutras; porém, a 25°C os heterozigotos são muito mais viáveis (Dobzhansky 1948). Em *Apis mellifera* L. já foram notados alguns caracteres, como, por exemplo, a banda amarela do abdômen, característica da raça italiana (*A. mellifera lestritica* SPINOLA), que, em algumas zonas, dá maior adaptabilidade às abelhas que a possuem; noutras, tais caracteres são neutros, enquanto que noutras regiões parecem ser contra-indicados, como se deduz de uma discussão de apicultores norte-americanos (Thompson 1948, Editor do "Gleanings in Bee Culture 1948, Abushady 1948). Diversos apicultores do Estado de São Paulo e do Estado do Rio de Janeiro verificaram, para esse carácter "banda amarela", que as rainhas amarelas têm melhor postura e as operárias amarelas são mais trabalhadeiras, chegando, em algumas localidades, a enfraquecer vitalmente as colônias de abelhas pretas, devido à desequilibrada competição que estabelecem. Porém, as rainhas pretas são mais "zanganeiras", isto é, produzem maior número de machos, e estes parecem ser mais ativos que os machos amarelos, de maneira que, na época da enxameagem, as rainhas amarelas têm maiores probabilidades de ser fecundadas por machos pretos. É um caso interessante em que um mesmo fator confere propriedades de sobrevivência antagônicas, conforme se trate do sexo masculino ou feminino.

Outros gens, como os que determinam a côr do escutelo (Munro 1925) e a côr do clipeo, genae e labro (Nolan, 1937), parecem, também, ser neutros.

5) Os gens heteróticos, principalmente nas espécies com cruzamento livre, constituem um dos fatores que ampliam a plasticidade genética, originando, por seu acúmulo, juntamente com os gens neutros, as espécies polimorfas.

Os gens neutros alçam seu equilíbrio numa população pela equação:

$$\frac{p}{q} = \frac{u}{v}$$

onde p é a frequência do gen (A), q a frequência de (a), u a taxa de mutação de (A) para (a) e v a taxa de mutação de (a) para (A).

Os dois pontos mais importantes, que nos são revelados pelo estudo de modelos matemáticos em populações em himenopteros, são: primeiro, aquê que nos demonstra a possibilidade de existirem em equilíbrio nas suas populações, sem a pressão de novas mutações, gens subviáveis e mesmo letais, desde que possuam efeito heterótico dentro de certos limites (pg. 15) e, segundo, a demonstração de que os gens limitados ao sexo feminino se comportam como se fossem em populações diploides (pg. 16).

Quando encontramos, em uma população, mais de um alele, podemos dizer que, na quase totalidade dos casos, estamos diante de gens heteróticos ou neutros.

Os esquemas matemáticos apresentam-nos, para os gens heteróticos, êstes dois caminhos.

A) Gens heteróticos, cujos efeitos afetam tanto as fêmeas como os machos, assunto de que trataremos logo abaixo; e

B) Gens heteróticos limitados ao sexo feminino, isto é, quando as fêmeas homozigotas são inferiores às heterozigotas, porém, os machos não são afetados (pg. 75).

A — Gens heteróticos não limitados a um dos sexos

A única prova experimental que conhecemos, demonstrando a existência de gens heteróticos em *Apis mellifera* L., é dada pelas experiências de Mackensen e colaboradores (Farrar,

1947, 1948), que obtiveram diversas gerações de rainhas fecundadas por seus próprios filhos, que, como foi demonstrado matematicamente por Kalmus e Smith (1948), é o método que leva à homozigotia mais rapidamente. O resultado desse endocruzamento foi uma rápida perda de vigor das colônias assim originadas, e uma grande porcentagem de ovos gorados.

O inter cruzamento das linhagens puras deu, ao contrário, um grande vigor; algumas das colônias duplo-híbridas foram, mesmo, excepcionalmente produtivas, porém, intoleravelmente viciosas. Até mesmo esta última qualidade pode ser interpretada como uma manifestação da heterose, porém, o vigor e produção das colônias duplo-híbridas é uma prova iniludível do grande número de gens heteróticos existentes nas populações de *Apis mellifera* L.

Os gens heteróticos não limitados às fêmeas afetam muito mais os machos que as fêmeas, pelo motivo já exposto de os primeiros comportarem-se como homozigotos para todos os fatores, e, portanto, se a existência de gens heteróticos é exata, devemos obter: 1) uma maior variabilidade nos machos que nas fêmeas e 2) uma maior porcentagem, entre os machos, de indivíduos subviáveis e indesejáveis.

1) A primeira hipótese pode ser confirmada pelas observações em *Apis mellifera* L. feitas por Casteel e Phillips (1903) em seu trabalho: "Comparative variability of drones and workers of the honey bee", e também confirmado, posteriormente, por outros investigadores (Stucki, 1936; Nolan 1937).

Casteel e Phillips tomaram como base, em seus trabalhos, as veias e células das asas. Calcularemos, aqui, como exemplo, o teste de teta ($\frac{\sigma 1}{\sigma 2}$) para alguns dos dados de Casteel e

Phillips retirados somente dos machos que, em seu trabalho, pertencem ao lote V, e das fêmeas do lote I, por serem oriundos da mesma colméia, portanto, da mesma raça, (italiana), fator importante para a exatidão da análise. Para verificação da nomenclatura, veja-se figura 60. O número de indivíduos, em todos os quadros IV a VIII é de 50.

QUADRO IV

Comprimento da veia R (Taboa I de C. e P.)			teta
Casta	Média	Erro Standard	
Zangão	36,92	2,271	1,414
Operária	37,46	1,606	

QUADRO V

Diagonal da célula R4 (Taboa II de C. e P.)			teta
Casta	Média	Erro Standard	
Zangão	101,98	3,730	1,579
Operária	76,36	2,362	

QUADRO VI

Comprimento da veia M2 (Taboa III de C. e P.)			teta
Casta	Média	Erro Standard	
Zangão	46,96	2,531	2,132
Operária	33,82	1,187	

QUADRO VII

Comprimento da veia m (Taboa IV de C. e P.)			teta
Casta	Média	Erro Standard	
Zangão	97,08	3,129	1,461
Operária	72,30	2,141	

cia da espécie, é muito pouco variável (1); verificámos que o teta, entre os êrros dos machos e das operárias, é 2,345; portanto, os machos são, positivamente, mais variáveis que as operárias.

No subgênero *Paratrigona* SCHWARZ, verifica-se (vêr Schwarz, 1948, figuras 57, 58, 63, 64, 65 e textos correspondentes) a grande diferença que há entre os machos de suas diversas espécies enquanto que nas rainhas e operárias as diferenças de uma espécie para outra estão em uma escala muito menor. No subgênero *Trigona* JURINE observa-se essa mesma desproporção entre a variabilidade nos caracteres dos machos e a nos caracteres das fêmeas, se bem que menos pronunciada que no subgenero *Paratrigona* SHAWARZ.

(1) Podíamos utilizar para verificar as variações, das pesagens das abelhas, ao invés de usar nos o comprimento da língua, porém, não o fizemos devido ao fato de os pesos serem mais variáveis que o comprimento das línguas. Verificámos isso pelo coeficiente de variação. Esse coeficiente é, para os pesos das abelhas, de, aproximadamente, 2 a 4 vezes maior que para o comprimento das línguas das mesmas abelhas, como podemos verificar pelos seguintes dados das colónias 35 e 8.

Colónia 35	Pêso	v = 67,47 mgrs.	∴ êrro = 5,66
		êrro = 3,82 mgrs.	
Colónia 35	Comprimento das línguas	v = 5,767 mms.	∴ êrro = 1,46
		êrro = 0,084 mms.	
Colónia 8	Pêso	v = 66,44 mgrs.	∴ êrro = 16,44
		êrro = 0,84 mgrs.	
Colónia 8	Comprimento das línguas	v = 5,340 mms.	∴ êrro = 6,98
		êrro = 0,373 mms.	

Não podemos, neste caso, aplicar um teste rigoroso, como entre os índices de variância (Brieger, 1942), devido ao fato de nossas variáveis peso e comprimento de língua, serem tomadas em unidades diferentes, uma, em mgrs. e outra em mms.

No final do trabalho de Casteel e Phillips (o. c.) êstes dão como causa provável da variação maior verificada nos machos a maior variabilidade no tamanho das suas células. Porém, isso não explica a maior variabilidade entre os machos dos *Bombini* e *Apini*. Por isso, achamos que essa maior variabilidade deve ser produzida por fatores quantitativos, com efeito dominante, heterótico e epistático. Assim sendo, o número de fenotipos nos machos será igual ao número de genotipos segregados pelo rainha, ao passo que as operárias terão redução de fenotipos devido aos motivos apontados supra.

2) Pensamos poder demonstrar a existência de gens que diminuam a viabilidade, tanto nos machos como nas fêmeas, com as três observações seguintes, duas, nossas, e uma, de Casteel e Phillips (o. c.) :

a) Verificámos que, ao emergirem, existem machos de diversos tamanhos, alguns, extremamente pequenos, dando, mesmo para a língua, (veja-se rodapé da página anterior), uma variação relativamente grande (Quadro IX); porém, se medirmos somente machos adultos, a variação ficará, aproximadamente, da mesma ordem que a das operárias (Quadro XI). Isso demonstra que há machos deficientes que são eliminados. Podemos dizer que, se não houvesse heterose, com uma eliminação tão forte, em poucas gerações, a espécie estaria pura.

b) Verificámos certa mortalidade entre prepupas de *M. quadrifasciata* LEP. (colônia 40-b), pois, em 102 machos, encontramos 7 indivíduos mortos na fase larval e um na fase prepupal. Atribuímos êsse efeito à combinação de gens subviáveis, que, devido a quaisquer condições mesológicas não permitiram aos indivíduos sobreviverem. Nessas mesmas condições não houve falhas na zona do favo em que havia operárias e rainhas (os ovos que deverão originar machos são postos preferencialmente no centro dos favos).

c) As observações de Casteel e Phillips sôbre asas anormais resumem-se no seguinte : encontraram, em 500 machos e 500 operárias analisados, 206 machos possuidores de anormalidades nas asas ao passo que somente encontraram 30 operárias com defeitos alares, dando, para os machos, 7 vezes mais anormalidades que para as operárias.

Antes de concluir, queremos deixar a seguinte sugestão, que baseámos nos dados que daremos abaixo. Se um grupo, família ou espécie for adquirindo, para a sua evolução, cada vez mais gens heteróticos (não limitados às fêmeas) teremos que os machos, por serem sempre puros para os fatores em questão, sofrerão cada vez mais com a evolução da espécie. Como um

exemplo rudimentar dêsse caso poderíamos citar o gênero mais evoluído dos *Apinae*, gênero *Apis*, onde o macho perdeu completamente a capacidade de secretar cêra, que ainda existe entre os *Meliponini* (1) : também o comprimento de sua língua, órgão vital para a autossustentação das abelhas, quando comparado relativamente às operárias, é muito inferior ao das tribus vizinhas, como podemos concluir do seguinte quadro :

QUADRO IX - A

	Compr. língua ♂	Compr. língua ♀	Rel. $\frac{\text{♀}}{\text{♂}}$	Referências
<i>Bombus rubicundus</i> SMITH	6,84mms.	7,60mms.	1,11	Quadro X
<i>Melipona marginato</i> LEP.	3,55mms.	3,87mms.	1,09	Quadro XI
<i>Melipona quadrifas-</i> <i>ciata</i> LEP.	5,17mms.	5,95mms.	1,15	Quadro IX
<i>Apis mellifera</i> LIN- NAEUS	3,59mms.	6,55mms.	1,82	Alpatov, 1929

O acúmulo progressivo de gens heteróticos poderá, como supusemos para *Apis mellifera* L., ir degradando progressivamente a classe haploide. Para comprovar esta sugestão, necessitamos de examinar colônia de rainhas cruzadas com seus próprios filhos para verificar se há diminuição da capacidade de produzir cêra e se há diminuição no comprimento da língua conforme aumente a consanguinidade.

B) Gens heteróticos limitados às fêmeas

Antes de discutirmos os gens heteróticos, queremos fazer umas considerações de ordem geral sôbre os gens de qualquer tipo, limitados ao sexo feminino.

White (1945) sugere que os gens recessivos limitados às fêmeas devem ser muito importantes para os *Hymenoptera*, pois tais mutantes, mesmo deletérios, poderão permanecer dentro das populações.

Pelo que sabemos por esquemas matemáticos, tais mutações deletérias não aumentarão a sua frequência, e somente se

(1) Schwarz (1948) põe em dúvida as observações de Drory (1873, 1874 e 1877) em *M. marginata* LEP. e *M. scutellaris* LAT. com relação à secreção de cêra pelos machos; porém, tivemos ocasião de observar em *M. marginata* LEP. e *T. (Plebeia) mosquito* F. SMITH, mais de uma centena de machos em franca secreção de cêra, confirmando, assim, as observações de Drory.

manterão nas populações por força de novas mutações. Porém, se tiverem efeito heterótico, seguirão o mesmo esquema das populações diplóides, isto é, tenderão para um limite bastante superior ao obtido unicamente por acúmulo de mutações.

Portanto, as mutações cujos gens possuam efeito heterótico, limitados os seus efeitos de maior ou menor viabilidade somente ao sexo feminino, poderão ser importantíssimos para os himenópteros, pois capacita-os a ter uma plasticidade genética igual à das populações diplóides com fecundação livre, como vimos à página 16.

QUADRO IX

Melipona quadrifasciata LEP. 40-B
Comprimento da língua (em mms.)

Machos	Rainhas	Operárias
5,55	3,90	5,69
5,22	4,13	6,05
4,85	4,23	6,05
5,20	4,12	5,95
4,92	4,10	5,95
5,18	4,12	6,20
5,53	4,10	5,68
5,35	4,25	6,10
5,34	4,25	5,78
4,35	4,15	6,02
5,04	4,00	5,68
5,40	3,95	6,00
4,90	4,00	6,17
5,30	4,20	6,01
5,51	4,12	5,70
5,40		6,15
5,10		5,95
5,22		6,05
5,58		
3,70		
5,55		
5,40		
5,09		
4,74		
5,33		
5,46		
5,33		
média = 5,168 erro = ± 0,4097	média = 4,107 erro = ± 0,1527	média = 5,954 erro = ± 0,1747

$$\text{teta} = \frac{0,4097}{0,1747} = 2,34$$

Limites segundo Brieger, 1946

$$\begin{array}{l} \text{nf1} = 26 \\ \text{nf2} = 17 \end{array} \left\{ \begin{array}{l} 5\% = 1,49 \\ 1\% = 1,74 \\ 1\%_0 = 2,15 \end{array} \right.$$

QUADRO X

Bombus rubicundus, SMITH
Comprimento da língua (em mms.)

Machos	Fêmeas
7,38	7,58
7,60	7,60
6,05	7,53
6,35	7,69
média = 6,845 erro = ± 0,77	média = 7,60 erro = ± 0,06

$$\text{teta} = \frac{0,77}{0,06} = 12,83$$

Limites segundo Brieger, 1946

$$\begin{array}{l} \text{nf1} = 3 \\ \text{nf2} = 3 \end{array} \left\{ \begin{array}{l} 5\% = 3,05 \\ 1\% = 5,43 \\ 1\%_0 = 11,9 \end{array} \right.$$

QUADRO XI

Melipona marginata LEP.
Comprimento da língua (em mms.)

Machos	Operárias
3,65	3,85
3,61	3,85
3,51	4,00
3,59	3,81
3,47	3,85
3,62	3,87
3,56	3,85
3,45	3,99
3,65	3,85
3,43	3,86
3,55	4,00
3,68	4,02
3,50	4,00
3,42	3,90
3,51	3,98
3,42	4,09
3,56	3,81
3,58	3,85
3,62	3,82
3,60	3,90
	3,96
	3,86
	3,88
	3,96
média = 3,549 erro = ± 0,081	média = 3,909 erro = ± 0,077

$$\text{teta} = \frac{0,081}{0,077} = 1,052$$

Limites segundo Brieger, 1946

$$\begin{array}{l} \text{nf1} = 19 \\ \text{nf2} = 23 \end{array} \left\{ \begin{array}{l} 5\% = 1,45 \\ 1\% = 1,69 \end{array} \right.$$

Temos alguns exemplos de que os gens limitados ao sexo feminino contribuem grandemente para a plasticidade genética dos himenópteros sociais, como os seguintes :

É fato sobejamente conhecido que as operárias de *Apis mellifera* L. constroem células especiais para as rainhas e as alimentam com "geleia real" desde a eclosão do ovo até o fim da vida. Assim, a constituição genética da fêmea permite-lhe responder muito prontamente à variação alimentar, dando-lhe diferentes fenotipos, desde o de operária estéril, até o de rainha fértil, com diversos intermediários. Tal, porém, não acontece com os ovos não fecundados que, ocasionalmente, foram postos em "alvéolos reais". Raramente darão um zangão grande, bem desenvolvido; o comum é dar um indivíduo raquítico, que pouca oportunidade terá de reproduzir-se.

O que dissemos aqui não invalida em nada a nossa demonstração de que os machos são mais variáveis. Em condições idênticas de alimentação, os machos são mais variáveis que as fêmeas, porém, as fêmeas possuem maior plasticidade e são capazes de se adaptarem a diferentes condições alimentares.

Parece que casos idênticos dão-se com algumas formigas onde os machos são sempre de tamanho uniforme, enquanto que as fêmeas variam entre operárias miúdas, operárias poedeiras e rainhas.

Podemos, também, incluir, neste caso, as diversas espécies de *Trigona* e *Lestrimelitta*, onde a quantidade de alimento parece determinar a casta. Estes exemplos demonstram a existência de gens com efeitos limitados ao sexo feminino, dando a êsse sexo uma plasticidade muito grande em responder às diversas condições alimentares.

Não podemos dizer, entretanto, que nesses exemplos citados os gens sejam heteróticos, neutros, subviáveis ou de qualquer outro tipo; provavelmente, constituem um conjunto de todos os tipos. Porém, nos exemplos que citaremos abaixo, estamos diante de gens heteróticos limitados às fêmeas. São êles :

1) No gênero *Melipona*, onde as castas são determinadas geneticamente, (Kerr, 1946, 1947, 1948, 1950b), os fatores determinantes de casta são limitados ao sexo feminino. Assim, a homozigotia para um, dois ou três fatores darão origem a uma o-

perária, enquanto que a dupla ou tripla heterozigotia, conforme se trate, respectivamente, da *M. marginata* LEP. ou das demais Meliponas, originará uma rainha. No entanto, os machos, por serem haplóides, comportam-se sempre como duplos ou triplos homozigotos para os fatores de casta, sendo, porém, férteis, comprovando a limitação ao sexo feminino da ação de tais fatores.

Estes fatores de casta são altamente heteróticos, pois os valores de sobrevivência reprodutivos dos homozigotos (RAR e RaR) são iguais a zero, em virtude de serem estéreis as operárias homozigotas para qualquer dos três fatores. Assim, apesar de, individualmente, as operárias serem mais robustas que as rainhas e não dependerem de alimentação especial, o valor das primeiras, populacionalmente, é nulo, devido ao fato de não deixarem descendentes.

2) Como mais uma prova de que os gens limitados ao sexo, e, provavelmente, heteróticos (devida à alta frequência de colônias heterozigotas encontradas na natureza), são relativamente frequentes, citaremos dois gens encontrados em populações naturais de *Meliponini*.

a) Um gen, que chamaremos Dc (Dichromatico), determina a coloração amarelo-avermelhada em todo o abdómen das operárias de *Trigona (Plebeia) mosquito* F. SMITH, cuja segregação podemos observar no quadro XII. Seu aléle determina a coloração preta para o abdómen.

QUADRO XII

Trigona (Plebeia) mosquito F. SMITH — Colônia 92
Segregação na côr do abdómen das operárias

Fenotipo	Observado	Esperado	X ² teste	Signif.
Abdómen preto	75	77	0,052	
Abdómen amarelo-avermelhado	79	77	0,052	
Total	154		0,104	Insignif.

Colocámos nesse quadro, somente os dados para as fêmeas, por serem todos os machos pretos. E', portanto, um gen limitado ao sexo feminino; assim, a nossa Colônia 7 apresenta dicromatismo sexual, tôdas as operárias possuindo abdômens amarelo-avermelhados, sendo todos os machos pretos (daí, a chamarmos de variedade *dichromatica*); nas colônias 24, 32 e 93, tanto as operárias como os machos são pretos (variedade *unicolor*); na colônia 92 as operárias apresentavam a segregação mostrada no quadro XII, devido ao caso de a rainha ser híbrida, fecundada por um macho recessivo, sendo, também, tanto os machos Dc como dc, de coloração preta.

b) Outro gen analisado foi em *Melipona marginata* LEP. e determina coloração amarelo-castanha nos segmentos medianos do inseto, isto é, na pata trazeira e no 2º. segmento abdominal (considerando-se, como 1º. segmento o propodeo); às vezes, a coloração estende-se um pouco mais, alcançando todo o 3º. segmento e afetando um pouco a pata mediana. O alele desse gen determina coloração preta para as partes citadas. Chamaremos o primeiro alele de *Am* e o último de *am*; as suas segregações encontram-se no quadro XIII.

Encontrámos, entretanto, nas nossas colônias examinadas, duas classes de manifestações fenotípicas para os machos: uma, como, por exemplo, as colônias 78 e 77, em que os machos manifestam o efeito do gen do mesmo modo que as fêmeas, e outra, como as colônias 56 e 76, em que só se percebe que o macho é *Am* por observação na pata traseira, especialmente na tibia. As colônias que exibem êsses fatores foram tôdas coletadas nas matas dos municípios de Santana de Parnaíba e São Roque.

Se se tratar de aleles múltiplos deveremos encontrar rainhas segregando 50% de um tipo e 50% de outro, entretanto, até agora, somente examinámos poucas colônias e não podemos decidir se é somente efeito de modificadores ou trata-se de um novo alele. Porém, de qualquer modo, ou sendo um novo alele, ou por possuir gens modificadores diferentes, o fato é que nas colônias 56 e 76, o efeito do gen *Am* é quase totalmente limitado ao sexo feminino, sendo observado com dificuldade nos machos.

QUADRO XIII

Melipona marginata LEP.
Segregação na cor dos segmentos medianos

Número da Colônia	Operárias		Machos				Rainhas		
	Prestas	Amarelas	Pretos	Amarelos	Tíbias pretas	Tíbias amarelas	Pretas	Amarelas	
78	77	71	29	24	—	—	4	4	
77	25	27	18	16	—	—	—	—	
76	104	114	—	—	13	5	—	—	
56	50	48	—	—	59	57	3	1	
Total	256	260	47	40	72	62	7	5	
Esperado	258	258	43,5	43,5	67	67	6	6	
X ² (1)	$\Sigma X^2 = 0,74$ $X^2 = 0,03$	$\Sigma X^2 = 0,74$ $X^2 = 0,03$	$\Sigma X^2 = 0,59$ $X^2 = 0,56$	$\Sigma X^2 = 0,59$ $X^2 = 0,56$	$\Sigma X^2 = 3,60$ $X^2 = 0,75$				

(1) Representamos por ΣX^2 a soma dos X² individuais de cada dos, e por X² o X² para o total de indivíduos.

Verificámos, assim, a existência de fatores limitados ao sexo, alguns dos quais nitidamente heteróticos. Os gens *Dc* e *Am* existem em porcentagens bem altas nas populações naturais de *Trigona (Plebeia) mosquito* F. SMITH e *Melipona marginata* LEP., respectivamente dos municípios de Piracicaba e Santana de Parnaíba e regiões circunvizinhas.

Essa frequência de heterozigotos, que no caso do gen *Am* é ao redor de 50% na região mencionada, é demasiadamente alta, podendo ser somente explicada pela presença de gens heteróticos. Julgámos, entretanto, que o gen *Am* deva ter valor heterótico somente nessa região, pois na região dos municípios de São José do Rio Pardo e Poços de Caldas encontrámos somente a forma preta.

II — OSCILAÇÃO GENÉTICA

Chama-se “oscilação genética” a mudança na frequência relativa de dois aleles, em uma população, devida ao acaso, portanto, diferente da mudança devida à seleção. As primeiras noções sobre esse assunto nos vêm de Brooks, porém, suas implicações genéticas só foram esclarecidas por Hagedoorn, Fischer, Dubinin, Romaschoff e, principalmente, Sewall Wright (literatura em Dobzhansky, 1941). O fator que leva a mudança da frequência relativa dos diversos aleles de uma população sem seleção é o número da população efetiva dentro da área de reprodução. Dobzhansky (1941, pg. 161-184) e Mayr (1947 pg. 234-236) reexaminaram diversos dados, para diversas espécies, verificando a grande importância do tamanho da população na evolução e especiação das mesmas.

Dubinin e Romaschoff (1932) e Brieger (1944) executaram modelos interessantes para demonstrar a atuação da oscilação genética, os primeiros com diversas bolinhas representando diversos genótipos, e o último, com duas classes de cartas de baralho representando as frequências de dois aleles. Ambos demonstraram, com modelos diferentes, que a atuação da oscilação genética é relativamente rápida.

Antes de fazermos um breve estudo sobre o efeito da oscilação genética nos *Apinae* sociais queremos dizer que consideraremos, aqui, somente umas poucas espécies de *Meliponini*, deixando de estudar os *Bombini* por não termos quaisquer dados a respeito. Faremos também algumas considerações sobre *Apis mellifera* L. apesar de ser uma espécie domesticada, cuja densidade de população e cujos meios de distribuição se encontram artificialmente modificados.

Resumindo o que foi tratado sôbre os Meliponini na segunda parte desta tese sob o título de "densidade de população", podemos dizer que as espécies mais freqüentes possuem uma densidade de população, aproximadamente, da ordem de um indivíduo genéticamente ativo por 10.000ms². Dessa ordem é, por exemplo, a densidade de população das seguintes espécies, desde que consideradas nas regiões respectivas em que são mais freqüentes: *Trigona (Nannotrigona) testaceicornis* LEPELETIER, *Trigona (Partamona) testacea* KLUG, *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH, *Trigona (Trigona) ruficrus* LATREILLE, *Trigona (Oxitrigona) tataira* F. SMITH, *Melipona marginata* LEPELETIER, *Melipona favosa orbigny* GUÉRIN, etc.

Examinando, também, o que foi tratado sob o título de "meios de distribuição" (pg. 50), podemos adotar como ráio de vôo médio, para as rainhas, a distância de 100ms. sendo o dos machos aproximadamente 10 vezes maior, portanto, 1.000ms.

Sewall Wright (1943) demonstrou que, quando a população efetiva é menor que 1.000 indivíduos, a oscilação genética é de muita importância e levará a espécie a diferenciar-se em raças locais. Isso fornecerá um isolamento geográfico que possibilitará o aparecimento de novas espécies.

Essa "população efetiva" ou "população reprodutiva" (N) de Wright é o número de indivíduos genéticamente ativos existentes na "área de reprodução". Essa área pode ser calculada, no caso dos *Meliponini*, da seguinte maneira, considerando-se separadamente os machos e fêmeas: Se tomarmos uma determinada colônia, podemos dizer que, provavelmente, a rainha provém de uma colônia situada aproximadamente a 100ms. de distância e o macho que a fecundou de, aproximadamente, 1.000ms.

A área de reprodução das fêmeas é, nessa base, $\pi \cdot 10^4$, ou seja 31,416ms². Estando presentes em cada 20.000 metros quadrados dois indivíduos genéticamente ativos, sendo um, macho, e o outro, fêmea, podemos concluir que o número efetivo (N♀) de fêmeas, na área de reprodução, é:

$$N_{\text{♀}} = (\pi \cdot 10^4) : (2 \cdot 10^4) = 1,57 \text{ rainhas.}$$

Para os machos, a área de reprodução será $\pi \cdot 10^6 \text{ ms}^2$ e, como possuem a mesma densidade de população de um macho por 20.000ms², teremos, na área citada:

$$N [\sigma\sigma] = (\pi \cdot 10^6) : (2 \cdot 10^4) = 157,08 \text{ machos}$$

Precisamos lembrar, aqui, que êsses números da população reprodutiva dos machos são correspondentes às áreas geográficas de maior densidade de população, representando, portanto, um N próximo do máximo, existindo, comumente, em uma determinada zona, nenhuma, uma, duas ou poucas mais espécies com êsse N, sendo que as demais (que na região de Santana de Parnaíba sóbe a mais 30 espécies diferentes) têm uma "população efetiva" muitíssimo inferior. Como exemplo, podemos citar que, até agora, encontrámos, na região de Santana de Parnaíba, São Roque e Cabreúva, cêrca de 50 colônias de *Melipona marginata* LEP., 25 de *M. quadrifasciata* LEP. e sômente uma de *Lestrimelitta limão* F. SMITH; mesmo dando um bom desconto, por as colônias de *Lestrimelitta* serem mais difíceis de ser encontradas, podemos supor que são, pelo menos, umas 10 vezes mais raras que a *Melipona marginata* LEP.

Tudo isso quer dizer que, independentemente do processo de fecundação, devemos esperar uma forte oscilação genética que deverá resultar em uma tendência para a homozigotia entre os *Meliponini*, pois, como postulou Wright (1931, pág. 156), uma grande redução no número de população é seguida por fixação e perda de gens, cada uma na razão de $1/4 N$ por geração. Esta taxa para os casos como o nosso, em que a população reprodutiva dos machos (N_{σ}) é diferente da população reprodutiva feminina, (N_{f}) torna-se (1931 pg. 109) :

$$\left(\frac{1}{8N_{\sigma}} + \frac{1}{8N_{\text{f}}} \right) \left(1 - \frac{1}{8N_{\sigma}} - \frac{1}{8N_{\text{f}}} \right)$$

que, para populações razoavelmente grandes, pode escrever-se com boa precisão :

$$\frac{1}{8N_{\sigma}} + \frac{1}{8N_{\text{f}}}$$

Para o caso particular que calculámos, dos *Meliponini*, teremos, aplicando a primeira fórmula, por ser mais exata :

$$\left[\frac{1}{8 \times 157,08} + \frac{1}{8 \times 1,57} \right] \left[1 - \frac{1}{8 \times 157,08} - \frac{1}{8 \times 1,57} \right] = 0,0739$$

Isto significa que, para os *Meliponini*, tanto as taxas de fixação como perda de gens serão de 7,39% por geração cada uma. Esta taxa representa um valor mínimo, uma vez que as populações reprodutivas consideradas foram máximas. Supondo, no caso da *Lestrimellita limão* F. SMITH, que na região de Santana de Parnaíba ela seja 10 vezes mais rara que a *Melipona marginata* LEP., já elevaria essa taxa para 11,5%.

Um dado que demos aqui apenas calculado grosseiramente é o número de machos por área reprodutiva. Esse dado, entretanto, é de grande importância, sendo a única variável para o cálculo da oscilação genética, pois, como verificamos acima, as frequências das fêmeas são muito baixas, próximas do mínimo, que é uma fêmea por área reprodutiva. Quando o cálculo nos fornece números de indivíduos abaixo de 1, significa que temos diversas áreas reprodutivas sem nenhum exemplar de espécie considerada.

A homogeneização causada pela oscilação genética dá-se em cada área de reprodução, podendo ir em direções completamente diferentes nas diversas áreas em que a população está contida. Assim, em espécies distribuídas sobre extensas áreas geográficas, como um grande número de espécies dos *Meliponini*, a oscilação genética é um fator importantíssimo para a sua heterogeneidade, levando tais espécies a fragmentarem-se em raças locais que poderão mais facilmente isolar-se reprodutivamente, originando novas espécies.

Como consequência disso, devemos esperar uma especiação mais rápida nas espécies com distribuição geográfica muito grande, porém, dividida em grupos reprodutivos de pequena densidade de população do que nas espécies, também largamente distribuídas, porém, com densidade de população muito elevada nas áreas reprodutivas. Justamente neste primeiro caso enquadram-se muitos dos *Meliponini*, o que deve ter influenciado grandemente a multiplicidade de formas e espécies encontradas entre êles. Encontramos, por exemplo, em *Melipona marginata* LEP., uma variação muito grande, de um lugar para outro: assim, achamos, em S. José do Rio Pardo, umas abelhas muito grandes, com as bandas amarelas abdominais inexistentes ou quase inexistentes; em Botelhos, Minas Gerais, encontramos colônias de *M. marginata* LEP. muito pequenas; nos arredores de Pirapórá do Bom Jesús, Est. S. Paulo, encontramos colônias com abelhas de tamanho médio com bandas abdominais amarelas, distintamente traçadas; de Taunay, Sta. Catarina, recebemos uma colônia com abelhas muito grandes e quase completamente negras, destoando das demais, que pos-

suem coloração ferruginosa. Isso nos mostra que essa espécie sofreu o efeito da oscilação genética, estando diferenciada em diversas raças locais.

Também como exemplo do que acima foi dito conhecemos, entre os *Hymenoptera*, mais dois casos: um é o de Kinsey (1937), que demonstrou a influência do tamanho das populações no grau de subespeciação nos cinípeos, Kinsey estudando cerca de 400 espécies da família *Cynipidae*, e, separando-as em dois grupos, insulares e continentais, verificou a existência de um número muito maior de espécies insulares que continentais. Também, estudando a variação individual desses insetos, Kinsey verificou que 4/5 das espécies insulares eram mais constantes que qualquer das espécies continentais e 4/5 das espécies continentais eram muito variáveis. Outro caso é o de Reining (1939) em *Bombus*, porém, até agora, não pudemos examinar essa publicação, que conhecemos somente por referências em Mayr (1947).

Os gens heteróticos devem diminuir sensivelmente o efeito da "oscilação genética" devido ao fato de, em cada geração, os indivíduos heterozigotos terem maiores chances para sobreviver e reproduzir-se. Essa situação, como já mencionamos, é bastante exagerada no gênero *Melipona*, especialmente nas espécies com determinação da fêmea fértil por tríplice heterozigotia, onde as rainhas são obrigatoriamente heterozigotas para 3 regiões cromosômicas, sendo o valor de sobrevivência das fêmeas homozigotas, para quaisquer das 3 regiões, igual a zero.

Outro fator que diminui o efeito da oscilação genética é a infiltração de indivíduos entre sub-grupos (Migração), porém, não temos dados para calcular a taxa de migração entre os *Meliponini*.

Para as populações de *Apis mellifera* L. a situação é completamente diferente da descrita para as populações de *Meliponini*, devido ao fato de sua densidade populacional encontrar-se artificialmente elevada. Seu esquema aproxima-se ao de uma população panmítica, sendo que a oscilação genética deve ter pouca ou nenhuma influência em sua estrutura. Assim, considerando as condições descritas para *Apis mellifera* L. no capítulo sobre "densidade de população", teremos em cada agrupamento de colônias cerca de 120 unidades. Para determinarmos, aproximadamente, o número de indivíduos geneticamente ativo por área de reprodução faremos as seguintes considerações:

- 1) Nos apiários modernos a importância da enxameação é pequena, de modo que, para o cálculo da população feminina

basta-nos tomar o número de rainhas em cada apiário. Tomaremos aqui o número máximo preconizado, que é de 120 colônias em cada área de pastagem; portanto nosso número será: $N_{\text{♀}} = 120$.

2) Na hipótese dos apiários estarem dispostos em quincôncio, os machos alcançarão os 6 agrupamentos vizinhos. Lembraremos aqui que as rainhas são fecundadas, em média, por 1,5 machos. Portanto nosso $N_{\text{♂}}$ será:

$$N_{\text{♂}} = 6 \times 120 \times 1,5 = 1260$$

A fixação e perdas de gens é muito pequena em tais populações e deve ser compensada pela taxa de migração, que é forçosamente alta, tanto por zangões que façam vôos exageradamente longos como por introduções de rainhas compradas em apiários distantes.

III — CARACTERES GENÉTICOS COM PROPRIEDADES ADAPTATIVAS DIFERENTES

Mencionámos, no capítulo anterior, que um dos fatores que podem contrabalançar o efeito da oscilação genética é a infiltração de um subgrupo em outro, devido ao acontecimento ocasional de hibridizações. Este fenómeno de cruzamentos, mesmo que aconteça com frequências pequenas, tem uma certa importância sobre, praticamente, quase todos os problemas discutidos no capítulo anterior, pois tais cruzamentos poderão alterar o equilíbrio nas populações, bem como, aumentar consideravelmente a reserva gênica e, com isso, a plasticidade genética.

Parece ser geral, no gênero *Melipona*, encontrarmos colônias híbridas entre duas subespécies nas regiões onde se superpõem as suas áreas de distribuição geográfica. Temos, por exemplo, dados bastante numerosos sobre a espécie *M. quadrifasciata* LEP. e verificámos que só existem híbridos na zona de contacto entre as distribuições geográficas (1) das suas duas subespécies, a saber, *anthidioides* LEP. e *quadrifasciata* LEP.

(1) No mapa 7 colocámos um quadrinho e um triângulo, simbolizando, respectivamente, a presença de *M. quadrifasciata anthidioides* LEP. e do híbrido intersubespécifico no Estado do Rio Grande do Sul. Encontrámos esses dados na coleção do Departamento de Zoologia, S. Paulo, (abelhas numeradas 103197, 103199, 103208, 103210) porém não lhe demos muita importância por supormos, com outros autores, terem sido levadas para lá, de São Paulo, por H. von Iherdig.

Além disso, a zona de hibridação entre essas duas subespécies coincide com a zona de mudança entre clima tropical e temperado; daí, suspeitamos que as duas subespécies deveriam possuir propriedades adaptativas a aquelas diferentes condições climáticas. Em *Habrobracon juglandis* ASHMEAD, pesquisas recentes indicaram que existem diferenças gênicas entre vários grupos geográficos. Assim, os insetos selvagens de New York, Pennsylvania, Iowa e California diferem em um ou dois gens, ou segmentos cromosômicos, como ficou evidenciado pela aparição ou ausência de machos diploides (Martin, 1948).

Foram muito bem estudados por Dobzhansky (1948) os valores adaptativos de 4 tipos de inversões no 3º. cromosoma para populações de *Drosophila pseudoobscura* FROLOVA tendo ficado demonstrado que os valores adaptativos dos tipos cromosômicos dependem da origem geográfica das moscas. Não temos nem podemos fazer pesquisas dessa natureza com os *Meliponini*, porém, dos nossos estudos narrados nesta publicação, podemos tirar algumas conclusões, demonstrando a existência de caracteres genéticos com propriedades adaptativas diferentes, de acordo com sua origem geográfica, nessa espécie que estudamos.

Examinando o mapa da figura 7, notamos que a zona de distribuição geográfica da *Melipona quadrifasciata anthidioides* LEP. é o Norte e o Nordeste de S. Paulo, seguindo em direção ao Nordeste do Brasil, enquanto que, ao sul de S. Paulo, seguindo para o sul do Brasil, encontra-se a *M. quadrifasciata quadrifasciata* LEP. A zona ao redor da linha traçada por Cafelândia, Baurú, Ipanema, Araçariguama e Santos, encontram-se os híbridos naturais, em grande abundância entre as duas subespécies.

A subespécie *quadrifasciata* LEP. difere morfológicamente da *anthidioides* LEP. por a primeira possuir bandas amarelas inteiras nos tergitos 3 a 6 (às vezes a banda do tergito 3 possui um espaço separando-a), enquanto que essas mesmas bandas na subespécie *anthidioides* LEP. possuem uma interrupção mediana. Uma amostra de 78 abelhas, que recebemos por gentileza do Sr. Schiller Torres, de Cafelândia, provenientes de uma colônia híbrida, segregava 1:1 para o contraste banda completa contra banda interrompida (Quadro XIV), sugerindo que esta diferença entre as duas subespécies seja devida a um só par de gens. No entanto, 3 colônias híbridas que tivemos oportunidade de observar, provenientes de Araçariguama, não segregavam dessa maneira simples, havendo predominância de indivíduos *anthidioides* LEP., sendo a frequência dos indivíduos

quadrifasciata LEP. ao redor de 10%. Não sabemos se nas colônias de Araçariguama a segregação foi atrapalhada por um processo citológico, que suspeitamos existir nas espécies do gênero *Melipona*, ou se, de fato, temos uma segregação multifatorial e, por acaso, a colméia do Sr. Schiller Torres, segregaria somente para um par dos fatores, sendo homozigota para os demais.

QUADRO XIV

Melipona quadrifasciata LEP.
(Híbrida)

Subespécie	Obs.	Esp.	X ²
<i>quadrifasciata</i> LEP.	32	39	1,256
<i>anthidioides</i> LEP.	46	39	1,256
	78		2,513

Infelizmente, as colméias de Araçariguama pereceram, por isso ainda não podemos ter o problema resolvido.

De qualquer forma, porém, interpretamos os valores de sobrevivência dessa subespécies da seguinte forma: na região norte, o Rant (índice de sobrevivência da subespécie *anthidioides* LEP.) é superior a 1. Conforme se vai aproximando da zona intermediária, esse valor vai baixando até que, na zona intermediária, possui valor inferior a 1. Inversamente, supomos, em relação à *quadrifasciata* LEP., que, na região sul, seu índice de sobrevivência R (quadr.), seja superior a 1, diminuindo conforme se aproxime da zona intermediária, até que nessa zona atinja valores inferiores a 1. Assim, na zona intermediária, os híbridos possuiriam valor de sobrevivência superior aos dos homozigotos, ocasionando um equilíbrio com todos os gens presentes na população.

A hipótese que fizemos é adaptada às nossas observações, que seguem o esquema da fig. 9, em que a zona de hibridação é considerada como a zona em que os híbridos possuem maior viabilidade.

Não sabemos dizer quais os fatores que influenciam nas propriedades adaptativas ligadas a esses caracteres, porém podemos sugerir as seguintes:

a) Latitude — Apesar da região intermediária fazer um ângulo de 30° com os paralelos, podemos dizer, aproximadamente, que a latitude de 22° é limitante para a subespécie *quadrifasciata* LEP. e a de 24°, para a subespécie *anthidioides* LEP.

b) Olhando os diversos mapas da publicação de Setzer (1946) : “Contribuição para o estudo do clima do Estado de S. Paulo”, verificámos que alguns mapas nos indicam uma variação climática orientada da mesma maneira que a faixa traçada pela região híbrida, inclusive com a mesma protuberância notada, aproximadamente, na zona do Rio Paraíba. Fizemos o esquema da figura 10 com alguns desses dados, tais sejam : 1) as curvas isotalantosas anuais (que são as temperaturas médias reais do mês mais quente e do mês mais frio), de 6°C, 7°C e 8°C, o que provavelmente significaria que a subespécie *anthidioides* LEP. seja mais sensível a maiores diferenças de temperaturas; 2) As isohietas (curvas de idêntica precipitação de chuva), e 3) a linha a°/ sul da qual o clima é considerado úmido em tôdas as estações do ano. Estes dois últimos dados talvez indiquem que a subespécie *anthidioides* LEP. resista melhor a períodos de sêca mais prolongados. Poderíamos indicar outros dados climáticos que nos oferecem umas tantas sugestões para explicar a diferente distribuição geográfica dessas duas subespécies, porém, citámos somente êstes por não termos dados experimentais sôbre as causas reais das diferentes adaptabilidades. De qualquer maneira, porém, estas duas subspécies constituem um ótimo exemplo da associação de diferenças de coloração externa e propriedades adaptativas específicas.

IV — CONCLUSÕES E SUMARIO

1 — Estudámos a composição genética de populações de himenópteros, segundo possuíssem um dos dois tipos básicos de reprodução, panmixia ou endogamia, ou o tipo intermediário, reprodução mista.

As populações dos *Apinae* sociais possuem um processo de reprodução misto, com maior porcentagem de panmixia, como o indicam os seguintes hábitos : a) as colônias, na época de fecundação de novas rainhas, aceitam machos de outras colméias; b) uma colônia de *Meliponini*, quando não necessita de machos, expulsa-os frequentemente; c) os machos de *Meliponini* costumam abandonar a colmeia mãe, indo as flôres, onde se empõem de pólen tendo, então, livre entrada em qualquer colônia de sua espécie.

O que restringe a panmixia nas espécies selvagens de himenópteros sociais é o baixo número de indivíduos geneticamente ativos por área reprodutiva, que nos *Meliponini* mais freqüentes é de, aproximadamente, 2 fêmeas e 160 machos.

2 — Determinámos que as populações panmíticas de himenópteros, na ausência de mutação, migração ou seleção, devem seguir a regra de Hardy-Weinberg, isto é, todos os gens permanecerão na população em suas proporções iniciais.

3 — Sobre a atuação de gens heteróticos em populações panmíticas, verificámos, por modêlos matemáticos, o seguinte: na presença de seleção (desconsiderando-se as mutações e migrações), apesar de os machos serem haplóides, é possível obter-se equilíbrio com todos os gens na população desde que seus valores de sobrevivência (R_A e R_a) sejam inferiores a 1 (condição para serem heteróticos). O equilíbrio entre dois gens heteróticos dar-se-á segundo a fórmula

$$\frac{p}{q} = \frac{R'_A + R'_a - 2R'_a R'_a}{R'_A + R'_a - 2R'_A R'_A}$$

ou, no caso de R' (sobrevivência nos machos) ser igual a R (sobrevivência nas fêmeas):

$$\frac{p}{q} = \frac{R_A + R_a - 2R_a^2}{R_A + R_a - 2R_A^2}$$

há, entretanto, uma restrição: R_A não pode exceder R_a além de um limite determinado pela fórmula

$$R_A < \frac{1 + \sqrt{1 + 8R_a}}{4}$$

pois, se assim suceder, o equilíbrio será alcançado quando somente houver presença do genotipo mais viável na população. Essas mesmas fórmulas podem ser aplicadas em populações diplóides, a gens ligados ao sexo que são representados em dose simples no sexo heterogamético.

Citámos, como o principal documento experimental da existência de grande número de gens heteróticos entre os himenópteros sociais, a perda de vigor, devido ao endocruzamento artificial, e o respectivo retôrno ao vigor pelo inter cruzamento de linhagens puras de *Apis mellifera* L., nas experiências de especialistas norte-americanos.

Sendo os machos haplóides, e, por isso, puros para todos os fatores, um grande número de gens heteróticos em uma população deve reduzir suas viabilidades e aumentar sua variabilidade em relação às fêmeas. A maior variabilidade dos machos em relação às fêmeas foi demonstrada para as três tribus dos *Apinae* sociais, tomando-se por base medições no comprimento da língua (que é órgão de vital importância para essas abelhas) nas espécies *Apis mellifera* LINNEAUS, *M. quadrifasciata* LEP., *Bombus rubicundus* SMITH, *Melipona marginata* LEP.

Outros detalhes que citámos, relacionados com gens heteróticos, foram :

a) Verificámos uma maior mortalidade entre os machos de *M. quadrifasciata* LEP. que entre as fêmeas.

b) Casteel e Phillips verificaram que os machos de diversas amostras de *Apis mellifera* L. tinham 7 vezes mais anormalidades que as operárias.

c) Logo após emergirem, os machos têm uma variação muito grande, caracterizada por tipos extremos, pequenos, porém, os machos adultos, que coletámos, possuíam uma variação quase da mesma ordem que a das operárias.

Esses três pontos podem ser explicados do seguinte modo: se os responsáveis por essas anormalidades fossem, unicamente, gens subviáveis, a sua eliminação seria inevitável e deveríamos esperar, em poucas gerações, uma homozigotia para os gens mais viáveis, desaparecendo essa grande variabilidade entre os machos, que é comumente encontrada nas três tribus dos *Apinae* sociais. Portanto, os gens que determinam tais caracteres deverão possuir efeitos heteróticos nas fêmeas. Nossas observações foram feitas em material selvagem, que possuem, normalmente, seus gens em equilíbrio.

4 — O estudo por modelo matemáticos mostrou-nos que os gens de isolamento (com o heterozigoto possuindo viabilidade menor que ambos homozigotos) só têm oportunidade de sobrevivência no caso de espécies subdivididas em populações muito pequenas, devido a muita importância da frequência inicial dos gens, ou nos limites da distribuição de duas espécies ecológicamente separadas. Estes gens de isolamento só poderão ter papel importante em espécies com número de indivíduos por

área reprodutiva muito baixo, pois, assim, qualquer mutação desse tipo que ocorra terá, naquele grupo reprodutivo, de início, uma frequência muito alta. Os gens de isolamento só poderão acumular-se em uma população, a ponto de constituírem uma nova espécie, se houver um isolamento ecológico ou geográfico. Não havendo um isolamento absoluto é bem provável que combinações gênicas que impeçam os cruzamentos AA x aa dominem na população, pois, por definição, os indivíduos Aa terão menor valor adaptativo. Um esquema desse tipo foi encontrado por Koopman (1950).

5 — Os gens limitados a um dos sexos apresentam particularidades definidas entre as populações panmíticas de himenópteros conforme o sexo afetado seja feminino ou masculino. Teoricamente ficou demonstrado que os gens limitados ao sexo feminino são de excepcional importância para os himenópteros devido ao fato de seguirem tôdas as regras e esquemas de uma população diploide, tendendo, nos mesmos casos, para os mesmos limites. Demonstrámos, também, que na natureza, os gens limitados ao sexo feminino são, relativamente, comuns, tendo citado, como exemplos: a) a facilidade de as fêmeas dos himenópteros sociais responderem vigorosamente a fatores tróficos, b) os fatores determinantes de casta no gênero *Melipona* (A, B e C), c) dois gens, nas espécies *Trigona* (*Plebeia*) *mosquito* F. SMITH (Dc) e *Melipona marginata* LEPELETIER (Am).

Dois ou mais aleles limitados ao sexo masculino só poderão coexistir quando seus valores de sobrevivência forem iguais entre sí.

6 — Um fator que poderá ser de importância secundária nas populações de espécies diplóides e que é importante nas populações de himenópteros é o tempo, representado pela duração dos indivíduos geneticamente ativos, pela circunstância de favorecer o mecanismo de gens heteróticos. Talvez seja por uma adaptação a um tal sistema que as rainhas dos himenópteros sociais e as respectivas cargas de espermatozóides depositadas em suas espermatecas tenham uma vida relativamente longa.

7 — As colônias dos himenópteros sociais comportam-se como indivíduos em competição, e, portanto, teremos de admitir índices de sobrevivência para elas, devendo ser assim discriminados: um índice que meça o número de ovos produzidos, outro que meça o valor das operárias, e outro que meça o valor adaptativo da rainha.

8 — Por um pequeno estudo nas populações de himenópteros endogâmicos verificámos que:

a) Quando não houver seleção, se considerarmos dois alelos A e a, teremos, ao fim de um certo número de gerações (teóricamente após infinitas gerações), somente fêmeas (AA) fecundadas por machos (A) e fêmeas (aa) fecundadas por machos (a); esta situação, após alcançada, será repetida indefinidamente.

b) O processo de endogamia encontrado na natureza é o de acasalamento entre irmãos, porém, podemos, por meio de fecundação artificial, fazer outros tipos de endocruzamento, tais sejam: cruzamento entre mãe e filho e cruzamento entre tia e sobrinho. O processo que conduz mais rapidamente à homozigotia é o de cruzar mãe com filho.

c) Mesmo em populações endogâmicas de himenópteros há possibilidade teórica de haver equilíbrio com todos os gens na população, sendo condições necessárias: I) índices de ambos homozigotos inferiores a 0,75, II) que os acasalamentos não tenham alcançado o equilíbrio a que nos referimos acima, isto é, o de somente existirem fêmeas AA ou aa fecundadas por machos A ou a, respectivamente, III) que os gens considerados não difiram entre si mais do que o permite a fórmula (de Pimentel Gomes):

$$4 R_A^5 + 8 R_0 R_A^4 - 4 R_0 R_A^3 + 8 R_0^3 (R_0 - 1) R_A^2 - \\ - R_0^2 (4 R_0^2 + 4 R_0 - 1) R_A + 2 R_0^3 < 0$$

Nestas condições, podemos concluir que os gens heteróticos não devem ter importância nas populações de himenópteros endogâmicos pois as condições para o seu estabelecimento são muito severas.

9— A mutação gênica afeta as populações de himenópteros mais intensamente que as populações diplóides, devido à situação haplóide dos machos. Assim, para gens letais, teremos:

$$u = s,$$

sendo u a taxa de mutação, e s a frequência do gen mutado na população masculina.

10 — Entre os fatores importantes para a competição entre as espécies de *Meliponini*, citamos e analisamos três: capacidade de vôo da operária, capacidade de coletar alimento da operária e capacidade de postura da rainha. Entre outras ob-

servações feitas neste sentido, citámos a variabilidade do comprimento da língua, de colónia para colónia, na espécie *M. quadrifasciata* LEP., o processo de retransporte de pólen utilizado pelos *Meliponini*, que é no estômago, e o fato de as colónias mais populosas serem, aproximadamente, as mais frequentes.

Considera-se a competição entre diferentes espécies como um dos agentes responsáveis pela densidade de população.

11 — Citámos os diversos meios de defesa utilizados pelos *Meliponini* para resistirem à predação por parte dos outros animais, tendo pôsto em particular destaque o disfarçamento da colónia e o mimetismo com outras abelhas possuidoras de aguilhão.

Ainda dentro do assunto de predação relatámos o processo utilizado pelas *Lestrimelittas* para o saque.

12 — Considerando a plasticidade genética de bastante importância para a evolução de uma espécie, pensámos deverem ser de particular importância dois mecanismos: a) variações citológicas e b) reserva gênica.

a) Sob o primeiro mecanismo, considerámos importantes: as duplicações, a poliploidia e a polisomia. Sôbre duplicação, apesar de ser, teoricamente, importante, não temos dados sôbre a sua ocorrência entre os *Hymenoptera*. Quanto à poliploidia e polisomia, citámos os seguintes exemplos: 1) a maioria das espécies de *Diprion* com número haplóide de cromosoma igual a 7 e uma espécie, *Diprion simile* ATG, possuindo 14; 2) a espécie *Apis mellifera* L., possuindo 16 cromosomas (n), porém, exibido pareamento secundário, formando 8 diadas, no fim da I divisão e o início da II da meiose no macho, e as espécies do gênero *Melipona* com 9 cromosomas. Correlacionando-se estes dois casos, pode-se sugerir uma provável origem de um estoque primitivo de $n = 8$, sendo as *Apis* oriundas por tetraploidia ($\sigma = n + n$) e as *Meliponas* por trisomia ($\sigma = n + 1$). Sugerimos que a origem do cromosoma sexual em *Apis* esteja ligada à diplo-tetraploidia.

b) Quanto à reserva gênica, analisámos qual a contribuição para a plasticidade genética dos diversos tipos de mutantes possíveis, que são: 1) subviáveis (incluindo letais), 2) superviáveis, 3) de isolamento, 4) neutros, 5) heteróticos. Considerámos como os mais importantes para a plasticidade genética os dois últimos tipos.

13 — Computámos a distância média a que vão as operárias formar uma nova colónia, e a onde vai uma nova rainha para ser fecundada e estabelecer-se, como sendo de aproximadamente 100ms. A dispersão da fêmea pode, portanto, ser avaliada

em, aproximadamente, 100ms. por ano, pois na natureza as colônias de *Meliponini* soltam um ou, excepcionalmente, dois enxames por ano. Esses dados foram obtidos tomando-se por base a *Melipona marginata* LEP. e *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH, sendo, provavelmente, diferentes, de espécie para espécie.

Para os machos, computámos a distância a que se locomoverão em, aproximadamente, 10 vezes a das fêmeas, portanto, de 1.000ms., tomando-se por base observações em *M. quadri-fasciata* LEP. Este dado, não obstante sua grande importância está somente estimado grosseiramente.

A densidade da população geneticamente ativa, se bem que aparente ser maior para fêmeas, pelo fato de existirem alguns milhares para uma só fêmea em um enxame, é, na realidade, de, aproximadamente, um indivíduo por 10.000ms², para as espécies mais frequentes em cada região, tanto para machos como para fêmeas. Isto, porque o que importa na genética de populações são os indivíduos que deixam descendentes, e no caso dos *Apinae* sociais, só os deixam a rainha e os machos que a fecundaram. Em média, a rainha de *Apis mellifera* é fecundada por 1,5 machos, e, segundo as atuais evidências, uma rainha de *Meliponini* é fecundada uma só vez, por um único macho.

Como a população dos *Meliponini* é muito pequena, suspeitamos que a oscilação genética devesse ser muito importante e, usando uma fórmula de Sewall Wright pudemos calcular a taxa de fixação e perda de gens. Para as espécies com maior densidade de população (1 indivíduo geneticamente ativo por 10.000m²), verificámos que essa taxa de fixação e perda de gens é de, aproximadamente, 7%, e, em espécies 10 vezes mais raras ainda, ela deve ser de, aproximadamente, 11%. Em *M. marginata* LEP. observámos que, de zona para zona, há uma variação muito grande, tanto no tamanho, na coloração em geral, como nas bandas amarelas dos tergitos abdominais.

Devido sua organização social, com os cuidados prestados a fêmea fértil e com a enxameagem, com as reservas alimentares para suprir a colônia durante períodos em que há falta, a densidade de população nos *Apini* e *Meliponini* é muito constante. Esse fato garante a subsistência das espécies de *Meliponini* apesar da sua baixa densidade de população.

14 — Há espécies adaptadas às mais variadas condições ecológicas, como a *Trigona (Tetragonisca) jaty* F. SMITH, *Trigona (Nannotrigona) testaceicornis* LEP., e outras estreitamen-

te limitadas a uma determinada zona a *Melipona fuscata melanoventer* SCHWARZ.

Verificámos, em algumas espécies cuja distribuição geográfica se superpõe, que as condições ecológicas escolhidas para localização da colónia são bem diferentes, e g., *M. marginata* LEP. e *M. quadrifasciata* LEP:

Estudando a distribuição geográfica de *M. quadrifasciata* LEP. verificámos que ao Norte do Estado de S. Paulo até o Nordeste do país ela é representada pela subespécie *anthidioides* LEP. e do sul do Estado de São Paulo até o Rio Grande do Sul é representada pela subespécie *quadrifasciata* LEP., existindo uma faixa mediana onde são encontradas colónias híbridas, naturais. A subespécie *quadrifasciata* LEP. difere, morfológicamente, da *anthidioides* LEP. por possuir 4 bandas amarelas completas, enquanto que a última as possui interrompidas. A-chamos interessante encontrar um caracter morfológico determinado por um ou dois gens, com propriedades adaptativas diferentes, dependendo da origem geográfica das colónias.

Explicámos a zona marginal de superposição nas áreas das duas subespécies, onde a frequência de híbridos inter-subespecíficos é relativamente alta em certas zonas, da maneira seguinte: sendo cada subespécie adaptada a uma determinada zona climática, podemos supôr que a adaptação de ambas seja menos perfeita na zona de mudança das diversas condições climáticas. Os híbridos, tendo propriedades paternas combinadas, deverão ser melhor adaptados às condições da zona de transição. Dêste modo, os híbridos serão heteróticos e estabelecer-se-á um equilíbrio na população com a presença de ambas subespécies e seus híbridos.

SUMMARY

This paper deals with problems on population genetics in Hymenoptera and particularly in social Apidae.

1) The studies on populations of Hymenoptera were made according to the two basic types of reproduction: endogamy and panmixia.

The populations of social *Apinae* have a mixed method of reproduction with higher percentage of panmixia and a lower of endogamy. This is shown by the following a) males can enter any hive in swarming time; b) males of *Meliponini* are expelled from hives which does not need them, and thus, are forced to look for some other place; c) *Meliponini* males were

seen powdering themselves with pollen, thus becoming more acceptable in any other hive. The panmixia is not complete owing to the fact that the density of the breeding population as very low, even in the more frequent species as low as about 2 females and 160 males per reproductive area.

We adopted as selection values (or survival indices) the expressions according to Brieger (1948,1950) which may be summarised as follows; a population: $p^2AA + 2pq Aa + q^2aa$ became after selection: $x p^2AA + 2pq Aa + z q^2aa$. For algebraic facilities Brieger divided the three selective values by y giving thus:

$\frac{x}{y} p^2 AA + \frac{z}{y} 2 pq Aa + \frac{z}{y} q^2 aa$. He called $\frac{x}{y}$ of RA and $\frac{z}{y}$ of Ra, that are survival or selective index, calculated in relation to the heterozygote. In our case all index were calculated in relation to the heterozygote, including the ones for haploid males; thus we have :

RA surviveal index of genotype AA
 Ra surviveal index of genotype aa
 R'A surviveal index of genotype A
 R'a surviveal index of genotype a
 1 surviveal index of genotype Aa

The index R'A and R'a were equalized to RA and Ra, respectively, for facilities in the conclusions.

2) Panmitic populations of *Hymenoptera*, barring mutations, migrations and selection, should follow the Hardy-Weinberg law, thus all gens will be present in the population in the initial frequency (see Graphifc 1).

3) Heterotic genes: If mutation for heterotic gene

$$(1 > RA \geq Ra)$$

occurs, an equilibrium will be reached in a population when :

$$p = \frac{R_A + R_0 - 2R_0^2}{2(R_A + R_0 - R_A^2 - R_0^2)} \quad (9)$$

$$q = \frac{R_A + R_0 - 2R_A^2}{2(R_A + R_0 - R_A^2 - R_0^2)} \quad (10)$$

A heterotic gene in an hymenopteran population may be maintained without the aid of new mutation only if the survival index of the most viable mutant (R_A) does not exceed the limiting value given by the formula:

$$R_A = \frac{1 + \sqrt{1 + 8R_0}}{4}$$

If R_A has a value higher than the one permitted by the formula, then only the more viable gene will remain present in the population (see Graphic 10). The only direct proof for heterotic genes in *Hymenoptera* was given by Mackensen and Roberts, who obtained offspring from *Apis mellefera* L. queens fertilized by their own sons. Such inbreeding resulted in a rapid loss of vigor the colony; inbred lines intercrossed gave a high hybrid vigor. Other facts correlated with the "heterosis" problem are; a) In a colony *M. quadrifasciata* Lep., which suffered severely from heat, the percentage of deaths among males was greater than among females; b) Casteel and Phillips had shown that in their samples (*Apis mellifera* L.) the males had 7 times more abnormalities than the workers (see Quadros IV to VIII); c) just after emerging the males have great variation, but the older ones show a variation equal to that of workers; d) The tongue length of males of *Apis mellifera* L., of *Bombus rubicundus* Smith (Quadro X), of *Melipona marginata* Lep. (Quadro XI), and of *Melipona quadrifasciata* Lep. Quadro IX, show greater variation than that of workers of the respective species. If such variation were only caused by subviable genes a rapid increase of homozygosity for the most viable alleles should be expected; then, these wild populations, supposed to be in equilibrium, could not show such variability among males. Thus we conclude that heterotic genes have a great importance in these cases.

4) By means of mathematical models, we came to the conclusion that isolating genes ($R_A \geq R_0 > 1$), even in the case of mutations with more adaptability, have only the opportunity of survival when the population number is very low (thus the frequency of the gene in the breeding population will be large just after its appearance). A pair of such alleles can only remain present in a population when in border regions of two races or subspecies. For more details see Graphics 5 to 8.

5) Sex-limited genes affecting only females, are of great importance to *Hymenoptera*, being subject to the same limits and formulas as diploid panmictic populations (see formulas 12

and 13). The following examples of these genes were given : a) caste-determining genes in the genus *Melipona*; b) genes permitting an easy response of females to differences in feeding in almost all social *Hymenoptera*; c) two genes, found in wild populations, one in *Trigona (Plebeia) mosquito* F. SMITH (quadro XII) and other in *Melipona marginata marginata* LEP. (Quadro XIII, colonies 76 and 56) showing sex-limited effects.

Sex-limited genes affecting only males do not contribute to the plasticity or genic reserve in hymenopteran populations (see formula 14).

6) The factor time (life span) in *Hymenoptera* has a particular importance for heterotic genes. Supposing one year to be the time unit and a pair of heterotic genes with respective survival indice equal to $RA = 0,90$ and $Ra = 0,70$ to be present; then if the life time of a population is either one or two years, only the more viable gene will remain present (see formula 11). If the species has a life time of three years, then both alleles will be maintained. Thus we conclude that in specis with long lif-time, the heterotic genes have more importance, and should be found more easily.

7) The colonies of social *Hymenoptera* behave as units in competition, thus in the studies of populations one must determine the survival index, of these units which may be subdivided in indice for egg-laying, for adaptive value of the queen, for working capacity of workers, etc.

8) A study of endogamic hymenopteran populations, reproduced by sister x brother mating (fig. 2), lead us to the following conclusions: a) without selection, a population, heterozygous for one pair of alleles, will consist after some generations (theoretically after an infinite number of generation) of females *AA* fecundated with males *A* and females *aa* fecundated with males *a* (see Quadro I). b) Even in endogamic population there is the theoretical possibility of the presence of heterotic genes, at equilibrium without the aid of new mutations (see Graphics 11 and 12), but the following conditions must be satisfied: I — survival index of both homozygotes (RA e Ra) should be below 0,75 (see Graphic 13); II — The most viable allele must not exceed the less viable one by more than is permitted by the following formula (Pimentel Gomes 1950) (see Graphic 14) :

$$4 R_A^5 + 8 R_0 R_A^4 - 4 R_0 R_A^3 + 8 R_0^3 (R_0 - 1) R_A^2 - \\ - R_0^2 (4 R_0^2 + 4 R_0 - 1) R_A + 2 R_0^3 < 0$$

Considering these two conditions, the existence of heterotic genes in endogamic populations of *Hymenoptera* becomes very improbable though not impossible.

9) Genic mutation affects more hymenopteran than diploid populations. Thus we have for lethal genes in diploid populations: $u = q^2$, and in *Hymenoptera*: $u = s$, being u the mutation ratio and s the frequency of the mutant in the male population.

10) Three factors, important to competition among species of *Meliponini* were analysed: flying capacity of workers, food gathering capacity of workers, egg-laying of the queen. In this connection we refer to the variability of the tongue length observed in colonies from several localities, to the method of transporting the pollen in the stomach, from some pots (*Meliponini* storage alveolus) to others (e. g. in cases of pillage), and to the observation that the species with the most populous hives are almost always the most frequent ones also.

11) Several defensive ways used for *Meliponini* to avoid predation are cited, but special references are made upon the camouflage of both hive (fig. 5) and hive entrance (fig. 4) and on the mimetism (see list in page). Also under the same heading we described the method of *Lestrimelitta* for pillage.

12) As mechanisms important for promoting genetic plasticity of hymenopteran species we cited: a) cytological variations and b) genic reserve. As to the former, duplications and numerical variations of chromosomes were studied. *Diprion simile* ATC was cited as example for polyploidy. *Apis mellifera* L. ($n = 16$) also suggests polyploid origin since: a) The genus *Melipona*, which belongs to a related tribe, presents in all species so far studied $n = 9$ chromosomes and b) there occurs formation of dyads in the first spermatocyte division. It is suggested that the origin of the sex-chromosome of *Apis mellifera* L. may be related to the possible origin of diplo-tetraploidy in this species.

With regards to the genic reserve, several possible types of mutants were discussed. They were classified according to their survival indices; the heterotic and neutral mutants must

be considered as more important for the genic reserve.

13) The mean radius from a mother to a daughter colony was estimated as 100 meters. Since the *Meliponini* hives swarm only once a year we may take 100 meters a year as the average dispersion of female *Meliponini* in accordance to data obtained from *Trigona (tetragonisca) jaty* F. SMITH and *Melipona marginata* LEP., while other species may give different values. For males the flying distance was roughly estimated to be 10 times that for females. A review of the bibliography on *Meliponini* swarm was made (pg. 43 to 47) and new facts added.

The population density (breeding population) corresponds in many species of *Meliponini* to one male and one female per 10.000 square meters. Apparently the males are more frequent than the females, because there are sometimes many thousands of males in a swarm; but for the genic frequency the individuals which have descendants are the ones computed. In the case of *Apini* and *Meliponini*, only one queen per hive and the males represented by the spermatozoos in its spermateca are computed. In *Meliponini* only one male mate with the queen, while queens of *Apis mellifera* L. are fecundated by an average of about 1, 5 males. (Roberts, 1944).

From the data cited, one clearly sees that, on the whole, populations of wild social bees (*Meliponini*) are so small that the Sewall Wright effect may become of great importance. In fact applying the Wright's formula :

$$f = \left(\frac{1}{8N\sigma} + \frac{1}{8N\varrho} \right) \left(1 - \frac{1}{8N\sigma} - \frac{1}{8N\varrho} \right)$$

which measures the fixation and loss of genes per generation, we see that the fixation or loss of genes is of about 7% in the more frequent species, and rarer species about 11%. The variation in size, tergite color, background color, etc, of *Melipona marginata* Lep. is attributed to this genetic drift.

A detail, important to the survival of *Meliponini* species, is the constance of their breeding population. This constance is due to the social organization, i. e., to the care given to the reproductive individuals (the queen with its sperm pack), to the way of swarming, to the food storage intended to control variations of feeding supply, etc.

14) Some species of the *Meliponini* are adapted to various ecological conditions and inhabit large geographical areas

(e. g. *T. (Tetragonisca jaty* F. SMITH), and *Trigona (Nannotrigona testaceicornis* LEP.) while others are limited to narrow regions with special ecological conditions (e. g. *M. fuscata melanoverter* SCHWARZ). Other species still, within the same geographical region, profit different ecological conditions, as do *M. marginata* LEP. and *M. quadrifasciata* LEP.

The geographical distribution of *Melipona quadrifasciata* LEP. is different according to the subspecies: a) subsp *anthidioides* LEP. (represented in Fig. 7 by black squares) inhabits a region from the North of the S. Paulo State to Northeastern Brazil, b) subspecies *quadrifasciata* LEP., (marked in Fig. 7 with black triangles) occurs from the South of S. Paulo State to the middle of the State of Rio Grande do Sul (South Brazil). In the margined region between these two areas of distribution, hybrid colonies were found (Fig. 7, white circles); they are shown with more details in fig. 8, while the zone of hybridization is roughly indicated in fig. 9 (gray zone). The subspecies *quadrifasciata* LEP., has 4 complete yellow bands on the abdominal tergites while *anthidioides* LEP. has interrupted ones. This character is determined by one or two genes and gives different adaptative properties to the subspecies. Figs. 10 shows certain meteorological isoclines which have approximately the same configuration as the limits of the hybrid zone, suggesting different climatic adaptabilities for both genotypes. The existence of a border zone between the areas of both subspecies, where were found a high frequency of hybrids, is explained as follows: being each subspecies adapted to a special climatic zone, we may suppose a poor adaptation of either one in the border region, which is also a region of intermediate climatic conditions. Thus, the hybrids, having a combination of the parent qualities, will be best adapted to the transition zone. Thus, the hybrids will become heterotic and an equilibrium will be reached with all genotypes present in the population in the border region.

LITERATURA CITADA

- ABUSHADY, A. Z. — 1948 — Carniolans vs, Italians. Gleanings in Bee Culture, 76 (3): 149.
- ALPATOV, W. W. 1929 — Biometrical studies on variation and races of the honey bee (*Apis mellifera* L.) Quart. Rev. Biol., 4: 1-58, 21 figs, 25 tabelas.

- BATEMAN, A. J. — 1949 — Pollinating agents and populations genetics. Proc. Eight Int. Congr. Gen., pg. 532.
- BRIEGER, F. G. — 1942 — Coeficiente de variação e índices da variança. *Bragantia*, 2: 313-332.
- — 1944 — Considerações sôbre o mecanismo da evolução. *An. Esc. Sup. Agr. "Luiz de Queiroz"*, 1: 174-211, figs. 1-9.
- — 1946 — Limites unilaterais e bilaterais na análise estatística. *Bragantia*, 6: 479-545, figs. 1-6.
- — 1948 — Contribuições à teoria da genética em populações. *An. Esc. Sup. Agr. "Luiz de Queiroz"*, 5: 65-160.
- — 1949 — The modifier shift as an evolutionary mechanism. Proc. Eight Int. Congr. Gen., pgs. 542-543.
- — 1950 — The genetic basis of heterosis in maize. *Genetics* (em impressão).
- CASTEEL, D. B. and E. F. PHILLIPS — 1903 — Comparative variability of drones and workers of the honey bee. *Biol. Bull.*, 6: 18-37, 4 figs., 7 táboas.
- DADANT, R. H. — 1948 — The Southern Conference (The breeding program). *Am. B. Journal*, 88 (1): 31.
- DOBZHANSKY, TH. — 1941 — *Genetics and the origin of species*. Revised Edition. Columbia University Press. New York.
- — 1944 — Mecanismo da Evolução e Origem das Espécies (Conferências). 110 pgs., Bol. n. 2 dos Cursos de Aperf. e Esp., Centro Nacional de Ensino e Pesquisas Agronômicas — Rio de Janeiro.
- — 1947 — Genetics of natural populations. XIV. A response of certain gene arrangements in the third chromosome of *Drosophila pseudoobscura* to natural selection. *Genetics*, 32: 142-160.
- — 1948 — Genetic structure of natural populations. Carnegie Institution of Washington, Year Book n. 47: 193-203.
- DOBZHANSKY, THEODOSIUS e SEWALL WRIGHT — 1943 — Genetics of Natural populations. X. Dispersion rates in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28: 304-340.

- DOZORCEVA, R. L. — 1936 — The morphology of cromosomes of the Ichneumon *Pteromulus puparum*. C. R. Acad. U.R.S.S. Apud Dreyfus e Breuer, 1944).
- DREYFUS, A. e M. E. BREUER — 1944 — O sexo nos himenópteros arrenótocos. Bol. Fac. Fil. Cien. Let., Biologia Geral n. 5, pgs. 1-103, 74 figs.
- DRORY, EDOUARD — 1873 — Nouvelles observations sur les mélipones. Le Rucher du Sud-Ouest, 1: 59-61.
- — 1874 —, Arbeit über Meliponen. Bienen Zeit. 30: 281-286.
- — 1877 — Les mélipones et les trigones. Rucher, Journ. d'Apiculture Rationnelle, 5:144-149.
- DUBININ, N. P. and D. D. ROMASHOFF — 1932 — Die genetische Struktur der Art und ihre Evolution. Biol. Journ. Moscou, 1: 52-95.
- EDITOR do Gleanings in Bee Culture — 1948 — Races of Bees. Gleanings in Bee Culture, 76 (1): 29.
- FAIRCHILD, DAVID and O. W. BARRETT — Notes on the copulation of *Bombus fervidus*. Proc. Ent. Soc., Washington, 8: 13-14, 1 pl.
- FARRAR, C. L. — 1947 — More honey from bees. Yearbook of Agriculture, 1943-1947 — Science in Farming, pgs. 680-685.
- — 1948 — Apparatus for artificial insemination of queen bees. Am. B. Journ., 88 (4): 190-191, April.
- FIEBRIG, KARL — 1908 — Skizzen aus dem Leben einer Melipone aus Paraguay. Zeitschr. Wiss. Insektenbiologie, 3: 374-386, figs. 1-3.
- FISHER, R. A. — 1930 — The genetical theory of natural selection. xiv, 272 pp., Oxford, Clarendon Press.
- FRISON, THEODORE H. — 1927 — The fertilization and hibernation of queens bumblebees under controlled condition. Journ. Ec. Ent., 20:522-527.
- HALDANE, J. B. S. — 1936 — The amount of heterozygosis to

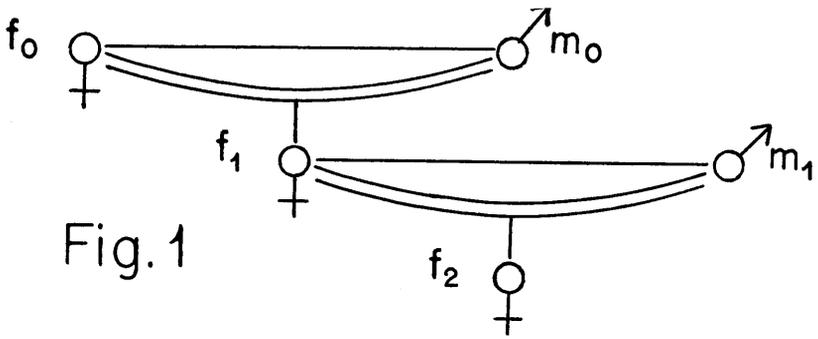


Fig. 1

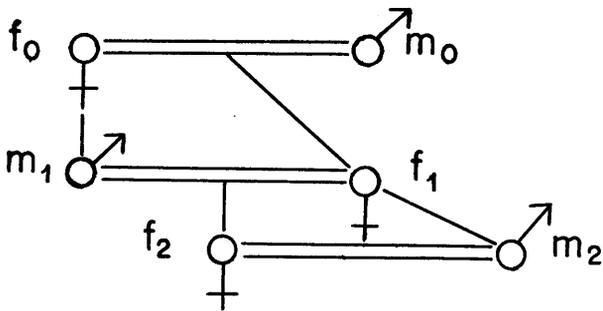


Fig. 2

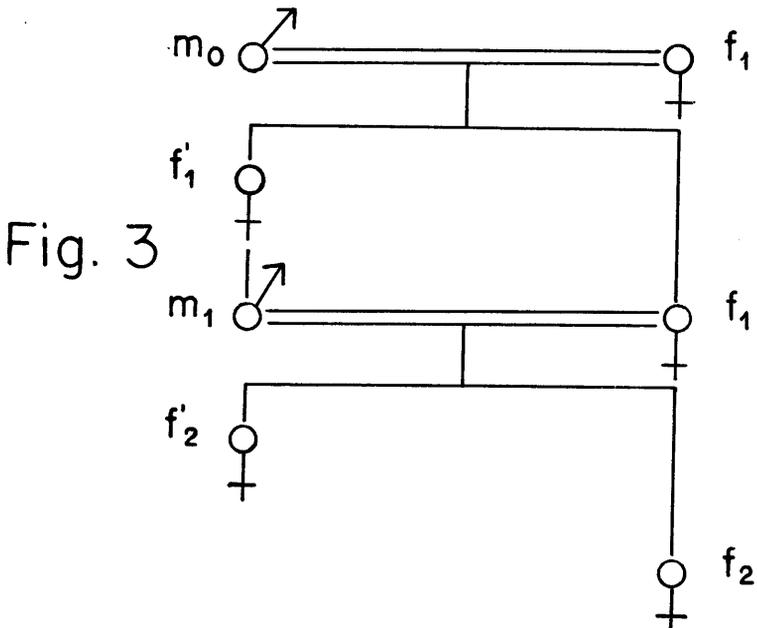


Fig. 3

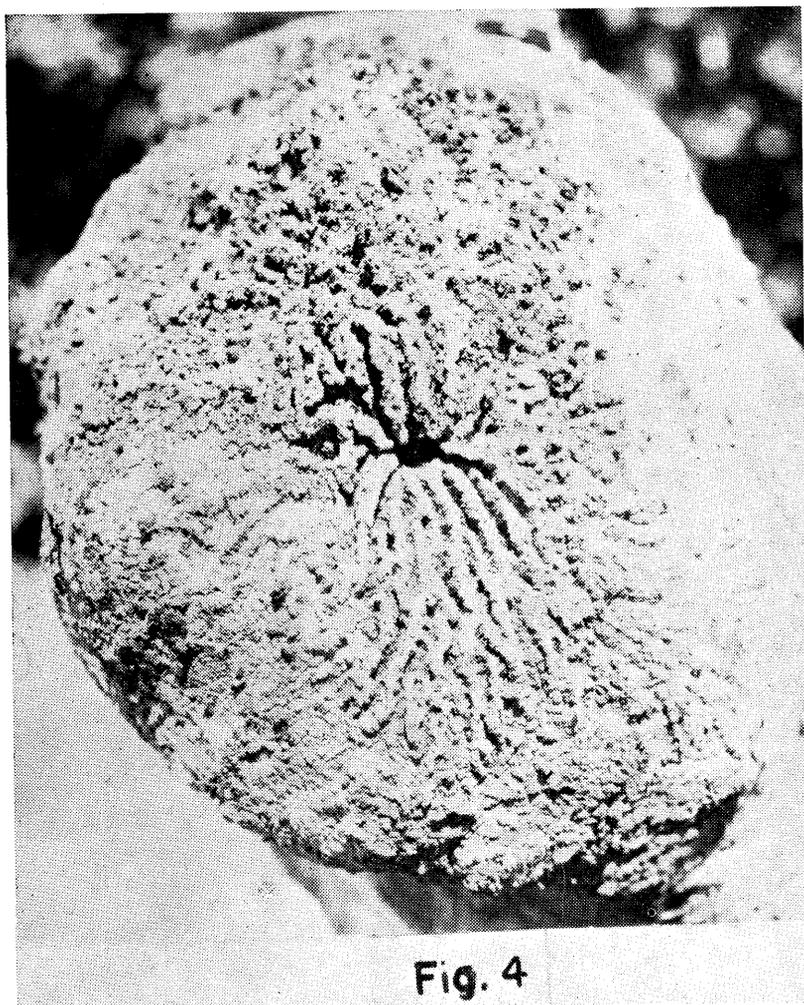
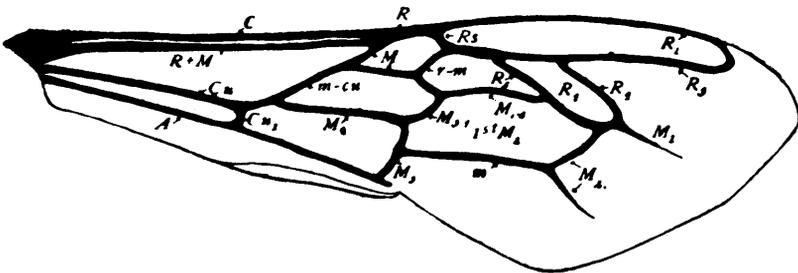
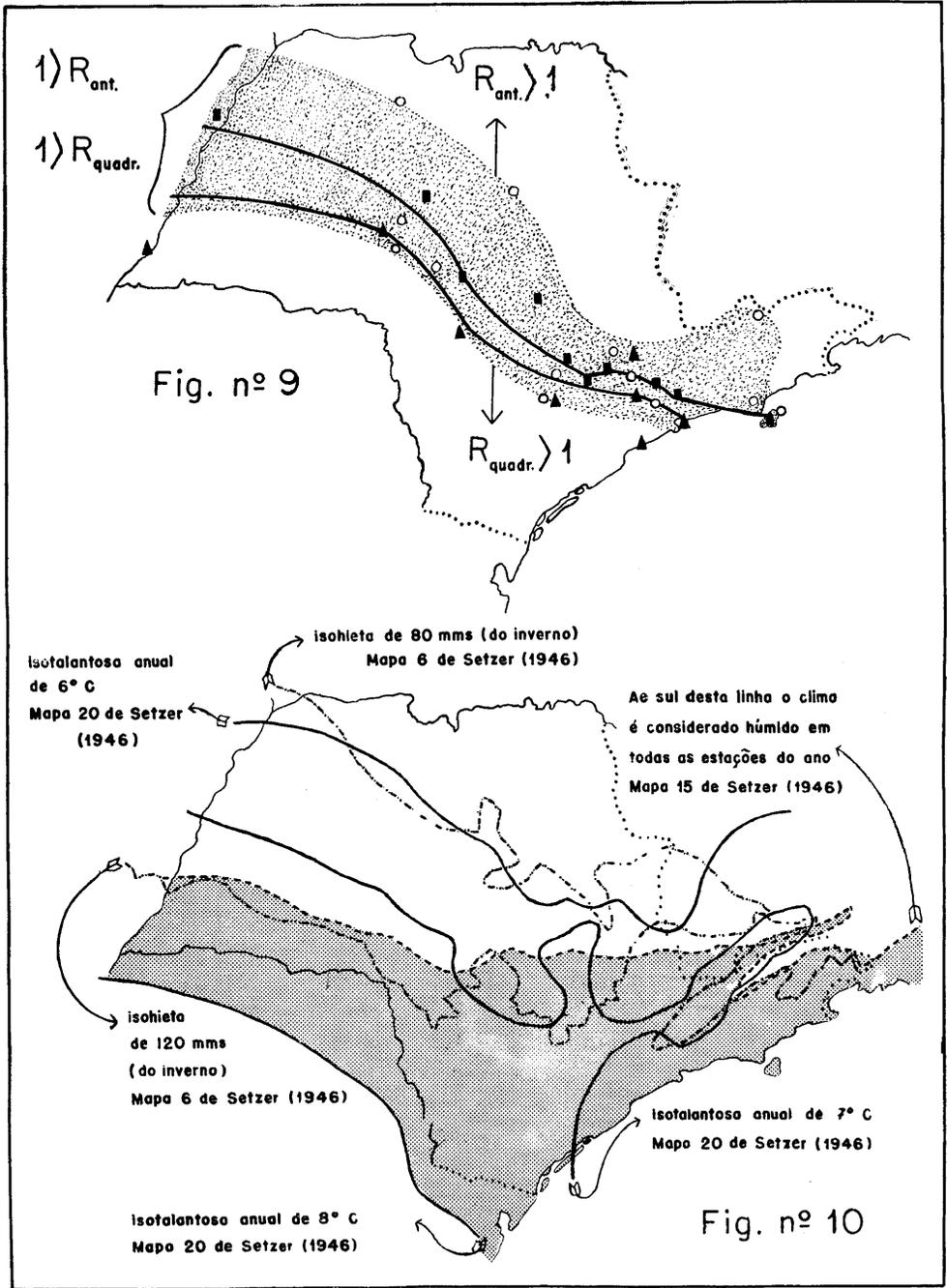


Fig. 4





POPULAÇÕES PANMÍTICAS

$R_A = 1,0$ $p = 0,9$
 $R_a = 1,0$ $q = 0,1$

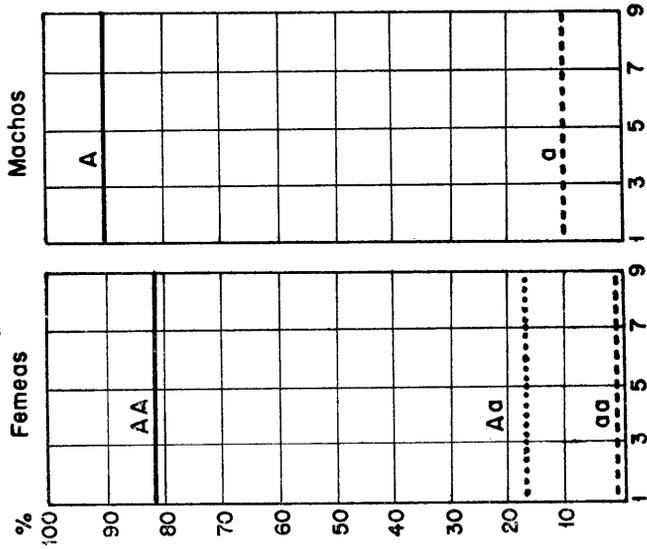


GRÁFICO 1

$R_A = 1,0$ $p = 0,5$
 $R_a = 0,5$ $q = 0,5$

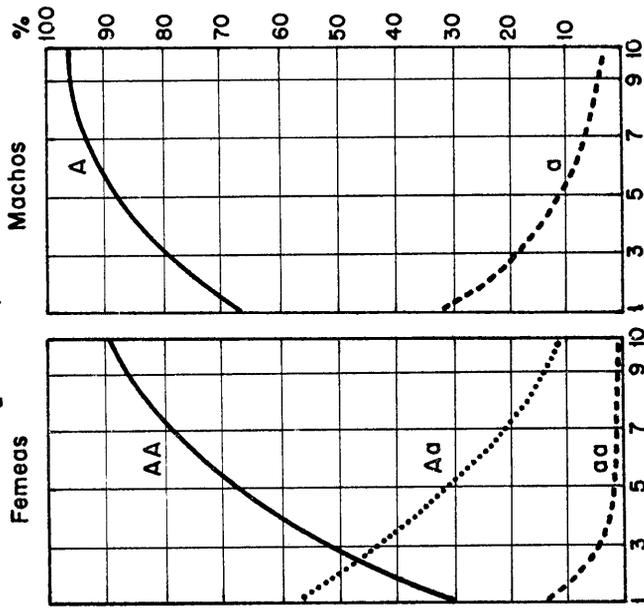


GRÁFICO 2

POPULAÇÕES PANMÍTICAS

$R_A = 1,1$ $p = 0,5$
 $R_a = 0,9$ $q = 0,5$

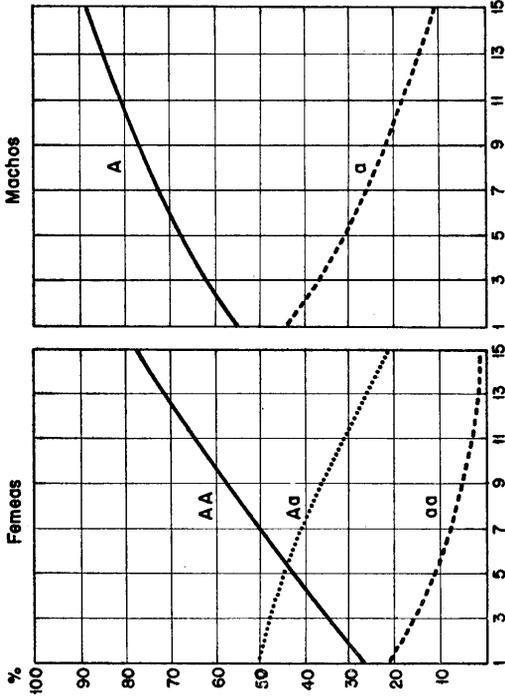


GRÁFICO 3

$R_A = 1,5$ $p = 0,5$
 $R_a = 1,0$ $q = 0,5$

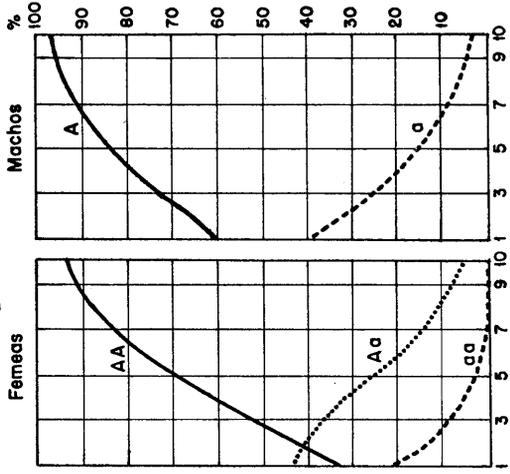


GRÁFICO 4

POPULAÇÕES PANMÍTICAS

$R_A = 3,0$ $p = 0,1$
 $R_a = 2,0$ $q = 0,9$

$R_A = 3,0$ $p = \frac{3}{16}$ $r = \frac{9}{35}$
 $R_a = 2,0$ $q = \frac{13}{16}$ $s = \frac{26}{35}$

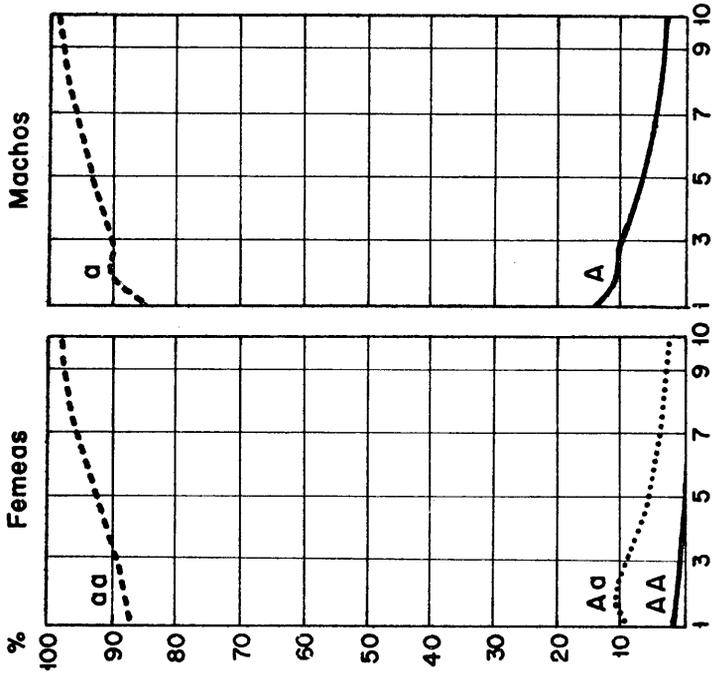


GRÁFICO 5

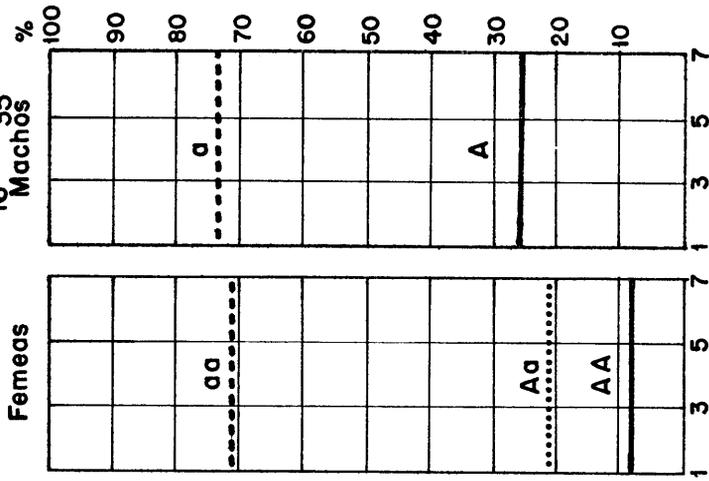


GRÁFICO 6

POPULAÇÕES PANMÍTICAS

$R_A = 3,0$ $p = 0,5$
 $R_a = 2,0$ $q = 0,5$

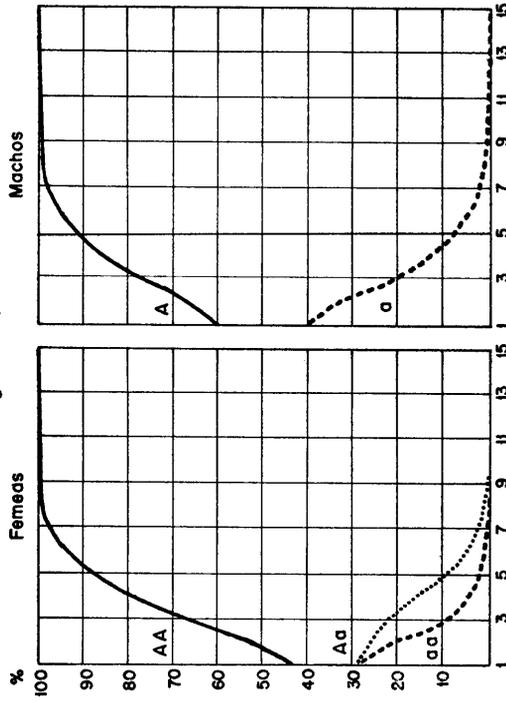


GRÁFICO 7

$R_A = 2,0$ $p = 0,9$
 $R_a = 2,0$ $q = 0,1$

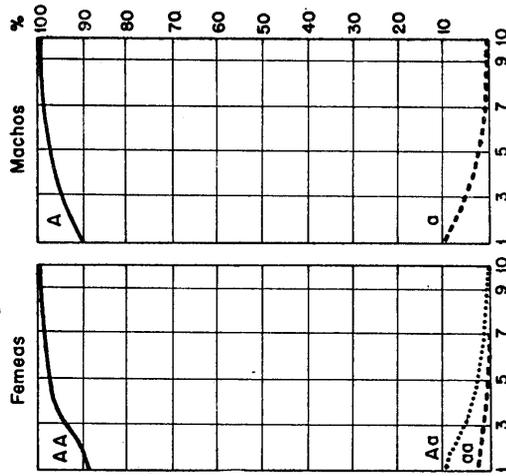


GRÁFICO 8

POPULAÇÕES PANMÍTICAS

$R_A = 0,6$ $p = 0,5$
 $R_a = 0,4$ $q = 0,5$

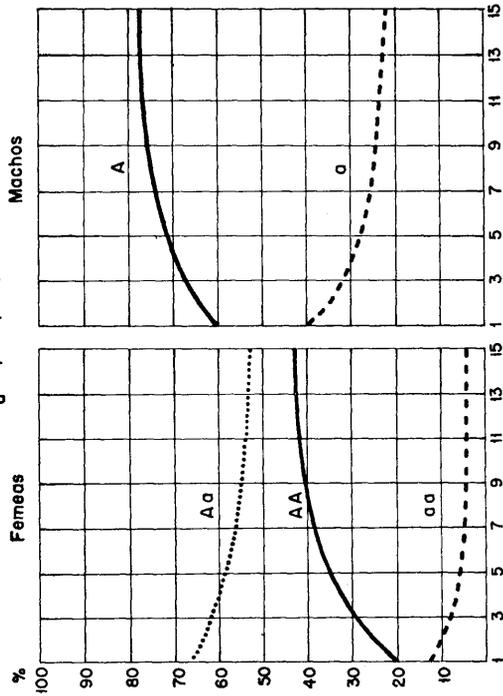


GRÁFICO 9

$R_A = 0,9$ $p = 0,5$
 $R_a = 0,3$ $q = 0,5$

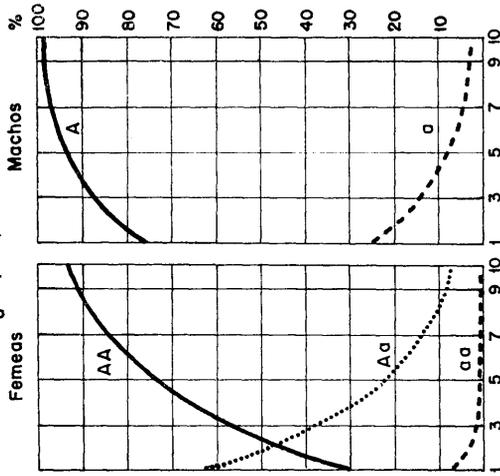


GRÁFICO 10

POPULAÇÕES ENDOGÂMICAS

$R_A = 0,11 \quad R_a = 0,11$
 — $y = 0,5 \quad z = 0,5$
 - - - $y = 0,9 \quad z = 0,1$

$R_A = 0,5 \quad R_a = 0,4$
 — $y = 0,5 \quad z = 0,5$
 - - - $y = 0,9 \quad z = 0,1$

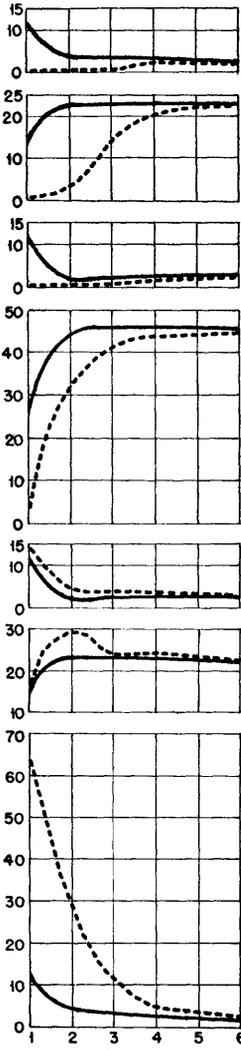


GRÁFICO 11

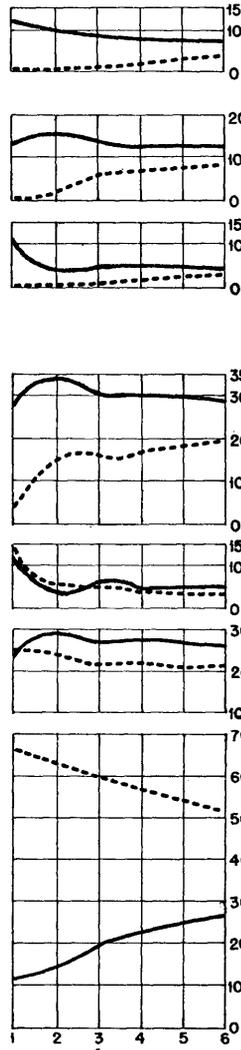


GRÁFICO 12

POPULAÇÕES ENDOGÂMICAS

$$R_A = 0,9 \quad y = 0,9$$

$$R_a = 0,8 \quad z = 0,1$$

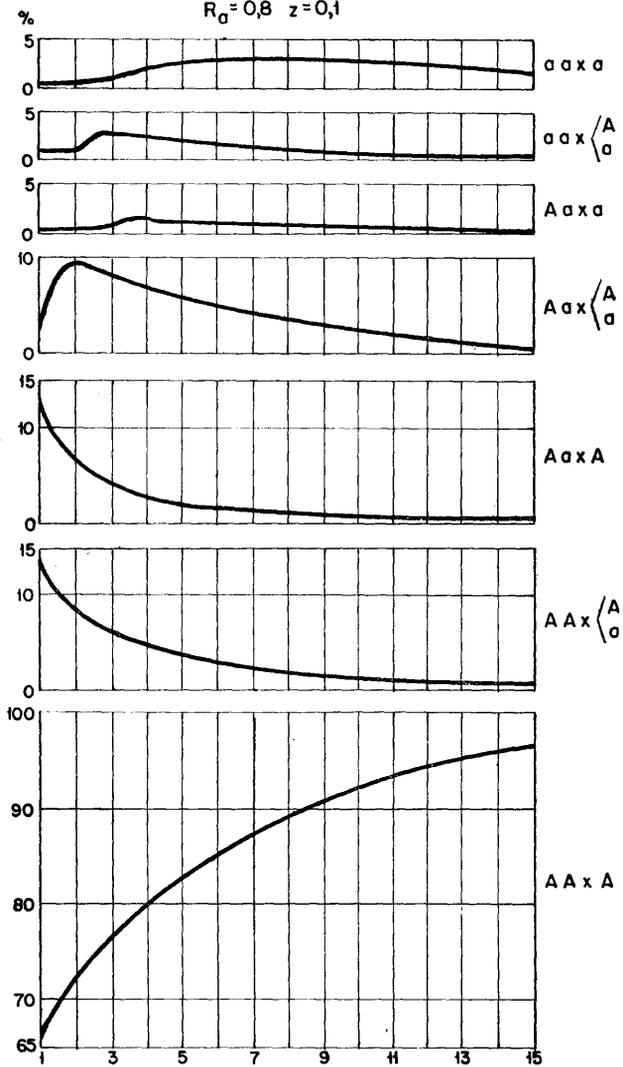


GRÁFICO 13

POPULAÇÕES ENDOGÊMICAS

$$R_A = 0,7 \quad y = 0,9$$

$$R_a = 0,4 \quad z = 0,1$$

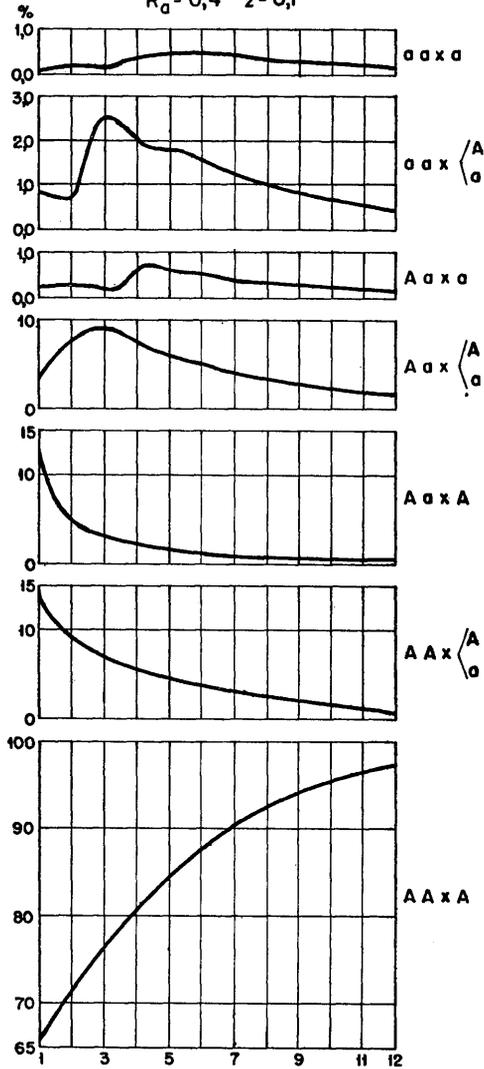


GRÁFICO 14

- be expected in an approximately pure line. Journ. Gen., 32: 375-391.
- — 1937a — Some theoretical aspects of continued brothersister manting. Journ. Gen., 34: 265-274.
- — 1937b — The effect of variation in fitness. An. Nat., 71: 337-349.
- HALDANE, J. B. S. e C. H. WADDINGTON — 1931 — Inbreeding and linkage. Genetics, 16: 357-374, July.
- HAMBLETON, J. I. — 1947 — Gaz-treated virgin queens produce drones. Glean. B. Cult., 75 (10): 600-601, October.
- HOGBEN, LANCELOT — 1946 — An Introduction to mathematical genetics. xii, 260 pgs., W. W. Norton and Company, Inc., New York.
- IHERING, H. v. — 1903 — Biologia das abelhas mellíferas do Brasil — Tradução de Rodolpho v. Ihering e Bruno Sampaio de Correia em 1930. Boletim de Agricultura, 31 (5 e 6): 435-506, e 31 (7 e 8): 649-714, figs. 1-22.
- KALMUS, H. e C. A. B. SMITH — 1948 — Production of pure lines in bees. Journ. Gen., 49 (2): 153-158, October.
- KEER, WARWICK E. — 1946 — Formação das castas no gênero *Melipona* (Illiger, 1806) — An. Esc. Sup. Agr. "Luiz de Queiroz", 3: 299-312, figs. 1-3.
- — 1947 — Estudos sobre o gênero *Melipona*. i-iii, 1-67, 51 figs. Piracicaba.
- — 1948 — Estudos sobre o gênero *Melipona*. An. Esc. Sup. Agr. "Luiz de Queiroz", 5: 181-276, 51 figs.
- — 1950a — Evolution of the mechanism of caste determination in the genus *Melipona*. Evolution, 4 (1): 7-13.
- — 1950b — Genetic determination of castes in the genus *Melipona*. Genetics, 35: 143-152, March.
- KERR, WARWICK E. e WOLFGANG KRAUSER — 1950 — Contribuição para o conhecimento da bionomia dos Meliponini. Fecundação da rainha em *Melipona quadrifasciata* Lep. (Hymenoptera, Apoidea). Dusenya, 1 (5): 275-282.
- KINSEY, A. C. — 1937 — An evolutionary analysis of insular and continental species. Proc. Nat. Acad. Sci., 23: 5-11.

- KOOPMAN, KARL F. — 1950 — Natural selection for reproductive isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. *Evolution*, 4 (2): 135-148.
- LIDLAW, HARRY H., Jr. — 1949 — New instruments for artificial insemination of queen bees. *Am. B. Journ.*, 89 (12): 566-567.
- MACKENSEN, OTTO — 1947 — Effect of carbon dioxide on initial oviposition of artificially inseminated and virgin queen bees. *Jorn. Econ. Ent.*, 40 (3): 344-349.
- — 1948 — A new syringe for the artificial insemination of queen bees. *Am B. Journ.*, 88 (8): 412, August.
- MAIDL, FRANZ — 1934 — *Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der Staatenbildenden Insekten*. pp. 316-317. Verl. v. F. Wagner, Wien.
- MANNING, F. J. — 1948 — Sex-determination in the honey bee. 100 pgs. Stoke-on-Trent.
- — 1949 — Sex-determination in the honey bee. *The Microscope*, May-June.
- MARIANNO FILHO, JOSE' — 1910 — Sobre os meios naturais de defesa das abelhas sem ferrão. *Cha. e Qui.*, 1 (2): 50-53 e 2 (1): 8-10.
- MARTIN, ALBERT, Jr. — 1948 — Genetic evidence for speciation in *Habrobracon juglandis* Ashmead. *Proc. Pennsylvania Ac. Sc.*, 22: 64-67.
- MAYR, E. — 1942 — *Systematics and origin of species*. xiv, 334 pgs. Columbia University Press. New York.
- MIKHAILOFF, A. S. — 1931 — Uber die vererbung der weisawgigkeit bei der Honigbiene (*Apis mellifera*). *Induktive Abstam v. Vererbungslehre*, 59: 190-202.
- MICHENER, C. D. — 1944 — Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (*Hymenoptera*). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 82 (6): 151-326.
- MICHENER, C. D. — 1946 — Notes on the habits of some Panamanian stingless bees (*Hymenoptera, Apidae*). *Journ. New York Ent. Soc.*, 54: 179-197.

- MOURE, J. S., C. M. F. — 1946a — Meliponas do Brasil. Cha. e Qui., 74: 609-612.
- — 1946b — Contribuição para o conhecimento dos *Meliponinae* (Hym., Apoidea). Rev. Ent., 17 (3): 437-443.
- — 1950 — Notas sôbre *Meliponinae* Bolivianos. Dusenienia, 1:
- MOURE, J. S., C. M. F. e WARWICK E. KERR — 1950 — Sugestões para a modificação da sistemática do gênero *Melipona* — “Dusenienia”, 1 (2): 105-129.
- MULLER, F. 1874 — The habits of various insects. Nature (London), 10: 102-103.
- MUNRO, J. A. — 1925 — Inheritance in the honey bee. Am. B. Journal, 65: 337-338 (Ap. Nolan, 1937).
- NACHTSCHEIM, H. — 1913 — Cytologische Studien über die *Alipio Miranda* Ribeiro. Em impressão. Geschlechtsbestimmung bei der *Hhoniigiene* (*Apis mellifica* L.). Arch. f. Zellf., 11: 169-241.
- NOGUEIRA NETO, PAULO — 1948 — Notas bionômicas sôbre os Meliponíneos (*Hymenoptera*, Apoidea). III. A enxameagem. Rev. do Museu Nacional, Volume em homenagem a
- — 1949 — Notas bionômicas sôbre Meliponíneos (*Hymenoptera*, Apoidea). II. Sôbre a pilhagem. Papais Avulsos Dep. Zol., 9 (2): 13-32, figs. 1-2.
- NOLAN, W. J. — 1937 — Bee Breeding. Yearbook of Agriculture, U.S.D.A., pgs. 1396-1418.
- PACKARD, A. S., Jr. — 1869 — List of hymenopterous and lepidopterous insects collected by the Smithsonian expedition to South America, under Prof. James Orton. — An. Rept. Trustees Peabody Acad. Sc., Salem, Mass., (1): 56-57, 59.
- PIMENTEL GOMES, FREDERICO — 1950a — Sôbre algumas equações de diferenças relacionadas com a genética de Populações. An. Esc. Sup. Agr. “Luiz de Queiroz”, vol. 6. Em publicação.
- — 1950b — Sôbre um sistema de equações relativas a um modelo matemático de populações de himenópteros endogâmicos. (em impressão).

- POLHEMUS, MARTIN S., JAY L. LUSH and WALTER C. ROTHENBUHLER — 1950 — Mating systems in honey bees. Journ. Hered., 41 (6): 151-155, fig. 6-7.
- POULTON, E. B. — 1933 — Protective adaptations of animals—especially insects (Discussion)., Proc. Ent. Soc. Lond. 7:79-105.
- ROBERTS, WILLIAM C. — 1944 — Multiple mating of queen-bees proved by progeny and flight tests. Gleanings in Bee Culture 72 (6): 255-259, 303.
- — 1947 — A plastic syringe for artificial insemination of honey bees. Journ. Econ. Ent., 40 (3): 445-446.
- ROOT, A. I. y E. R. ROOT — 1943 — ABC y XYZ de la Apicultura. Tradução de J. L. Mubany. Libreria Hachette S. A., Buenos Aires.
- SANDERSON, A. R. and D. W. HALL, — 1948 — The cytology of the honey bee, *Apis mellifica* L., Nature, 162: 34-35.
- SCHMIEDER, RUDOLPH, G. — 1938 — The sex ratio in *Melittobia chalybii* ASHMEAD, gametogenesis and cleavage in females and in haploid males (Hymenoptera: Chalcidoidea). Biol. Bull. 74: 256-266.
- SCHMIEDER, RUDOLPH, G. and P. W. WHITING — 1947 — Reproductive economy in the chalcidoid wasp *Melittobia*. Genetics, 32:29-37.
- SCHWARZ, H. F. — 1932 — The genus *Melipona*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 63: 231-460, figs. 1-2, pls. 1-10.
- — 1938 — The stingless bees (*Meliponidae*) of British Guiana and some related forms. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 74: 437-508.
- — 1939 — The Indo-Malayan species of *Trigona* — Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 76: 83-141, figs. 1-16.
- — 1948 — Stingless bees (*Meliponidae*) of the Western Hemisphere. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 90: i — xviii, 1-546, figuras esquemáticas 1-87, estampas 1-8, táboas 1-5.
- SETZER, JOSE' — 1946 — Contribuição para o estudo do clima do Estado de São Paulo. Separata do Boletim D.E.R., Vols. 9 a 11, pgs. 1-239.

- SHOEMAKER, HUST — 1947 — Multiplo mating in the queen honeybee. *Am. B. Journ.*, 87 (1): 19.
- SMITH, G. S. — 1941 — A new form of spruce sawfly identified by means of its citology and parthenogenesis. *Sc. Agr.*, 21 (5): 245-305.
- STREISINGER, GEORGE — 1948 — Experiments on sexual isolation in *Drosophila*. IX. Behavior of males with etherized females. *Evolution*, 2 (2): 187-188.
- STUCKI, H. — 1936 — Hat uns das Aderbild des Bienenflügels wichtiges zu Sagen? *Schweiz. Bienen-Ztg.*, 59: 37-40.
- THOMPSON, A. V. — 1948 — Carniolans vs. leather-colored Italians — a study in production. *Gleanings in Bee Culture*, 76 (1): 10-11.
- WATSON, L. R. — 1927a — Controlled mating in honeybees. 50 pgs., Hamilton, Illinois.
- — 1927b — Controlled mating in the honeybee. *Iowa State Apiarist Rept.*, 1927: 36-41.
- — 1928 — Controlled mating in honeybee. *Quart. Rev. Biol.*, 3 (3): 376-390.
- WHITE, M. J. D. — 1945 — *Animal cytology and Evolution*. viii, 375 figs. University Press, Cambridge.
- WHITING, P. W. — 1940 — Multiples alleles in sex-determination of *Habrobracon*. *Journ. Morph.*, 66: 323-355.
- — 1947 — Some experiments with *Melittobia* and other wasps. *Journ. Hered.*, 38 (1): 11-20, figs. 6-9.
- WINGE, O. — 1934 — The experimental alteration of sex chromosomes into autosomes and vice-versa, as illustrated by *Lebistes*. *Compt. Rend. Trav. Lab. Calsberg*, 21 (1): 1-50.
- WRIGHT, SEWALL — 1931 — Evolution in mendelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.
- — 1943 — Isolation by distance. *Genetics*, 28 (2): 114-138.
- WRIGHT, SEWALL and THEODOSIUS DOBZHANSKY — 1946 — Genetic of natural populations. XII. Experimental

reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of *Drosophila pseudobscura*. Genetics, 31 (2): 125-256.

EXPLICAÇÃO DAS FIGURAS

- Fig. 1 — Esquema de populações com reprodução por cruzamento entre mãe e filho (redesenhada de Kalmus e Smith, 1948).
- Fig. 2 — Esquema de populações com reprodução por cruzamento entre irmão e irmã (redesenhada de Kalmus e Smith, 1948).
- Fig. 3 — Esquema de populações com reprodução por cruzamento entre tia e sobrinho (redesenhada de Kalmus e Smith, 1948).
- Fig. 4 — Orifício de entrada de uma colônia de *M. quadrifasciata anthidioides* LEP., mostrando as formações de barro e dejeções que servem para confundir a com defeitos da casca da árvore, após ser infeccionada com organismos vegetais.
- Fig. 5 — Ninho de *Trigona (Partamona) testacea helleri* FRIESE, disfarçado entre bromeliáceas. (Figura 13 de Ihering, 1903, reedição de 1930, pg. 485).
- Fig. 6 — Esquema da asa anterior de *Apis mellifera* LINNAEUS, segundo a fig. 1 de Castel e Phillips 1903, pg. 20.
- Fig. 7 — Mapa da América do Sul mostrando a distribuição geográfica da espécie *Melipona quadrifasciata* LEP. As 4 linhas grossas foram executadas passando por localidades onde constatamos a não existência da dita espécie.
- Fig. 8 — Mapa do Estado de São Paulo e regiões vizinhas mostrando, com mais detalhe, a zona em que se encontram os híbridos naturais entre as subespécies *Melipona quadrifasciata anthidioides* LEP. e *Melipona quadrifasciata quadrifasciata* LEP.

Fig. 9 — Esquema do Estado de São Paulo com a zona de hibridação demarcada.

Fig. 10 — Esquema do Estado de São Paulo mostrando as isotantomas anuais de 6°C, 7°C e 8°C, as isohietas do inverno, de 80 e 120mms., e a linha do sul da qual o clima é considerado úmido em tôdas as estações do ano. Segundo Setzer (1946) mapas 6, 15 e 20.

EXPLICAÇÃO DOS GRÁFICOS

Os Gráficos 1 a 10 representam as frequências relativas de um par de aléles durante sucessivas gerações de uma população panmítica de himenópteros. Para êstes gráficos, foram desconsideradas as migrações e mutações. A frequência dos genótipos das fêmeas foi colocada á direita e a dos machos á esquerda; essa separação tornou-se necessária em virtude de os machos serem haploides e exibirem dois genótipos (A e a) e as fêmeas diploides com três genótipos (AA, Aa e aa). No eixo vertical colocámos o número de ordem das sucessivas gerações. Usamos para todas as curvas a seguinte notação: linha cheia — para os genótipos AA e A, linha pontilhada — para o heterozigoto Aa, e linha interrompida — para os genótipos aa e a. As populações estão representadas nos gráficos com suas frequências obtidas após a seleção. Assim, para calcular o equilíbrio não podemos usar a equação :

$\text{♀♀} = p^2 (AA) + 2pq (Aa) + q^2 (aa)$; $\text{♂♂} = r (A) + s (a)$,
mas sim a equação :

$$\text{♀♀} = prRA (A) + [ps + qr] (Aa) + qsRa (aa); \text{♂♂} = pRA (A) + qRa (a)$$

Gráfico 1 — Gens neutros. Verifica-se que a frequência final é igual a frequência inicial.

Os gráficos 2 a 4 referem-se a gens subviáveis ou superviáveis, recessivos, intermediárias ou dominantes, conforme o mutante seja o gen *a* ou *A*.

Gráfico 2 — O valor de sobrevivência dos genótipos AA e A é igual ao heterozigoto ($RA = 1$) e o do gen *a* é $Ra = 0,5$.

Qualquer que seja a frequência inicial do gen menos viável (diferente de 100%), será eliminado.

Gráfico 3—O valor de sobrevivência do aléle A é maior que 1 e do aléle a menor que 1. Como no gráfico anterior, o gen mais viável eliminará o seu aléle, qualquer que seja a sua frequência inicial.

Gráfico 4—O valor de sobrevivência do gen mais viável é $RA = 1,5$ e a do seu aléle é $Ra = 1$. Observa-se a rápida eliminação do gen a .

Os gráficos 5 a 8 referem-se a gens de isolamento.

Gráfico 5—O heterozigoto Aa é menos viável que os demais genotipos. Para os valores de sobrevivência $RA = 3$ e $Ra = 2$ o equilíbrio seria alcançado somente se a proporção entre os gens, desde o início, fôr:

$$p = \frac{3}{16}, q = \frac{13}{16}; r = \frac{9}{35} \text{ e } s = \frac{26}{35}.$$

Como neste gráfico 5 a frequência do gen A está abaixo do equilíbrio ($p = 0,1$) observa-se que, mesmo sendo mais viável, será eliminado.

Gráfico 6—Mesmo valores de sobrevivência que no gráfico 5, porém todos os genotipos possuem suas frequências iguais às frequências do equilíbrio. Enquanto essa condição fôr mantida todos os aléles permanecerão na população. Tal condição só poderá existir na natureza em regiões limítrofes entre duas subespécies.

Gráfico 7—Os valores de sobrevivência são iguais aos do Gráfico 5, porém a frequência inicial do aléle a está abaixo do ponto de equilíbrio. Verifica-se a rápida eliminação do dito gen.

Gráfico 8—Este gráfico ilustra o caso particular de gens de isolamento com o mesmo valor de sobrevivência. O equilíbrio teórico é obtido somente quando há na população, desde o início, 50% de cada aléle. Desde que um seja mais frequente que o outro, como supuzemos aqui para o gen A , o outro será eliminado.

Os gráficos 9 e 10 representam a variação da frequência sofrida por um par de aléles heteróticos em sucessivas gerações.

Gráfico 9 — Ilustra o caso em que os valores de sobrevivência de ambos aléles são inferiores a 1 (gens heteróticos) porém não diferem além do permitido pela fórmula 11. Com os valores de sobrevivência $RA = 0,60$ e $Ra = 0,40$ o equilíbrio será alcançado quando tivermos uma população com as seguintes frequências relativas entre seus genótipos :

$$\begin{aligned} \text{♀♀} &= 45,04\% (AA) + 51,56\% (Aa) + 3,40\% (aa); \quad \text{♂♂} \\ &= 78,46\% (A) + 21,54\% (a). \end{aligned}$$

Gráfico 10 — Ilustra o caso de gens heteróticos que diferem entre si mais do que o permite a fórmula 11. Tais gens não contribuem para originar espécies polimórficas entre os Hymenoptera, pois o de maior valor de sobrevivência suplantará seu aléle. Neste caso o valor máximo que RA poderia ter quando $Ra = 0,30$ seria $RA = 0,71$. Como fizemos $RA = 0,90$ verificamos que o gen a será eliminado rapidamente da população.

Os gráficos 11 a 14 representam as frequências relativas entre os diversos tipos de cruzamento possíveis quando existe em uma população himenópteros endogâmicos um par de aléles A e a . O sistema de endogamia esquematizado nesses gráficos foi o de acasalamento entre irmãos, por ser um dos poucos sistemas que existe na natureza. No eixo horizontal colocamos o número de ordem das sucessivas gerações, e no eixo vertical as frequências relativas em porcentagens. Para não embaralhar o gráfico com muitas curvas colocamos cada curva, correspondente a um determinado tipo de cruzamento, em um retângulo quadriculado, escrevendo à sua direita, fora do gráfico, o tipo de cruzamento, ao qual essa curva corresponde. A única exceção a esse sistema é o gráfico 12, onde para economia de espaço escrevemos os tipos de cruzamento à esquerda, ou seja os gráficos 11 e 12, para servir a ambos. Como vemos no III capítulo da 1a. parte denominamos as frequências dos diversos tipos de cruzamento por pn , qn , rn , sn , tn , un , e vn . Para dar uma idéia mais objetiva da frequência de cada gen na população usamos as letras y e z , onde y é a frequência inicial do gen A e corresponde a fórmula :

$$y = pn + qn + \frac{1}{2} (rn + sn + tn),$$

e z é a frequência inicial do gen a e corresponde a fórmula :

$$q = vn + un + \frac{1}{2} (rn + sn + tn).$$

Gráfico 11 — Gens heteróticos. Tanto RA como Ra são iguais a 0,11, e as frequências que deverão ser atingidas no equilíbrio acham-se escritas no Quadro II. Para melhor ilustrar a tendência de aproximar-se rapidamente ao equilíbrio utilizamos duas frequências iniciais, sendo uma representada por linhas cheias e outras por linhas interrompidas.

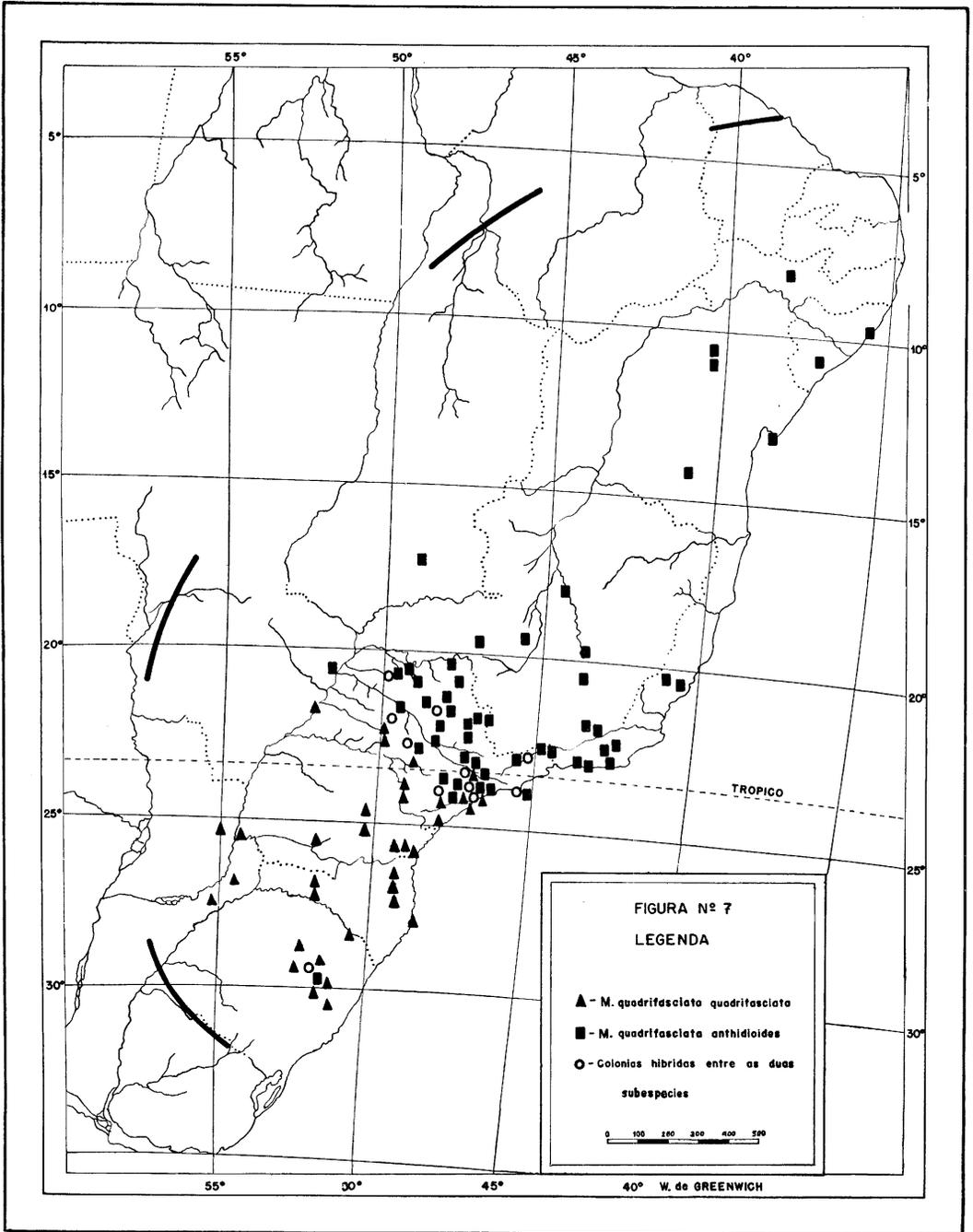
Gráfico 12 — Também neste gráfico temos um par de aléles heteróticos, porém RA não é igual a Ra como no *Gráfico 11*, mas diferem dentro dos limites permitidos pela fórmula 3,09 de Pimentel Gomes (pg.) e são ambos inferiores a 0,75. Verifica-se que, tanto em uma (linhas cheias) como em outra (linhas interrompidas) frequência inicial que usamos, a população tende para um equilíbrio com todos os tipos de cruzamento presentes.

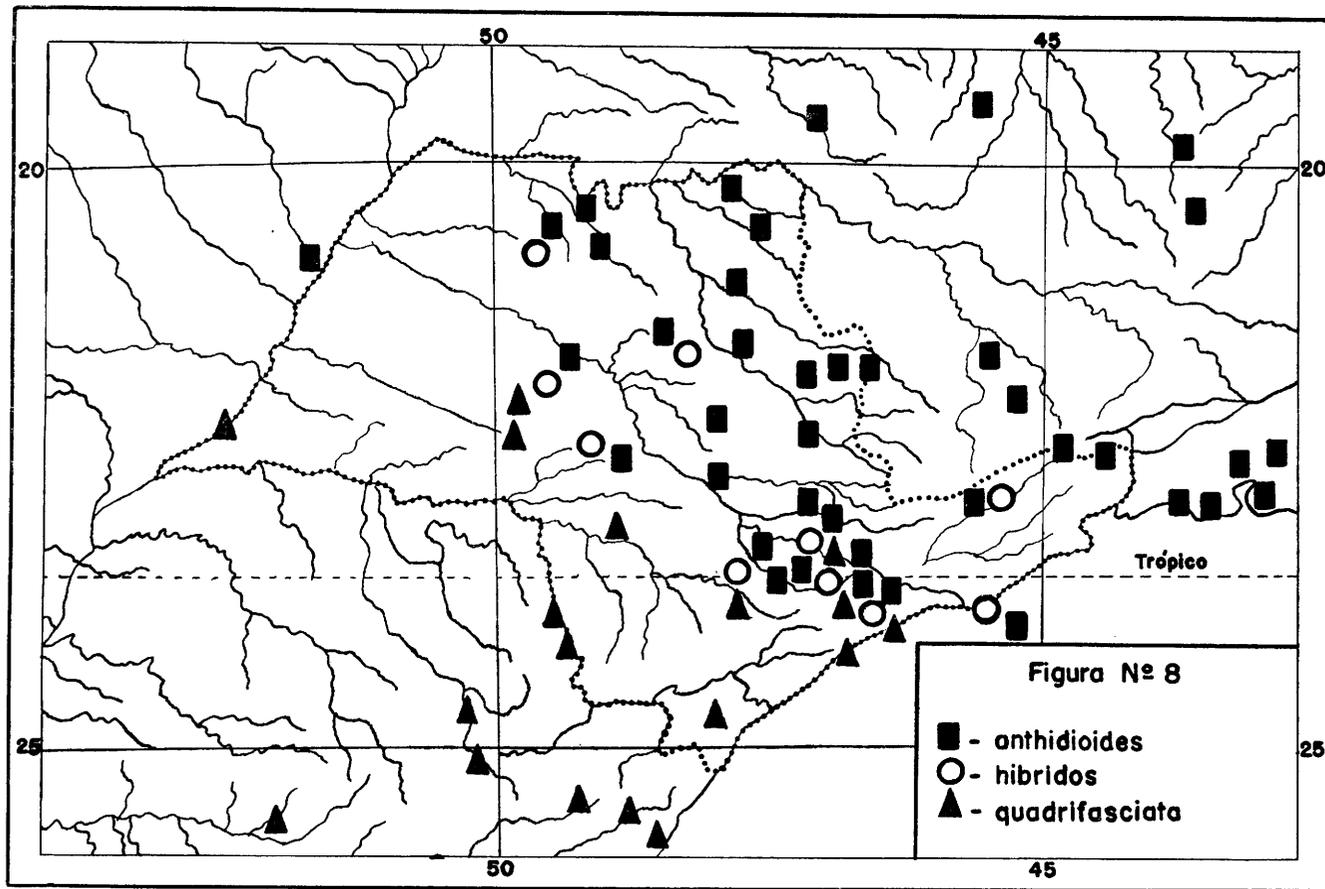
Gráfico 13 — Os índices de sobrevivência, $RA = 0,9$, $Ra = 0,8$, diferem menos entre si do que os índices do *Gráfico 12*, porém são superiores ao limite 0,75. Verifica-se que a classe dos heterozigotos diminui rapidamente e que o resultado final será uma população pura para o gen A .

Gráfico 14 — Ilustra o caso em que os índices de sobrevivência são inferiores a 0,75 porém, diferem mais entre si do que o permite a fórmula 3,09 (pg.). Para um índices $Ra = 0,4$, como o deste gráfico, o valor máximo permitido pela fórmula para RA é 0,54. Verifica-se que com $RA = 0,7$ o gen menos viável será eliminado rapidamente da população.

Quadro I - Himenópteros endogâmicos

♀	AA		Aa			aa	
♂	A	A e a	A	A e a	a	A e a	a
P_1		$\frac{1}{4}$		$\frac{2}{4}$		$\frac{1}{4}$	
P_2	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{2}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{8}$
P_3	$\frac{3}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{2}{16}$	$\frac{3}{16}$
P_4	$\frac{8}{32}$	$\frac{3}{32}$	$\frac{2}{32}$	$\frac{6}{32}$	$\frac{2}{32}$	$\frac{3}{32}$	$\frac{8}{32}$
P_5	$\frac{19}{64}$	$\frac{5}{64}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{10}{64}$	$\frac{3}{64}$	$\frac{5}{64}$	$\frac{19}{64}$
P_6	$\frac{43}{128}$	$\frac{8}{128}$	$\frac{5}{128}$	$\frac{16}{128}$	$\frac{5}{128}$	$\frac{8}{128}$	$\frac{43}{128}$
P_7	$\frac{94}{256}$	$\frac{13}{256}$	$\frac{8}{256}$	$\frac{26}{256}$	$\frac{8}{256}$	$\frac{13}{256}$	$\frac{94}{256}$
P_8	$\frac{201}{512}$	$\frac{21}{512}$	$\frac{13}{512}$	$\frac{42}{512}$	$\frac{13}{512}$	$\frac{21}{512}$	$\frac{201}{512}$
P_n	$\frac{2^{n-1} \cdot 5^n - (1-5)^n}{2^n}$	$\frac{(1-5)^n - (1-5)^n}{2^n}$	$\frac{(1-5)^{n-1} - (1-5)^{n-1}}{2^{n-1}}$	$\frac{(1-5)^n - (1-5)^n}{2^n}$	$\frac{(1-5)^{n-1} - (1-5)^{n-1}}{2^{n-1}}$	$\frac{(1-5)^n - (1-5)^n}{2^n}$	$\frac{2^{n-1} \cdot 5^n - (1-5)^n}{2^n}$
P_∞	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$





ERRATA

Warwick Estevam Kerr,
An. E. S. A. "Luiz de Queiroz", 8 : 219-354

Devido ao fato de o autor ter estado em viagem de estudos pelos Estados Unidos durante o período em que as provas dêste trabalho ficaram prontas, um certo número de enganos foi impresso, o que conta pelo tamanho desusado desta errata. Mesmo assim, não serão mencionados enganos gráficos, quer no texto em português como no sumário em inglês, por serem facilmente discerníveis pelo leitor.

Pág.	Linha	ONDE SE LÊ	LEIA-SE
273	17	Apidade	Apidae
233	2	$\frac{2p \cdot R_A R'_A + q (R'_A + R'_a)}{2q \cdot R'_a R'_a + q (R'_A + R'_a)} = 1$	$\frac{2p \cdot R_A R'_A + q (R'_A + R'_a)}{2q \cdot R'_a R'_a + p (R'_A + R'_a)} = 1$
235	29	$S(a) = \frac{26}{35}$	$S(a) = \frac{26}{35}$
239	6	$p = \frac{1 - R_A}{2 - R'_a - R_A} \quad (12)$	$p = \frac{1 - R'_a}{2 - R'_a - R_A} \quad (12)$
241	14	espermatica	espermateca
242	3	$R_V = R'_V{}^3 \cdot t \quad (10)$	$R_V = (R'_{V3})^\dagger \quad (10)$
246	26	$\frac{2^{2^{n-1}} \sqrt{5} (1 + \sqrt{5})^n (2 + \sqrt{5}) \cdot (1 - \sqrt{5})^n (2 - \sqrt{5})}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (17)$	$\frac{2^{2^{n-1}} \sqrt{5} (1 + \sqrt{5})^n (2 + \sqrt{5}) \cdot (1 - \sqrt{5})^n (2 - \sqrt{5})}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (17)$
246	27	$= \frac{(1 + \sqrt{5})^n - (1 - \sqrt{5})^n}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (18)$	$= \frac{(1 + \sqrt{5})^n - (1 - \sqrt{5})^n}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (18)$
246	28	$= \frac{(1 + \sqrt{5})^{n-1} - (1 - \sqrt{5})^{n-1}}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (19)$	$= \frac{(1 + \sqrt{5})^{n-1} - (1 - \sqrt{5})^{n-1}}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (19)$
246	29	$= \frac{(1 + \sqrt{5})^n - (1 - \sqrt{5})^n}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (20)$	$= \frac{(1 + \sqrt{5})^n - (1 - \sqrt{5})^n}{2^{2^n} \sqrt{5}} \quad (20)$

Pág.	Linha	ONDE SE LÊ	LEIA-SE
------	-------	------------	---------

247 26 A''' A''

249 20 $qn + 1 = \frac{1}{2} qn$ etc... $qn + 1 = \frac{1}{2} qn$ etc...

250 entre as linhas 5 e 6 faltou o seguinte :

$$f(x) = q_1 + q_2 x + q_3 x^2 + q_4 x^3 + \dots$$

logo tem-se

$$- \frac{1}{2} x f(x) = - \frac{1}{2} q_1 x - \frac{1}{2} q_2 x^2 - \frac{1}{2} q_3 x^3 - \dots$$

e também :

$$- \frac{1}{4} x f(x) = - \frac{1}{4} q_1 x^2 - \frac{1}{4} q_2 x^3 - \frac{1}{4} q_3 x^4 - \dots$$

Dêsses três resultados, obtem-se por adição :

250 entre as linhas 20 e 21 faltou um traço sob todo o polinômio, indicando que a linha 21 representa a soma das 18, 19 e 20.

254 23 $\Sigma = \frac{aB^2}{2r}$ (34) $\Sigma = \frac{qB^2}{2r}$ (34)

257 7 $\therefore 2B - 2R^2 = R U$ $\therefore 2B - 2R^2 = R + R U$

257 14 $R = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2}$ (49) $R = \frac{-1 \pm \sqrt{1 + 4B}}{2}$ (49)

257 17 $R = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2}$ $R = \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2}$

259 2 $p = \frac{1}{2} \cdot \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2(2 - \sqrt{1 - 4B})}$ (55) $p = \frac{1}{2} \cdot \frac{-1 + \sqrt{1 + 4B}}{2 - \sqrt{1 + 4B}}$ (55)

260 15 $\frac{1}{4,45} = 0,22472$ $\frac{1}{4,45} = 0,22472$

Pág.	Linha	ONDE SE LÊ	LEIA-SE
263		Substituir todos os valores entre as linhas 7 e 13 por :	
		Ra = 0,00 RA = 0,00	Ra = 0,50 RA < 0,61
		Ra = 0,10 RA < 0,27	Ra = 0,60 RA < 0,67
		Ra = 0,20 RA < 0,38	Ra = 0,70 RA < 0,73
		Ra = 0,30 RA < 0,47	Ra = 0,74 RA < 0,75
		Ra = 0,40 RA < 0,54	
267	6	2 — n	2—n
267	7	(1 — 2 — n)	(1 — 2—n)
267	10	(1 — 2 — n) m	(1 — 2—n) m
267	18	(0,8090) n	(0,8090) n
	29	(0,6830) n	(0,6830) n
287	17	$\frac{ps + qr}{pr + 2 - u(p+r)}$	$pr + \frac{ps + qr}{2} - u(p+r)$
297	41	Eliminar tôda a linha	
303		Linhas 23, 33 a 39 e pág. 304, linhas 1 a 18 :	

NOTA : Em 1951 o autor, em colaboração com Dr. H. Ris (Ris e Kerr, 1952) fizeram novas lâminas de *Apis mellifera* L., uma parte colorida com Hematoxilina e outra com Feulgen e verificaram que o suposto cromosoma sexual não se colore com Feulgen, o que sugere não ser êle uma cromosoma, mas sim um corpúsculo cuja natureza será estudada futuramente. Também um trabalho recente de Rothenbuler et al. (1951) demonstrou que em uma linhagem de abelhas, os ginandromorfos eram produzidos por polispermia, sendo a parte masculina o produto do desenvolvimento do nucleo de espermatozoide. Êsse fato também veio trazer mais uma incompatibilidade com a teoria de Manning.

Pág.	Linha	ONDE SE LÊ	LEIA-SE
307	19	15	237 e 238
307	22	16	238
307	32	75	313
311	22	∴ êrro = 5,66	∴ êrro % = 5,66
311	25	∴ êrro = 1,46	∴ êrro % = 1,46
311	28	∴ êrro = 16,44	∴ êrro % = 16,44
311	31	∴ êrro = 6,98	∴ êrro % = 6,98

323

Entre as linhas 28 e 29 faltou o seguinte :

Essas fórmulas, todavia, aplicam-se somente para populações diploides, sendo que para as populações de himenópteros nos utilizaremos das fórmulas de Wright para gens ligados ao sexo (que seguem o mesmo esquema que os himenópteros) que são as seguintes :

$$\frac{-\Delta P}{p'} = \left(\frac{2N\delta + N\eta}{9N\eta \sqrt{\delta}} \right)$$

que para populações com igual números de fêmeas e machos torna-se

$$\frac{\Delta P}{p'} = \frac{1}{3N}$$

323 30 por ser mais exata :

por o número de ♂♂ e ♀♀ nos *Meliponini* ser diferente :

323 31 substituir por :

$$\frac{-\Delta P}{p'} = \frac{2 \times 157,08 + 1,57}{9 \times 157,08 \times 1,57} = 0,222$$

324 2 7.39%

22,2%

324 7 11.5%

23,%

326 40 Iherdig

Ihering

334 33 Vale a mesma observação que fizemos acima para as páginas 303 e 304

335 30 7%

22%

335 31 11%

23%

340 23 page

pages 295 te 299

340 34 idêntica observação que fizemos para as páginas 303 e 304.

341 25 Substituir a fórmula dada por:

$$\frac{-\Delta P}{p'} = \left(\frac{2N\delta + N\eta}{9N\eta N\delta} \right)$$

341 27 7%

22%

341 28 11%

23%

347 A linha 15 deve ser colocada abaixo da linha 20.

354 13 (pag.))

(pg. 263)

354 25 pag.)

pg. 263)