

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**"As abelhas eussociais e o parasitismo intraespecífico: uma revisão"**

**Stephanie Moreira Benelli**

*Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.*

**RIBEIRÃO PRETO - SP**

**2013**

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**

**“As abelhas eussociais e o parasitismo intraespecífico: uma revisão”**

**Stephanie Moreira Benelli**

*Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.*

**Orientadora: Dr<sup>a</sup>. Denise de Araujo Alves**

**RIBEIRÃO PRETO - SP  
2013**

## **Dedicatória**

Dedico esta conquista primeiramente aos meus familiares, principalmente aos meus pais por todo o apoio e amor incondicional.

Dedico também a todos os meus amigos que me apoiaram sempre, tanto nos momentos de alegria como nos momentos difíceis, vocês me deram forças para chegar até aqui.

## **Agradecimentos**

Agradeço à Universidade de São Paulo e aos professores do curso pela riqueza de conhecimento que agreguei ao longo desses quatro anos.

Agradeço aos meus pais, meus irmãos, tios, primos e avós por todo o carinho.

Ao Olimpo, minha segunda família, pelas conversas inteligentes no meio da noite.

Aos meus amigos pela motivação nos períodos complicados.

Um agradecimento mais que especial à minha orientadora Denise de Araujo Alves, pela orientação, ajuda, companheirismo e acima de tudo compreensão.

## SUMÁRIO

Resumo .....	6
Introdução .....	7
Objetivo .....	10
1. Abelhas primitivamente eussociais .....	11
1.1. <i>Lasioglossum malachurum</i> .....	11
Parasitismo social em <i>Lasioglossum malachurum</i> .....	12
1.2. Bombini .....	13
Biologia geral de Bombini .....	13
Parasitismo social em Bombini .....	14
a) Operárias reprodutivas em Meliponini .....	14
b) Rainhas em Meliponini .....	16
2. Abelhas altamente eussociais .....	17
2.1. Tribo Apini .....	18
Biologia geral de Apini .....	18
Parasitismo social em Apini.....	19
a) Operárias de <i>Apis mellifera capensis</i> .....	19
b) Operárias reprodutivas em Apini .....	21
c) "Roubo de ninho" (" <i>usurpation</i> ").....	22
2.2. Tribo Meliponini .....	24
Biologia geral de Meliponini .....	24
Parasitismo social em Meliponini.....	25
c) Operárias reprodutivas em Meliponini .....	25
d) Rainhas em Meliponini .....	26
Considerações finais.....	28
Referências bibliográficas .....	29

## RESUMO

Abelhas eussociais são conhecidos por exibirem alto nível de cooperação, no entanto, suas colônias podem ser exploradas por parasitas sociais intraespecíficos. Estes quando não encontram oportunidade de reprodução direta em seus ninhos, eles obtêm-na em outros ninhos coespecíficos. Dessa forma, sua prole recebe recursos alimentares e cuidados de indivíduos residentes e não-aparentados, que arcam com todos os custos dessa estratégia reprodutiva. Mas o parasitismo também pode ocorrer no próprio ninho-natal, em que as operárias exploram reprodutivamente a geração seguinte, como graus de parentesco reduzidos, para obter benefícios. Com a utilização de marcadores moleculares, como os microssatélites de DNA, avanços enormes ocorreram no estudo do parasitismo social, mostrando que ele é mais generalizado do que antes se acreditava. Dessa forma, o objetivo desse trabalho foi mostrar as recentes descobertas do parasitismo em colônias de abelhas primitiva- e altamente eussociais, realizado tanto por operárias reprodutivas como por rainhas. Apesar de todas as descobertas, o assunto ainda necessita de muito estudo, para entendermos melhor o significado adaptativo do parasitismo social intraespecífico e os mecanismos proximais que esses indivíduos usam para contornar àqueles que as colônias desenvolveram para se proteger. Mas acima de tudo, estudos sobre o parasitismo social intraespecífico comprovam que a visão de que as colônias de insetos sociais sejam entidades cooperativas e harmônicas, em que as operárias como força de trabalho são comandadas por uma rainha soberana, é ultrapassada.

## INTRODUÇÃO

As abelhas eussociais, assim como outros insetos eussociais, são caracterizados por apresentarem sobreposição de gerações, diferenciação de castas, com a casta reprodutiva (rainha) e a não-reprodutiva (operárias), e cuidado cooperativo da prole (Wilson 1971). Embora as colônias de abelhas eussociais sejam conhecidas pelo seu alto grau de cooperação e harmonia entre os indivíduos que as compõem, as assimetrias genéticas entre eles (medidas pelo coeficiente de parentesco:  $r$ , abreviação de “relatedness”) – influenciadas diretamente pelo número de acasalamentos realizados pela rainha (Fig. 1) – pode acarretar em conflitos reprodutivos (Hamilton 1964).

Um dos conflitos em uma colônia de abelhas ocorre entre a rainha e suas filhas operárias pela maternidade de machos (Wenseleers & Ratnieks 2006). A determinação sexual nas abelhas, assim como os outros grupos de Hymenoptera, é conhecida como haplo-diploide. Neste sistema, os machos são produzidos a partir de óvulos não-fertilizados (haploides) e as fêmeas a partir de óvulos fertilizados (diploides). Assim, embora na grande maioria dos táxons as operárias não se acasalem, elas são capazes de por ovos haploides que darão origem a machos (com exceção de *Apis mellifera capensis*). Mas a reprodução por operárias, ou seja, a produção de machos por elas, acarreta custos para as colônias. Caso um grande número de operárias deixe de realizar as tarefas do ninho – como coleta de néctar e pólen nas flores, defesa da colônia, cuidado com a cria – e se dedique à reprodução, o crescimento e a manutenção da colônia ficam comprometidos, o que podemos entender como os custos arcados pela colônia (Ratnieks *et al.* 2006). Também, a produção de machos pelas operárias reflete na diminuição da produção de novas operárias (Tóth *et al.* 2004). Dessa forma, um dos mecanismos para manter os níveis de reprodução por operárias em níveis baixos é o “worker policing”, em que as operárias canibalizam os ovos colocados por outras operárias e, assim, a prole da rainha predominará (Ratnieks & Visscher 1989). Esse comportamento é encontrado em espécies em que a rainha é poliândrica, ou seja,

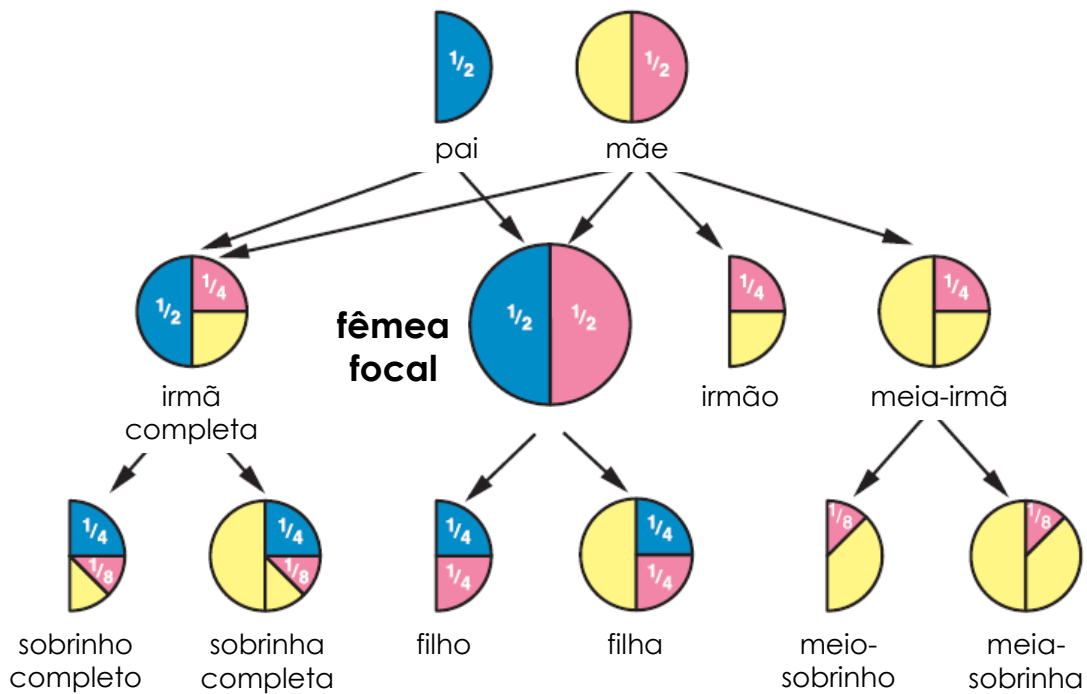
que se acasalou com muitos machos, como em Apini. Com o acasalamento múltiplo realizado pelas rainhas, as colônias serão compostas por operárias que são irmãs-completas ( $r = 0,75$ ; com mesmo pai e mãe) e outras que são meia-irmãs ( $r = 0,25$ ; com mesma mãe, mas pais diferentes). Conseqüentemente, as operárias são mais relacionadas aos filhos da rainha (irmãos,  $r = 0,25$ ), do que aos filhos de suas irmãs operárias (uma mistura de sobrinhos-completos e meio-sobrinhos,  $r < 0,25$ ) (Ratnieks 1988) (Fig. 1). Já as espécies em que a rainha é monândrica, ou seja, que se acasala apenas uma vez, como é o caso das abelhas Bombini e Meliponini, as operárias são irmãs-completas, não havendo as meia-irmãs. Assim, as operárias são mais relacionadas geneticamente com os filhos de suas irmãs-completas (sobrinhos-completos,  $r = 0,375$ ), do que com os filhos da rainha ( $r = 0,25$ ), o que favorece a reprodução por operárias. Mas mesmo nesse cenário de colônias lideradas por uma rainha monândrica, a reprodução por operárias não chega a taxas muito altas, provavelmente devido aos custos em nível colonial mencionados anteriormente (Tóth *et al.* 2004; Wenseleers & Ratnieks 2006).

Além de “explorarem” suas próprias colônias ao colocarem ovos, as operárias de abelhas eussociais podem também parasitar reprodutivamente colônias que não são relacionadas geneticamente a elas (Beekman & Oldroyd 2008). Isso porque os ninhos de abelhas eussociais são um valioso recurso a ser explorado, já que possuem alimento estocado e porque as operárias que neles habitam fornecem cuidado intensivo à prole (Michener 1974). Assim, as colônias desses insetos são um perfeito alvo a ser explorado por parasitas sociais inter- e intraespecíficos (Goulson 2003; Beekman & Oldroyd 2008).

O parasitismo social intraespecífico, até há pouco tempo, não era facilmente identificado devido à sua natureza críptica e sua detecção foi facilitada com o uso de marcadores moleculares, aliados ao estudo comportamental (e.g. Beekman & Oldroyd 2008; van Oystaeyen *et al.* 2013). Assim descobertas recentes mostram que, quando indivíduos (os parasitas sociais, sejam eles operárias reprodutivas ou rainhas) não encontram oportunidade de reprodução direta em seus próprios ninhos, eles obtêm-na em outros. Ao invadirem ninhos não-natais, esses indivíduos põem seus ovos e, assim, sua prole recebe recursos alimentares e



cuidados de indivíduos residentes e não-aparentados (Beekman & Oldroyd 2008). Ou seja, enquanto os parasitas obtêm os benefícios da reprodução quando invadem um ninho, a colônia hospedeira arca com os custos dessa reprodução, tanto em energia, quanto em aptidão (Beekman & Oldroyd 2008). Ou seja, as operárias só perdem em criar a prole de um indivíduo que não tem nenhuma relação de parentesco com elas.



**Fig. 1.** Coeficientes de parentesco ( $r$ , apresentados em frações) em organismos haplodiploides, em que fêmeas são diploides (círculo completo) e machos são haploides (meio-círculo). Os coeficientes de parentesco são apresentados em relação à fêmea diploide central (fêmea focal), e os genes maternos (rosa) e paternos (azul) compartilhados com seus parentes. Genes não-relacionados (amarelo). Adaptado de Queller & Strassmann (2002).

## OBJETIVO

O presente trabalho tem como objetivo geral a revisão da literatura sobre o parasitismo social intraespecífico, realizado por operárias reprodutivas e rainhas, em abelhas com organização primitivamente (*Lasioglossum malachurum* (Halictidae) e Bombini) e altamente eussocial (Apini e Meliponini). Mais especificamente, esta revisão apresenta estudos recentes com quatro sistemas vulneráveis ao parasitismo social: parasitismo intra- e intercolonial de operárias que produzem ovos diploides, via partenogênese telítoca<sup>(1)</sup>; parasitismo intercolonial de operárias; parasitismo intergeracional de operárias, e; parasitismo intercolonial de rainhas (Tabela 1).

**Tabela 1.** Parasitismo social intraespecífico em abelhas eussociais.

<b>Espécie</b>	<b>tipo de parasitismo</b>	<b>Referência</b>
<b>Primitivamente eussocial:</b>		
<i>Lasioglossum malachurum</i>	parasitismo inter-colonial de operárias	Soro <i>et al.</i> 2009
	parasitismo inter-colonial de rainhas (rainha usurpa ninho)	Paxton <i>et al.</i> 2002
<i>Bombus deuteronymus</i>	parasitismo inter-colonial de operárias	Takahashi <i>et al.</i> 2010
<i>Bombus impatiens</i>	parasitismo inter-colonial de operárias	Birmingham <i>et al.</i> 2004
<i>Bombus hypnorum</i>	parasitismo inter-colonial de rainhas (rainha usurpa ninho)	Paxton <i>et al.</i> 2001b
<i>Bombus occidentalis</i>	parasitismo inter-colonial de operárias	Birmingham <i>et al.</i> 2004
<i>Bombus terrestris</i>	parasitismo inter-colonial de operárias	Lopez-Vaamonde <i>et al.</i> 2004
<b>Altamente eussocial:</b>		
<i>Apis mellifera</i>	parasitismo inter-colonial de operárias	Chapman <i>et al.</i> 2010
<i>Apis mellifera capensis</i>	parasitismo inter-colonial de operárias e rainhas (para colônias de subespécies europeias)	Schneider <i>et al.</i> 2004b
<i>Apis mellifera scutellata</i>	parasitismo intra- e inter-colonial de operárias (para colônias de <i>A. m. scutellata</i> )	Neumann & Moritz 2002
<i>Apis florea</i>	parasitismo inter-colonial de operárias	Nanork <i>et al.</i> 2005
<i>Apis cerana</i>	parasitismo inter-colonial de operárias	Nanork <i>et al.</i> 2007
<i>Melipona scutellaris</i>	parasitismo inter-gerações de operárias	Alves <i>et al.</i> 2009
<i>Melipona scutellaris</i>	parasitismo inter-colonial de rainhas	Wenseleers <i>et al.</i> 2011

<sup>(1)</sup> Partenogênese telítoca: óvulos não-fertilizados resultam em fêmeas.

## 1. ABELHAS PRIMITIVAMENTE EUSSOCIAIS

As colônias de abelhas com organização primitivamente eussocial são caracterizadas por possuírem um ciclo de vida bem demarcado. A colônia é iniciada por uma rainha jovem que, nas regiões temperadas, passou por um período de hibernação durante o inverno. Ao encontrar o local onde alojará seu ninho, essa rainha age de forma solitária, pois é responsável por construir o novo ninho, buscar alimento nas flores, ovipositar e alimentar sua prole. A partir da emergência da primeira “bateria” da prole feminina, estas atuarão como verdadeiras operárias. A partir desse ponto, a colônia será caracterizada por uma organização eussocial, com a rainha se tornando apenas responsável por reproduzir e as operárias por cuidar do ninho colônia, forragear e ajudar a criar as novas proles. Após o período de crescimento da colônia, ela passa para a fase de “maturação”, em que ocorre a produção de sexuais, as rainhas e os machos e, por fim, a morte da colônia.

As castas das espécies com colônias com organização primitivamente eussocial são, muitas vezes, identificadas apenas pela diferença de tamanho. Embora não haja diferenças morfológicas marcantes (com exceção de *Bombus*, em que as rainhas são diferentes na coloração), as rainhas diferem das operárias tanto em atributos comportamentais quanto no desenvolvimento ovariano.

### 1.1. *Lasioglossum malachurum* (HALICTIDAE)

A família Halictidae é caracterizada pela variada gama de comportamentos sociais. As espécies que a compõe podem ser solitárias, comunais, facultativamente eussociais ou primitivamente eussociais (Michener 1974). Essa diversidade social, e mesmo flexibilidade intraespecífica dentro de uma mesma população (Paxton *et al.* 2002), pode ser devida à recente origem da eussocialidade na família (entre 20 e 22 milhões de anos), se comparado aos outros insetos eussociais (Soro *et al.* 2009).

Entre as espécies que são obrigatoriamente eussociais, está *Lasioglossum malachurum*, que apresenta distinção morfológica das castas, operárias que não fundam ninhos sozinhas e rainhas facultativamente poliândricas<sup>(2)</sup> (Paxton *et al.* 2002) responsáveis majoritariamente pela postura de ovos (Michener 1974). Em regiões com climas mais frios, no início da primavera, após o período de hibernação, a rainha inicia o ninho, produzindo uma única bateria de operárias e o ciclo termina com a produção de sexuais. Em locais com temperaturas mais amenas e mais recursos alimentares, as rainhas produzem algumas baterias de operárias, antes dos sexuais (Soro *et al.* 2009).

### **Parasitismo em *Lasioglossum malachurum***

Durante a fase inicial da formação da colônia de *L. malachurum*, antes da emergência das primeiras operárias, a rainha fundadora está ausente do ninho na maior parte do tempo. Essa ausência se deve às suas saídas constantes para a coleta néctar e pólen, necessários para alimentar sua prole, aumentando os riscos de seu ninho ser usurpado por outra rainha. E é exatamente isso que ocorre. Rainhas aproveitam que a rainha-residente não está no ninho e o usurpa, o que ocorreu em 33% dos ninhos estudados por Paxton *et al.* (2002).

Em recente estudo, 32% dos ninhos estudados continham operárias que migraram de outras colônias das agregações avaliadas (Soro *et al.* 2009). Esses dados podem ser explicados pelo fato de operárias não-natais se reproduzirem na presença das rainhas, o que não ocorre com as operárias natais (Paxton *et al.* 2002), ou porque muitas colônias encontravam-se órfãs (Soro *et al.* 2009). Assim, Soro *et al.* (2009) afirmam que as evidências acumuladas na literatura sugerem que as rainhas usurpadoras e operárias não-natais são uma característica regular na estrutura sócio-genética de *L. malachurum*

---

<sup>(2)</sup> Rainhas facultativamente poliândricas são aquelas que podem se acasalar com um ou mais machos.

## 1.2. BOMBINI (APIDAE)

### **Biologia geral de Bombini** (baseado em Goulson 2010)

A tribo Bombini é composta por um único gênero, *Bombus*, com cerca de 250 espécies. A grande maioria é encontrada na região temperada do hemisfério norte e algumas estão no Ártico, no Mediterrâneo, no sudoeste dos Estados Unidos e em áreas tropicais. No Brasil, há apenas seis espécies, *B. bellicosus*, *brasiliensis*, *B. brevivillus*, *B. morio*, *B. pauloensis* e *B. transversalis*.

As mamangavas, nome comum dado às espécies de *Bombus*, são primitivamente eussociais, visto que sua organização social é mais simples quando comparada à de Apini e Meliponini. Em linhas gerais, o ciclo de vida envolve duas fases distintas: uma fase subsocial e uma fase eussocial. A primeira fase é caracterizada pela fundação do ninho por uma rainha inseminada e a produção da primeira geração de operárias. Para as espécies de regiões temperadas, a rainha emerge do período de hibernação no fim do inverno ou início da primavera e procura um local adequado para fundar o ninho. Nessa fase, ela é responsável por todas as tarefas para manter o ninho, como prover cuidado para a cria, isto é, alimentar e incubar a cria, e forragear por recursos alimentares. Quando a primeira geração de operárias começa a emergir, a rainha cessa as atividades de forrageamento e passa a ser responsável apenas pela postura de ovos. Assim, as operárias começam a realizar todas as tarefas para a manutenção e crescimento da colônia (e.g., coleta de pólen e néctar nas flores, construção de células de cria, alimentação das larvas, aquecimento da prole, limpeza do ninho). Quando a segunda geração de operárias emerge, inicia-se a fase eussocial. Nessa fase há coleta intensa de pólen e néctar, que são estocados em células de cria vazias, das quais operárias emergiram, e controle mais preciso da temperatura do ninho. Consequentemente, com mais alimento estocado e com temperatura sem muitas variações, a colônia tem crescimento acelerado, aumentando em 10 vezes sua massa em cerca de três a quatro semanas. Após cerca de 15-25 semanas de crescimento acelerado da colônia, a produção de novas operárias cessa e inicia-se

a produção de sexuais, os machos e as rainhas. Estes permanecem em suas colônias até atingirem a maturidade sexual e saem para encontrar seus parceiros reprodutivos, durante o outono. Com a saída dos sexuais, as operárias que permaneceram no ninho junto com sua rainha-mãe morrem e o ciclo de vida daquela colônia termina. Enquanto os machos podem inseminar algumas rainhas, geralmente, as rainhas se acasalam com um macho. Nas regiões temperadas, a rainha inseminada procura um local para hibernar durante o período do inverno, fase em que passa inativa, com reservas substanciais de gordura. No início da primavera ela sai da hibernação e inicia um novo ciclo.

## **Parasitismo social em Bombini**

### **a) Operárias reprodutivas em Bombini**

Durante o ciclo anual das colônias de espécies em regiões temperadas, uma vez que elas atingem determinado tamanho populacional e possuem recursos alimentares estocados, ocorre a mudança para a produção de sexuais. Nesse ponto de mudança, as operárias ativam seus ovários e inicia-se uma fase de competição ("*competition phase*") entre operárias e rainhas e entre as próprias operárias pela produção de machos (Duchateau & Velthuis 1988). Durante essa fase, o ambiente social muda dramaticamente, caracterizada não só pela reprodução por operárias, mas também pela intensa agressividade e oofagia, em que as operárias ingerem os ovos da rainha e esta ingere os ovos das operárias (Duchateau & Velthuis 1989).

Contudo, mesmo que tenham os ovários ativos antes da fase de competição, a grande maioria das operárias evita colocar ovos (Duchateau & Velthuis 1989), já que a colônia está na fase de produção de operárias. Essa "decisão coletiva" das operárias de evitar a reprodução propicia oportunidades para que aquelas operárias que têm ovários ativos migrem para outros ninhos coespecíficos e tentem colocar seus ovos que darão origem a machos (Tabela 1; Beekman & Oldroyd 2008). Invadindo outros ninhos, as operárias-parasitas não comprometem sua aptidão inclusiva e, pelo contrário, elas obtêm benefícios diretos

em aptidão, pois se reproduzem antes das operárias residentes do ninho hospedeiro (Lopez-Vaamonde *et al.* 2004). Assim, os machos produzidos mais precocemente têm maior probabilidade de sucesso reprodutivo de inseminar maior número de rainhas, do que os machos que são produzidos mais tarde (Bourke 1997).

As operárias que migram e invadem colônias não-natais, geralmente, são mais agressivas e possuem maior número de ovos em seus ovários que as operárias residentes (Lopez-Vaamonde *et al.* 2004; Takahashi *et al.* 2010; Yagound *et al.* 2012; O'Connor *et al.* 2013). Em média, operárias-parasitas produziam aproximadamente 20 vezes mais machos por indivíduo do que as operárias-residentes em *B. deuteronymus* (Takahashi *et al.* 2010) e sete vezes mais em *B. terrestris* (O'Connor *et al.* 2013). Nesta espécie, todos os machos produzidos antes do ponto de competição eram filhos de operárias parasitas. Após esse ponto, tanto as operárias-parasitas quanto as operárias-residentes tiveram o mesmo sucesso na produção de machos (Lopez-Vaamonde *et al.* 2004).

A migração de operárias entre ninhos poderia ser considerada um artefato devido às agregações de colônias em condições artificiais ou a erros de navegação. Contudo, cada vez mais há evidências de que essa migração constitui uma estratégia reprodutiva, em que as operárias-parasitas aumentam sua aptidão direta sem prejudicar sua aptidão inclusiva (Beekman & Oldroyd 2008). Considerando que, em média, 28% das operárias de uma colônia de *B. occidentalis* e de *B. impatiens* são não-natais (Birmingham *et al.* 2004), e que em *B. terrestris* até 50% das operárias podem ser não-natais (O'Connor *et al.* 2013), seria muito simplório considerar essas altas frequências em diferentes espécies como mero artefato.

Quando invadem outras colônias antes do ponto de competição, as operárias-parasitas encontram um ambiente favorável à sua reprodução. Primeiro, elas procuram aquelas colônias com maior número de operárias e mais recursos alimentares estocados, quando comparados com seus ninhos-natais (Birmingham *et al.* 2004). Isso significa que, quanto mais populosos forem os ninhos hospedeiros, mais difícil será a identificação das operárias-parasitas por parte das operárias-residentes (Birmingham *et al.* 2004; Takahashi *et al.* 2010), e quanto maior o estoque de

alimento, melhor nutrida será a prole da parasita. Segundo, a “escolha” da colônia hospedeira também pode estar relacionada à baixa agressividade, evitando assim possíveis conflitos físicos (Birmingham *et al.* 2004). Terceiro, devido ao fato da oofagia ser muito reduzida no período anterior ao ponto de competição e também por não haver discriminação refinada entre os ovos da rainha e das operárias (Beekman & Oldroyd 2008) e muito menos entre os ovos de operárias-residentes e operárias-parasitas (Takahashi *et al.* 2010), maiores serão as chances dos ovos das operárias-parasitas não serem canibalizados e seguirem as fases seguintes de desenvolvimento (Birmingham *et al.* 2004). Quarto, operárias não-natais persistem com alta atividade ovariana e não reagem aos sinais emitidos pela rainha, como as operárias-residentes fazem ao evitarem colocar ovos (Yagound *et al.* 2012). Por último, estudos com colônias em ambientes naturais (Takahashi *et al.* 2010; O'Connor *et al.* 2013) corroboram os resultados encontrados naqueles conduzidos em laboratórios ou em estudos (Birmingham *et al.* 2004; Lopez-Vaamonde *et al.* 2004). Dessa forma, fatores internos e ambientais influenciam nas estratégias reprodutivas individuais, sugerindo que mecanismos mais complexos de tomada de decisão estão envolvidos na regulação das atividades de reprodução das operárias (Yagound *et al.* 2012).

### **b) Rainhas em Bombini**

Provavelmente, o “roubo” ou “*usurpation*” de ninhos é um comportamento comum nas abelhas primitivamente eussociais, durante as fases iniciais da formação de ninhos. Não obstante, esse comportamento foi detectado por rainhas de *B. hyonorum*. A análise genética de operárias de 14 colônias mostrou que metade delas eram compostas por filhas de uma rainha fundadora e por filhas de uma rainha sucessora (Paxton *et al.* 2001b).



## 2. ABELHAS ALTAMENTE EUSSOCIAIS

Em abelhas com esse tipo de organização social, a integração entre os indivíduos é muito mais complexa que em abelhas primitivamente eussociais, e envolve muitos padrões de comportamento, feromônios e adaptações fisiológicas. Nessas espécies, o comportamento agressivo entre indivíduos é pouco observado e a comunicação utilizada para sinalização de fontes de alimento é bem desenvolvida e complexa.

As castas de rainha e operária diferem grandemente entre si em diversos quesitos, como comportamento, fisiologia, tamanho e morfologia. As rainhas não possuem estruturas para coletar e transportar pólen (corbícula), além de serem maiores em tamanho do que as operárias. As colônias são compostas geralmente por uma rainha, responsável pela postura de ovos e centenas a milhares de operárias que possuem distintas funções como manutenção e defesa da colônia, cuidar do desenvolvimento das crias e forragear (coleta de pólen, néctar e água). As colônias são perenes e suportam condições adversas devido à coleta e estoque de alimento e a alta capacidade de termorregulação, mantendo a cria em temperaturas mais constantes.

Novas colônias são formadas por enxameagem, em que uma rainha sai do ninho, seguida por um grupo de operárias e se instalam em um local onde será constituída uma nova colônia. O início dessa colônia é marcado pela grande produção de operárias e acúmulo de alimentos, para evitar a dependência da colônia em relação ao clima.

## 2.1. APINI (APIDAE)

### **Biologia geral de Apini** (baseado em Michener 1974)

A tribo Apini, assim como Bombini, é composta por um único gênero, *Apis*. Originalmente restrita à Eurásia e à África, devido à sua grande importância na produção de mel, algumas subespécies foram introduzidas em diversas regiões, estando hoje presente em praticamente todas as partes do mundo.

Nessa tribo a enxameagem ocorre de uma maneira complexa. Inicialmente a rainha da colônia-mãe interrompe suas atividades de postura de ovos de forma gradual, enquanto jovens rainhas se desenvolvem em suas células reais. Em seguida, o abdômen da rainha-mãe diminui em tamanho e ela parte do ninho com um grupo de operárias, o enxame, para o novo ninho. O local onde alojará a nova colônia foi previamente identificado e escolhido em voos exploratórios realizados por algumas operárias. Assim que o enxame se estabelece, as operárias iniciam a construção de favos e o ovário da rainha é reativado, e ela volta a ovipositar normalmente. Enquanto isso, na colônia-mãe apenas uma das jovens rainhas sobrevive, se acasala e passa a ser a rainha-mãe. Esse processo é altamente coordenado e claramente envolve comunicação entre os indivíduos, provocada principalmente por feromônios produzidos pela rainha.

As rainhas em *Apis* spp. são altamente poliândricas, pois se acasalam com cerca de 10 machos ou mais (Estoup *et al.* 1994; Schluns *et al.* 2005), acarretando uma redução no parentesco entre as operárias (Ratnieks 1988). Como mencionado anteriormente, o policiamento ("*worker policing*") é um mecanismo efetivo que previne que haja altos níveis de reprodução por operárias, dado que elas são mais relacionadas aos seus filhos ( $r = 0,5$ ) e irmãos ( $r = 0,25$ ), do que seus sobrinhos (uma mistura de sobrinhos-completos e meio-sobrinhos,  $r < 0,25$ ) (Fig. 1; Ratnieks 1988). Ou seja, em nível proximal as operárias são forçadas a desistir de se reproduzirem pelo policiamento, já que seus ovos têm grandes chances de serem devorados por outras operárias (Ratnieks & Visscher 1989). A discriminação entre os ovos da rainha, que são mantidos intactos, e os ovos das operárias, que são canibalizados, se deve

provavelmente a pistas químicas presentes na superfície dos ovos (Martin *et al.* 2005).

## **Parasitismo social em Apini**

### **a) Operárias de *Apis mellifera capensis***

A subespécie *A. m. capensis* apresenta características comuns aos outros Apini. Suas rainhas produzem prole feminina e masculina a partir de óvulos fertilizados e não-fertilizados, respectivamente. Contudo, quando a colônia se torna órfã e durante períodos de enxameagem, as operárias podem por ovos não-fertilizados que se desenvolverão em fêmeas, graças ao processo de partenogênese telítoca (Baudry *et al.* 2004). Essas operárias são denominadas de “pseudo-rainhas” (Neumann & Moritz 2002) e assim que elas iniciam as atividade de posturas de ovos, elas param de realizar as tarefas de manutenção e crescimento da colônias (e.g. forragear, proteger a colônia, cuidar da cria). Dessa forma, elas se dedicam totalmente a se reproduzir, o que permite explorarem outras colônias via parasitismo social (Goudie *et al.* 2012).

No entanto, nem todas as operárias possuem a mesma chance de se tornarem “pseudo-rainhas” e sua posição na hierarquia de dominância reprodutiva está altamente relacionada aos feromônios secretados por sua glândula mandibular. Essa secreção possui um componente genético que, quanto mais semelhante àquela da rainha, mais alta sua posição hierárquica (Baudry *et al.* 2004). Em 2011, Härtel e colaboradores mostraram que a variação na concentração do feromônio da glândula mandibular das operárias é suficiente para regular o processo de hierarquia das operárias após a perda da rainha. Esse mecanismo contribui com o estabelecimento de uma divisão de trabalho entre as “pseudo-rainhas” e as outras operárias.

Como a determinação de castas em Apini ocorre via alimentação larval, algum(ns) indivíduo(s) da prole das “abelhas-clone” pode vir a se tornar a nova rainha da colônia. Previamente acreditava-se que as “abelhas-clone” apenas

ativavam seus ovários na época de produção de novas rainhas na colônia, mas em 2010, Holmes *et al.* observaram que quando uma rainha era perdida abruptamente, logo as “abelhas-clone” ovipositavam, mesmo não sendo época típica de ativação de seus ovários. Esse comportamento indica que algumas operárias permanecem com os ovários ativos, esperando a oportunidade ideal para ovipositar em células reais, aumentando as chances da sua prole se tornar a nova rainha da colônia. Outro motivo para essa rápida ativação dos ovários em operárias de *A. m. capensis* pode ser o fato de possuírem um conjunto exclusivo de traços relacionados à reprodução, com características muito semelhantes às das rainhas (Neumann & Hepburn 2002), como a grande proporção de operárias que possuem espermateca desenvolvida (Phiancharoen *et al.* 2009).

Um caso muito documentado de parasitismo social intraespecífico em *Apis* é a invasão de *A. mellifera capensis* em colônias de *A. mellifera scutellata*. Acredita-se que esse parasitismo ocorra com alta frequência, pois as operárias de *A. mellifera capensis* possuem a habilidade de por ovos mesmo na presença da rainha de *A. m. scutellata* da colônia hospedeira. A postura de ovos ocorre em decorrência da produção de compostos químicos semelhantes aos da rainha e à incompatibilidade entre os mecanismos de regulação da reprodução entre as duas espécies. Essa incompatibilidade se deve a diferenças qualitativas entre os sinais químicos emitidos pelas duas subespécies (Dietemann *et al.* 2006). Estudos também comprovaram que os ovos de operárias não-natais não foram mais rapidamente removidos do que os de rainhas, como ocorre nas outras espécies, o que suporta que esse comportamento de remoção de ovos não é totalmente efetivo em *A. m. scutellata*, tornando-a mais suscetível a infestações por operárias não-natais e *capensis* (Neumann & Moritz 2002; Baudry *et al.* 2004).

Anualmente, a infestação de *A. m. capensis* ocorre em milhares de ninhos de *A. m. scutellata*, comprometendo a produção de mel regional. Estudos genéticos mostram que a linhagem clonal é descendente de apenas uma única operária que viveu em 1990 (Baudry *et al.* 2004). Antes desse momento, as subespécies estavam separadas geograficamente e não havia contato entre elas, já que *A. m. capensis* estava presente em apenas uma pequena região de cabo Verde, na África.

Contudo, devido às atividades humanas, *A. m. capensis* foi levada às regiões de ocorrência de *A. m. scutellata* e o problema da infestação iniciou, prejudicando muitos apicultores regionais (Martin *et al.* 2002).

### **b) Operárias reprodutivas em Apini**

As operárias que são responsáveis pela proteção das colônias, as guardas, discriminam entre companheiras e não-companheiras de ninho usando pistas químicas, que são parcialmente determinados geneticamente e parcialmente adquiridos do ambiente (Breed 1998). Embora, as operárias-guardas reconheçam e discriminem indivíduos que são ou não seus parentes, esse sistema de reconhecimento não é perfeito (Downs & Ratnieks 2000). O fato do sistema de reconhecimento de companheiras de ninho ser, até certo ponto, ineficiente, permite que não só haja pilhagem dos recursos alimentares estocados (Downs & Ratnieks 2000), como abre a oportunidade para que parasitas sociais se infiltrem em colônias não-natais (Holmes *et al.* 2013).

A infiltração de operárias reprodutivas entre colônias de duas espécies asiáticas, *A. florea* (Nanork *et al.* 2005) e *A. cerana* (Nanork *et al.* 2007), é relativamente comum. A primeira interpretação para o parasitismo social foi que as operárias de colônias com rainhas invadiam ninhos não-natais órfãos como uma forma de escaparem do policiamento de seus ninhos-natais. Entrando em colônias órfãs, essas operárias evitariam estarem sob influência do policiamento (Nanork *et al.* 2005, 2007; Beekman & Oldroyd 2008). Dados mais recentes mostram que muitas das operárias-parasitas são provenientes de ninhos órfãos (Chapman *et al.* 2009; Chapman *et al.* 2010).

Em *A. florea*, as colônias com rainha geralmente apresentam em média 2% de operárias não-natais. No entanto, após a perda de sua rainha, a porcentagem de operárias-parasitas aumenta muito, chegando a 4,5% (Nanork *et al.* 2005). Adicionalmente, essas operárias apresentam maiores taxas de ativação de ovário e reprodução do que as operárias natais. Essas taxas sugerem que as operárias-parasitas provavelmente procuram ativamente colônias para se reproduzir. Colônias

órfãs de *A. florea* sempre sucumbem antes que a prole de machos se desenvolva com sucesso até a maturidade sexual (Nanork *et al.* 2005, 2007), o que pode ter favorecido evolutivamente a migração de operárias entre colônias órfãs. Somando-se a isso, a reprodução dessas operárias não-natais em colônias hospedeiras aumenta a aptidão de seus parentes que ficaram na colônia original. Contudo, a taxa de operárias que saem de colônias com rainha em *A. florea* e em *A. mellifera* para parasitar colônias órfãs é muito baixa. Possivelmente, mesmo impossibilitadas de se reproduzir devido à presença da rainha, permanecer em suas colônias-natais traz maiores benefícios em aptidão inclusive em relação aos benefícios de reprodução direta em uma colônia não-natal (Chapman *et al.* 2009, 2010).

Assim como em *A. florea* (Nanork *et al.* 2005) e em *A. melífera* (Chapman *et al.* 2010), as operárias-parasitas de *A. cerana* têm maior sucesso reprodutivo em relação às operárias-residentes (Nanork *et al.* 2005). Em ninhos órfãos, 73% das operárias com ovários ativos corresponderam às não-natais (Nanork *et al.* 2007). Embora os ninhos de *A. cerana* sejam alojados em cavidades, como em *A. mellifera*, Chapman e colaboradores (2008) observaram que a aceitação de operárias não-natais é um pouco maior por colônias órfãs do que àquelas com rainha. Portanto, os autores propuseram que, nessa espécie, as guardas protegem as colônias apenas contra as operárias ladras de alimento estocado, mas não de operárias-parasitas reprodutivas como em *A. mellifera* (Chapman *et al.* 2010). Resultados obtidos por Holmes e colaboradores (2013) corroboraram essa hipótese. Em seu experimento, as guardas de *A. cerana* aceitaram em taxas significativamente maiores as forrageiras companheira de ninhos do que àquelas que não eram companheiras de ninho. Além disso, as guardas não discriminaram entre as operárias não-companheiras que eram apenas forrageiras das que seriam potenciais parasitas reprodutivas, já que estas estavam com ovários ativos.

### **c) “Roubo de ninho” (“*usurpation*”)**

Devido às introduções humanas da abelha africana (*A. m. scutellata*) no continente americano, ela passou a usurpar os ninhos das subespécies de origem

européia (*A. m. mellifera*, *A. m. ligustica*, *A. m. carnica* e *A. m. caucásia*). Nessa estratégia reprodutiva, pequenos enxames da abelha africana saem de suas colônias-natais, invadem uma colônia hospedeira da abelha europeia, matam a rainha-mãe residente (caso ela esteja presente) e dominam a colônia. As taxas desses ataques em algumas regiões no México chegam a 4%, mas atingem 25% no Arizona, EUA. Essa forma de parasitismo social tem sido atribuída como uma das causas da expansão das abelhas africanas na América Latina e pode contribuir com a perda das matrilineas nos Estados Unidos (Schneider *et al.* 2004b).

Acredita-se que os fatores utilizados para identificação de possíveis colônias para usurpar sejam associados a compostos químicos que indicariam a condição da colônia (órfã ou não) e a performance da rainha. Uma possível explicação para o surgimento desse tipo de parasitismo é que esses enxames inicialmente fundariam novas colônias, mas por terem baixa probabilidade de sobrevivência, a invasão de colônias preexistentes se tornou uma opção secundária (Schneider *et al.* 2004a).

## 2.2. MELIPONINI (APIDAE)

### Biologia geral de Meliponini

A tribo Meliponini, popularmente conhecida como abelhas sem ferrão, é composta por muitos gêneros. Apenas na região Neotropical, encontramos cerca de 400 espécies (Camargo & Pedro 2007). Sua existência se restringe às regiões tropicais e algumas subtropicais do planeta, sendo especialmente abundante no Brasil.

As abelhas sem ferrão são insetos altamente eussociais que possuem aspectos biológicos muito parecidos com os das abelhas melíferas, como: colônias perenes que se dividem pelo processo de enxameagem; ninhos grandes que comportam de centenas a milhares de indivíduos; estoque de alimento em potes especiais para pólen e para mel; sistema eficiente de comunicação de fontes de alimento; capacidade elaborada de termorregulação (Michener 1974; Sakagami 1982).

Embora haja similaridades biológicas entre as duas tribos, algumas diferenças são marcantes, principalmente as relacionadas aos aspectos reprodutivos. Uma delas é o número de machos que se acasalaram com as rainhas, já que nos Meliponini, geralmente, a cópula única é a regra (Peters *et al.* 1999; Strassmann 2001; Palmer *et al.* 2002). A segunda diferença é a forma como ocorre a reprodução colonial. Nesse processo, as rainhas são incapazes de fundar novas colônias de forma independente e, conseqüentemente, as colônias se multiplicam por enxameagem. Ou seja, a rainha e um grupo de operárias partem da colônia-mãe para fundar um novo (Michener 1974). O processo de enxameagem é lento e inicia quando as operárias localizam um novo local para alojar o ninho. A partir desse momento, elas passam a transportar materiais de construção, como cerume e resina, e alimentos da colônia-mãe para o novo ninho durante muitos dias, até que a rainha virgem migre para lá (Nogueira-Neto 1954). Dessa forma, o vínculo entre colônia-filha e colônia-mãe permanece por certo período, já que a primeira depende de recursos (alimento e materiais de construção) armazenados na colônia-mãe (Nogueira-Neto 1954). Essa estreita relação no início



do ciclo das colônias-filhas impede que elas se dispersem para grandes distâncias e uma vez que a colônia é fundada e se estabelece, ela permanece ali até o fim do seu extenso ciclo de vida, pois a rainha perde a capacidade de voar (Michener 1974). Outra diferença acentuada se refere à forma como as células de cria são provisionadas. Nas abelhas sem ferrão, o provisionamento é massal, ou seja, cada célula é preenchida com alimento larval líquido regurgitado pelas operárias, seguido pela oviposição da rainha e pelo fechamento das células pelas operárias (Sakagami & Zucchi 1963; Zucchi *et al.* 1999). Dessa forma, as larvas possuem todo o alimento necessário para o seu desenvolvimento, sem a necessidade de nenhum contato com as operárias adultas (Michener 1974; Sakagami 1982).

## **Parasitismo social em Meliponini**

### **a) Operárias reprodutivas em Meliponini**

Em abelhas sem ferrão, além das várias atividades que as operárias desempenham no ninho, em muitas espécies, elas desenvolvem seus ovários e botam ovos tróficos e reprodutivos, que diferem entre si tanto em morfologia quanto na maneira pela qual são postos (Koedam *et al.* 1996, 2001; Velthuis *et al.* 2002). Os ovos tróficos são postos depois que as células de cria estão preenchidas por alimento larval e em geral, são ingeridos pela rainha antes de sua oviposição (Sakagami 1982). Já os ovos reprodutivos, logo após serem botados, as operárias poedeiras fecham imediatamente as células de cria, que pode ou não ser reaberta por outra operária poedeira (Velthuis *et al.* 2002). O papel das operárias na produção de machos em meliponíneos tem sido estudado através de observações comportamentais e com as técnicas moleculares disponíveis, mostrando que há uma ampla variação entre as espécies (para revisão, Hammond & Keller 2004; Tóth *et al.* 2004; Velthuis *et al.* 2005; Wenseleers & Ratnieks 2006). Desconsiderando as condições de orfandade colonial, os machos podem ser produzidos pela rainha (Paxton *et al.* 2001a; Tóth *et al.* 2003)), ou quase que inteiramente pelas operárias (Sommeijer *et al.* 1999)) ou, mais comumente, pela rainha e operárias em diferentes proporções (Tóth *et al.* 2004; Velthuis *et al.* 2005).

Até o momento, apenas dois estudos moleculares tentaram avaliar a presença de operárias reprodutivas como parasitas sociais intraespecíficas em abelhas sem ferrão. No primeiro, o parasitismo não foi detectado, já que as operárias de *Tetragonula carbonaria* não têm ovários ativos e, conseqüentemente, não colocam ovos na presença de uma rainha fecundada (Gloag *et al.* 2007). O segundo, com *M. scutellaris*, mostrou que, apesar de não haver migração de operárias entre ninhos, quando há uma substituição de rainhas, as operárias que já estavam na colônia parasitam a força de trabalho da geração seguinte (filhas da nova rainha) (Alves *et al.* 2009). Nessas colônias a porcentagem de reprodução por parte das operárias é relativamente alto, chegando a 23% de machos produzidos por operárias em colônias de *M. scutellaris* (Alves *et al.* 2009). Diferentemente do que ocorre nos outros grupos mencionados anteriormente (Bombini e Apini), Alves *et al.* (2009) demonstraram que 80% destes machos tiveram os genótipos incompatíveis como sendo filhos das operárias das rainhas-mãe residentes e sim eram a prole de operárias filhas das rainhas-mãe que foram substituídas. Assim, as operárias reprodutivas parasitam a força de trabalho da geração seguinte e obtêm mais benefícios de aptidão em explorar a colônia, pois os custos são arcados por indivíduos menos relacionados geneticamente (ou seja, os custos são arcados por suas sobrinhas ( $r = 0,375$ ) ao invés de serem arcados por suas irmãs ( $r = 0,75$ )) (Alves *et al.* 2009; Oldroyd & Beekman 2009).

### **b) Rainhas**

No gênero *Melipona*, rainhas são produzidas em grande número e continuamente. Anteriormente acreditava-se que as rainhas só tinham duas rotas reprodutivas, via substituição de suas rainhas-mãe ou via enxameagem, formando uma nova colônia junto com suas irmãs operárias. Conseqüentemente, as rainhas que não obtivessem êxito em nenhum desses dois processos, eram mortas pelas operárias (Silva *et al.* 1972; Wenseleers *et al.* 2004). Após novos experimentos foi comprovado que algumas rainhas virgens conseguem, não só sair do seu ninho natal (Sommeijer *et al.* 2003b) como invadir outros e agir como parasita social (Wenseleers *et al.* 2011).

Apesar de alguns relatos na literatura, como para *M. compressipes* (Kerr 1996) e *M. subnitida* (Bruening 2001), Sommeijer e colaboradores (2003a) foram os primeiros a quantificar a saída de rainhas virgens de suas colônias natais. Cerca de 57% das rainhas produzidas, não foram atacadas pelas operárias de *M. favosa*. Também observaram que o comportamento agressivo demora um certo tempo para começar, permitindo a saída das jovens rainhas de suas colônias-natais. Como as operárias são irmãs das jovens rainhas, permitir sua saída indiretamente aumenta o *fitness* das operárias.

A partir de observações pontuais, Sommeijer et al. (2003a, 2003b) especularam que o parasitismo intraespecífico possa ocorrer em *Melipona*, em que as rainhas que saíam vivas das colônias poderiam invadir colônias órfãs da população. Apenas em 2011 sua hipótese foi testada e corroborada, usando para isso a biologia molecular como ferramenta de análise. Cerca de 25% das substituições de rainhas em *M. scutellaris* foram realizadas por rainhas vindas de outras colônias (Wenseleers et al. 2011). A hipótese mais aceita é que o parasitismo intraespecífico de rainhas foi uma estratégia reprodutiva que evoluiu, provavelmente no gênero, em resposta à vasta produção de rainhas (Wenseleers et al. 2011).

Recentemente, o primeiro estudo comportamental das rainhas parasitas de *M. scutellaris*, utilizando etiquetas de identificação de frequência de rádio de ponta (RFID), conseguiu rastrear os movimentos desses indivíduos. As rainhas-parasitas apresentam um comportamento muito peculiar, primeiro elas detectam, de alguma forma, as colônias que estão órfãs. No fim da tarde, elas conseguem invadir os ninhos-alvo quando a eficiência das operárias-guardas encontra-se reduzida. Entrar no ninho quando as guardas não estão em seu alerta máximo é uma estratégia de sucesso, já que minimiza as chances de rejeição ou mesmo de ataque por parte dessas operárias que ficam na entrada da colônia. Talvez esses dois mecanismos subjacentes não sejam mutuamente exclusivos, aumentando as chances de sucesso na infiltração de colônias não-natais (van Oystaeyen et al. 2013).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Mesmo que colônias de abelhas eussociais sejam bem conhecidas pelo seu alto grau de cooperação, a heterogeneidade genética dos indivíduos que as compõem define o palco para potenciais conflitos reprodutivos. Como os interesses reprodutivos não são os mesmos, diferentes estratégias reprodutivas devem ter sido selecionadas, incluindo o parasitismo social intraespecífico realizado tanto por operárias reprodutivas quanto por rainhas.

O uso de técnicas moleculares em estudos comportamentais, de cunho evolutivo ou mesmo aplicado, permitiu a identificação dessa estratégia numa ampla gama de espécies pertencentes a diferentes grupos de insetos sociais, e mais precisamente nesta revisão, em abelhas eussociais. Suas colônias podem ser exploradas por parasitas sociais intraespecíficos, que se beneficiam de recursos estocados e/ou, muitas vezes, dos cuidados providos pelos indivíduos do ninho hospedeiro. Ao invadirem esses ninhos, as operárias e rainhas-parasitas obtêm benefícios diretos em aptidão, não comprometendo sua aptidão inclusiva. Ao contrário, quaisquer custos decorrentes de sua reprodução são arcados por operárias residentes e não-aparentadas (do ninho parasitado/hospedeiro).

Esta revisão apresentou estudos que investigaram o significado adaptativo do parasitismo social intraespecífico, bem como os mecanismos proximais que esses parasitas usam para driblar os mecanismos que as colônias desenvolveram para se proteger. Contudo, algumas questões evolutivas e proximais ainda permanecem em aberto: Há uma predisposição genética para que alguns indivíduos se tornem parasitas sociais? Todos os indivíduos que migram entre ninhos são potenciais parasitas reprodutivos? Quais são as pistas que os parasitas utilizam para invadir os ninhos-alvo? Há alguma influência do parasitismo social na genética de populações? Qual o impacto das introduções de espécies exóticas sobre as espécies nativas, considerando suas estratégias reprodutivas?

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves DA, Imperatriz-Fonseca VL, Franco TM, Santos-Filho PS, Nogueira-Neto P, Billen J, Wenseleers T (2009) The queen is dead – long live the workers: intraspecific parasitism by workers in the stingless bee *Melipona scutellaris*. *Molecular Ecology* **18**, 4102-4111.
- Baudry E, Kryger P, Allsopp M, Koeniger N, Vautrin D, Mougél F, Cornuet JM, Solignac M (2004) Whole-genome scan in thelytokous-laying workers of the cape honeybee (*Apis mellifera capensis*): Central fusion, reduced recombination rates and centromere mapping using half-tetrad analysis. *Genetics* **167**, 243-252.
- Beekman M, Oldroyd BP (2008) When workers disunite: Intraspecific parasitism by eusocial bees. *Annual Review of Entomology* **53**, 19-37.
- Birmingham AL, Hoover SE, Winston ML, Ydenberg RC (2004) Drifting bumble bee (Hymenoptera: Apidae) workers in commercial greenhouses may be social parasites. *Canadian Journal of Zoology* **82**, 1843-1853.
- Bourke AFG (1997) Sex ratios in bumble bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **352**, 1921-1932.
- Breed MD (1998) Recognition pheromones of the honey bee. *Bioscience* **48**, 463-470.
- Bruening H (2001) *Abelha jandaíra* Fundação Guimarães Duque; Fundação Vingtun Rosado, Mossoró, Rio Grande do Norte.
- Camargo JMF, Pedro SRM (2007) Meliponini Lepeletier, 1836. In: *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region* (eds. Moure JS, Urban D, Melo GAR), pp. 272-578. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba.
- Chapman NC, Beekman M, Oldroyd BP (2010) Worker reproductive parasitism and drift in the western honeybee *Apis mellifera*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**, 419-427.
- Chapman NC, Nanork P, Gloag RS, Wattanachaiyingcharoen W, Beekman M, Oldroyd BP (2009) Queenless colonies of the Asian red dwarf honey bee (*Apis florea*) are infiltrated by workers from other queenless colonies. *Behavioral Ecology* **20**, 817-820.
- Chapman NC, Nanork P, Reddy MS, Bhat NS, Beekman M, Oldroyd BP (2008) Nestmate recognition by guards of the Asian hive bee *Apis cerana*. *Insectes Sociaux* **55**, 382-386.
- Dietemann V, Pflugfelder J, Hartel S, Neumann P, Crewe RM (2006) Social parasitism by honeybee workers (*Apis mellifera capensis* Esch.): evidence for pheromonal resistance to host queen's signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**, 785-793.
- Downs SG, Ratnieks FLW (2000) Adaptive shifts in honey bee (*Apis mellifera* L.) guarding behavior support predictions of the acceptance threshold model. *Behavioral Ecology* **11**, 326-333.
- Duchateau MJ, Velthuis HHW (1988) Development and reproductive strategies in *Bombus terrestris* colonies. *Behaviour* **107**, 186-207.
- Duchateau MJ, Velthuis HHW (1989) Ovarian development and egg laying in workers of *Bombus terrestris*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **51**, 199-213.
- Estoup A, Solignac M, Cornuet JM (1994) Precise assessment of the number of patrilineal and of genetic relatedness in honey bee colonies. *Proceedings of the Royal Society of London series B - Biological Sciences* **258**, 1-7.

- Gloag RS, Beekman M, Heard TA, Oldroyd BP (2007) No worker reproduction in the Australian stingless bee *Trigona carbonaria* Smith, (Hymenoptera, Apidae). *Insectes Sociaux* **54**, 412-417.
- Goudie F, Allsopp MH, Beekman M, Oxley PR, Lim J, Oldroyd BP (2012) Maintenance and loss of heterozygosity in a thelytokous lineage of honey bees (*Apis mellifera capensis*). *Evolution* **66**, 1897-1906.
- Goulson D (2003) *Bumblebees - Behaviour and Ecology* Oxford University Press, Oxford.
- Goulson D (2010) *Bumblebees - Behaviour and Ecology*, 2<sup>nd</sup> edn. Oxford University Press, Oxford.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I & II. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1-52.
- Hammond RL, Keller L (2004) Conflict over male parentage in social insects. *PLoS Biology* **2**, 1472-1482.
- Härtel S, Wossler TC, Moltzer G-J, Crewe RM, Moritz RFA, Neumann P (2011) Pheromone-mediated reproductive dominance hierarchies among pseudo-clonal honeybee workers (*Apis mellifera capensis*). *Apidologie* **42**, 659-668.
- Holmes MJ, Oldroyd BP, Allsopp MH, Lim J, Wossler TC, Beekman M (2010) Maternity of emergency queens in the Cape honey bee, *Apis mellifera capensis*. *Molecular Ecology* **19**, 2792-2799.
- Holmes MJ, Tan K, Wang Z, Oldroyd BP, Beekman M (2013) Honeybee (*Apis cerana*) guards do not discriminate between robbers and reproductive parasites. *Insectes Sociaux* **60**, 265-271.
- Kerr W (1996) *Biologia e manejo da tiúba: A abelha do Maranhão* EDUFMA, Universidade Federal do Maranhão, São Luís.
- Koedam D, Velthausz PH, VanderKrieff T, Dohmen MR, Sommeijer MJ (1996) Morphology of reproductive and trophic eggs and their controlled release by workers in *Trigona (Tetragonisca) angustula* Illiger (Apidae, Meliponinae). *Physiological Entomology* **21**, 289-296.
- Koedam D, Velthuis HHW, Dohmen MR, Imperatriz-Fonseca VL (2001) The behaviour of laying workers and the morphology and viability of their eggs in *Melipona bicolor bicolor*. *Physiological Entomology* **26**, 254-259.
- Lopez-Vaamonde C, Koning JW, Jordan WC, Bourke AFG (2004) A test of information use by reproductive bumblebee workers. *Animal Behaviour* **68**, 811-818.
- Martin S, Wossler T, Kryger P (2002) Usurpation of African *Apis mellifera scutellata* colonies by parasitic *Apis mellifera capensis* workers. *Apidologie* **33**, 215-231.
- Martin SJ, Châline N, Ratnieks FLW, Jones GR (2005) Searching for the egg-marking signal in honeybees. *Journal of Negative Results* **2**, 1-9.
- Michener CD (1974) *The Social Behavior of the Bees* Harvard University Press, Massachusetts.
- Nanork P, Chapman NC, Wongsiri S, Lim J, Gloag RS, Oldroyd BP (2007) Social parasitism by workers in queenless and queenright *Apis cerana* colonies. *Molecular Ecology* **16**, 1107-1114.
- Nanork P, Paar J, Chapman NC, Wongsiri S, Oldroyd BP (2005) Asian honeybees parasitize the future dead. *Nature* **437**, 829-829.

- Neumann P, Hepburn R (2002) Behavioural basis for social parasitism of Cape honeybees (*Apis mellifera capensis*). *Apidologie* **33**, 165-192.
- Neumann P, Moritz RFA (2002) The Cape honeybee phenomenon: the sympatric evolution of a social parasite in real time? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **52**, 271-281.
- Nogueira-Neto P (1954) Notas bionômicas sobre Meliponíneos. III. Sobre a enxameagem. *Arq. Mus. Nac.* **42**, 419-451.
- O'Connor S, Park KJ, Goulson D (2013) Worker drift and egg dumping by queens in wild *Bombus terrestris* colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **67**, 621-627.
- Oldroyd BP, Beekman M (2009) Intergenerational reproductive parasitism in a stingless bee. *Molecular Ecology* **18**, 3958-3960.
- Palmer KA, Oldroyd BP, Quezada-Euán JJG, Paxton RJ, May-Itzá WD (2002) Paternity frequency and maternity of males in some stingless bee species. *Molecular Ecology* **11**, 2107-2113.
- Paxton RJ, Ayasse M, Field J, Soro A (2002) Complex sociogenetic organization and reproductive skew in a primitively eusocial sweat bee, *Lasioglossum malachurum*, as revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* **11**, 2405-2416.
- Paxton RJ, Ruhnke H, Shah M, Bego LR, Quezada-Euán JJG, Ratnieks FLW (2001a) Social evolution in stingless bees: are the workers or is the queen in control of male production?, 104-107.
- Paxton RJ, Thoren PA, Estoup A, Tengo J (2001b) Queen-worker conflict over male production and the sex ratio in a facultatively polyandrous bumblebee, *Bombus hypnorum*: the consequences of nest usurpation. *Molecular Ecology* **10**, 2489-2498.
- Peters JM, Queller DC, Imperatriz-Fonseca VL, Roubik DW, Strassmann JE (1999) Mate number, kin selection and social conflicts in stingless bees and honeybees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **266**, 379.
- Queller DC, Strassmann JE (2002) The many selves of social insects. *Science* **296**, 311-313.
- Ratnieks F (1988) Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. *American Naturalist* **132**, 217 - 236.
- Ratnieks FLW, Foster KR, Wenseleers T (2006) Conflict resolution in insect societies. *Annual Review of Entomology* **51**, 581-608.
- Ratnieks FLW, Visscher PK (1989) Worker policing in the honeybee. *Nature* **342**, 796-797.
- Sakagami SF (1982) Stingless bees. In: *Social Insects* (ed. Hermann HR), pp. 361-423. Academic Press, London.
- Sakagami SF, Zucchi R (1963) Oviposition process in a stingless bee, *Trigona (Scaptotrigona) postica* Latreille (Hymenoptera). *Studia Entomologica* **6**, 564-581.
- Schluns H, Moritz RFA, Lattorff HMG, Koeniger G (2005) Paternity skew in seven species of honeybees (Hymenoptera: Apidae: *Apis*). *Apidologie* **36**, 201-209.
- Schneider SS, Deeby T, Gilley DC, DeGrandi-Hoffman G (2004a) Seasonal nest usurpation of European colonies by African swarms in Arizona, USA. *Insectes Sociaux* **51**, 359-364.
- Schneider SS, Hoffman GD, Smith DR (2004b) The African honey bee: Factors contributing to a successful biological invasion. *Annual Review of Entomology* **49**, 351-376.

- Silva DLN, Zucchi R, Kerr WE (1972) Biological and behavioural aspects of the reproduction in some species of *Melipona* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Animal Behaviour* **20**, 123-132.
- Sommeijer MJ, Bruijn LLM, Meeuwsen F (2003a) Reproductive behaviour of stingless bees: solitary gynes of *Melipona favosa* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini) can penetrate existing nests. *Entomologische Berichten* **63**, 31-35.
- Sommeijer MJ, Bruijn LLM, Meeuwsen F, Slaa EJ (2003b) Reproductive behaviour of stingless bees: nest departures of non-accepted gynes and nuptial flights in *Melipona favosa* (Hymenoptera: Apidae, Meliponini). *Entomologische Berichten* **63**, 7-13.
- Sommeijer MJ, Chinh TX, Meeuwsen FJAJ (1999) Behavioural data on the production of males by workers in the stingless bee *Melipona favosa* (Apidae, Meliponinae). *Insectes Sociaux* **46**, 92-93.
- Soro A, Ayasse M, Zobel MU, Paxton RJ (2009) Complex sociogenetic organization and the origin of unrelated workers in a eusocial sweat bee, *Lasioglossum malachurum*. *Insectes Sociaux* **56**, 55-63.
- Strassmann JE (2001) The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera. *Insectes Sociaux* **48**, 1-13.
- Takahashi J, Martin SJ, Ono M, Shimizu I (2010) Male production by non-natal workers in the bumblebee, *Bombus deuteronymus* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Ethology* **28**, 61-66.
- Tóth E, Queller DC, Dollin A, Strassmann JE (2004) Conflict over male parentage in stingless bees. *Insectes Sociaux* **51**, 1-11.
- Tóth E, Strassmann JE, Imperatriz-Fonseca VL, Queller DC (2003) Queens, not workers, produce the males in the stingless bee *Schwarziana quadripunctata quadripunctata*. *Animal Behaviour* **66**, 359-368.
- van Oystaeyen A, Alves DA, Oliveira RC, Nascimento DL, Nascimento FS, Billen J, Wenseleers T (2013) Seaky queens in *Melipona* bees selectively detect and infiltrate queenless colonies. *Animal Behaviour* **86**, 603-609.
- Velthuis HHW, Alves DdA, Imperatriz-Fonseca VL, Duchateau MJ (2002) Worker bees and the fate of their eggs. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society* **13**, 97-102.
- Velthuis HHW, Koedam D, Imperatriz-Fonseca VL (2005) The males of *Melipona* and other stingless bees, and their mothers. *Apidologie* **36**, 169-185.
- Wenseleers T, Alves DA, Francoy TM, Billen J, Imperatriz-Fonseca VL (2011) Intraspecific queen parasitism in a highly eusocial bee. *Biology Letters* **7**, 173-176.
- Wenseleers T, Hart AG, Ratnieks FLW, Quezada-Euan JJG (2004) Queen execution and caste conflict in the stingless bee *Melipona beecheii*. *Ethology* **110**, 725-736.
- Wenseleers T, Ratnieks FLW (2006) Comparative analysis of worker reproduction and policing in eusocial Hymenoptera supports relatedness theory. *American Naturalist* **168**, E163-E179.
- Wilson EO (1971) *The Insect Societies* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Yagound B, Blacher P, Chaméron S, Châline N (2012) Social context and reproductive potential affect worker reproductive decisions in a eusocial insect. *PloS One* **7**, e52217.



Zucchi R, Silva-Matos EV, Nogueira-Ferreira FH, Azevedo GC (1999) On the cell provisioning and oviposition process (POP) of the stingless bees - Nomenclature reappraisal and evolutionary considerations (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Sociobiology* **34**, 65-86.