

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Análise sociogenética de *Xylocopa frontalis* (Olivier) (Apidae, Xylocopini).

Amanda Costa

Monografia apresentada à Coordenação do
Curso de Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Uberlândia, para obtenção do grau de
Licenciada em Ciências Biológicas.

Uberlândia – MG

DEZEMBRO- 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Análise sociogenética de *Xylocopa frontalis* (Olivier) (Apidae, Xylocopini).

Amanda Costa

Monografia apresentada à Coordenação do
Curso de Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Uberlândia, para obtenção do grau de
Licenciada em Ciências Biológicas.

Uberlândia – MG

DEZEMBRO- 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Análise sociogenética de *Xylocopa frontalis* (Olivier) (Apidae, Xylocopini).

Amanda Costa

Orientadora: Profa. Dra. Solange Cristina Augusto

Coorientadora: Profa. Dra. Rute Magalhães Brito

Homologado pela coordenação do Curso
de Ciências Biológicas em __/__/__

Profa. Dra. Celine de Melo

Uberlândia – MG

DEZEMBRO- 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Análise sociogenética de *Xylocopa frontalis* (Olivier) (Apidae, Xylocopini).

Amanda Costa

Aprovado pela Banca Examinadora em: 06/12/2018

Nota: 7,5

Dr. Jonas Brochado Maravalhas

Dr. Wilson Frantine Silva

Profª. Dra. Solange Cristina Augusto

Uberlândia, 06 de dezembro de 2018.

COSTA, A. Análise sociogenética de *Xylocopa frontalis* (Olivier) (Apidae, Xylocopini). 2018. 18f. Monografia – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2018.

RESUMO

Espécies com comportamento primitivamente social são modelos importantes na pesquisa sobre evolução da eussocialidade. Este estudo se propôs a analisar o parentesco genético entre fêmeas associadas e a prole produzida, em ninhos de *Xylocopa frontalis*, com o objetivo de verificar se está ocorrendo dominância da reprodução por parte de uma fêmea. Nossos resultados apontam que nas associações formadas durante o reuso de ninhos de *Xylocopa frontalis* ocorre um compartilhamento da reprodução entre as fêmeas. As análises genéticas apontam prole relacionada a mais de uma fêmea. Esses resultados estão de acordo com o modelo de desvio reprodutivo, no qual as fêmeas competem pela reprodução, fenômeno já registrado em outras espécies do gênero *Xylocopa*. Esses resultados, somados a outras pesquisas moleculares e comportamentais com espécies que apresentam sistemas mais basais de comportamento social, podem promover o melhor entendimento da evolução do comportamento eussocial em insetos.

Palavras-chave: desvios reprodutivos; comportamento eussocial; abelhas.

COSTA, A. Sociogenetic analysis of *Xylocopa frontalis* (Olivier) (Apidae, Xylocopini). 2018. 18f. Monograph – Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2018.

ABSTRACT

Species with primitively social behavior are important models in the research on eusociality evolution. This study aimed to analyze the genetic kinship among associated females and the offspring produced in nests of *Xylocopa frontalis*, in order to determine if the reproductive dominance is performed by only one female. Our results showed that the nesting females share the reproduction in all nests observed. Genetic analyzes point to offspring related to more than one female. These results is supported are in agreement with the model of reproductive skew, in which females compete for reproduction, a phenomenon already registered in other species of the genus *Xylocopa*. These data, coupled with other molecular and behavioral research with species that present more basal systems of social behavior, may promote a better understanding of the evolution of eusocial behavior in insects.

Keywords: Reproductive skews; eusocial behavior; carpenter bees

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAL E MÉTODOS	5
2.1 Obtenção dos ninhos	5
2.2 Análises Genéticas	6
3. RESULTADOS	8
3.1 Ninhos e famílias coletadas	8
3.2 Análises genéticas das famílias	8
4. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	11
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	13

1. Introdução

A evolução da eussocialidade chama atenção dos biólogos desde Darwin (PRAGER, 2014). A caracterização do comportamento eussocial envolve o cuidado coletivo com a prole, a divisão reprodutiva de trabalho e a sobreposição de gerações (MICHENER 1974). Essas características não são obrigatoriamente relacionadas, por isso foram propostos diferentes níveis de socialidade: a) solitário: ausência de todos os critérios citados acima; b) subsocial: ocorrência de cuidado parental com os imaturos; c) comunal: membros da mesma geração vivem juntos, sem cooperação no cuidado com a prole; d) quasissocial: membros da mesma geração vivem juntos e cooperam no cuidado da prole; e) semissocial: como em quasissocial, mas apresentam também divisão reprodutiva de trabalho e f) eussocial, como em semissocial, porem há também a sobreposição de gerações (MICHENER, 1974)

A divisão de trabalho reprodutivo depende de uma ação altruísta por parte de algumas fêmeas, que não se reproduzem em detrimento da reprodução de outras fêmeas (KELLER; CHAPUISAT, 1999). Nos Hymenoptera, devido ao sistema haplodiploide de determinação do sexo, no qual os machos são produzidos por partenogênese e haploides, as fêmeas irmãs, quando filhas de um mesmo macho, são mais aparentadas entre si do que com seus próprios filhos, graças às relações assimétricas de parentesco genético. Um maior parentesco entre os indivíduos pode favorecer a evolução de características altruístas, conforme proposto por Hamilton (1964).

Atualmente é amplamente aceito que o estudo de espécies que apresentam níveis de organização social intermediários entre o comportamento solitário e o eussocial, tem especial importância para um melhor entendimento da evolução de comportamentos sociais, pois pode auxiliar na compreensão dos fatores ecológicos e genéticos que poderiam ter favorecido o

surgimento de padrões comportamentais mais avançados de cooperação, característicos de espécies eussociais (VELTHUIS; GERLING, 1983).

Diferentes níveis de socialidade podem ser observados em Aracnídeos (AVILÉS, 1997; SAITO, 1997) e vários grupos de insetos, como Hemiptera (STERN; FOSTER, 1997), Thysanoptera (CRESPI; MOUND, 1997), Coleoptera (HALFFTER, 1997), Lepidoptera (COSTA; PIERCE, 1997), Isoptera (SHELLMAN-REEVE, 1997) e Hymenoptera (DANFORTH, 2002). No caso de Hymenoptera, considerando que as formigas são todas eussociais, somente abelhas e vespas podem ser observadas em diversos níveis de socialidade, desde solitário até eussociais.

As abelhas apresentam cerca de 20.00 espécies descritas, distribuídas em sete famílias (DANFORTH et al., 2013). Pertencem à superfamília Apoidea juntamente com um grupo de vespas conhecido como vespas esfecóides que compreende as famílias Heterogynaidae, Ampulicidae, Crabronidae, Sphecidae (SILVEIRA; MELO; ALMEIDA, 2002). As abelhas possuem estreitas relações filogenéticas com esse grupo suportadas por dados morfológicos e moleculares que também indicam maior parentesco com Crabronidae (DANFORTH et al., 2013). Assim sendo as famílias Colletidae, Stenotritidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae e Apidae, chamadas de abelhas, são vespas vegetarianas que se especializaram em coletar néctar e pólen de angiospermas. A maioria dessas famílias é reconhecida como monofilética, por bases moleculares e morfológicas, com exceção de Melittidae (DANFORTH et al., 2013; SILVEIRA; MELO; ALMEIDA, 2002).

O gênero *Xylocopa* (Apidae, Xylocopini) apresenta mais de 700 espécies, amplamente distribuídas e com maior diversidade nos trópicos e subtropicais (GERLING et al., 1989). As espécies desse gênero geralmente apresentam hábito solitário, caracterizado pela independência das fêmeas na construção e provisionamento de seus ninhos e ausência de

cooperação nessas atividades. Embora os ninhos sejam fundados solitariamente, a ocorrência de ninhos compartilhados por mais de uma fêmea foi registrada em algumas espécies, como *Xylocopa pubescens* Spinola (HOGENDOORN; VELTHUIS, 1999; HOGENDOORN, 1996), *Xylocopa sulcatipes* Maa (STARK, 1992; STARK et al., 1990), *Xylocopa virginica* (Linnaeus) (PRAGER 2014), *Xylocopa frontalis* Olivier, *Xylocopa grisescens* Lepeletier e *Xylocopa suspecta* Moure & Camargo (CAMILLO; GAROFALO, 1989). As espécies que apresentam ninhos sociais possuem atributos como longevidade das fêmeas, reuso dos ninhos, sobreposição de gerações e tolerância à presença de coespecíficos no ninho, considerados como requisitos para a evolução da eussocialidade (MICHENER, 1974).

As espécies de *Xylocopa* mais abundantes e conhecidas no Brasil são *X. frontalis*, *X. grisescens* e *X. suspecta*. Como a maioria das espécies do gênero, essas abelhas nidificam em madeira morta, seca ou apodrecida (CAMILLO; GAROFALO, 1982), mas podem também ocupar cavidades preexistentes, como gomos de bambu e ninhos-artificiais (CAMILLO, 2003; FREITAS; DE OLIVEIRA FILHO, 2001). A formação de ninhos sociais e o seu ciclo biológico foram estudados por Camillo e Garófalo (1989). O número de indivíduos produzidos por uma única fêmea em um período de reprodução varia de 2 a 8 e seu estágio imaturo dura de 35 a 65 dias. Na fase final do ciclo biológico dessas espécies ocorre uma associação da mãe com os filhos adultos. Fêmeas e machos podem permanecer no ninho após a emergência, por um período de aproximadamente 30 dias, onde são alimentados pela mãe ou por uma das irmãs mais velha. Após este período, os machos abandonam o ninho e as fêmeas podem dispersar ou permanecer no ninho materno, reusando-o (CAMILLO; GARÓFALO, 1989).

O reuso do ninho pode proporcionar a ocorrência de associações de fêmeas de gerações diferentes (mãe-filha) ou da mesma geração (irmãs) e, conseqüentemente a divisão reprodutiva de trabalho. Esse comportamento já foi descrito para outras espécies de *Xylocopa*,

onde a fêmea assume um papel de guarda enquanto a filha realiza o provisionamento e oviposição de células (HOGENDOORN; VELTHUIS, 1993).

Por apresentarem em seu ciclo de vida comportamentos solitário e social, as abelhas do gênero *Xylocopa* se constituem em um modelo para investigar os fatores que influenciaram a evolução da eussocialidade nas abelhas. Ainda são necessários maiores esforços para se entender a divisão reprodutiva de trabalho em ninhos sociais dessas espécies, sendo o uso de marcadores moleculares uma ferramenta útil para análises do parentesco intranidal (ANDRADE et al., 2016). Camillo e Garófalo (1989) ao estudar a organização social em ninhos de *X. frontalis*, *X. grisescens* e *X. suspecta*, verificaram a ocorrência de ninhos onde apenas uma fêmea era responsável pela reprodução e a(s) outra(s) forrageava(m) e também ninhos onde mais de uma fêmea era responsável pela reprodução.

Para explicar as taxas diferenciais de reprodução entre indivíduos de um grupo, foram propostos modelos de desvios reprodutivos que vem sendo testados por pesquisadores em vários grupos sociais (FIELD et al., 1998; JAMIESON, 1997; KUTSUKAKE; NUNN, 2006). Esses modelos consideram o conflito de interesses entre os membros em obter uma maior parcela da reprodução e a influência que podem exercer na reprodução uns dos outros, por meio de coerção ou suborno.

Existem duas classes de modelos de desvios reprodutivos: transacionais e de compromisso (ou cabo-de-guerra). Os modelos transacionais os membros do grupo concedem oportunidades reprodutivas uns aos outros. Nos modelos de compromisso, não há essa concessão e os membros competem pela maior parcela da reprodução (REEVE; KELLER, 2001; TRUBENOVÁ; HAGER, 2012).

De acordo com Camillo e Garófalo (1989), durante os processos de reuso observados em ninhos de *X. frontalis*, associações matrilineais e entre irmãs podem ocorrer. Nessas

associações, embora todas as fêmeas possam se reproduzir, foi observada a ocorrência de comportamentos que correspondem aos níveis quasesocial e semisocial de organização social. Mas uma questão importante emerge desse estudo: nas associações formadas em ninhos reusados de *X. frontalis* ocorre a dominância reprodutiva por parte de uma das fêmeas, a mãe ou uma das irmãs?

Estudos com o objetivo da determinação da estrutura social apresentada em ninhos de espécie que, como *X. frontalis*, apresentam níveis de socialidade intermediários, entre o comportamento solitário e o eussocial, podem ser feitos por meio da análise do parentesco entre as fêmeas adultas que se associam e a prole produzida. Para genotipagem dos indivíduos podem ser utilizados locos microssatélites (PAXTON *et al.* 2002). Esses marcadores são geralmente neutros, constituídos de pequenas seqüências de 1 a 6 pares de bases repetidas *in tandem*, os quais têm sido descritos em todos os organismos até hoje analisados (HANCOCK, 1999).

Assim, este estudo terá como objetivo geral analisar as relações de parentesco entre as fêmeas associadas em ninhos de *X. frontalis* e a prole produzida, visando determinar se nos ninhos sociais de *X. frontalis*, ocorre dominância reprodutiva por parte de uma das fêmeas associadas ou existe um compartilhamento da reprodução.

2. Material e Métodos

2.1 - Obtenção dos ninhos

Ninhos de *Xylocopa frontalis* contendo fêmeas adultas e células de cria foram obtidos no período de janeiro a março de 2010 e outubro a novembro de 2012, em duas áreas: Campus Umuarama da Universidade Federal de Uberlândia (18°53'01"S/48°15'48"O) (02 ninhos); e uma área de cultivo de maracujá-amarelo na região de Araguari-MG (18°36'15,69"S/48°15'25,34"W) (2 ninhos). As fêmeas adultas, presentes nesses ninhos,

foram sacrificadas e mantidas em álcool absoluto e os ninhos mantidos no laboratório até a emergência da cria.

Nessas áreas existem ranchos de madeira cobertos com lona (abrigos de abelhas) (Figura 1A), onde são disponibilizados ninhos artificiais (ninhos-armadilhas). Esses ninhos são feitos de gomos de bambu fechados em uma das extremidades pelo próprio nó, os quais são encaixados em tijolos do tipo baiano, com oito furos. Fêmeas nidificantes de *X. frontalis* são frequentemente atraídas por esses ninhos-armadilha (Figura 1B), de acordo com estudos realizados na região do Triângulo Mineiro (JUNQUEIRA et al. 2012; JUNQUEIRA; & AUGUSTO (2017).

2.2- Análises genéticas

O DNA para as reações de PCR foi extraído pelo método Chelex, utilizando-se uma das pernas medianas dos indivíduos coletados.

Para a extração, o tarso foi macerado levemente em 400 µl de Chelex 10%, incubado por 30 minutos a 56 °C e depois por 5 minutos a 100 °C (adaptado de WALSH; METZGER; HIGUCHI, 1991). A solução foi centrifugada a 14.000 rpm por 3 minutos, e guardada a -20 °C. foram utilizados marcadores microssatélites para as análises de parentesco entre as fêmeas adultas e a prole. Os alelos foram amplificados usando-se os primers desenhados para *X. frontalis* (AUGUSTO et al., 2012).

As amplificações foram realizadas em volume total de 5 uL seguindo as etapas: um passo de desnaturação a 94 °C por 3 minutos, seguido de 35 ciclos a 94°C por 30 segundos, 60°C por 1 minuto, 72°C por 1 minuto e alongação a 72°C por 10 minutos (FRANCISCO et al., 2011). Os produtos foram analisados no sequenciador automático ABI 3700 (Life Technologies), os genótipos dos indivíduos foram determinados usando o software

Genemake 1.85 (SoftGenetics) e as análises de parentesco foram realizadas usando o GenAlEx 6.5

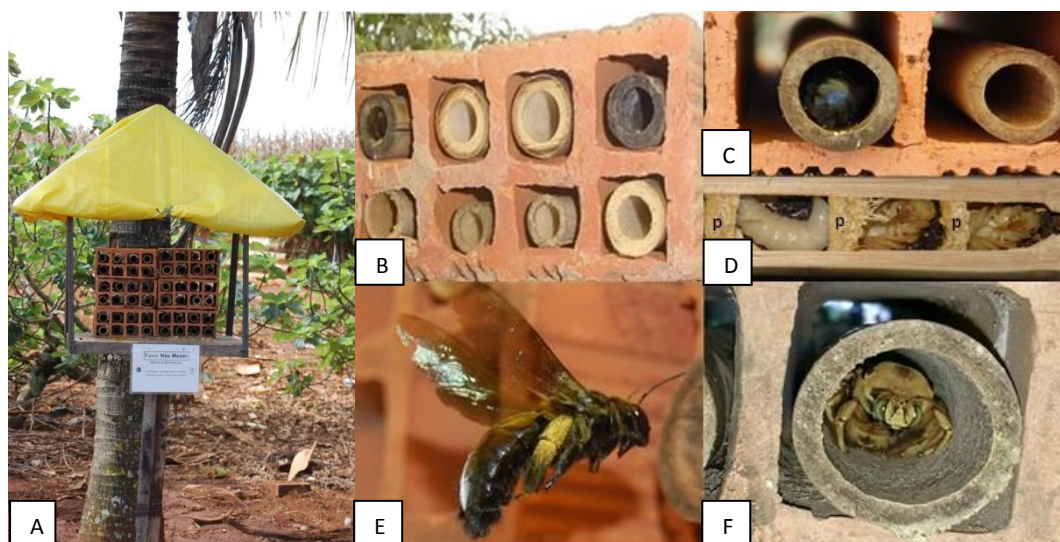


Figura 1- A – Um dos modelos de abrigo utilizados para a atração de fêmeas nidificantes de *Xylocopa frontalis*, com os ninhos-armadilha; B- Detalhes dos ninhos-armadilhas; C- Fêmea adulta no ninho; D- células de cria (p=partições da célula); E- Fêmea de *Xylocopa frontalis* chegando com pólen; F- Macho de *Xylocopa frontalis* no interior do ninho. Fotos: Junqueira & Augusto, 2018: Guia prático para criação e manejo de polinizadores do maracujá-amarelo.

Os valores usados para definir as possíveis relações de parentesco (adaptado de Queller et al. 2002) são apresentados na Tabela 1.

Tabela 1- valores usados para definir as possíveis relações de parentesco entre os indivíduos de *Xylocopa frontalis*, adaptado de Queller et al. (2002)

r (parentesco)	Possível parentesco
0, 5	Filha ou Filho da Fêmea nidificante
0, 75	Irmãs verdadeiras
0, 375	Sobrinha ou sobrinho da fêmea nidificante
0 a 1	Irmãos

4. Resultados

3.1- Ninhos e famílias coletadas

Foram analisadas quatro “famílias” de *Xylocopa frontalis*, provenientes de quatro ninhos. No total foram genotipadas cinco fêmeas que estavam em atividade, nove fêmeas e nove machos que emergiram de células presentes nos ninhos coletados (Tabela 2).

Tabela 2- Número de ninhos (N) coletados e de indivíduos de *Xylocopa frontalis* que foram genotipados.

Ninhos	Nº de fêmeas adultas	Prole/Fêmeas	Prole/Machos
N ₁	1	2	2
N ₂	2	4	2
N ₃	1	2	2
N ₄	1	1	3

3.2- Análises genéticas das famílias

No ninho 1 (Figura 1), considerando os valores de r obtidos, pode-se concluir que existiam duas fêmeas reprodutivas. A ♀₂ é mãe dos os ♂₁ e ♂₂. As ♀₁ e ♀₃ são irmãs, e possivelmente sobrinhas da ♀₂, sendo portanto, filhas de outra fêmea reprodutora irmã da ♀₂, que não estava presente no ninho estes foi coletado.

No ninho 2 (Figura 2) havia 3 pares de irmãos (♀₃ e ♀₁, ♀₂ e ♀₄ e ♂₁ e ♂₄) que não eram filhos de nenhuma das fêmeas encontradas. Assim os valores de parentesco encontrados indicam a existência de, ao menos 3 fêmeas reprodutivas.

No ninho 3 (Figura 3), pela ocorrência de 2 pares de irmãos (♂₁ e ♂₂ e ♀₁ e ♀₂), que não são filhos da ♀₃, podemos identificar a existência de outras 2 fêmeas reprodutivas que são provavelmente da mesma geração da ♀₃, segundo os valores de parentesco encontrados.

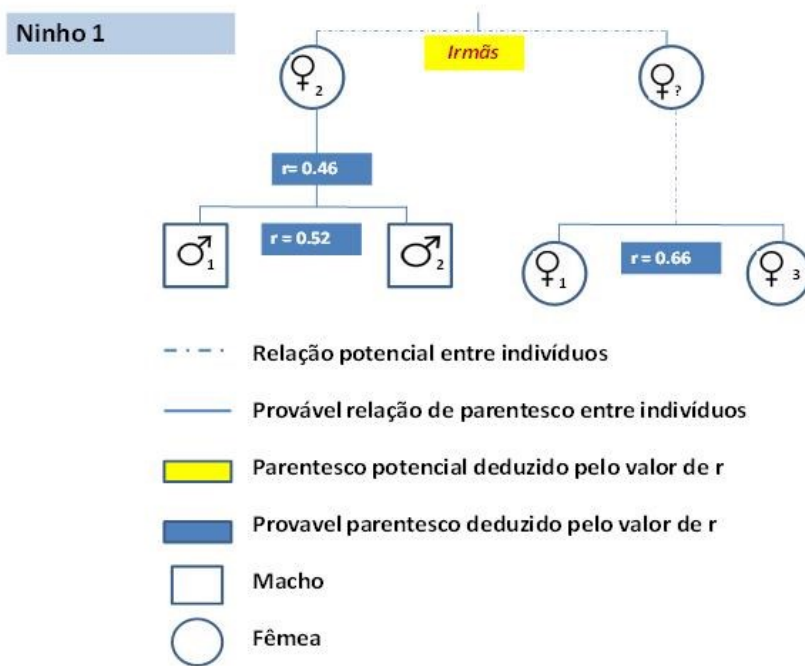


Figura 1- Relações de parentesco (r) entre os indivíduos coletados no ninho 1 de *Xylocopa frontalis*.

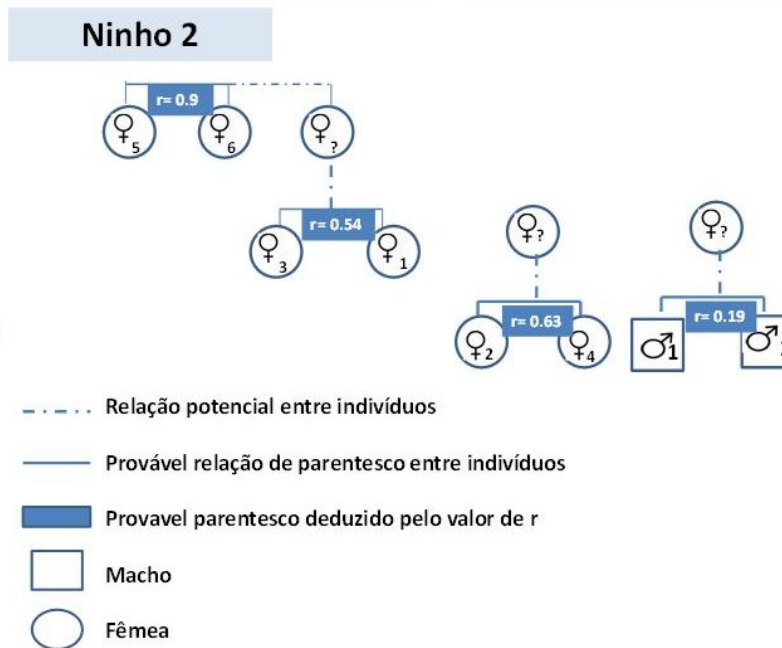


Figura 2- Relações de parentesco (r) entre os indivíduos coletados no ninho 2 de *Xylocopa frontalis*.

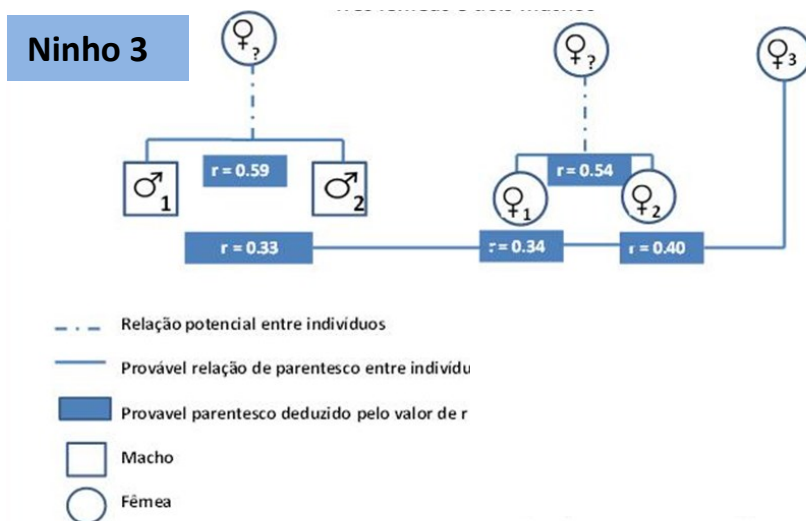


Figura 3- Relações de parentesco (r) entre os indivíduos coletados no ninho 3 de *Xylocopa frontalis*.

No ninho 4 (figura 4) os valores indicam a existência de ao menos 3 fêmeas reprodutivas. O σ_3 é filho da ♀_2 . A ♀_1 é sobrinha da ♀_2 , indicando a ocorrência de outra fêmea reprodutiva, sua irmã. E os σ_1 e σ_2 não são filhos da ♀_2 nem irmãos da ♀_1 , evidenciando a terceira fêmea reprodutiva.

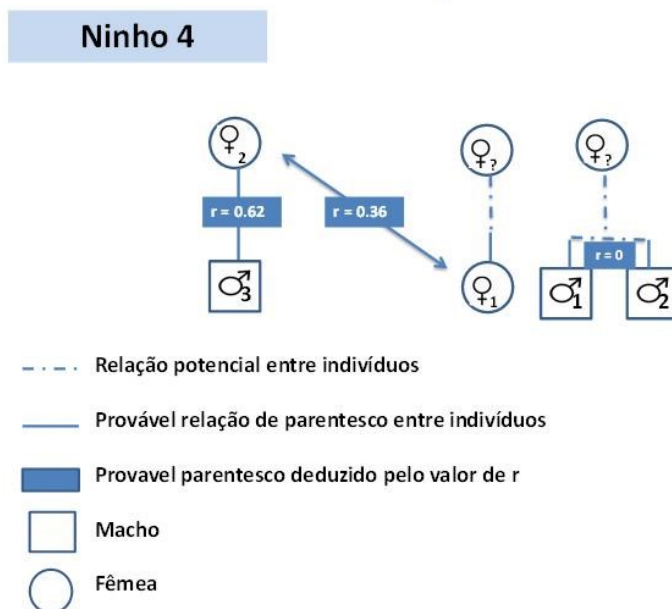


Figura 4- Relações de parentesco (r) entre os indivíduos coletados no ninho 4 de *Xylocopa frontalis*.

4. Discussão e Conclusões

Nossos resultados apontam que nas associações formadas durante o reuso de ninhos de *Xylocopa frontalis* ocorre um compartilhamento da reprodução entre as fêmeas. Nos ninhos observados as análises genéticas mostraram prole relacionada a mais de uma fêmea, ou evidentemente de mães diferentes.

Estudos sobre sistemas de organização social de espécies quase-social ou semi-social relataram a existência de uma fêmea dominante exercendo a reprodução. Gerling et al. (1989) registraram oito espécies de *Xylocopa* com dominância na reprodução por parte de uma fêmea: *X. combusta*, *X. virginica*, *X. soronina*, *X. frontalis*, *X. grisescens*, *X. sulcatipes*, *X. pubescens* e *X. suspecta*. Exemplos de sistemas com dominância por parte de uma fêmea também podem ser encontrados em ninhos de espécies primitivamente eussociais de *Euglossa* (Apidae, Euglossini), como *Euglossa cordata* (FREIRIA et al, 2017; AUGUSTO; GARÓFALO 2011) e *Euglossa fimbriata* (AUGUSTO; GARÓFALO 2009).

A forma como se estabelece essa dominância reprodutiva por parte de uma das fêmeas foi investigada para algumas espécies de *Xylocopa*. A literatura na área contém registros de competição pela reprodução, com combates, agressões e oofagia relatados para *Xylocopa pubescens*, *Xylocopa sulcatipes* e *Xylocopa virginica*. (STARK et al., 1990; HOGENDOORN; VELTHUIS, 1995). Stark et al.(1990), analisou as interações entre duas fêmeas associadas não aparentadas, em 17 ninhos de *Xylocopa sulcatipes*, verificando a ocorrência de um ciclo de repetidas oofagias entre as fêmeas (uma se comportava como forrageador e a outra como guarda do ninho) até o estabelecimento de uma divisão de trabalho estável em que uma fêmea se tornava a dominante reprodutiva e a outra, a guarda do ninho. Por outro lado, em 30 ninhos com associações matrifiliais, ou seja, entre mãe e filha(s), praticamente não havia oofagias e a mãe se tornava a reprodutiva do ninho.

Em *Euglossa cordata* e *Euglossa fimbriata*, nas associações formadas, geralmente por duas ou três fêmeas, sempre uma delas se comporta como dominante reprodutiva e guarda do ninho, enquanto as outras, filhas ou irmãs, assumem a função de subordinadas, realizando atividades de provisionamento e oviposição de células. Todas as fêmeas são fecundadas e ovipositam frequentemente, sendo a dominância reprodutiva mantida por interações agonísticas e pelo comportamento de oofagia realizado dominante nas células ovipositadas pelas subordinadas (AUGUSTO; GARÓFALO 2009; AUGUSTO; GARÓFALO 2011).

Vinson e Frankie (2000) estudaram o comportamento de nidificação em *Centris bicornuta* e registraram usurpação de ninhos, onde uma fêmea obstruía a célula construída por outra, e fazia a substituição do ovo presente por um seu, poupando assim, o trabalho de provisionamento. Este comportamento de usurpação de ninhos intraespecíficos também foi registrado em *Xylocopa sulcatipes*. A ocorrência de usurpação de ninhos pode ser uma explicação para o baixo parentesco observado entre algumas fêmeas neste trabalho (STARK, 1990).

No presente estudo, nós não obtivemos dados comportamentais e nem do histórico dos ninhos. Além disso, nem todas as fêmeas associadas foram analisadas. Contudo, a análise do parentesco genético entre as fêmeas associadas, e também entre elas e a prole produzida, nos permitiu inferir quanto ao parentesco entre as fêmeas e verificarmos ocorrência de desvios reprodutivos em ninhos de *X. frontalis*. Dos modelos de desvios propostos (REEVE; KELLER, 2001), nossos resultados apontam para a ocorrência do modelo de compromisso, onde há competição pela maior parcela da reprodução.

Na investigação da evolução do comportamento social, uma das grandes e ainda pertinentes questões é o surgimento da casta operária. Esse indivíduo que deixará de reproduzir em detrimento de suas irmãs. Uma das principais narrativas para esclarecer tal fato

leva em consideração o fitness indireto adquirido pela fêmea oriundo do sistema haplodiploide de determinação genética (HAMILTON, 1964). Porém os estudos realizados em espécies de organização social mais basal apontam resultados contrários a essa corrente, indicando que o estabelecimento de rainha e operária não foi tão altruísta e amigável assim (STARK et al., 1990; HOGENDOORN; VELTHUIS, 1995).

Assim, faz-se necessária a realização de mais pesquisas com bases moleculares e comportamentais em espécies que, como *X. frontalis*, podem fornecer informações sobre a ocorrência de desvios reprodutivos entre as fêmeas associadas em sistemas sociais mais basais, e uma melhor compreensão dos caminhos percorridos pela vida na formação dessa bem sucedida organização, a eussocialidade.

5. Referências Bibliográficas

ANDRADE, A. C. R. et al. Reproductive concessions between related and unrelated members promote eusociality in bees. **Scientific reports**, v. 6, 2016.

ARIAS, M. C; ATTEKE, C; AUGUSTO, S. C; BAILEY, J. B.; PILAR, B., BENOIT, L. B; BLATRIX, L., BORN, R., BRITO, C.; CHEN, R. M; COVARRUBIAS, H., VEGA, S., DJIÉTO-LORDON, C., DUBOIS, C., FRANCISCO, M; GARCÍA, F. O; GONÇALVES, C.; GONZÁLEZ, P. H. P.; GUTIÉRREZ-RODRÍGUEZ, C, HAMMER, C.; HERRERA M. P, ITOH, C. M., KAMIMURA, H.; KARAOGLU, H. , et al.. Permanent Genetic Resources added to Molecular Ecology Resources. **Molecular Ecology Resources**, v. 13, p. 760-762, 2013.

AVILÉS, L. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**, p. 476–498, 1997.

AUGUSTO, S. C. et al. Microsatellite loci for the carpenter bee *Xylocopa frontalis* (Apidae,

Xylocopini). **Conservation Genetics Resources**, v. 4, n. 2, p. 315–317, 2012.

CAMILLO, E. Polinização do maracujá. **Ribeirão Preto: Holos Editora**, p. 44, 2003.

CAMILLO, E.; GAROFALO, C. A. On the bionomics of *Xylocopa frontalis* (Oliver) and *Xylocopa grisescens* (Lepeletier) in southern Brazil. I. Nest construction and biological cycle. **Revista Brasileira de Biologia**, 1982.

CAMILLO, E.; GAROFALO, C. A. Social Organization in reactivated nests of three species of *Xylocopa* (Hymenoptera, Anthophoridae) in southeastern Brasil. **Insectes Sociaux**, v. 36, n. 2, p. 92–105, 1989.

COSTA, J. T.; PIERCE, N. E. Social evolution in the Lepidoptera: ecological context and communication in larval societies. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**, p. 407–442, 1997.

CRESPI, B. J.; MOUND, L. A. Ecology and evolution of social behavior among Australian gall thrips and their allies. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**, p. 166–180, 1997.

DANFORTH, B. N. Evolution of sociality in a primitively eusocial lineage of bees. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 1, p. 286–290, 2002.

DANFORTH, B. N. et al. The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. **Annual review of Entomology**, v. 58, p. 57–78, 2013.

FIELD, J. et al. Social and genetic structure of paper wasp cofoundress associations: tests of reproductive skew models. **The American Naturalist**, v. 151, n. 6, p. 545–563, 1998.

FRANCISCO, F. O. et al. Isolation and characterization of 15 microsatellite loci in the stingless bee *Plebeia remota* (Apidae: Meliponini). **Conservation Genetics Resources**, v. 3,

n. 3, p. 417–419, 2011.

FREIRIA, Gabriele Antico et al. O desvio reprodutivo se correlaciona positivamente com o parentesco genético e o sistema de acasalamento? *Euglossa cordata* (Hymenoptera, Apidae, Euglossini) como estudo de caso. 2015.

FREITAS, B. M.; DE OLIVEIRA FILHO, J. H. **Criação racional de mamangavas: para polinização em áreas agrícolas.** [s.l.] Banco do Nordeste Fortaleza, 2001.

GERLING, D.; VELTHUIS, H. H. W.; HEFETZ, A. Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. **Annual Review of Entomology**, v. 34, n. 1, p. 163-190, 1989.

HALFFTER, G. 11• Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**, p. 237, 1997.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior. **Journal of Theoretical Biology**, v. 1, p. 1–16, 1964.

HANCOCK J.M. Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms. “In” *Microsatellites: Evolution and Applications* (eds. D.B. GOLDSTEIN E C. SCHLÖTTERER), pp. 1-9, Oxford University Press, New York, 1999.

HOGENDOORN, K. Socio-economics of brood destruction during supersedure in the carpenter bee *Xylocopa pubescens*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 9, n. 6, p. 931–952, 1 nov. 1996.

HOGENDOORN, K.; VELTHUIS, H. H. W. The sociality of *Xylocopa pubescens*: does a helper really help? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 32, n. 4, p. 247–257, 1993.

HOGENDOORN, K.; VELTHUIS, H. H. W. Task allocation and reproductive skew in social mass provisioning carpenter bees in relation to age and size. **Insectes Sociaux**, v. 46, n. 3, p.

198–207, 1999.

JAMIESON, I. G. Testing reproductive skew models in a communally breeding bird, the pukeko, *Porphyrio porphyrio*. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 264, n. 1380, p. 335–340, 1997.

KELLER, L.; CHAPUISAT, M. Cooperation among Selfish Individuals in Insect Societies. **BioScience**, v. 49, n. 11, p. 899–909, 1 nov. 1999.

KUTSUKAKE, N.; NUNN, C. L. Comparative tests of reproductive skew in male primates: the roles of demographic factors and incomplete control. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 60, n. 5, p. 695–706, 2006.

MICHENER, C. D. **The social behavior of the bees: a comparative study**. [s.l.] Harvard University Press, 1974. v. 73

MOILANEN, A.; SUNDSTROEM, L.; PEDERSEN, J. S. MATESOFT: a program for deducing parental genotypes and estimating mating system statistics in haplodiploid species. **Molecular Ecology Notes**, v. 4, n. 4, p. 795–797, 2004.

PAXTON, R. J.; THOREN, P. A.; GYLLENSTRAND, N. Microsatellite DNA analysis reveals low diploid male production in a communal bee with inbreeding. **Biological Journal of the Linnean Society** 69, 483-502. 2002.

PRAGER, S. M. Comparison of social and solitary nesting carpenter bees in sympatry reveals no advantage to social nesting. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 113, n. 4, p. 998–1010, 2014.

REEVE, H. K.; KELLER, L. Tests of reproductive-skew models in social insects. **Annual review of entomology**, v. 46, n. 1, p. 347–385, 2001.

SAITO, Y. 21'Sociality and kin selection in Acari. **The evolution of social behavior in**

insects and arachnids, p. 443, 1997.

SHELLMAN-REEVE, J. S. The spectrum of eusociality in termites. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**, p. 52–93, 1997.

SILVEIRA, F. A.; MELO, G. A. R.; ALMEIDA, E. A. B. **Abelhas brasileiras: sistemática e identificação**. [s.l.] Fernando A. Silveira Belo Horizonte (MG, Brazil), 2002.

STARK, R. E. Intraspecific nest usurpation in the large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* Maa (Apoidea: Anthophoridae). In: **International Congress-IUSSI. 11th International Congress-IUSSI**. 1990.

STARK, R. E. et al. Reproductive competition involving oophagy in the socially nesting bee *Xylocopa sulcatipes*. **Naturwissenschaften**, v. 77, n. 1, p. 38–40, 1990.

STARK, R. E. Cooperative Nesting in the Multivoltine Large Carpenter Bee *Xylocopa sulcatipes* Maa (Apoidea: Anthophoridae): Do Helpers Gain or Lose to Solitary Females? **Ethology**, v. 91, n. 4, p. 301–310, 1992.

STERN, D. L.; FOSTER, W. A. The evolution of sociality in aphids: a clone's-eye view. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge University Press, Cambridge, p. 150–165, 1997.

TRUBENOVÁ, B.; HAGER, R. Reproductive skew theory. **eLS**, 2012.

VELTHUIS, H. H. W.; GERLING, D. At the brink of sociality: Interactions between adults of the carpenter bee *Xylocopa pubescens spinola*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 12, n. 3, p. 209–214, 1983.

VINSON, S. Bradleigh; FRANKIE, Gordon W. Nest selection, usurpation, and a function for the nest entrance plug of *Centris bicornuta* (Hymenoptera: Apidae). **Annals of the**

Entomological Society of America, v. 93, n. 2, p. 254-260, 2000.

WALSH, P. S.; METZGER, D. A.; HIGUCHI, R. Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. **Biotechniques**, v. 10, n. 4, p. 506–513, 1991.

WILSON, E. O. The insect societies. **The insect societies.**, 1971