

## MELHORAMENTO GENÉTICO EM ABELHAS. II. TEORIA E AVALIAÇÃO DE ALGUNS MÉTODOS DE SELEÇÃO

(Bee Breeding. II. Theory and Evaluation of Some Selection Methods)

Roland Vencovsky<sup>1</sup> and Warwick Estevam Kerr<sup>2</sup>

### ABSTRACT

Four methods of honey bee selection, both *Apis mellifera* and stingless bees (meliponids), were studied. Expected progress was calculated, variance components were analyzed and heritability estimated. The methods proposed, with examples assuming heritability coefficients to be  $h_1^2 = 0.40$  and  $h_2^2 = 0.60$ , are: 1) for meliponid populations: replacement of poor queens with good ones (measured by colony performance). Poor queens are eliminated and virgin queens daughters of good queens fly and begin egg laying. If 25% of the queens from the worst colonies are replaced with 25% of the queens from the best colonies, the expected progress per generation is 15%. 2) For *Apis* populations: 25% of the queens from the worst hives should be replaced with virgin queens grafted from the best hives. The expected progress is 20% per generation. 3) Same as method 1), with additional drone selection by placing drone combs in 25% of the best hives. If 50% of these drones enter the cloud that fertilizes the virgin queens, the expected progress will be 30%. 4) When drones are placed in 25% of the best colonies and then succeed in forming 50% of the drone population, the progress will be 10% per generation.

<sup>1</sup> Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo – EMBRAPA, Rodovia MG-424, Km 45, Caixa Postal 151, 35700 Sete Lagoas, MG, Brasil.

<sup>2</sup> Departamento de Biologia, Universidade Federal do Maranhão, Largo dos Amores, 21, 65000 São Luís, MA, Brasil.

## INTRODUÇÃO

Dando seguimento à publicação anterior (Kerr and Vencovsky, 1982) apreciar-se-ão aqui alguns métodos de seleção que podem ser usados para *Apis mellifera* e para meliponídeos em geral. Os meliponídeos que vêm sendo selecionados para produção de que se tem conhecimento são a *Melipona quadrifasciata*, por Sommer (1981) no Paraná, e *Melipona compressipes fasciculata*, por Kerr no Maranhão.

Serão desconsiderados completamente os métodos que implicam em linhas puras e formação de rainhas e operárias híbridas devido ao grande perigo de uma brusca baixa de alelos  $X^O$ . Por isso, pretende-se apresentar e analisar aqui alguns métodos que parecem eficientes.

Serão estudadas as conseqüências teóricas de métodos de seleção em que se seleciona 1) por meio de introdução das melhores rainhas; 2) pela introdução, nas piores colônias, de rainhas virgens selecionadas, selecionando-se ou não machos das melhores colônias e 3) praticando-se seleção apenas nos machos.

## MODELOS E PARÂMETROS

### *Componentes da variância*

Para um estudo dessa natureza é preciso definir um modelo descritivo do rendimento da produção de mel das colmeias. Sendo esse rendimento, num dado período de tempo, fruto da atuação de N operárias, filhas de uma rainha acasalada com M zangões, como *Apis mellifera*, de modo que em média de cada acasalamento resultarão D operárias, tal que  $N = MD$ , pode-se definir

$$y_{ijk} = u + a_i + r_i + z_{ij} + g_{ijk} + e_{ijk}$$

como sendo a contribuição dada pela operária k, filha do zangão j, que foi acasalado com a rainha da colméia i, à produção de mel dessa colmeia.

Nesse modelo,  $a_i$  é o efeito do ambiente específico à colmeia i que afeta todos os seus habitantes;  $r_i$  é o efeito genético inerente à rainha i, transmitido a todos os seus descendentes;  $z_{ij}$  o efeito genético do zangão j manifestado nos seus descendentes,  $g_{ijk}$  o efeito genético específico do genótipo da operária k e  $e_{ijk}$  o efeito do microambiente presente nessa operária. Para um conjunto de C colmeias  $i = 1, 2, \dots, C$ . Em cada colmeia também  $j = 1, 2, \dots, M$ , e  $k = 1, 2, \dots, D$ , nesse modelo.

A produção acumulada de mel dessas MD operárias será, na colmeia  $i$ ,

$$\sum_{jk} y_{ijk} = MDu + MDa_i + MDr_i + D \sum_j z_{ij} + \sum_{jk} g_{ijk} + \sum_{jk} e_{ijk}, \text{ ou}$$

$$y_{i..} = MDu + MDa_i + MDr_i + Dz_{i.} + g_{i..} + e_{i..}$$

Tomando como base uma população de colmeias em que se praticará a seleção, a variância da produção acumulada de mel entre colmeias será

$$\sigma^2 (y_{i..}) = M^2 D^2 \sigma_a^2 + M^2 D^2 \sigma_r^2 + MD^2 \sigma_z^2 + MD \sigma_g^2 + MD \sigma_c^2$$

Esse modelo foi apresentado para demonstrar os componentes mínimos esperados para a produção de uma colmeia e da variância fenotípica dessa produção. Como não se pode exercer controle sobre a contribuição de cada operária e nem sobre a paternidade delas, é preciso definir um modelo operacional que seja suficiente para se chegar às expressões do efeito esperado dos diferentes métodos de seleção propostos. Desse modo pode-se simplificar o modelo apresentado escrevendo-se:

$$y_{i..} = y_i = n + f_i + m_i + d_i$$

em que

$$n_i = MDu$$

$$f_i = MDr_i ; m_i = D \sum_j z_{ij}$$

$d_i$  = somatório dos demais efeitos constantes da expressão de  $y_{i..}$  dada anteriormente.

Com esse modelo operacional, pode-se definir o coeficiente de herdabilidade

$$h_1^2 = \frac{\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_d^2}$$

relativo à produção de mel e que considera apenas as diferenças genéticas maternas entre as colmeias.

Pode-se definir outro coeficiente de herdabilidade em que também são consideradas as diferenças paternas entre as colmeias, ou seja

$$h_2^2 = \frac{\sigma_f^2 + \sigma_m^2}{\sigma_f^2 + \sigma_m^2 + \sigma_d^2}$$

Estes coeficientes foram definidos em função dos processos de seleção a que se relacionam, conforme sugerido por Hanson (1963). Os dois coeficientes de herdabilidade definidos têm utilidade para se determinar o progresso esperado na seleção. Conforme será visto, um ou outro entra na expressão do progresso, dependendo do processo seletivo adotado.

Os parâmetros apresentados também se prestam para se poder quantificar a variabilidade genética existente na produção de mel e se entender quanto dessa variabilidade é explorada na seleção. Importante, para isso, é a estrutura familiar das colmeias bem como a relação de parentesco que caracteriza um método de seleção. Em *Apis mellifera* uma colmeia é tipicamente um conjunto misto de progênies de operárias irmãs germanas e meias irmãs, já que a rainha é uma só e existem vários zangões. Colmeias assim são pois, em si mesmas, testes de progênies em que se avalia, através da produtividade, o valor genético aditivo da rainha. Por isso também, as diferenças genéticas maternas avaliadas por  $\sigma_f^2$ , entre colmeias de *Apis*, equivalem a  $\sigma_{MI}^2 = (1/4) \sigma_A^2$  ignorando-se as variâncias epistáticas, ou seja, correspondem à variância genética entre famílias de meias irmãs ( $\sigma_{MI}^2$ ). No caso de *Melipona*, em que a rainha se acasala com um só zangão, ou seja,  $M = 1$  no modelo, cada colmeia é uma família de operárias irmãs germanas, e as diferenças genéticas entre essas colmeias corresponde à variância genética entre esse tipo de famílias (IG), ou seja

$$\sigma_{IG}^2 = \sigma_f^2 + \sigma_m^2$$

Para expressar essa variação, em termos de componentes genéticos, é preciso lembrar que os machos são haplóides, ao contrário das operárias e da rainha. Sendo haplóide, o conjunto gamético de um macho é comparável ao de um indivíduo diplóide completamente endógamo, com coeficiente de endogamia  $F_m = 1$ . Assim, temos:

$$\sigma_{IG}^2 = \sigma_f^2 + \sigma_m^2 = \frac{1}{4} (2 + F_m) \sigma_A^2 + \frac{1}{4} (1 + F_m) \sigma_D^2 = \frac{3}{4} \sigma_A^2 + \frac{1}{2} \sigma_D^2$$

(Cockerham, 1963) desprezando-se as variâncias epistáticas. Convém lembrar que nessas definições de  $\sigma_f^2$  e  $\sigma_m^2$ , em *Apis* e *Melipona*, considerou-se como dado de referência a produção total de mel das colmeias, produzido por todas as operárias. Desse modo, as variâncias genéticas aditiva e dominante,  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$ , também se referem a esses totais de produção, e são definidas para esse caráter apenas para o sexo diplóide das espécies.

*Médias*

Para os efeitos desse trabalho pode-se supor que as observações de produção de mel,  $y_i$ , seguem uma distribuição normal. No processo de seleção, normalmente uma proporção  $p$  de colmeias, de um grupo de  $N$ , é selecionada pela sua superioridade. Se essas colmeias de alta produtividade produzem, em média  $\bar{y}_a$  e as inferiores  $\bar{y}_b$  então a média das  $N$  colmeias em estudo, antes da seleção será:

$$\bar{y} = \frac{\sum y_i}{N} = p\bar{y}_a + (1 - p)\bar{y}_b$$

Se a seleção for de tal modo que, após completada, se consegue um incremento em  $\bar{y}_b$ , por exemplo, tal que  $\bar{y}_b$  passe a  $\bar{y}'_b$ , pode-se escrever que

$$\bar{y}'_b = \bar{y}_b + G_b$$

sendo  $G_b$  o progresso esperado com a seleção.

Assim sendo, o conjunto todo das  $N$  colmeias após a seleção passará a produzir mais mel, com média  $\bar{y}'$ . Evidentemente

$$\begin{aligned}\bar{y}' &= p\bar{y}_a + (1 - p)(\bar{y}_b + G_b) \\ &= \bar{y} + (1 - p)G_b\end{aligned}$$

Nesse caso pressupõe-se que o grupo de colmeias superiores permanece inalterado, havendo melhoramento só no grupo de inferiores.

Para os casos em que a seleção modifica também a produtividade das colmeias superiores, a média esperada após a seleção será:

$$y' = \bar{y} + pG_a + (1 - p)G_b$$

Usando-se a simbologia exposta, a expressão do progresso esperado  $G_a$ , por exemplo, é

$$G_a = (\bar{y}_a - \bar{y}) \frac{\text{cov}(y, y')}{\sigma_y^2}, \text{ em que } ds = (\bar{y}_a - \bar{y})$$

é o diferencial de seleção e  $\text{cov}(y, y')$  é a covariância genética entre a produção de mel das colmeias antes da seleção ( $y$ ) e após a seleção ( $y'$ ).

Em alguns métodos de seleção pode-se supor que se altera a constituição genética de uma proporção  $p$  de colmeias inferiores e ao mesmo tempo a de uma mesma proporção  $p$  de colmeias superiores, ficando inalteradas  $N(1 - 2p)$  colmeias cuja produtividade situa-se em torno da média. Nesse caso a média após a seleção será:

$$\bar{y}' = \bar{y} + p(G_a + G_b)$$

## MÉTODOS DE SELEÇÃO. Progresso esperado

Serão apresentados quatro métodos de seleção, aplicáveis às populações que estão em estudo no Brasil.

### 1. Em populações de meliponídeos

São as populações em que as fêmeas (rainhas) são fecundadas por um só macho. Propõe-se um primeiro método em que fêmeas em franca atividade são selecionadas com base na melhor produtividade de suas colmeias. Essas são introduzidas nas colmeias inferiores, das quais as rainhas são previamente retiradas e mortas. Continuando a postura, essas rainhas superiores reporão as operárias nas suas novas colmeias. Nas colmeias de produção superior uma fêmea virgem é feita rainha, que se acasala com zangão vindo ao acaso da população.

Nesse caso haverá modificações genéticas nos grupos a e b anteriormente definidos, permanecendo intactas as colmeias de produtividade ao redor da média. Assim:

$$\bar{y}' = \bar{y} + p (G_a + G_b)$$

Pela relação de parentesco entre as novas rainhas e as anteriormente existentes em a e b, obtem-se que

$$G_a = ds \frac{(3/8) \sigma_A^2}{\sigma_f^2} = ds \left(\frac{3}{2}\right) h_1^2$$

$$G_b = ds \cdot h_2^2 \quad e$$

$$\bar{y}' = \bar{y} + p \cdot ds \cdot \left[ \frac{3}{2} h_1^2 + h_2^2 \right] \text{ para } 0 < p \leq 1/2$$

Como usual,  $ds_a$  pode ser estimado a partir de  $ds_a = i \sigma_y$  sendo  $i$  o diferencial de seleção expresso em unidades do desvio padrão fenotípico.

### 2. Em populações de *Apis mellifera*, usando-se rainhas de colmeias selecionadas

Nestes casos, a rainha é fecundada por muitos machos. Propõe-se um método seletivo em que se identifica uma proporção  $p$  de colmeias superiores. Essas ficam inalteradas na sua estrutura, e delas se retiram larvas de fêmeas que serão enxertadas e transformadas em rainhas virgens e introduzidas nas

$N(1 - p)$  colmeias inferiores para substituir as rainhas lá existentes, previamente eliminadas. Supõe-se que as fêmeas virgens são acasaladas com quaisquer machos.

Nesse caso, a nova média de produção do apiário, após a seleção, terá o valor esperado:

$$\bar{y}' = \bar{y} + ds \cdot \left[ p + \frac{1}{2}(1 - p) h_1^2 \right], \text{ para } 0 < p < 1$$

Claro que  $ds = 0$  para  $p = 1$ .

3. Em populações de *Apis mellifera* usando-se rainhas e machos de colmeias selecionadas.

Um outro método pode ser aplicado, em que se faz a substituição das rainhas das piores colmeias como no método 2, há pouco descrito. Além disso, no entanto, introduzem-se nas colmeias superiores quadros de zangões que irão “enriquecer” o conjunto de zangões que irão fecundar as rainhas virgens. Se essa modificação adicional, provocada na população de zangões for tal que, após praticada, o conjunto de zangões do apiário tiver uma proporção  $q$  de novos zangões, descendentes das melhores colmeias e uma proporção  $1 - q$  de zangões não afetados pela seleção (provindos de todas as colmeias inicialmente existentes), teremos:

$$\bar{y}' = \bar{y} + ds \left[ p + \frac{1}{2}(1 - p) h_1^2 + q h_1^2 \right] \quad 0 < p < 1$$

4. Em populações de *Apis mellifera*, usando-se apenas a produção de machos nas colmeias selecionadas.

Como método alternativo pode-se propor outro em que não se substitui rainha alguma das colmeias, mas apenas se introduzem quadros de zangões das colmeias melhores, como no método 3. Nesse caso:

$$\bar{y}' = \bar{y} + ds \left[ p + q h_1^2 \right] \quad 0 < p < 1$$

### DISCUSSÃO

Para se avaliar o potencial dos métodos de seleção propostos é necessário um conhecimento da magnitude dos valores dos parâmetros constituintes dos progressos esperados. Visto que, em nossas condições, não existem

ainda dados suficientes, serão empregados valores razoáveis dos parâmetros para se obter informações a respeito do provável efeito da seleção, sobre a produção de mel.

Tal avaliação pode ser feita a partir do quociente  $100 \cdot (\bar{y}'/\bar{y})$  que mede a produção esperada depois de completada a seleção, se a produção inicial, antes da seleção, for tomada como 100.

1. No caso de *Melipona* o quociente  $\bar{y}'/\bar{y}$  equivale a

$$\frac{\bar{y}'}{\bar{y}} = 1 + \frac{ds}{\bar{y}} p \left[ \frac{3}{2} h_1^2 + h_2^2 \right]$$

Supondo-se uma seleção de 25% das melhores colmeias ( $p = 0,25$ ) e que essas produzem 50% mais do que a média do apiário, ou seja,  $\frac{\bar{y}_a}{\bar{y}} = 1,50$  tem-se que  $\frac{ds}{\bar{y}} = \frac{\bar{y}_a - \bar{y}}{\bar{y}} = 0,50$ . Supondo-se ainda que  $h_1^2 = 0,40$  e  $h_2^2 = 0,60$ , obtem-se  $100 \frac{\bar{y}'}{\bar{y}} = 115$ , significando que o apiário deverá produzir, após a seleção, 15% mais do que inicialmente.

O sucesso da seleção vai depender em muito, evidentemente, dos valores de  $h_1^2$  e  $h_2^2$ , ou seja, das herdabilidades do caráter em questão, numa dada população de colmeias. Influirá muito também o quanto as colmeias melhores superam a média geral de produção.

Os valores 0,40 e 0,60 escolhidos podem ser considerados altos se comparados com outros equivalentes relativos a caracteres poligênicos de outras espécies. Convém lembrar, no entanto, que esses coeficientes, no caso, foram definidos para produções acumuladas de famílias, ou colmeias, e não para manifestações individuais do caráter, como usualmente é feito para caracteres poligênicos em animais de modo geral. Além disso, pretende-se, nesse momento, apenas ilustrar a metodologia.

Merece atenção o coeficiente  $h_2^2$ . Assim, se em condições reais se puder garantir que os dados de produção das colmeias superiores realmente refletem o potencial genético de cada casal, sem desvios genéticos ou de ambientes; ainda, se se puder garantir que, introduzindo-se uma rainha selecionada fecundada numa colmeia inferior, esta última passe a produzir tanto quanto aquela de onde ela foi tirada, então  $h_2^2 = 1$ . Não se sabe se isso poderá ocorrer, mas em caso afirmativo, tem-se como resultado um sucesso maior na seleção, com  $100 \cdot \frac{\bar{y}'}{\bar{y}} = 120$ , o que equivale a um progresso esperado de 20% na produção.

2. Para *Apis mellifera* foram propostos três esquemas de seleção. O de nº 2 baseia-se na seleção e substituição somente das rainhas. Considerando-se os mesmos valores dos parâmetros usados no exemplo anterior, obtem-se o seguinte progresso esperado relativo:

$$\frac{\bar{y}'}{\bar{y}} = 1,20$$

Cabe observar que esse valor é idêntico ao esperado para *Melipona* quando  $h_2^2 = 1,00$ . Já que esta última condição pode não ser atingida, é válido concluir que o método proposto para *Apis*, aqui considerado, deve ser mais eficiente que o de *Melipona* pela simples razão de não envolver a retirada de rainhas de colmeias superiores para serem colocadas nas inferiores.

O método 3 é um aprimoramento do de número 2, pois estipula uma seleção também de zangões, além do melhoramento por meio das rainhas. Assim, se a troca de quadros de zangões for tal que, no final, 50% de zangões da área onde está o apiário, forem originados das colmeias superiores, obtem-se o seguinte progresso esperado, mantidos os demais valores:

$$100 \cdot \frac{\bar{y}'}{\bar{y}} = 120 + 10 = 130$$

Os 10% adicionais obtidos, no caso, são devidos à contribuição de zangões selecionados. Percebe-se que essa seleção do lado masculino não é desprezível, principalmente se for possível uma produção ponderável de quadros de zangões. Na prática sabe-se que tal substituição pode chegar até a 90% ( $q = 0,90\%$ ).

O último método proposto aplica-se quando o apicultor ainda não domina a técnica de produção e introdução de rainhas e por isso recomenda apenas a substituição de zangões. Nesse caso, o efeito da seleção pode ser bastante eficiente, conforme já discutido.

Para avaliar o potencial desses métodos, em condições reais, deve-se dispor de estimativas dos parâmetros envolvidos. Essas podem ser obtidas com técnicas apropriadas que requerem, sobretudo, a formação de colmeias com controle de genealogia. Ou seja, em que se criam colmeias num esquema determinado de parentesco, assim como é feito usualmente para estimar parâmetros genéticos em animais domesticados, e estas são pesadas no início e fim de um período de secreção nectarífera.

Na prática de seleção deve-se ainda atentar para a intensidade do processo seletivo. Não se pode, em outras palavras, reformar apiários com base em menos de 200 colmeias selecionadas pois, assim, pode-se incorrer no período da redução do número de alelos  $X^0$  que poderiam ser mantidos e,

consequentemente, iriam acarretar uma esterilidade no apiário devido à formação de machos diplóides (Kerr e Vencovsky, 1982.).

### AGRADECIMENTOS

Este trabalho recebeu auxílio do CNPq e da EMBRAPA.

### RESUMO

Apresentam-se quatro métodos para se proceder à seleção visando mais alta produção de mel em abelhas (tanto *Apis mellifera* como meliponídeos), calcula-se o progresso esperado em cada um, analisam-se os componentes de variância e definem-se os coeficientes de herdabilidade. Os métodos propostos são os seguintes, exemplificados supondo-se coeficientes de herdabilidade  $h_1^2 = 0,40$  e  $h_2^2 = 0,60$ : 1) Em populações de meliponídeos – substituir as rainhas das piores colônias pelas melhores rainhas; as rainhas virgens das melhores colmeias voarão, se acasalarão e iniciarão postura. Supondo-se substituição das 25% piores pelas 25% melhores, obtém-se um aumento de 15% por geração; 2) Em populações de *Apis* – substituir 25% das rainhas das piores colmeias por rainhas virgens provenientes das 25% melhores. O aumento esperado, nas condições expostas, é de 20% por geração; 3) É igual ao número 2, porém colocando-se quadro de zangões em 25% das melhores colmeias. Se a substituição, por esses machos selecionados, na nuvem de machos que fecundam as rainhas do apiário for 50%, então o progresso esperado será de 30%; 4) Quando 25% das melhores colônias recebem quadros de zangões, e se estes alcançarem 50% da população de zangões o progresso será de 10% por geração.

### BIBLIOGRAFIA

- Cokerham, C.C. (1963). Estimation of genetic variances. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding* (Hanson, W.D. and Robinson, H.F., eds.) National Academy of Sciences, Washington, pp. 53-94.
- Hanson, W.O. (1973). Heritability. In: *Statistical Genetics and Plant Breeding* (Hanson, W.D. and Robinson, H.F., eds.) National Academy of Sciences, Washington, pp. 125-140.
- Kerr, W.E. e Vencovsky, R. (1982). Melhoramento genético em abelhas. I. Efeito do número de colônias sobre o melhoramento. *Rev. Brasil. Genet.* V: 279-285.
- Sommer, P. (1981). Observações sobre enxames naturais de *Melipona quadrifasciata* que ocupam colmeias vazias de *Apis mellifera*. *Ciência e Cultura* 33: 701-702.

(Recebido em 29 de junho de 1982)