



Ocorrência de Partenogênese Facultativa em Moscas do Gênero *Drosophila*: Uma Revisão Sistemática

Occurrence of Facultative Parthenogenesis in Flies of the Genus Drosophila: A Systematic Review

Jenifer Eduarda Luterek

Universidade Federal da Fronteira Sul – UFFS (campus Erechim), Laboratório de Ecologia e Conservação.
<https://orcid.org/0009-0002-0833-6820>

Ellen Cristina Brönstrup

Universidade Federal da Fronteira Sul – UFFS (campus Erechim). <https://orcid.org/0009-0000-0944-0780>

Stefany Vendrusculo Savedra

Universidade Federal da Fronteira Sul – UFFS (campus Erechim)

Erick da Silva

Universidade Federal da Fronteira Sul – UFFS (campus Erechim)

Nathalia dos Santos Leal

Universidade Federal da Fronteira Sul – UFFS (campus Erechim). <https://orcid.org/0009-0001-2626-283X>

Yugo Lima-Melo

Universidade Federal da Fronteira Sul-Campus Erechim; Universidade Federal do Ceará. <https://orcid.org/0000-0002-6082-7267>

Resumo: A partenogênese é uma das formas mais comuns de reprodução assexuada encontradas na natureza, permitindo que fêmeas produzam proles sem a contribuição do material genético paterno. Nesta revisão sistemática, foram analisados 12 artigos que investigam a ocorrência de partenogênese facultativa em moscas do gênero *Drosophila*. A identificação inicial dos estudos foi realizada no Google Scholar, utilizando as palavras-chave “facultative parthenogenesis” e “*Drosophila*”, resultando em 428 registros. Após remoção de duplicatas e aplicação dos critérios de elegibilidade por meio do software Rayyan, 12 estudos atenderam aos critérios de inclusão e foram analisados integralmente. A revisão aborda aspectos de biologia comportamental e as bases genéticas envolvidas na partenogênese, evidenciando a complexidade do processo e a variabilidade gerada a partir de mutações cromossômicas, além de discutir os desafios e potenciais adaptações associados à transição da reprodução sexuada para a assexuada em diferentes espécies do gênero. Os resultados indicam a necessidade de estudos adicionais para elucidar os mecanismos moleculares, comportamentais e citológicos que regulam a partenogênese facultativa em *Drosophila*, bem como suas implicações evolutivas.

Palavras-chave: Diptera; reprodução alternativa; reprodução assexuada; proles partenogenéticas; *Drosophilidae*.

Abstract: Parthenogenesis is one of the most common forms of asexual reproduction found in nature, allowing females to produce offspring without paternal genetic contribution. This systematic review analyzed 12 articles investigating the occurrence of facultative parthenogenesis in flies of the genus *Drosophila*. The initial identification of studies was performed on Google Scholar using the keywords “facultative parthenogenesis” and “*Drosophila*”, yielding 428 records. After duplicate removal and application of eligibility criteria via Rayyan software, 12 studies met the inclusion criteria and were fully analyzed. The review

addresses aspects of behavioral biology and the genetic bases involved in parthenogenesis, highlighting the complexity of the process and the variability arising from chromosomal mutations, as well as discussing the challenges and potential adaptations associated with the transition from sexual to asexual reproduction in different species of the genus. The results indicate the need for additional studies to elucidate the molecular, behavioral, and cytological mechanisms regulating facultative parthenogenesis in *Drosophila*, along with its evolutionary implications.

Keywords: Diptera; alternative reproduction; asexual reproduction; parthenogenetic offspring; Drosophilidae.

INTRODUÇÃO

A partenogênese é uma forma de reprodução assexuada amplamente distribuída na natureza, na qual fêmeas geram descendentes sem a necessidade de fecundação de um macho (Carson, 1967). Esse fenômeno foi observado pela primeira vez em pulgões por Charles Bonnet na década de 1740 (Lynch, 1984), enquanto os mecanismos que desencadeiam a partenogênese foram discutidos pela primeira vez mais de 200 anos depois por White (1945) e Suomalainen (1950), que os categorizaram em automixia e apomixia. A apomixia refere-se às reproduções que geram uma prole geneticamente idêntica à dos genitores, enquanto a automixia produz descendentes geneticamente diferentes dos pais, sendo este o caso das drosófilas (Stalker, 1954).

Durante a automixia, a diploidia é mantida por diferentes mecanismos: duplicação do genoma antes ou após a meiose; pulando determinadas fases da meiose, ou até mesmo através da fusão de dois produtos haploides. Os estudos que visam compreender a ocorrência de partenogênese, em geral, desconsideram a forma sexuada de reprodução, focando-se em entender em qual estágio a meiose é alterada ou omitida. São reconhecidos três genes relacionados à ocorrência de partenogênese em drosófilas: *desat2*, *Myc* e *polo* (Sperling *et al.*, 2023).

Atualmente, 40 espécies de *Drosophila* registradas mostraram capacidade de ao menos iniciar o desenvolvimento partenogenético, embora apenas poucas delas realizem com sucesso o desenvolvimento embrionário completo, não sendo capazes de originar moscas adultas. Isso se deve à complexidade do processo partenogenético, uma vez que essa forma de reprodução requer que o ovo compense as contribuições no genoma influenciadas pelo pai, que fornece, em uma reprodução sexuada típica, um complemento genético haploide, essencial para a formação dos centrossomos. Sendo assim, é possível observar que o estágio partenogenético facultativo é geralmente relacionado com uma alta taxa de abortos e falhas no desenvolvimento do embrião. Entretanto, as razões moleculares para essa falha ainda são desconhecidas. A única espécie do gênero partenogenética obrigatória, *Drosophila mungebeirai*, em contrapartida, possui suas populações naturais exclusivamente compostas por fêmeas (Markow, 2013; Hirai, Inoue e Matsuda, 2022; Eisman e Kaufman, 2007). Já a partenogênese facultativa ocorre em diversas espécies de animais que passam por reprodução sexual e em

drosófilas tipicamente se apresenta na forma de tycho-parthenogênese, uma forma de reprodução partenogenética ocasional ou mesmo acidental em espécies com baixa taxa de eclosão dos ovos, produzidos por fêmeas virgens (Chang et al., 2014).

O presente trabalho apresenta uma revisão sistemática sobre a ocorrência de partenogênese facultativa no gênero *Drosophila*. Primeiramente, visa-se revisar a literatura científica existente sobre o tema, incluindo a compilação e análise crítica de estudos experimentais e teóricos, permitindo a construção de um panorama completo das informações disponíveis. Além disso, o estudo buscará descrever os mecanismos biológicos subjacentes à partenogênese em *Drosophila*, destacando os processos genéticos, fisiológicos e moleculares envolvidos nessa forma de reprodução. Ao investigar essas bases biológicas, espera-se elucidar como a partenogênese ocorre e quais fatores a influenciam, avaliando os métodos experimentais e as abordagens utilizadas nos estudos de partenogênese em *Drosophila*. Assim, busca-se identificar possíveis lacunas de conhecimento, sugerindo novos questionamentos para pesquisas futuras.

METODOLOGIA

Palavras-Chave, Base de Dados e Estratégia de Triagem de Títulos

A presente revisão sistemática foi conduzida de acordo com um protocolo metodológico definido previamente pelos autores. As etapas incluíram: definição da pergunta norteadora, escolha das bases de dados, construção das estratégias de busca, triagem de títulos e resumos, seleção final dos estudos, extração de dados e avaliação da qualidade metodológica dos artigos incluídos.

Inicialmente, foi definida a pergunta norteadora que guiaria toda a revisão, bem como os termos de busca mais adequados para identificar estudos relevantes sobre o tema. Para isso, foram levantadas diversas palavras relacionadas ao fenômeno da partenogênese em *Drosophila* e selecionados os descritores considerados mais representativos do tema. As palavras-chave escolhidas foram: “*facultative parthenogenesis*” e “*Drosophila*”. Além disso, a revisão foi conduzida com base na seguinte questão orientadora: “Quais evidências experimentais, genéticas e comportamentais descrevem a ocorrência de partenogênese facultativa em espécies do gênero *Drosophila*?“.

As buscas bibliográficas foram realizadas durante o primeiro semestre de 2024 tendo como estratégia de busca a utilização do Google Scholar (Google Acadêmico) como ferramenta primária de identificação de registros, dada sua ampla cobertura multidisciplinar e capacidade de recuperar artigos publicados em diferentes plataformas editoriais. Embora o Google Scholar não permita controle avançado da estratégia de busca, sua abrangência garantiu a identificação de estudos publicados em periódicos relevantes.

Todos os artigos incluídos foram posteriormente verificados em suas fontes editoriais originais, garantindo que apenas trabalhos revisados por pares fossem mantidos. Os estudos selecionados estavam distribuídos entre os seguintes periódicos: Genetics, BioOne, Taylor e Francis, PLOS ONE, Current Biology, Lab Animal e Heredity.

Para a triagem dos estudos, foi utilizado o software Rayyan, uma ferramenta desenvolvida principalmente para otimizar o desenvolvimento de revisões sistemáticas (Ouzzani *et al.*, 2016). Os revisores realizaram independentemente a seleção de títulos e resumos, aplicando os critérios de inclusão e exclusão previamente estabelecidos. O Rayyan permitiu o cego mútuo entre os avaliadores e auxiliou na identificação de conflitos, que foram posteriormente resolvidos por consenso. A plataforma foi empregada apenas como suporte ao processo de seleção, garantindo organização, transparência e reproduzibilidade das etapas da revisão.

Critérios de Elegibilidade

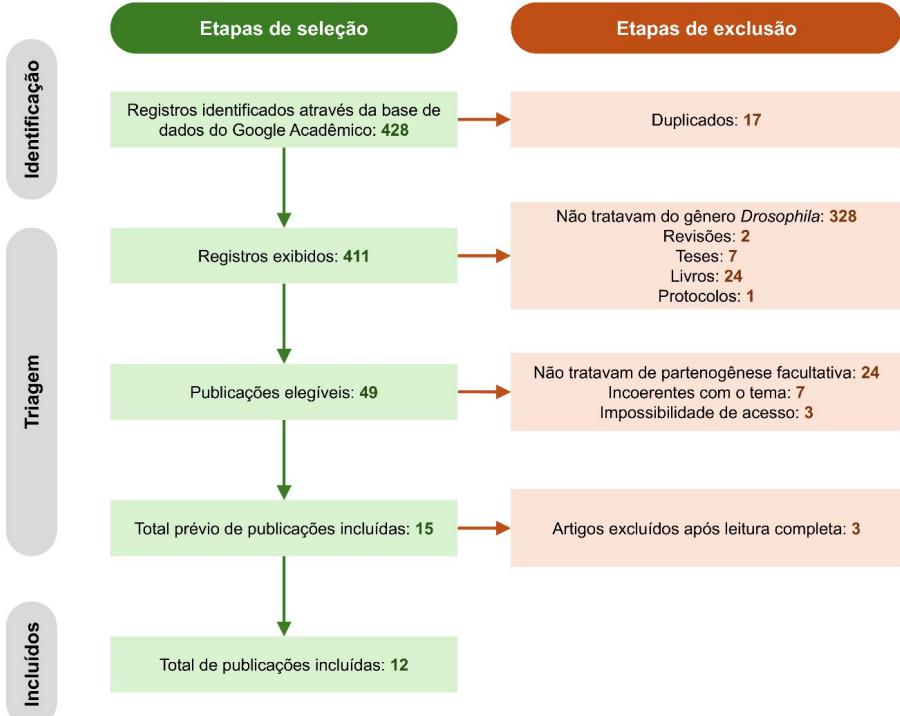
Foram incluídos artigos que investigassem partenogênese facultativa em espécies de *Drosophila* a partir de dados empíricos observacionais, experimentais, fisiológicos, genéticos ou citológicos, que tivessem sido publicados em revistas científicas revisadas por pares, com texto completo acessível e disponível em inglês, português ou espanhol. Sendo assim, foram excluídos artigos de revisão, livros, teses, dissertações e capítulos, além de estudos sobre partenogênese obrigatória, partenogênese em outros táxons ou reprodução assexuada não facultativa. Artigos sem dados originais ou que mencionassem partenogênese apenas de forma tangencial, sem abordar mecanismos ou evidências empíricas, também foram excluídos.

RESULTADOS

O processo de seleção dos artigos foi representado por um fluxograma modelo PRISMA (figura 1). Na etapa de identificação, utilizando as palavras-chave “*facultative parthenogenesis*” e “*Drosophila*”, foram encontrados 428 registros no Google Acadêmico durante o primeiro semestre de 2024. Em seguida, a plataforma Rayyan foi utilizada para organização inicial dos resultados, permitindo identificar e remover 17 registros duplicados, totalizando 411 estudos únicos. Durante a triagem de títulos e resumos, foram aplicados os critérios de elegibilidade previamente definidos. Dos 411 registros, 2 eram revisões, 7 eram teses, 24 eram livros, 1 era protocolo e 328 não tinham o gênero *Drosophila* como foco principal. Esses 362 estudos foram excluídos, restando 49 artigos para avaliação por resumo. Após a leitura dos resumos, foi constatado que 24 artigos não abordavam partenogênese facultativa, 7 abordavam outros temas, embora mencionassem partenogênese em *Drosophila* de forma tangencial, e 3 dos artigos estavam indisponíveis para acesso. Assim, 34 estudos foram excluídos, resultando em 15 artigos para leitura completa.

A avaliação integral dos textos permitiu excluir ainda 3 estudos, por tratarem a partenogênese facultativa apenas de maneira superficial, sem constituir foco central de investigação. Dessa forma, 12 artigos atenderam integralmente aos critérios de inclusão e compuseram a amostra final desta revisão sistemática.

Figura 1 – Fluxograma ilustrativo.

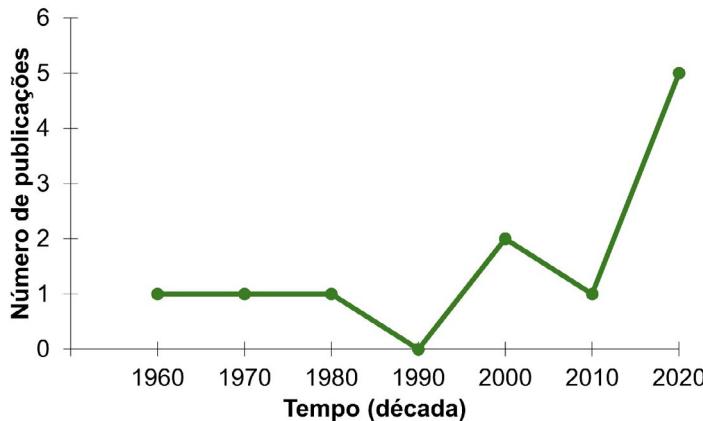


Fonte: Autoria própria.

Os 12 artigos selecionados referentes à ocorrência de partenogênese facultativa no gênero *Drosophila*, foram compilados na tabela 1. Obedecendo os critérios da metodologia adotada, o trabalho mais antigo foi publicado em 1967 e o mais recente em 2024. Isso mostra a relevância do assunto e a necessidade de prosseguir estudando-o, visto que, embora ele seja abordado há décadas, ainda existem diversas lacunas no entendimento da partenogênese facultativa. Observou-se ainda que houve um intervalo de tempo notável entre as publicações de cada trabalho, especialmente se considerarmos o trabalho de Fuyama (1986) seguido por Kramer e Templeton (2001), havendo um hiato de 15 anos entre as pesquisas, como detalhado na figura 2. Em contrapartida, mais de 40% dos trabalhos abordados nessa revisão foram publicados nos últimos dois anos, sugerindo que este é um tema vigente e atual na comunidade científica.

Tabela 1 – Trabalhos abordados na revisão.

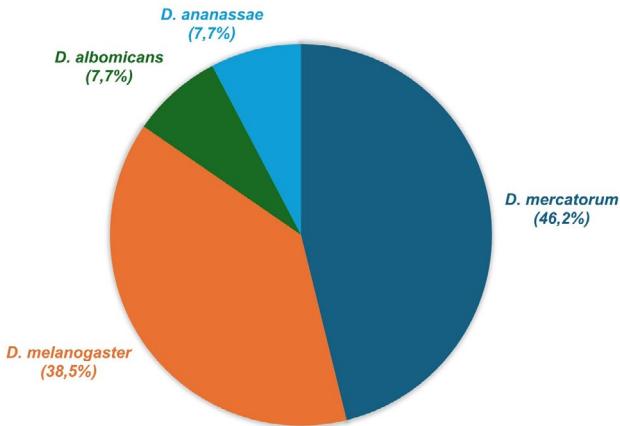
Autor(es)	Espécie estudada	Ano de publicação
Carson	<i>D. mercatorum</i>	1967
Ikeda & Carson	<i>D. mercatorum</i>	1973
Fuyama	<i>D. melanogaster</i>	1986
Kramer & Templeton	<i>D. mercatorum</i>	2001
Eisman & Kaufman	<i>D. mercatorum</i>	2007
Chang et al.	<i>D. albomicans</i>	2014
Sperling et al.	<i>D. mercatorum / D. melanogaster</i>	2023
Hirai, Inoue & Matsuda	<i>D. ananassae</i>	2023
Thomalla & Wolfner	<i>D. mercatorum & D. melanogaster</i>	2023
Ferreira	<i>D. melanogaster</i>	2023
Sperling & Glover	<i>D. mercatorum / D. melanogaster</i>	2024

Fonte: Autoria própria.**Figura 2 – Número de publicações por década considerando os trabalhos abordados nesta revisão.****Fonte:** Autoria própria.

Os trabalhos previamente publicados tratam majoritariamente das espécies *D. mercatorum* e *D. melanogaster*, enquanto as espécies *D. albomicans* e *D. ananassae* são mencionadas apenas em um estudo individualmente. Os dados evidenciam que *D. mercatorum* responde por mais da metade dos relatos de partenogênese facultativa no gênero considerando os estudos levantados, sugerindo que esta espécie é o principal modelo natural desse fenômeno e concentra a maior parte das observações disponíveis na literatura. A participação expressiva de *D. melanogaster* mostra que, embora não seja naturalmente partenogenética, passou a ocupar papel relevante após a identificação e manipulação de genes associados

à partenogênese na espécie, o que permitiu induzir esse tipo de reprodução em linhagens de laboratório (Ferreira, 2023). Já os registros de *D. ananassae* e *D. albomicans*, em proporções muito menores, sugerem que a partenogênese facultativa permanece um traço raro e esparsamente distribuído entre as demais espécies de *Drosophila*, reforçando a necessidade de mais estudos comparativos para compreender a evolução e a manutenção desse modo reprodutivo no grupo.

Figura 3 – Espécies do gênero *Drosophila* estudadas nos artigos selecionados nesta revisão.



Fonte: Autoria própria.

DISCUSSÃO

O autor pioneiro quanto aos estudos sobre partenogênese facultativa em drosófilas foi Carson (1967), enquanto fatores mais específicos quanto a esse processo foram descritos, em particular o fator da aneuploidia, apenas 57 anos depois, a partir da publicação do artigo de Sperling e Glover (2024), intitulado “*Aneuploidy during development in facultative parthenogenetic Drosophila*”. Os trabalhos analisados abrangem, essencialmente, dois principais fatores da reprodução partenogenética em drosófilas: a biologia comportamental dos insetos e as bases genéticas que interferem nesse processo. Ambos os fatores serão aprofundados nas seções a seguir.

A Biologia Comportamental por Trás da Escolha pela Reprodução Assexuada

O estudo realizado por Carson (1967) foi o primeiro a buscar compreender os fatores que influenciam as moscas do gênero *Drosophila* a iniciarem a reprodução partenogenética. Seu experimento visava a criação de uma linhagem de *D. mercatorum* exclusivamente partenogenética. Para tal, foram isoladas

fêmeas virgens, selecionadas aleatoriamente, sem a presença de um macho, cuja reprodução resultou em uma primeira geração formada por 89 fêmeas advindas de ovos não fertilizados. Destas, 52 foram selecionadas e novamente estimuladas a realizar a reprodução assexuada, visto a ausência de machos. Tal linhagem sobreviveu por sete meses, com 14 gerações originadas a partir da reprodução assexuada. A pesquisa também contou com um segundo experimento em que as cepas eram selecionadas de modo que alternassem entre a reprodução unissexual e bissexual, resultando em um aumento de 50 vezes na taxa de partenogênese após cerca de um ano e dez ciclos de seleção (Carson, 1967). Em decorrência dos dados apresentados, pode-se concluir que drosófilas usualmente optam pela reprodução assexuada, ao serem expostos à ausência, ou até mesmo a um número limitado de machos, e através da partenogênese conseguem manter o crescimento populacional por certo período antes de apresentarem complicações.

Além disso, em populações naturais de *D. mercatorum* foi possível observar uma clara relação entre densidade populacional e taxas de partenogênese. Em áreas com densidades populacionais mais baixas, a taxa de partenogênese era significativamente maior, mesmo em populações muito próximas geograficamente. Tais dados sugerem que o ambiente e sua disponibilidade de recursos, bem como a competição intraespecífica, podem influenciar na prevalência da reprodução partenogenética, refletindo a flexibilidade evolutiva dos mecanismos reprodutivos de *Drosophila* em resposta a fatores ecológicos (Kramer e Templeton, 2001).

Nesse sentido, a partenogênese pode permitir maior sucesso reprodutivo ao gerar descendentes de maneira mais rápida do que a reprodução sexuada, caso o ambiente seja favorável. Outro ponto positivo é a colonização de novos ambientes, visto que, sem a necessidade da presença de parceiros sexuais, os organismos podem se estabelecer mais rapidamente em áreas recém-colonizadas. Em alguns casos, a partenogênese pode até mesmo ser uma estratégia adaptativa para reduzir o risco de predação, justamente por permitir uma rápida expansão populacional. A reprodução assexuada ainda permite que os organismos possam se proliferar em ambientes extremos, como em regiões áridas ou de alta altitude, por possibilitar a geração de proles sem a dependência de condições adequadas para tal (Kramer e Templeton, 2001).

Populações partenogenéticas também apresentaram uma grande variabilidade intra-individual, ocasionada por diversos fatores, o que lhes garante uma capacidade de adaptação, sendo este o possível fator que ocasiona o aumento na seleção da partenogênese facultativa ao longo de gerações, bem como a pressão ambiental pela escolha da reprodução assexuada (Sperling et al., 2023).

As Bases Genéticas da Partenogênese Facultativa no Gênero *Drosophila*

Conforme anteriormente citado, o artigo “Aneuploidy during development in facultative parthenogenetic *Drosophila*” (Sperling e Glover, 2024) foi o primeiro trabalho a realizar a caracterização da incidência de aneuploidia, ou seja, alterações

cromossômicas numéricas caracterizadas por aumento ou diminuição de um tipo de cromossomo, a partir da análise de cérebros larvais de *Drosophila mercatorum*, facultativamente partenogenética, comparados aos de *D. melanogaster* modificada geneticamente. O trabalho demonstra que há um aumento significativo nos níveis de aneuploidia no tecido cerebral da prole proveniente da partenogênese em comparação aos indivíduos derivados da reprodução sexual. Tal fenômeno pode introduzir variações genéticas em populações partenogenéticas, algo que pode ser tanto benéfico quanto prejudicial, dependendo dos cromossomos afetados e da extensão da aneuploidia.

Neste caso, os descendentes partenogenéticos apresentaram maior variabilidade genética intra-individual do que seus equivalentes frutos de reprodução sexual. Além disso, foi constatada uma variação marcante na aneuploidia em indivíduos de uma mesma linhagem, considerando descendentes partenogenéticos e aqueles sexualmente reproduzidos, algo que desafia a suposição de que proles partenogenéticas sejam réplicas genéticas idênticas a suas mães, visto que a aneuploidia resultou em variação genética significativa nas proles partenogenéticas. Além disso, os indivíduos parecem apresentar perda preferencial de certos cromossomos e ausência de efeitos prejudiciais aparentes no tecido cerebral. Assim, é provável que drosófilas partenogenéticas facultativas possuam mecanismos para tolerar e compensar a aneuploidia. Os resultados da experimentação reforçam a ideia dessa adaptação, visto que a cepa completamente partenogenética exibiu 8,7% de células com aneuploidia, enquanto a cepa com maior nível de partenogênese facultativa mostrou apenas 2,8% de aneuploidia (Sperling e Glover, 2024).

A variabilidade genética encontrada entre a prole partenogenética deve-se ao processo de automixia, além da presença de um genoma heterogêneo observado nos tecidos somáticos de drosófilas facultativamente partenogenéticas, ou seja, os indivíduos possuem variações genéticas, como mutações, arranjos cromossômicos e polimorfismos genéticos, dentro de um mesmo organismo ou população. A alta variabilidade genética intra-individual nas cepas partenogenéticas demonstra a grande capacidade de adaptação e evolução do gênero *Drosophila* (Sperling e Glover, 2024). Outra grande descoberta descrita neste trabalho e realizada através das tecnologias ascendentes da engenharia genética foi a identificação da combinação de genes específica de *D. mercatorum* que ocasiona a partenogênese, envolvendo aumento na expressão dos proto-oncogenes Myc e da proteína quinase mitótica Polo, juntamente com uma diminuição na expressão do gene metabólico Desat2. Tal combinação foi bem-sucedida para indução de partenogênese em *D. melanogaster*, resultando principalmente em indivíduos triploides (Sperling e Glover, 2024). No entanto, é importante destacar que embora a indução da partenogênese tenha sido bem-sucedida, ainda existem diversos desafios e consequências associadas a esse processo, além da própria aneuploidia, que precisam ser compreendidos, bem como os índices de sobrevivência e desenvolvimento dos descendentes da reprodução assexuada induzida.

Mesmo em *D. mercatorum*, naturalmente partenogenética facultativa, a transição do desenvolvimento sexual para assexual apresenta desafios e falhas de

desenvolvimento, visto que tal processo é limitado pela restauração da diploidia, bem como pela formação de centros funcionais. A falha em uma dessas etapas é o suficiente para que o embrião não seja capaz de se desenvolver, sendo este um dos principais fatores para a baixa taxa de sucesso da partenogênese em *Drosophila*, considerando a baixa probabilidade de um único centríolo funcional capturar dois núcleos haploides para formar um zigoto diploide na ausência do material genético doado pelo macho durante a fertilização (Eisman e Kaufman, 2007). No caso de *D. melanogaster*, a diploidia parece ser restaurada por meio da fusão de dois núcleos não irmãos dos quatro pronúcleos advindos da segunda divisão da meiótica (Fuyama, 1986). Além disso, a reprodução partenogenética só é iniciada a partir da desregulação da mitose, com a inativação de elementos reguladores que são necessários para que o animal se desenvolva corretamente, tornando o processo ainda mais sujeito a falhas como divisões celulares desorganizadas, erros de segregação de DNA e geração de núcleos não diploides em embriões precoces (Eisman e Kaufman 2007; Sperling *et al.*, 2023).

Entre outros fatores, a reprodução sexuada se diferencia da partenogenética em relação à formação dos centros de organização de microtúbulos, considerando que em linhagens sexuais é possível observar uma clara formação de um áster espermático no centro do ovo, ao lado do núcleo espermático, enquanto que, em ovos não fertilizados de linhagem partenogenética os ásteres emergem dos centros dos microtúbulos, desempenhando um papel distinto nas primeiras divisões dos embriões em relação à progressão mitótica e à organização dos fusos mitóticos (Hirai, Inoue e Matsuda, 2023). Tais contrastes indicam a existência de adaptações celulares específicas relacionadas à partenogênese.

Os microtúbulos desempenham um papel fundamental na partenogênese, especialmente no processo da formação e organização dos fusos mitóticos durante a divisão celular, participando ativamente da separação cromossômica, o que garante que cada célula receba a quantidade adequada de material genético, algo essencial em embriões partenogenéticos, onde não há contribuição do material genético paterno. A organização adequada do fuso mitótico, bem como da divisão celular, é necessária para evitar erros cromossômicos que podem levar a aneuploidia (Hirai, Inoue e Matsuda, 2023). Portanto, a formação dos centros de organização dos microtúbulos durante a partenogênese demonstra ser um mecanismo chave para a viabilidade da reprodução assexuada facultativa em certas espécies.

Avanços, Limitações e Lacunas no Conhecimento Sobre Partenogênese Facultativa em *Drosophila*

Os resultados sugerem a enorme complexidade do processo de reprodução partenogenética facultativa, bem como as diversas lacunas de conhecimento existentes em relação ao tema. Por exemplo, a relação entre o início da partenogênese e a desregulação mitótica, que apesar de acreditar-se ser ponto chave para o início da partenogênese, ainda é uma incógnita paradoxal. Isso ocorre porque, como já abordado anteriormente, esse processo garante que a reprodução

assexuada possa ocorrer, mas em muitos casos impossibilita o desenvolvimento completo do embrião (Hirai, Inoue e Matsuda, 2023; Sperling e Glover, 2024).

Há também uma escassez de estudos abrangendo os fatores comportamentais e a influência ambiental no comportamento reprodutivo partenogenético destes animais, enquanto as bases genéticas desse fenômeno são abrangidas com uma considerável complexidade, possuindo trabalhos atuais e extremamente pertinentes. Além disso, mostra-se válido ressaltar que as atuais pesquisas a respeito da ocorrência de partenogênese facultativa em *Drosophila* baseiam-se quase que exclusivamente em apenas duas espécies, *D. mercatorum* e *D. melanogaster*, sendo que fatores como a formação dos centros de organização dos microtúbulos, essenciais para manutenção do organismo formado a partir de ovos não fertilizados, é pontuado apenas quando trata-se de *D. ananassae* (Hirai, Inoue e Matsuda, 2023).

A formação dos centros de organização provou ser um fator de grande importância para impedir a ocorrência de aneuploidia. Entretanto, a ocorrência da aneuploidia em drosófilas foi caracterizada apenas recentemente e seus dados são referentes apenas a *D. mercatorum* e *D. melanogaster* (Hirai, Inoue e Matsuda, 2023; Sperling e Glover, 2024). O próprio estudo sobre a caracterização da aneuploidia em drosófilas foi um avanço importante para compreensão da ocorrência de partenogênese facultativa, considerando a descoberta de que esse é um fator que contribui significativamente para variabilidade genética dos indivíduos frutos de reprodução assexuada, desafiando a ideia anterior de que um organismo impaternado é necessariamente idêntico à mãe. Ademais, através dessa mesma pesquisa é descrito pela primeira vez um conjunto de genes capaz de induzir a partenogênese em uma espécie de reprodução sexual.

Outra descoberta recente mostrou que indivíduos partenogenéticos parecem apresentar perda preferencial de certos cromossomos em caso de aneuploidia, evitando efeitos prejudiciais. Entretanto, os mecanismos envolvidos na tolerância à aneuploidia ainda são desconhecidos, tornando-se relevante a busca por aprofundamento quanto à ocorrência desse fenômeno (Sperling e Glover, 2024).

Em suma, a reprodução partenogenética facultativa mostra ser um processo de grande complexidade, a respeito do qual ainda existem diversas lacunas de conhecimento, ainda que as pesquisas nesse âmbito tenham avançado consideravelmente nos últimos anos, principalmente quanto aos fatores genéticos que desencadeiam e limitam sua ocorrência. Sendo assim, existem diversas possibilidades para trabalhos abordando o tema, bem como entende-se progressivamente mais a importância de compreender esse processo reprodutivo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente revisão sistemática permitiu consolidar o conhecimento disponível sobre a ocorrência de partenogênese facultativa em espécies do gênero *Drosophila*, evidenciando que esse fenômeno, embora documentado desde a década de 1960,

permanece como um tema complexo e ainda pouco compreendido em diversos de seus aspectos biológicos. A análise dos 12 estudos selecionados demonstra que a partenogênese facultativa não se configura como uma estratégia reprodutiva amplamente disseminada no gênero, mas sim como um traço raro, concentrado principalmente em *Drosophila mercatorum* e, em menor medida, em *Drosophila melanogaster*, esta última sobretudo em contextos experimentais.

Os resultados indicam que a partenogênese facultativa está associada a uma combinação de fatores comportamentais, genéticos e citológicos, que atuam de forma integrada. Aspectos ecológicos, como densidade populacional e disponibilidade de parceiros sexuais, parecem influenciar o início da reprodução assexuada, sugerindo que esse modo reprodutivo pode representar uma resposta adaptativa a condições ambientais específicas. No entanto, tal estratégia apresenta limitações claras, especialmente relacionadas à baixa taxa de sucesso no desenvolvimento embrionário e à elevada incidência de falhas citogenéticas.

Do ponto de vista genético, os avanços recentes demonstram que a partenogênese facultativa em *Drosophila* está associada a processos de automixia, desregulação mitótica e ocorrência de aneuploidia, os quais contribuem para uma variabilidade genética interindividual maior do que a anteriormente pressuposta para organismos partenogenéticos. A identificação de combinações gênicas específicas capazes de induzir partenogênese em espécies de reprodução sexual representa um marco relevante, ao mesmo tempo em que levanta novas questões sobre os custos evolutivos, a estabilidade genômica e a viabilidade a longo prazo das linhagens resultantes.

Apesar dos progressos observados nos últimos anos, esta revisão evidencia lacunas importantes no conhecimento, sobretudo no que se refere à tolerância à aneuploidia, aos mecanismos celulares que permitem a formação funcional dos centros de organização dos microtúbulos e à escassez de estudos comparativos envolvendo um número mais amplo de espécies do gênero. A concentração da literatura em poucos modelos limita a compreensão do valor evolutivo e da distribuição filogenética da partenogênese facultativa em *Drosophila*.

Dessa forma, conclui-se que a partenogênese facultativa em *Drosophila* constitui um fenômeno biologicamente relevante, porém ainda insuficientemente explorado, cujo entendimento demanda abordagens integrativas que combinem genética, biologia celular, ecologia e comportamento. Investigações futuras que ampliem o escopo taxonômico, utilizem ferramentas moleculares avançadas e explorem contextos naturais poderão contribuir de maneira significativa para elucidar os mecanismos, limitações e implicações evolutivas desse modo reprodutivo alternativo.

REFERÊNCIAS

- CARSON, H. L. **Selection for parthenogenesis in *Drosophila mercatorum*.** Genetics, v. 55, n. 1, p. 157-171, 1967. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/55.1.157>

- EISMAN, R. C.; KAUFMAN, T. C. **Cytological investigation of the mechanism of parthenogenesis in *Drosophila mercatorum*.** Fly, v. 1, n. 6, p. 317-329, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.4161/fly.5408>
- FERREIRA, J. **Engineering *Drosophila melanogaster* into facultative parthenogenesis.** Lab Animal, v. 52, n. 9, p. 199, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41684-023-01244-8>
- FUYAMA, Y. **Genetics of parthenogenesis in *Drosophila melanogaster*. II. Characterization of a gynogenetically reproducing strain.** Genetics, v. 114, n. 2, p. 495-509, 1986. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/114.2.495>
- HIRAI, K.; INOUE, Y. H.; MATSUDA, M. **Mitotic progression and dual spindle formation caused by spindle association of de novo-formed microtubule-organizing centers in parthenogenetic embryos of *Drosophila ananassae*.** Genetics, v. 223, n. 2, iyac178, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/iyac178>
- IKEDA, H.; CARSON, H. L. **Selection for mating reluctance in females of a diploid parthenogenetic strain of *Drosophila mercatorum*.** Genetics, v. 75, n. 3, p. 541-555, 1973. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/75.3.541>
- KRAMER, M. G.; TEMPLETON, A. R. **Life-history changes that accompany the transition from sexual to parthenogenetic reproduction in *Drosophila mercatorum*.** Evolution, v. 55, n. 4, p. 748-761, 2001. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00811.x>
- LYNCH, M. **Destabilizing hybridization, general-purpose genotypes and geographic parthenogenesis.** The Quarterly Review of Biology, v. 59, n. 3, p. 257-290, 1984. Disponível em: <https://doi.org/10.1086/413902>
- MARKOW, T. A. **Parents without partners: *Drosophila* as a model for understanding the mechanisms and evolution of parthenogenesis.** G3: Genes|Genomes|Genetics, v. 3, n. 4, p. 757-762, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1534/g3.112.005421>
- OUZZANI, M.; HAMMADY, H.; FEDOROWICZ, Z.; FEDOROWICZ, Z.; ELMAGARMID, A. **Rayyan—a web and mobile app for systematic reviews.** Systematic Reviews, v. 5, n. 210, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s13643-016-0384-4>
- CHANG, C-C.; TING C-T.; CHANG, C-H.; FANG, S.; CHANG, H-Y. **The persistence of facultative parthenogenesis in *Drosophila albomicans*.** PLOS One, v. 9, n. 11, e113275, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113275>
- THOMALLA, J. M.; WOLFNER, M. F. **Reproductive biology: a genetic recipe for parthenogenesis.** Current Biology, v. 33, n. 17, p. R904-R906, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.07.055>

SPERLING, A. L.; FABIAN, D. K.; GARRISON, E.; GLOVER, D. M. **A genetic basis for facultative parthenogenesis in *Drosophila*.** Current Biology, v. 33, n. 17, p. 3545-3560.e13, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.07.006>

SPERLING, A. L.; GLOVER, D. M. **Aneuploidy during development in facultative parthenogenetic *Drosophila*.** Heredity, v. 132, n. 2, p. 89-97, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41437-023-00664-z>

STALKER, H. D. **Parthenogenesis in *Drosophila*.** Genetics, v. 39, n. 1, p. 4-34, 1954. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/39.1.4>

SUOMALAINEN, E. **Parthenogenesis in animals.** Advances in Genetics, v. 3, p. 193-253, 1950. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60086-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60086-3)

WHITE, M. J. D. **Animal cytology and evolution.** Cambridge: Cambridge University Press, 1945. 375 p.