

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**“Sócio-etologia dos agregados coloniais de *Polistes satan* Bequaert,
1940: fenologia, mediadores comportamentais e sinalização química
(Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)”.**

Ivelize Cunha Tannure-Nascimento

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Doutor em Ciências Biológicas, Área: Entomologia

**RIBEIRÃO PRETO -SP
2006**

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**“Sócio-etologia dos agregados coloniais de *Polistes satan* Bequaert,
1940: fenologia, mediadores comportamentais e sinalização química
(Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)”.**

Ivelize Cunha Tannure Nascimento

Prof. Dr. Ronaldo Zucchi

(Orientador)

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Doutor em Ciências Biológicas, Área: Entomologia

**RIBEIRÃO PRETO - SP
2006**

Este trabalho eu dedico às pessoas que amo e por elas sou amada:

Meus pais, *Mauro e Zoé,*

Meus Sogros, *Lúcia e Tomáz,*

Minha irmã, cunhados e sobrinhos, *Eveline, Assunção, Cristiane,*

Rafael, Álvaro e João Víctor.

**Por acompanhar, na alegria ou nos momentos difíceis, dando
sempre uma palavra de conforto e fé.**

**Ao meu marido *Fábio,* que ao escrever esta tese a quatro mãos,
pôs à prova todo seu amor, paciência, dedicação,
desprendimento, confiança e compreensão.**

Se não fosse por você, *Meu Amor,* não teria chegado aqui!

Ao meu filho *Raul,* por representar toda a alegria do meu viver!

**Ao Prof. *Zucchi,* que por muitas vezes ao agir como um “pai”, me
ensinou lições duras – ou não, mas que edificaram meu ser.**

Muito Obrigada!

O Essencial

*O essencial não será tanto o que reténs.
É o que dás de ti mesmo e a maneira como dás.*

*Não é tanto o que recebes.
É o que distribuis e como distribuis.*

*Não é tanto o que colhes.
É o que semeias e para que semeias.*

*Não é tanto o que esperas.
É o que realizas.*

*Não é tanto o que rogas.
É o que aceitas.*

*Não é tanto o que reclamas.
É o que suportas e como suportas.*

*Não é tanto o que falas.
É o que sentes e como sentes.*

*Não é tanto o que perguntas.
É o que aprendes e para que aprendes.*

*Não é tanto o que aconselhas.
É o que exemplificas.*

*Não é tanto o que ensinas.
É o que fazes e como fazes.*

*Em suma, na vida do espírito, a única vida verdadeira,
o essencial não é o que parece.*

O essencial será sempre aquilo que é.

CHICO XAVIER
Do Livro "O Essencial", 1986

AGRADECIMENTOS

Ao *Prof. Dr. Ronaldo Zucchi* que me mostrou a imensidão do saber sobre os insetos sociais, a seriedade da pesquisa, a honestidade acadêmica, a retidão profissional. Porém, mais que orientador, ele foi um grande amigo que pude contar nas horas difíceis e alegres também. Nestes sete anos de convívio ficaram a amizade, o carinho, o cuidado e as lembranças de todos os momentos dos quais me orgulho em ter vivido e aprendido.

Ao *Prof. Dr. Fábio Santos do Nascimento* por ter sido o mentor deste trabalho desde a confecção do projeto até a redação desta tese. Sua paciência e sapiência foram fatores preponderantes para que eu chegasse até aqui.

Ao *Prof. Dr. Norberto Poperine Lopes* e *Prof. Dr. José Roberto Trigo* pela cessão de seus laboratórios (FCFRP e UNICAMP), auxílio e sugestões nas análises dos hidrocarbonetos cuticulares.

À *Prof. Dra. Zilá Luz Paulino Simões* que muito carinhosamente me recebeu em seu laboratório (Laboratório de Biologia do Desenvolvimento das Abelhas-LBDA), disponibilizando todo seu conhecimento e estrutura disponíveis.

Ao *Dr. Sidnei Mateus* que não só sempre esteve disponível para as coletas de campo e auxílio nos trabalhos de laboratório, mas também pela amizade, confiança, alegria e churrascos.

À *Dra. Vera Lúcia Castelo Figueiredo* pelo incentivo, pelo ensino e paciência, além do companheirismo e da amizade carinhosa. Obrigada, Mainha!

À *Dra. Adriana Mendes do Nascimento* pelo auxílio e disponibilidade no uso das máquinas e oferta de substâncias do LBDA.

Ao Doutorando *Tiago Maurício Franco* pela sua solicitude desde o início deste trabalho, fornecimento de material bibliográfico, amizade, carinho e companheirismo.

Ao *Dr. Lionel Segui Gonçalves*, pelo carinho, simpatia e toda sua preocupação durante o desenvolvimento do meu trabalho.

A todos companheiros da Pós-graduação Entomologia –USP.

À Secretária da Pós-graduação Entomologia, *Renata Andrade Cavallari*, minha agenda ambulante, que não deixava de lembrar das obrigações de um estudante de pós.

Aos amigos do bloco 7, Ecologia e Evolução da FFCLRP-USP: *Ana Carolina Roselino, Dirk Louis, Evandson dos Anjos, Fabrício Sicardi, Giovana Felipotti, Gustavo Taverna, Eunice V. Silva Mattos, Janaína Fernandes, Josiane Arantes, Juliana Alonso, Michael Hrcir, Marcelo Santos de Pádua Diniz, Maria Juliana Ferreira, Mariana Silva, Pedro da Pós, Sérgio R. Andena, Selma Bellusci, Solange Bispo, Túlio Nunes, Veronika Schmidt e Walter Koji Hirono Kato* por partilhar, dia após dia, momentos que serão inesquecíveis.

Aos amigos do Bloco A da Genética/FMRP-USP: *Adriana Donega da Cunha, Alexandre dos Santos Cristino, Aline Carolina Aleixo Silva, Ana Durvalina Bomtorin, Ana Maria Bonetti, Ana Paula Farnesi, Carlos Henrique Lobo, Cristiane Pacheco, David Marco Antonio Santos, Gesline Almeida Fernandes, José Ezequiel, Marcela A. F. Bezerra Laure, Marina Lopes Grassi,*

Michelle Prioli Miranda Soares, Mônica Mazzei Florecki, Moysés Elias Neto, Nírive Aguiar Colonello, Omar Martinez, Patrick Zanello, Paulo Emílio Alvarenga, Rodrigo Pires Dallacqua, Sergio Vicente de Azevedo, Umberto Moreno, Vanessa de Andrade Bugalho e Weyder Cristiano Santana, por receberem de braços abertos e pelas agradáveis conversas.

Aos amigos *Aline Mackert dos Santos, Anete Pedro Lourenço, Angel Roberto Barchuk, Érika Tanaka, Fernanda Andrade Silva Torres, Francis de Moraes Franco Nunes, Geusa Simone de Freitas, Gustavo Makert, Juliana Ramos Martins, Karina Rosa Guidugli Lazzarini* por sempre terem ânimo para responderem minhas dúvidas mais básicas na rotina de um laboratório!

Aos meus amigos do meu coração, de muitas risadas, muitas lágrimas e muitas saudades: *Michelle Manfrini Moraes e Rogério Aparecido Pereira*. Vocês são pessoas especiais e que ficarão comigo para sempre!

Aos estagiários *Marcelo Santos de Pádua Diniz e Walter Hirono Kato* pelo auxílio no trabalho de campo e captura de imagens.

Aos proprietários das *Fazendas Guanabara e Sta. Carlota*, através do administrador *Paulo Sérgio*, que viabilizaram a realização deste estudo.

A família *Guimarães, Iara e Benedita*, pela presença e pela fé que me trouxeram até aqui.

Aos amigos *Flávio, Camila, Jorge, Cleuza, Andreza, Giovana e Maria Helena* por terem participado de perto das nossas vidas, dando-nos apoio sempre que necessário.

À técnica *Izabel Cristina Casanova Turatti* pela disponibilidade, orientações e análises do cromatógrafo a gás e espectrometria de massas.

Ao *Dr. Marcelo Tavares* (UFES) pela identificação de parasitóides.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (*FAPESP*), pela bolsa de doutorado concedida (Proc. 02/03424-1), possibilitando financeiramente a realização deste trabalho.

À *Deus*.

Índice

Capítulo I: Introdução Geral	01
1- Introdução	02
1.1- Vespas do gênero <i>Polistes</i>	05
1.2- Fundação das colônias em <i>Polistes</i>	06
1.3- Mediadores do Comportamento em <i>Polistes</i>	08
2- Justificativa e Objetivos	08
3- Referências Bibliográficas	10
Capítulo II: Fenologia colonial de <i>Polistes (Aphanilopterus) satan</i> Bequaert (Hymenoptera, Vespidae).	14
1- Introdução	15
2- Material e Métodos	17
3- Resultados e Discussão	21
4- Conclusão	31
5- Referências Bibliográficas	32
Capítulo III: Dominância Reprodutiva e Regulação Social de <i>Polistes (Aphanilopterus) satan</i> Bequaert (Hymenoptera, Vespidae).	36
1- Introdução	37
1.1- Modelo	40
2- Material e Métodos	43
2.1- Local de estudo e colônias	43
2.2- Análises Estatísticas	47
2.3- Remoção experimental das dominantes	47
3- Resultados	48
3.1- Remoção experimental das dominantes	56

4- Discussão	58
5- Referências Bibliográficas	59
Capítulo IV: Mecanismos proximais de sinalização visual da dominância reprodutiva em <i>Polistes satan</i> (Hymenoptera, Vespidae).	64
1- Introdução	65
2- Material e Métodos	68
2.1- Captura de imagens e morfometria	68
2.2.-Pré-emergência: variação	69
2.3-Pós-emergência: condições reprodutivas das fêmeas e comportamento	70
2.4- Alteração do padrão visual de rainhas de <i>P. satan</i>	70
3- Resultados	71
3.1-Variação da área pigmentada da cabeça em fêmeas de <i>Polistes satan</i>	71
3.2- Dominância reprodutiva	72
3.3. Pré-emergência: variação da pigmentação cefálica	73
3.4. Variação da pigmentação e dominância reprodutiva em colônias em pós-emergência	76
3.5. Alteração do padrão visual de rainhas de <i>P. satan</i>	77
4. Discussão	81
4.1. Variabilidade da pigmentação em <i>Polistes</i> e suas relações com a fundação	81
4.2. Variação da pigmentação cefálica e a dominância reprodutiva em <i>P. satan</i>	84
5- Referências Bibliográficas	86

**Capítulo V: Sinalização química e comunicação do status reprodutivo em
Polistes satan (Hymenoptera, Vespidae)**

89

1- Introdução	90
2- Material e Métodos	92
2.1- Estudos em campo e comportamento	92
2.2- Remoção experimental das dominantes	94
2.3- Análises químicas	94
3- Resultados	96
3.1- Hierarquia de dominância	96
3.2- Remoção experimental das rainhas	96
3.3- Análises químicas	97
3.3.1- Padrões de hidrocarbonetos cuticulares	97
4- Discussão	107
4.1- Sinalização reprodutiva e hidrocarbonetos cuticulares	107
5- Referências Bibliográficas	109
Anexos	113
Resumo	122
Abstract	123

Índice de Figuras

Capítulo II:

- Figura 1:** Esquema do local de estudo dos dados fenológicos das colônias de *Polistes satan* Cajuru-SP. 18
- Figura 2:** Célula de *Polistes satan* ocupada por parasitóide. 21
- Figura 3:** Flutuação do número de colônias e estágios correspondentes durante os meses observados (fevereiro a outubro de 2004). 22
- Figura 4:** Dados climáticos observados no período de fevereiro a outubro de 2004. 23
- Figura 5:** Produtividade relativa das colônias de *Polistes satan* de fevereiro a julho de 2004. 24
- Figura 6:** Frequência do número de fêmeas e machos produzidos no período de fevereiro a outubro de 2004. 25
- Figura 7:** Agregado de inverno de *Polistes satan* encontrado em julho de 2004. 26
- Figura 8:** A Distribuição do tamanho dos ninhos caídos em *Polistes satan*. A distribuição do número de células dos ninhos (barras) não difere da distribuição normal esperada (linha). 28
- Figura 9:** Distribuição do número de células parasitadas por ninho de *Polistes satan*. A distribuição observada não mostrou diferença significativa entre valores observados (barras) e a frequência aleatória esperada (linha vermelha). 30

Capítulo III:

Figura 1: Modelo de hierarquia de dominância em equilíbrio em um ranking de cinco fêmeas competidoras. A fêmea dominante (1) realiza maior proporção de atos agressivos (linha contínua) e recebe o menor número de atos agressivos (linha pontilhada), a fêmea primeira fêmea subordinada é mais agressiva que as fêmeas de baixo ranking e recebe menos atos agressivos, com exceção da dominante. As proporções podem variar de acordo com o grau de linearidade da hierarquia, ou seja, quanto maior o desvio reprodutivo, maior proporção de atos agressivos realizados pela dominante e menor número de atos recebidos. 42

Figura 2. Proporções de atos agonísticos realizados (barras pretas) e recebidos (barras brancas) dos indivíduos seguindo a ordem hierárquica obtida pela análise das matrizes nas sete colônias estudadas (A-G). Média \pm desvio padrão das proporções somadas de atos agonísticos em todas as colônias (H). 50

Figura. 3: Proporções de interações agonísticas entre as fêmeas com maior ranking na hierarquia de dominância entre as sete colônias estudadas (Médias, \pm Desvios Padrões e \pm Erros Padrões). 52

Figura 4: Análise da estrutura hierárquica em colônias de *Polistes satan*. No diagrama foram consideradas apenas as interações agressivas de um indivíduo sobre outro. Setas em sentido descendente (lado direito) significam fêmeas ocupando posições mais elevadas na hierarquia interagindo agressivamente com fêmeas de menor posição e setas em sentido ascendente (lado esquerdo), fêmeas de menor ranking sendo agressivas com fêmeas de maior posição. 54

Figura 5: Correlação entre o índice i de agressividade (*skew*) e o tamanho da colônia em *Polistes satan* ($y = 0.01x + 0.06$). O índice varia entre 1 (quando um indivíduo realiza a maior parte das interações) e 0 (quando vários indivíduos realizam igualmente as interações agressivas) . 55

Figura 6: Comparação entre as razões de comportamentos de dominância entre fêmeas provenientes de colônias não-manipuladas (Controle) e colônias manipuladas (Experimento). 57

Capítulo IV:

Figura 1: Esquema das cápsulas cefálicas mostrando as áreas totais (linha rosa) e a área de pigmentação preta (linha azul) medidas (mm²). A linha amarela denota a largura máxima da cápsula cefálica (mm). 69

Figura 2: Fêmeas de *P. satan* pertencentes à colônia 04 mostrando a variação existente no padrão de pigmentação da cabeça. 72

Figura 3: Dissecções do abdome mostrando ovário desenvolvido de operária (A) e ovário muito desenvolvido de rainha (B) em *Polistes satan*. 73

Figura 4: Distribuição de frequências das porcentagens de pigmentação marrom-ferruginosa da cápsula cefálica de fêmeas de *P. satan* em colônias em pré-emergência. 74

Figura 5: Relação entre tamanho corporal (largura máxima da cabeça) e porcentagem de pigmentação marrom-ferruginosa da cápsula cefálica em fêmeas proveniente de colônias pré-emergentes. 75

Figura 6: Distribuição de frequências das porcentagens de pigmentação marrom-ferruginosa da cápsula cefálica em relação ao desenvolvimento ovariano em *P. satan*. 77

Figura 7: Comportamento agressivo (*boxing*) apresentado pelas fêmeas experimentalmente alteradas (esquerda) e uma operária desafiante. 79

Figura 8. Resultados dos principais atos agressivos direcionados às dominantes após alterações de suas marcas visuais. Todas as comparações foram feitas em relação às mesmas fêmeas dominantes sem alterações visuais. 80

Figura 9: Distribuição das marcas de visualização e estratégias de fundação das colônias em 25 espécies + *Polistes satan* (modificado de Tibbetts, 2002). Linhas negras indicam baixa variabilidade e cinzas indicam alta variabilidade. Espécies sublinhadas mostram estratégia de fundação flexível. 83

Capítulo V:

- Figura 1:** Compostos cuticulares presentes nas fêmeas dominantes de *Polistes satan*. 99
- Figura 2:** Compostos cuticulares presentes nas fêmeas dominantes de *Polistes satan*. 100
- Figura 3:** Análise canônica baseada nos principais picos de hidrocarbonetos cuticulares presentes em *Polistes satan*. 102
- Figura 4:** Análise comparativa dos compostos cuticulares mais importantes na discriminação entre os três grupos de fêmeas estudados. 104
- Figura 4(cont):** Análise comparativa dos compostos cuticulares mais importantes na discriminação entre os três grupos de fêmeas estudados. 105
- Figura 4(cont):** Análise comparativa dos compostos cuticulares mais importantes na discriminação entre os três grupos de fêmeas estudados. 106

Índice de Tabelas

Capítulo III:

Tabela 1: Exemplo de matriz de interações agonísticas registradas durante 840min de observações entre Outubro e Dezembro de 2003 (colônia 1). Na primeira coluna estão os indivíduos que realizaram os comportamentos agressivos, e na primeira linha estão os indivíduos que receberam os atos. **46**

Tabela 2: Estatística das comparações pareadas das interações agonísticas realizadas (dominância) e recebidas (subordinação) entre fêmeas ocupando as maiores posições na hierarquia de dominância. **51**

Capítulo V:

Tabela 1: Compostos cuticulares presentes em *Polistes satan*. **98**

Tabela 2: Resultado da análise discriminante mostrando os principais componentes químicos da cutícula responsáveis pela separação entre os grupos testados. **103**

Capítulo I

Introdução Geral

1- Introdução

Os insetos sociais são caracterizados pela divisão reprodutiva do trabalho, a sobreposição de gerações e o cuidado cooperativo da prole (Wilson, 1971, 1985; Hamilton, 1972). O altruísmo reprodutivo ocorre quando dentro de um grupo, alguns indivíduos apresentam redução de sua reprodução direta em favor de outros que têm sua sobrevivência ou sucesso reprodutivo aumentado (Hamilton, 1964; 1972; Wilson, 1971; 1975).

Os himenópteros eussociais (vespas, abelhas e formigas) são particularmente interessantes, pois sua genética haplodiplóide e estrutura social geram estruturas diversificadas e incomuns dentro das colônias que, como resultado, produzem uma ampla variedade de conflitos internos entre os indivíduos (Ratnieks & Reeve, 1992; Bourke & Franks, 1995; Crozier & Pamilo, 1996; Foster & Ratnieks, 2001).

A reprodução em uma colônia eussociais é monopolizada por um ou poucos indivíduos, denominados rainhas, enquanto outros abdicam da reprodução direta

exercendo funções operárias (Hamilton, 1964; Wilson, 1971). No entanto, os mecanismos pelos quais essas poucas rainhas mantêm o controle da reprodução, mesmo quando existe um grande número de outros indivíduos potencialmente capazes de reproduzir, ainda são pouco compreendidos (West-Eberhard, 1969; Hughes *et al.*, 1993; Arévalo *et al.*, 1998). Segundo Queller & Strassmann (1998), teoricamente as operárias deixam de se reproduzir diretamente por quatro razões: 1) a rainha, por meio de controle físico, previniria a reprodução das operárias; 2) as operárias seriam incapazes de se reproduzir; 3) as operárias voluntariamente abdicariam da postura dos ovos devido ao custo do conflito com a rainha ser alto; e 4) as próprias operárias controlariam a postura dos ovos umas das outras.

O controle físico de um indivíduo sobre outro por meio de uma ordem linear de dominância tem sido bem documentada em uma grande variedade de insetos primitivamente eussociais, tais como em espécies de *Bombus* (Apidae), *Pachicondyla* (Formicidae) e *Polistes* (Vespidae) (Pardi, 1942; Röseler, 1985; Oliveira & Hölldobler, 1990). Nestes grupos uma hierarquia de dominância é estabelecida por meio de encontros agonísticos entre membros de um grupo. Essa dominância reflete a habilidade competitiva dos indivíduos resultando no aumento do *fitness* individual de acordo com a posição ocupada na hierarquia (Wilson, 1975).

Em uma segunda hipótese, as rainhas manipulariam a progênie de modo a maximizar seu *fitness* individual. Quando as filhas não podem escapar deste controle convertem-se em indivíduos altruístas pela manipulação parental (Alexander, 1974). Esta manipulação poderia ser exercida por uma alimentação

diferenciada, limitando o crescimento, e levando à incapacidade da reprodução das operárias.

Sobre a permanência de indivíduos não-reprodutores no ninho materno, uma terceira hipótese se basearia no alto risco de uma fundação solitária devido à predação, parasitismo e outros fatores externos (Reeve, 1991). Lin & Michener (1972) já haviam enfatizado a importância da evolução social através de agregações mutualísticas, em que a porcentagem de mortalidade entre a prole de indivíduos de uma população é menor quando estes compartilham uma mesma colônia.

A quarta possibilidade é fundamentada na teoria do patrulhamento operário (*worker policing*), na qual sob certas condições as operárias protegem seu interesse genético sendo intolerantes em relação à postura uma das outras. Devido à assimetria causada pela haplodiploidia, cada operária se favorece produzindo seus próprios filhos preferencialmente do que criando filhos de outras operárias. Além disso, se uma operária compartilha um maior número de genes com a rainha do que com outra operária, ela deverá suprimir a reprodução de outras operárias em favor da produção de machos pela rainha (Starr, 1984; Ratnieks, 1988; Arévalo *et al.*, 1998).

Uma teoria alternativa, não mutuamente exclusiva, sugere que quando uma fêmea de um determinado grupo assume a dominância reprodutiva de uma colônia, ela oferece uma pequena parcela na reprodução para outros indivíduos de modo a garantir a permanência e cooperação destes na colônia (*reproductive skew*). O tamanho desse incentivo está relacionado à teoria da *kin selection* e é baseada em

fatores sociais, ecológicos e genéticos. Se os membros do grupo são proximamente aparentados compartilhando muitos genes, o incentivo é menor, pois estes indivíduos teriam um ganho geneticamente maior pela reprodução da dominante (Reeve & Ratnieks, 1993; Keller & Reeve, 1994). No entanto, o desvio reprodutivo tende a diminuir quando uma fêmea associada possui a mesma capacidade reprodutiva e habilidade competitiva que a dominante (Reeve & Ratnieks, 1993). Isto ocorre porque o indivíduo associado talvez dispute a reprodução direta nas mesmas condições que a dominante e, desta forma, esta terá que oferecer uma parcela maior da reprodução.

1.1- Vespas do gênero *Polistes*

A família Vespidae possui grupos basais com hábitos solitários, mas o ancestral comum de Polistinae e Vespinae foi provavelmente eussocial (Carpenter, 1982, 1991). O gênero *Polistes* possui cerca de 203 espécies e 106 subespécies (Akre, 1982; Reeve, 1991; Carpenter, 1996) é considerado como um grupo “chave” para o entendimento de vários aspectos evolutivos relacionados à origem e manutenção da eussocialidade dos insetos (Evans, 1958; West-Eberhard, 1969; Evans & West-Eberhard, 1970). Também são consideradas como um modelo para a compreensão da sociobiologia das interações de dominância/subordinância em animais invertebrados (Pardi, 1948), devido à pequena diferenciação de castas que resulta em um alto potencial de conflitos reprodutivos entre os membros da colônia (West-Eberhard, 1969; Reeve, 1991).

De fato, novas hipóteses sobre a evolução e manutenção da eussocialidade nos insetos têm sido abordadas recentemente (West-Eberhard, 1996; Hunt & Amdam, 2005). Uma perspectiva polêmica foi proposta por estes últimos autores no que se refere aos mecanismos reguladores que estão presentes nos grupos solitários e poderiam ser aplicados aos *Polistes*. Esta proposta conhecida como hipótese do plano básico bivoltino (“*bivoltine ground plan hypothesis*”), pressupõe que as castas poderiam ter surgido através de “programas” de desenvolvimento distintos, durante os quais indivíduos que fossem criados durante estações propícias e recebessem mais alimento, possuiriam um fenótipo (G2) que lhes favoreceriam durante o período de diapausa. Posteriormente, esses mesmos indivíduos iniciariam novas colônias no período favorável seguinte. Os outros indivíduos criados em condições menos favoráveis (G1) seriam capazes de reproduzir, mas na presença de indivíduos G2 expressariam os comportamentos típicos de operárias, ou seja, o cuidado da prole, o forrageamento e a construção do ninho. Evidentemente, esta hipótese é polêmica uma vez que exclui questões sociobiológicas importantes tais como o altruísmo, a razão do custo x benefício e do conflito e cooperação. Desta forma, os diferentes pontos de vista que envolvem a evolução do comportamento social utilizam o modelo *Polistes* nas discussões teóricas e experimentais.

1.2- Fundação das colônias em *Polistes*

As colônias de *Polistes* são fundadas por fêmeas inseminadas que podem iniciar a construção dos ninhos sozinhas (haplometrose) ou associadas à outras fêmeas (pleometrose). Os fatores que levam à associação entre as fundadoras são objetos de intensos estudos para se testar ou aplicar a teoria da *kin-selection* (Hamilton, 1964a, b; West-Eberhard, 1975). A associação entre as fundadoras gera um conflito de interesses, pois cada fêmea compete pela dominância reprodutiva, na qual uma das fundadoras torna-se a poedeira da maioria dos ovos (Pardi, 1948).

Quando uma nova fundação é iniciada, tende a ser próxima do ninho original, devido à filopatria característica de *Polistes* (West-Eberhard, 1969; Strassmann, 1979; 1981; 1983; Gamboa, 1988; Reeve, 1991). Em alguns casos, as fundações estão localizadas tão próximas que podem ser caracterizadas, ou como ninhos-satélites, ou mesmo como favos múltiplos de um mesmo ninho.

A construção de ninhos satélites foi estudada em *P. exclamans*, no Texas - EUA (Strassmann 1981a, b, c). Nesta espécie as subordinadas que abandonaram a colônia original, tornaram-se dominantes e realizaram a postura dos ovos no novo ninho. Inicialmente, porém, houve um intercâmbio de indivíduos entre o ninho original e os satélites. Baseada na teoria de *kin selection*, Strassmann (1981c) sugeriu que as operárias de *P. exclamans* poderiam reconhecer a informação do grau de parentesco o que determinaria a construção de um novo ninho satélite. Desta forma, iniciam a postura no novo ninho ou continuam na associação como uma

subordinada. O termo “colônias polidômicas” foi introduzido em vespídeos sociais por Page *et al.* (1989) após o estudo de uma população de *P. fuscatus variatus*. As colônias dessa espécie são constituídas por dois a nove ninhos separados e os autores concluíram que essa alternativa reprodutiva é decorrente da incapacidade da fundadora em manter sua dominância sobre suas subordinadas, resultando numa poliginia funcional. Posteriormente, Giannotti (1992) observou que colônias de *P. lanio lanio* com ninhos satélites foram mais produtivas que aquelas constituídas apenas por ninhos simples.

1.3- Mediadores do Comportamento em *Polistes*

Segundo Pardi (1996), existem duas razões essenciais para o interesse do estudo de *Polistes*: a ausência de distinção morfológica entre as castas e a presença de uma conspícua e constante competição reprodutiva dentro das colônias. A partir deste argumento, todos os fatores, sejam etológicos, morfológicos ou fisiológicos que envolvem a regulação social em *Polistes* são de fundamental importância para o entendimento da biologia deste grupo de insetos sociais.

2- Justificativa e Objetivos

Os fenômenos das causas da construção de ninhos satélites, e os seus efeitos na estrutura colonial de algumas espécies de *Polistes*, constituem um campo de estudo de grande interesse para a área da evolução do comportamento social. Além disso, as vespas da sub-família Polistinae formam um dos principais grupos nos quais os biólogos evolucionistas têm testado a teoria do desvio reprodutivo (*reproductive skew*). De fato, as associações de fundadoras são caracterizadas por uma diferenciação de castas rudimentar, na qual todos os indivíduos têm grandes oportunidades para a reprodução individual. No entanto, todos os testes anteriormente realizados, visando à mensuração acurada do desvio, têm sido feito de modo indireto.

Desta forma, a vespa *Polistes satan* se apresenta como uma excelente espécie para se testar algumas hipóteses relacionadas ao desvio reprodutivo e estrutura social de suas colônias polidômicas. Mesmo levando-se em conta que o gênero, como um todo, esteja bastante estudado, o elevado número de espécies integrantes, aliado à distribuição cosmopolita, demonstram que certas características bionômicas afeta, principalmente, as espécies Neotropicais, precisam ser melhor estudadas, a saber: 1- aspectos fenológicos e suas relações com o ciclo colonial, notadamente, com o assincronismo e/ou sincronismo das colônias (Gobbi, 1977; Gobbi & Zucchi, 1985); 3- agregados de inverno (Gobbi, 1977, Gobbi *et al.*, 2006;

González *et al.*, 2002); 4- colônias polidômicas. Em *P. satan*, esse assunto foi parcialmente trabalhado, na nossa Tese de Mestrado (Tannure-Nascimento, 2002).

Visto o que foi exposto acima e o número de questões que permanece ainda não respondido, os objetivos desse estudo são:

- Analisar a fenologia, o ciclo colonial e seus determinantes;
- Avaliar como a reprodução é dividida durante a fundação das colônias;
- Definir os tipos de conflito que existem durante as várias fases do ciclo de desenvolvimento das colônias.

3- Referências Bibliográficas

- AKRE, R.D. Social wasps. *In: The social insects*, Vol. 4 (Hermann, H.) Academic Press, New York. 1-105.
- ALEXANDER, R. D. 1974. The evolution of social behavior. **Annual Review of Ecology and Systematics** 4: 325-383.
- AREVALO, E., STRASSMANN, J. E., QUELLER, D. C. 1998. Conflicts of interest in social insects: male production in two species of *Polistes*. **Evolution** 52, 797-805.
- BOURKE, A. F. G. & FRANKS N.R. 1995. **Social evolution in ants**. Princeton University Press.
- CARPENTER, J.M. 1981. The phylogenetic relationships and natural classification of Vespoidea (Hymenoptera). **Systematic Entomology** 7: 11-38.
- CARPENTER, J.M. 1996. Phylogeny and biogeography of *Polistes*. *In: Turillazzi S., West-Eberhard, M.J. (eds) Natural History and Evolution of paper-wasps*. Oxford University Press. 18-57.
- CROZIER, R. H. & PAMILO, P. 1996. **Evolution of social insect colonies**. Oxford University Press, Oxford, UK.
- OLIVEIRA, P. S. & HÖLLDOBLER, B. 1990. Dominance orders in the ponerine ant *Pachicondila apicalis* (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 27: 385-393.
- QUELLER, D.C. & GOODNIGHT, K. F. 1989 Estimating relatedness using genetic markers. **Evolution**. 43: 258-275.
- EVANS, H.E. 1958 The evolution of social wasps. *In: International Congress of Entomology*, 10, **Proceedings**. 2: 449-457.
- EVANS, H.E.; WEST-EBERHARD, M.J. 1970. **The wasps**. Annual Arbor University of Michigan, 265p.
- FOSTER, K. R., & RATNIEKS F. L. W. 2001. Convergent evolution of worker policing by egg eating in the honeybee and common wasp. **Proceedings Royal Society London B** 268:169-174.

- GAMBOA, G.J. 1988. Sister, aunt-niece, and cousin recognition by social wasps. **Behavior Genetics**, 18, p. 409-423.
- GIANNOTTI, E. 1992. **Estudos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera Vespidae)**. Tese de Doutorado, I.B., UNESP, Rio Claro, SP.
- GOBBI N. 1977 **Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brazil, 229 pp.
- GOBBI N. & ZUCCHI R. 1980. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae). I. Phenological account. **Naturalia** 5: 97-104.
- GOBBI N., NOLL F.B. & PENNA M.H. 2006. "Winter" aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil. **Naturwissenschaften**. 93: 487-494.
- GONZALEZ J.A., NASCIMENTO F.S., GAYUBO S.F. 2002. Observations on the winter aggregations of two polistine paper wasps (Hymenoptera Vespidae Polistinae). **Tropical Zoology** 15:1-4.
- HAMILTON , W.D. 1964 a, b. The genetical evolution of social behaviour. I and II. **J. Theoretical Biology**, 7: 7-52.
- HAMILTON , W.D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. **Annual Review of Ecology and Systematics** 3:193-232.
- HUNT, J. H. & AMDAM, G.V. 2005. Bivoltinism as an antecedent to eusociality in the paper wasp genus *Polistes*. **Science**. 308: 264-267.
- JEANNE, R.L. 1972 Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni* . **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 144: 3, 63-150.
- JEANNE, R.L. 1975. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **Quarterly Review Biology**, 50: 267-287.
- KELLER, L. & REEVE, H.K. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. **Trends in Ecology and Evolution** 9, 98-102.

- LIN, N. & MICHENER, C.D. 1972. Evolution of sociality in insects. **Quarterly Review Biology** **47**: 131-159.
- PAGE, R.E.; POST, D.C. & METCALF, R. A. 1989. Satellite nests, early males, and plasticity of reproductive behavior in a paper wasp. **American Naturalist** **134**: 731-748p.
- PARDI, L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology**, **21** : 1-13.
- PARDI, L. 1996. *Polistes* : an analysis of a society. In: Turillazzi S., West-Eberhard, M.J. (eds) **Natural History and Evolution of paper-wasps**. Oxford University Press. 1-17.
- RATNIEKS, F. L. W. 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. **American Naturalist** **132**: 217-236.
- RATNIEKS, F.L.W. & REEVE, H.K. 1992. Conflict in single-queen Hymenopteran societies: the structure of conflict and processes that reduce conflict in advanced eusocial species. **Journal of Theoretical. Biology** **158**: 33-65.
- REEVE, H.K. 1991. *Polistes*. In: Ross, K.G., Matthews, R.W. (ed.), **The social biology of wasps**. Cornell University Press, 99-148.
- REEVE, H.K. & NONACS, P. 1992. Social contracts in wasp societies. **Nature**, **359**: 823-825.
- REEVE, H.K. & RATNIEKS, F.L.W. 1993 Queen-queen conflicts in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew. In: **Queen number and sociality in insects** (Keller, L. ed.) Oxford University Press. 45-85.
- ROSEGREEN, R. & PAMILO, P. 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound building *Formica* ants. **Acta Entomological Fennica**, **42**: 65-77.
- RÖSELER, P.F. Endocrine basis of dominance and reproduction in polistine paper wasps. In: **Experimental behavioral ecology and sociobiology** (Hölldobler, B. & Lindauer, M.) Sinauer. 259-272.

- STARR, C. K. 1984. Sperm competition, kinship and sociality in the aculeate Hymenoptera. *In: Sperm competition and the evolution of Animal Mating Systems* (ed. Smith R. L.), Academic Press, Orlando. 427-464.
- STRASSMANN, J.E. 1979. Honey caches help female paper wasp (*Polistes annularis*) survive Texas winters. **Science**, 204: 207-209.
- STRASSMANN, J.E. 1981a. Kin selection and satellite nests in *Polistes exclamans*. *In: Natural selection and social behavior: recent research and new theory.* (ed. Alexander, E.D. & Tinkle, D. W.). Portland, Oregon, Chiron Press, 45-58.
- STRASSMANN, J.E. 1981b. Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans*. **Ecology**, 62: 1225-1233.
- STRASSMANN, J.E. 1981c. Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 8: 55-64.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1969. The social biology of Polistine wasps. **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan.**, 140: 1-101,
- WEST-EBERHARD, M.J. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. **Quarterly Review Biology**, 50: 1-33
- WEST-EBERHARD, M.J. 1979. Sexual selection, social competition and evolution. **Proceedings of the American Philosophical Society**, 123: 222-234.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1981. Intragroup selection and the evolution of insect societies. *In: Tinkle D.W., Alexander, R.D. (eds) Natural selection and social behavior research and theory.* Chiron Press, New York, 3-17.
- WEST-EBERHARD, M.J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. **Quarterly Review Biology**, 58: 155-183.

WEST-EBERHARD, M.J. 1996. Wasp societies as microcosms for the study of development and evolution. *In*: Turillazzi S., West-Eberhard, M.J. (eds) **Natural History and Evolution of paper-wasps**. Oxford University Press. 290-317.

WILSON, E.O. 1971. **The insect societies**. Cambridge: The Belknap, 548p.

WILSON, E.O. 1975. **Sociobiology: The New Synthesis**. Harvard University Press, Cambridge MA.

Capítulo II

Fenologia colonial de *Polistes (Aphanilopterus)*

***satan* Bequaert (Hymenoptera, Vespidae).**

1- Introdução

A análise populacional do desenvolvimento e o estudo da bionomia das colônias contribuem sobremaneira para o nosso entendimento das origens e manutenção do comportamento social dos insetos (Jeanne & Davidson, 1984; Tschinkel, 1991, Wcislo & Danforth 1997). A variação da sazonalidade afeta o desenvolvimento da colônia, tanto em escala espacial (e.g. entre as regiões tropicais e temperadas) como em escala local (e.g. entre lugares com latitudes similares que possuem diferentes padrões de pluviosidade) (Strassmann & Hughes, 1986, Richards & Packer, 1996, Field *et al.*, 1998). Os fatores climáticos impõem um número de limitações na produtividade da colônia. Por exemplo, em países de clima temperado, diferentes estações climáticas afetam a disponibilidade de fontes de néctar necessária para a nutrição do adulto e de presas para nutrição larval,

podendo restringir oportunidades para fundação de colônia ou crescimento das futuras rainhas. Limites climáticos podem resultar na evolução do comportamento social aos níveis específico e populacional.

Dados de fenologia da colônia são especialmente importantes para os insetos da região tropical, por duas razões: 1) os efeitos da sazonalidade no desenvolvimento da colônia provavelmente diferem entre *habitats* temperado e tropical. 2) O início dos estágios evolutivos da eusocialidade dos insetos pode ter ocorrido em habitats tropicais. Padrões de distribuição de espécie, biodiversidade e filogenia sugerem que as vespas eusociais de fundação independente (Vespidae-Polistinae) expandiram-se dos trópicos (Vecht, 1965; Reeve, 1991; Wenzel & Carpenter, 1994). Por essa razão, as pesquisas de vespas tropicais de fundação independente são de suma importância para compreensão das origens evolutivas e manutenção do comportamento eusocial em Vespidae. Estudos realizados sobre o desenvolvimento da colônia nas vespas de fundação independente em curto período do ano, têm demonstrado considerável variação entre espécies e população, mas o grau da sincronia do nível de população no desenvolvimento da colônia parece ser determinado amplamente por fatores climáticos sazonais (Suzuki, 1986, O'Donnell, 1996; O'Donnell & Joyce, 2001). A sincronia na fundação e reprodução da colônia pode ter implicações importantes para a manutenção da eusocialidade. Por exemplo, os tempos da produção de fêmeas (futuras rainhas) e machos, e a longevidade dos machos, determinação da distribuição temporal do

acasalamento e oportunidades de fundação para emergência das fêmeas (Alexander, 1974; Yanega, 1988; Hunt, 1994). Um estudo comparativo entre duas espécies de *Polistes* (*P. erythrocephalus* - região tropical e *P. fuscatus* - região temperada) demonstrou pouca ou nenhuma sincronia sazonal nas épocas de fundação e abandono de colônias nas vespas de origem tropical, pois em todos os meses são encontradas colônias nos diversos estágios de desenvolvimento (West-Eberhard, 1969). Gobbi & Zucchi (1985) também verificaram uma assincronia em relação ao ciclo colonial de *P. versicolor*, estudo realizado em Rio Claro -SP, por três anos. A falta de um inverno rigoroso, as espécies de regiões tropicais e subtropicais de *Polistes* têm seus ciclos e vida assincrônicos (West-Eberhard, 1969; Young, 1986).

A espécie em estudo, *Polistes satan* Bequaert, é uma vespa social que ocorre apenas no Brasil, com ampla distribuição nos Estados de Minas Gerais, São Paulo, Goiás e Distrito Federal (Richards, 1978). Neste estudo foram quantificados os padrões sazonais do desenvolvimento e a composição colonial, bem como a relação desses padrões com a variação climática sazonal.

2- Material e Métodos

O estudo da fenologia das colônias de *P. satan* foi realizado na Fazenda Guanabara localizada no município de Cajuru, Estado de São Paulo (47° 15'S; 21°26'W). O local de estudo reúne quatro casas abandonadas (Figura 1), onde foi encontrada uma grande população destas vespas. O censo foi realizado

mensalmente, com início em fevereiro de 2004 e término em outubro de 2004, onde foi anotado o número de colônias em cada casa, os ninhos satélites, o número de células, o número de fêmeas e de machos presentes sobre os favos ou ao redor destes, bem como o estágio em que se encontram às colônias.

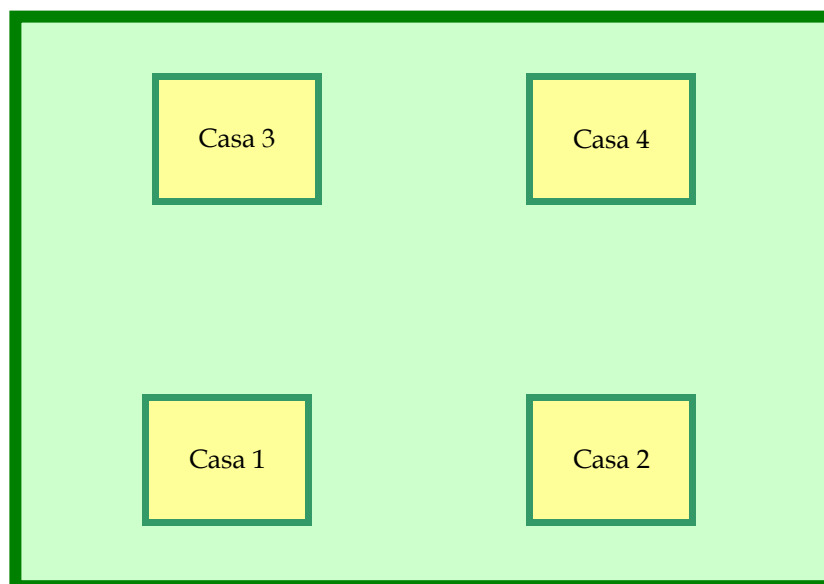


Figura 1: Esquema do local de estudo dos dados fenológicos das colônias de *Polistes satan* em Cajuru-SP.

A designação dos estágios das colônias adotados foi o proposto por Jeanne (1972).

- Estágio de Pré-emergência: do início da construção do ninho à emergência do primeiro adulto;

- Estágio de Pós-emergência: da emergência do primeiro adulto ao abandono total da colônia;

⇒ Declínio: do início da redução irreversível dos estágios imaturos ao abandono total da colônia.

Além destes estágios, consideramos mais uma fase: o “agregado de inverno”. Estes agregados são formados por fêmeas oriundas de colônias abandonadas ao iniciar-se a estação fria. Elas permanecem neste estágio por um período variável (um a quatro meses) e, posteriormente, darão origem a novas fundações (Gobbi, 1977, Gobbi *et al.*, 2006, Gonzáles *et al.*, 2002). Quanto ao conteúdo das células do ninho, foram identificados ovos, larvas, pupas e vazias, além da contagem de mecônio para verificação de reutilização do ninho.

Colônias foram coletadas a partir de agosto para análise da condição dos ovariolos e espermateca das fêmeas.

Os dados abióticos como temperatura do ar e precipitação mensais foram fornecidos pelo site do Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas – Instituto Agrônomo do Estado de São Paulo

(<http://ciiagro.iac.sp.gov.br/ciiagroonline/>) para a Região de Mococa e estão sendo correlacionados com os censos.

Através do trabalho de campo, foram observadas ocorrências de parasitoidismo nas colônias de *P. satan* e registrados o número de colônias infestadas, a identificação do parasitóide e possíveis danos. Ninhos encontrados caídos no chão foram coletados e posteriormente examinados para a verificação da quantidade de mecônio (massa fecal deixada pelo indivíduo ao emergir), e para se estimar a quantidade de adultos produzidos por célula, bem como o grau de infestação por parasitóides. Para a verificação destes foram checadadas as células que possuíam pequenos casulos de seda, amarelados, no interior das células que continham pupas do hospedeiro (Figura 2). Para a identificação do parasitóide, alguns ninhos foram armazenados em sacos plásticos após a coleta e a emergência dos indivíduos foi registrada. Exemplares foram enviados para Prof. Dr. Marcelo Tavares na Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) especialista em Chalcidoidea.

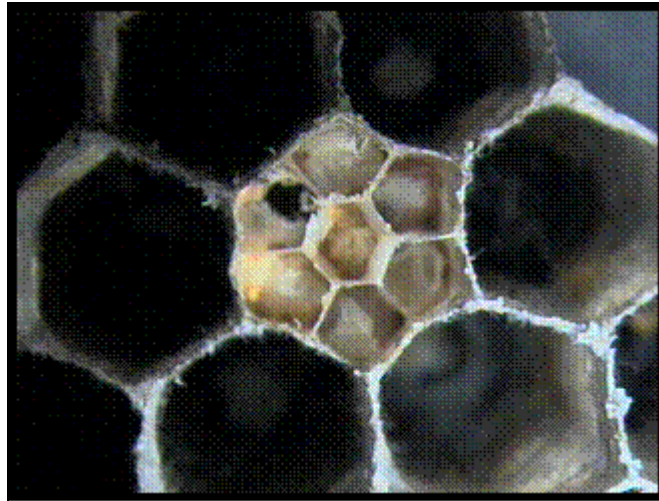


Figura 2. Célula de *Polistes satan* ocupada por parasitóide.

3- Resultados e Discussão

Durante o período de observação foram encontradas colônias nos três estágios de desenvolvimento, mesmo no período do inverno, indicando, desta forma, a existência de uma ligeira sazonalidade em *P. satan* (Figura 3). No entanto, estes resultados não corroboram totalmente com o padrão fenológico proposto para espécies de fundação independente tropicais no qual se afirma a inexistência de uma sincronia entre fundações/declínios de colônias e os aspectos abióticos (West-Eberhard, 1969; Jeanne, 1972; Gobbi & Zucchi, 1985; Yamane, 1986; Gobbi & Simões, 1988, Prezoto, 2001).

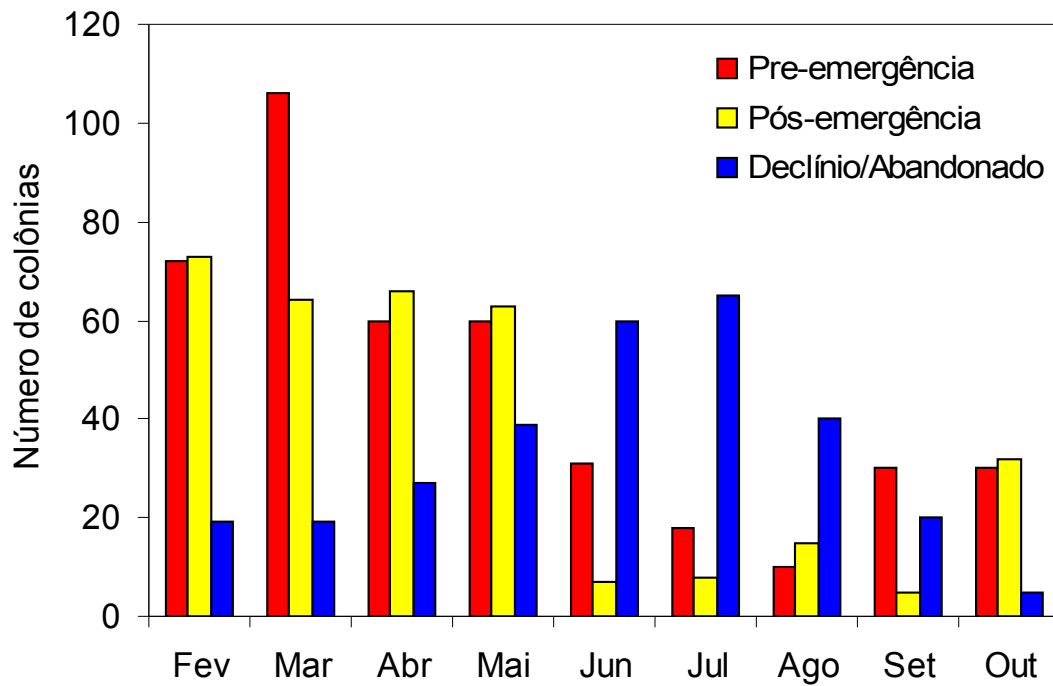


Figura 3. Flutuação do número de colônias e estágios correspondentes durante os meses observados (fevereiro a Outubro de 2004).

Colônias em pré-emergência e pós-emergência foram encontradas abundantemente até maio, então decaíram significativamente no mês de junho e julho. O número de colônias em pré-emergência voltou a aumentar nos meses de outubro e setembro. Da mesma forma, o número de colônias em declínio e/ou abandonadas aumentou consideravelmente devido às baixas temperaturas ocorridas neste período, declinando a partir do mês de agosto (Figura 4).

A produtividade relativa das colônias, ou seja, o número de fêmeas produzidas foi significativamente correlacionado ao número de ninhos satélites em atividade (Figura 5). A presença de machos foi percebida entre Fevereiro e Maio.

Posteriormente, houve uma diminuição drástica no número destes em junho (10 machos) e completa ausência até o mês de Outubro, quando voltou a ocorrer alguns machos sobre os favos os próximos a estes (Figura 6).

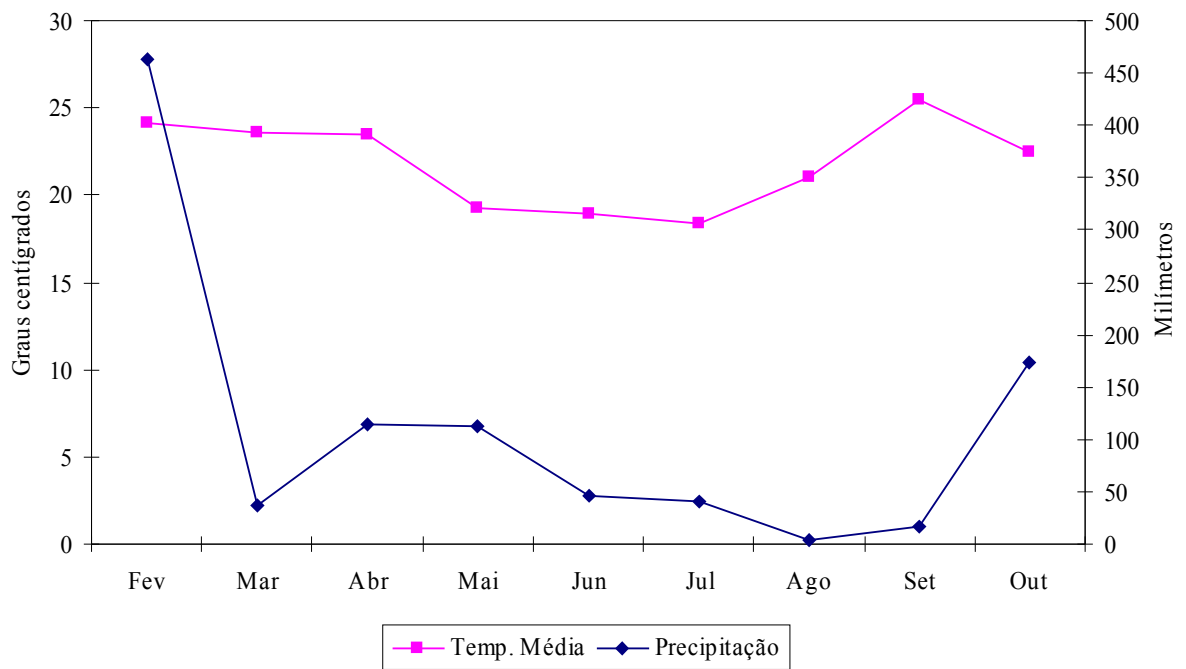


Figura 4. Dados climáticos observados no período de Fevereiro a Outubro de 2004.

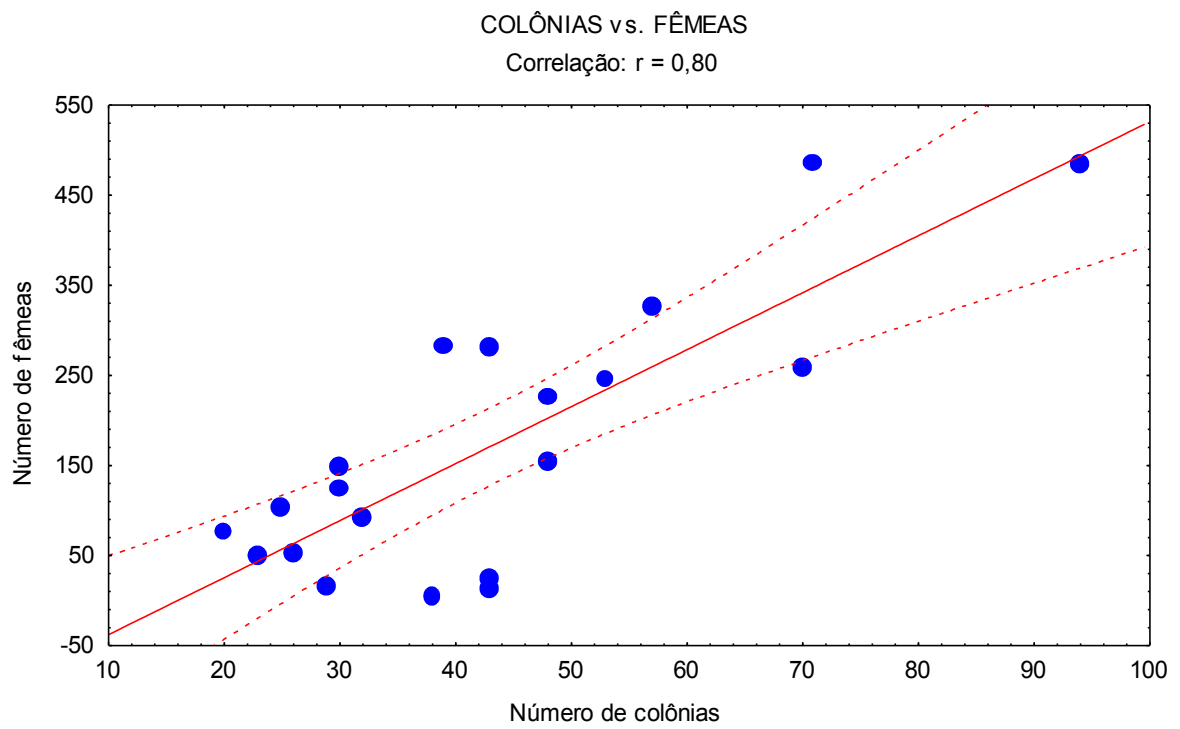


Figura 5. Produtividade relativa das colônias de *Polistes satan* de fevereiro a outubro de 2004

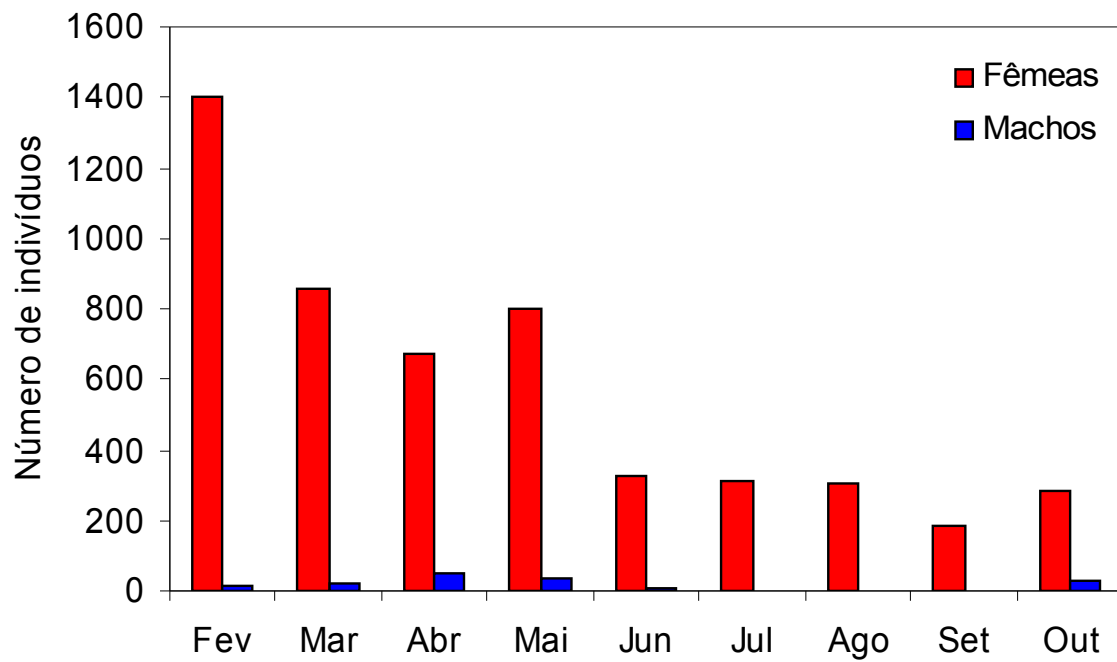


Figura 6. Frequência do número de fêmeas e machos produzidos no período de Fevereiro à Outubro de 2004.



Figura 7. Agregado de inverno de *Polistes satan* encontrado em julho de 2004.

No mês de julho foram encontrados dois agregados de inverno, um próximo a fundações abandonadas (Figura 7) e outro sobre o próprio ninho sem atividade.

Muitas das colônias encontradas caídas foram descartadas, pois se encontravam em avançado grau de deterioração tornando impossível até a contagem de células, totalizando então em 44 colônias.

O parasitóide foi identificado como *Brachymeria vesparum* (Chalcididae). Este parasitóide é comum nos ninhos de *Polistes* spp. (Rau, 1941, Nelson, 1968; Rodrigues, 1968; Giannotti, 1992, Tannure-Nascimento, 2002). Nas células onde se encontravam estes indivíduos, observou-se de 1 a 14 casulos em cada uma, acomodados em até duas camadas de sete casulos cada. As pupas do hospedeiro

são quase totalmente consumidas pelas larvas dos micro-himenópteros, que após a metamorfose, abandonam os casulos por orifícios laterais, nas células adjacentes.

O tamanho médio dos ninhos caídos foi de 43.16 ± 20.35 células, o que não significou que tais ninhos apresentaram um padrão característico de número de células no qual representasse um limite para se evitar o parasitoidismo. A contagem de camadas de mecônio mostrou que as células são utilizadas apenas uma vez na maior parte dos ninhos ($\bar{x} \pm D.P.: 0.97 \pm 0.4$; amplitude: 0-2 camadas). A distribuição do número de células dos ninhos caídos não diferiu de uma distribuição normal, desta forma, os ninhos foram cortados independentemente de seu tamanho (Figura 8).

O fato dos ninhos terem sido cortados pelas vespas aparentemente não está relacionado ao parasitoidismo das células, pois dos 44 ninhos analisados, 35 (79.75%) não apresentavam células com sinal de parasitoidismo (células com múltiplos casulos característico de *Brachymeria vesparum*). Seis ninhos (13.63%) apresentaram uma única célula parasitada e apenas dois ninhos (4.54%) apresentaram mais de uma célula parasitada. Este fato foi reforçado pela observação da distribuição do número de células parasitadas por ninho, na qual não difere de uma distribuição aleatória (distribuição de Poisson, Figura 9).

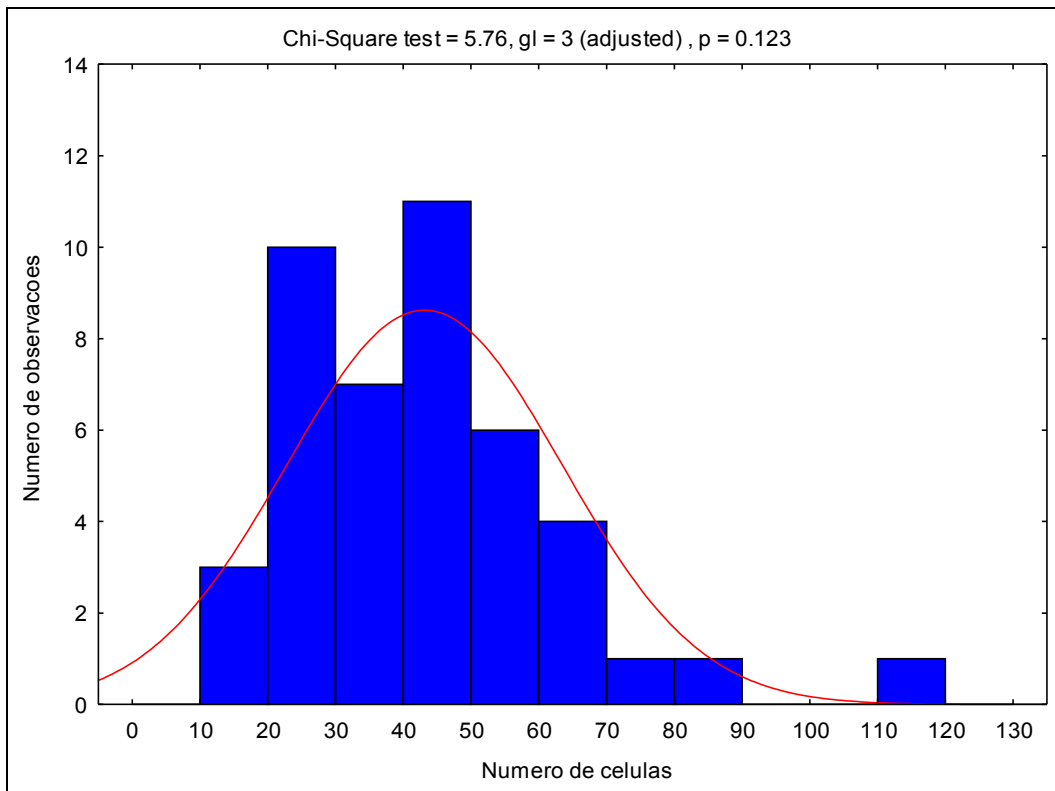


Figura 8. Distribuição do tamanho dos ninhos caídos em *Polistes satan*.

A distribuição do número de células dos ninhos (barras) não difere da distribuição normal esperada (linha).

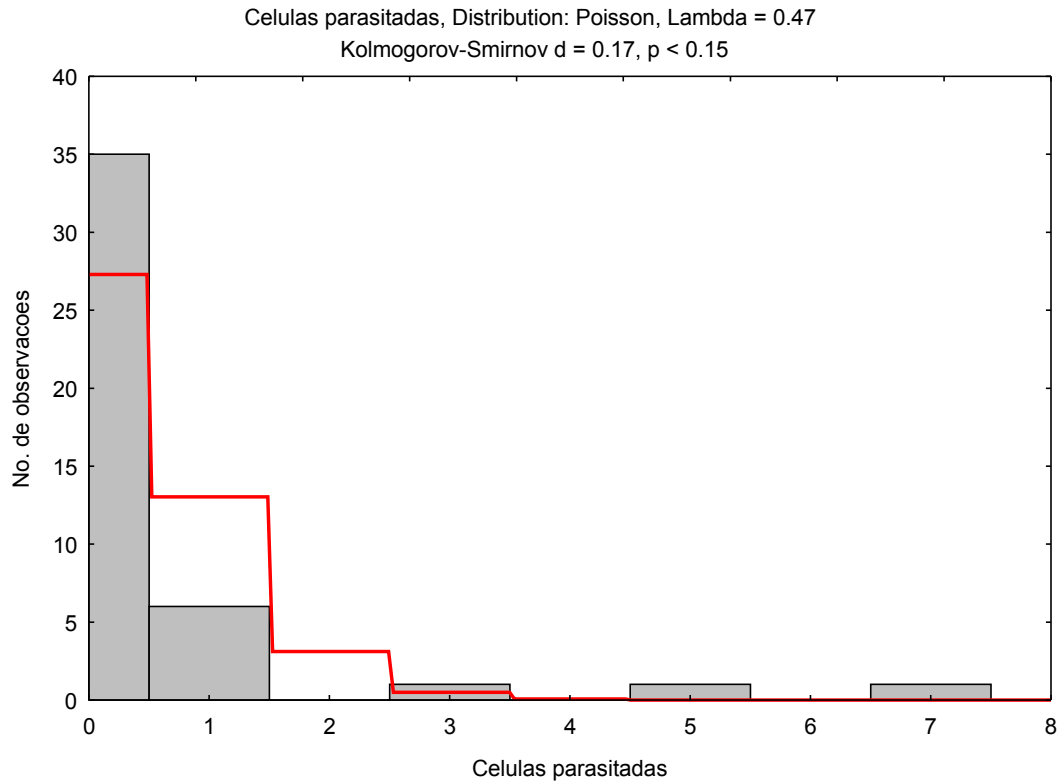


Figura 9. Distribuição do número de células parasitadas por ninho de *Polistes satan*. A distribuição observada não mostrou diferença significativa entre os valores observados (barras) e a frequência aleatória esperada (linha vermelha).

Jeanne (1979) sugeriu que um dos motivos que *Polistes canadensis* constrói favos múltiplos, seria pelo custo do não reaproveitamento da célula para uma segunda ou terceira geração e que estaria intimamente ligada à adaptação aos parasitóides encontrados por ele neste estudo (Trigonalidae, Chalcididae e Ichneumonidae). Como as células do favo ficam vazias na emergência da primeira geração, o número de mecônio cresce, tornando o favo mais exposto, aumentando assim o risco de infestação por parasitóides. Uma forte correlação aconteceu entre a presença de parasitóides em favos de *P. canadensis* e insucesso da colônia na reutilização dos favos, sugerindo então que a dominante reutiliza as células normalmente em todos os favos, enquanto ela estiver livre da infestação de parasitóides. Uma vez detectado a presença destes, a fêmea não reutiliza mais estas células, usando somente as novas. Se o favo foi parcialmente reutilizado, provavelmente a dominante percebeu a presença do parasitóide.

4- Conclusão

Dos ninhos de *P. satan* em atividade, registrados no censo mensal, apenas 4,65% (N = 602) encontravam-se com células com característica da presença do parasitóide *Brachymeria vesparum*. Comparando com os ninhos caídos, pode-se concluir que estes ninhos não são cortados por forças ecológicas (parasitoidismo), e que outras razões, como por exemplo, questões sociais (e.g. dominância reprodutiva) poderia ser uma causa provável do corte peduncular dos ninhos pós-emergentes.

5- Referências Bibliográficas

- ALEXANDER, D. 1974. The evolution of social behaviour. **Annual Review Ecology and Systematics**. 5: 325-383.
- FIELD J.; FOSTER W.; SHREEVES G.; SUMNER S. 1998. Ecological constraints on independent nest founding in facultatively eusocial hover wasps. **Proceedings Royal Society of London B** 265: 973-977.
- GIANNOTTI, E. 1992. **Aspectos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese de Doutorado em ciências Biológicas. Instituto de Biociências, rio Claro. UNESP. 212pp.
- GOBBI, N. 1977. **Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae)**. Ribeirão Preto-SP. Tese de Doutorado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto -USP. 229p.
- GOBBI, N. & SIMÕES, D. 1988. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**. 17 (2): 421-436.
- GOBBI, N., NOLL, F. B. & PENNA, M.H.A. 2006. "Winter" aggregations colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in the subtropical Brazil. **Naturwissenschaften** (93): 487-494.
- GOBBI N. & ZUCCHI R. 1985. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae). I. Phenological account. **Naturalia** 5: 97-104.
- GONZALES J.A., NASCIMENTO F.S. & GAYUBO S.F. 2002. Observation on the winter aggregates of two polistine wasps (Hymenoptera Vespidae Polistinae). **Tropical Zoology** 15: 1-4.

- HUNT, J. H. 1994. Nourishment and social evolution in wasps *sensu lato*. In J. H. Hunt and C. A. Nalepa (Eds.). **Nourishment and evolution in insect societies**, pp. 211-244. Westview Press, Boulder, Colorado.
- JEANNE, R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, **144**: 3, 63-150.
- JEANNE, R.L. 1979. Construction and utilization of multiple combs in *Polistes canadensis* in relation to the biology of a predaceous moth. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. **4**, p. 193-310.
- JEANNE R.L. DAVIDSON D. W. 1984. Population regulation in social insects. In C. B. Huffaker and R. L. Rabb (Eds.). **Ecological Entomology**, pp. 559-590. John Wiley and Sons, New York, New York.
- NELSON, J. M. 1968. Nesting habits and nest symbionts of *Polistes* wasps. **Annual Entomological Society of America**, **49**: 559-566.
- O'DONNELL, S. 1996. Reproductive potential and division of labor in wasps: Are queen and worker behavior alternative strategies? **Ethology, Ecology and Evolution**. **8**: 305-308.
- O'DONNELL, S & JOYCE, F.J. 2001. Seasonality and colony composition in a montane tropical eusocial wasp. **Biotropica** **33(4)**: 727-732.
- PREZOTO, F. 2001. **Estudos biológicos e etológicos de *Polistes (Aphanilopterus) simmilimus* Zikan, 1951**. Tese de doutoramento em Ciências Biológicas. Instituto de Biociências, Rio Claro, UNESP. 112p.
- RAU, P. 1941. Observations on certain Lepidopterous and Hymenopterous parasites of *Polistes* wasps. **Annual Entomological Society of America** **34**: 355-366.
- REEVE H. K. 1991. *Polistes*. In K. G. Ross and R. W. Matthews (Eds.). **The social biology of wasps**, pp. 99-148. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- RICHARDS, O.W. 1978. **The social wasps of the Americas**. British Museum, Natural History, London, England.

- RICHARDS, M.H. & PACKER L. 1996. The socioecology of body size variation in the primitively eusocial sweat bee, *Halictus ligatus* (Hymenoptera: Halictidae). **Oikos** 77: 68-76.
- RODRIGUES, V.M. 1968. **Estudo sobre as vespas sociais do Brasil (Hymenoptera: Vespidae)**. Rio Claro, 1968. 113p. Tese de doutoramento - Faculdade de Filosofia e Ciências e Letras de Rio Claro,
- STRASSMANN J.E & HUGHES C. R. 1986. Latitudinal variation in protandry and protogyny in polistine wasps. **Monitore Zoolico Italiano** (NS) 20: 87-100.
- SUZUKI, T. 1986. Production schedules of males and reproductive females, investment sex ratios, and worker-queen conflict in paper wasps. **American Naturalist** 128: 366-378.
- TANNURE-NASCIMENTO I.C. 2002. **Organização social e aspectos relacionados em colônias polidômicas de *Polistes (Aphanilopterus) satan* Bequaert, 1940 (Hymenoptera, Vespidae)**. Dissertação de Mestrado em Entomologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brasil. 84p.
- TSCHINKEL W. R . 1991. Insect sociometry: a field in search of data. **Insectes Sociaux**. 38: 77-82.
- VECHT J. VAN DER.1965. The geographical distribution of the social wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Proceedings 12th International Congress of Entomology**, pp. 440-441.
- WCISLO W. T. & B. N. DANFORTH 1997. Secondarily solitary: the evolutionary loss of social behavior. **Trends of Ecology and Evolution** 12: 468-474.
- WENZEL J. W. & CARPENTER J. M. 1994. Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation. *In*: P. Eggleton and R. I. Vane-Wright (Eds.). **Phylogenetics and ecology**, pp. 79-101. Academic Press, London, England.
- WEST EBERHARD M.J. 1969. The social biology of polistine wasps. **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, Universty of Michigan** 140: 1-101.

- YAMANE, S. 1986. The colony cycle of the Sumatran paper wasp *Ropalidia (Icariola) variegata jacobsoni* (Buysson), with reference to the possible occurrence of serial polygyny (Hymenoptera, Vespidae) **Monitore Zoologico Italiano (N.S)**, **20**: 135-161.
- YANEGA D. 1988. Social plasticity and early-diapausing females in a primitively social bee. **Proceedings of National Academy Science**. **85**: 4374-4377.

Capítulo III

**Dominância Reprodutiva e Regulação Social
de *Polistes (Aphanilopterus) satan* Bequaert
(Hymenoptera, Vespidae).**

1- Introdução

O desvio reprodutivo (*reproductive skew* ou *concession model*) é uma característica comum a muitas sociedades animais e é regulado por hierarquias de dominância. Isto significa que apenas um ou poucos indivíduos de um grupo cooperativo são dominantes sobre os demais e monopolizam totalmente ou a maior parte da reprodução do grupo (aves: Stacey & Koenig, 1990; mamíferos: Solomon & French, 1997). Da mesma forma, nos insetos sociais a reprodução é determinada por meio de lutas que se estabilizam em uma hierarquia ou através de uma divisão reprodutiva do trabalho nas colônias (revisado em Reeve & Keller, 2001). Muitos insetos sociais (e.g. *Polistes*, *Bombus*, halictídeos e formigas ponerine) são caracterizados pela ausência ou mínimo dimorfismo entre rainhas e operárias (Wilson, 1971). Nestes, todos os membros da colônia são capazes de acasalar e

reproduzir, mas interações agressivas geralmente proporcionam reprodução a um ou poucos indivíduos (Heinze *et al.*, 1994).

Colônias da vespa social *Polistes* são fundadas por fêmeas inseminadas que podem iniciar a construção dos ninhos sozinhas (haplometrose) ou associadas à outras (pleometrose) (West-Eberhard, 1969). Os fatores que levam a associação entre as fundadoras são objetos de intensos estudos para se testar ou aplicar a teoria da *kin-selection* (Hamilton, 1964a, b; West-Eberhard, 1975). A associação entre as fundadoras leva a um conflito de interesses, pois cada fêmea compete pela dominância reprodutiva, na qual uma das fundadoras torna-se a poedeira da maioria dos ovos (Pardi, 1948). Alguns estudos sugerem que quando uma fêmea de um assume a dominância reprodutiva de uma colônia, ela oferece uma pequena parcela na reprodução para outros indivíduos de modo a garantir a permanência e cooperação destes na colônia (*reproductive skew*) (Reeve, 1991). O tamanho desse incentivo está relacionado à teoria da *kin selection* e é baseada em fatores sociais, ecológicos e genéticos. Por exemplo, se os membros do grupo são proximamente aparentados compartilhando muitos genes, o incentivo é menor, pois estes indivíduos teriam um ganho geneticamente maior pela reprodução da dominante (Reeve & Ratnieks, 1993; Keller & Reeve, 1994, 2001). No entanto, o desvio reprodutivo tende a diminuir quando uma fêmea associada possui a mesma capacidade reprodutiva e habilidade competitiva que a dominante (Reeve & Ratnieks, 1993). Isto ocorre porque o indivíduo associado talvez dispute a reprodução direta nas mesmas condições que a dominante e, desta forma, esta terá

que oferecer uma parcela maior da reprodução. Outro fator que afeta o desvio reprodutivo é a produtividade total da colônia, pois quanto maior a produtividade, menores as vantagens de iniciar uma nova colônia ou disputar a reprodução com a dominante.

A ocorrência de ninhos satélites ainda não é muito bem compreendida em vespas do gênero *Polistes*, pois os mecanismos da regulação social que envolve a reprodução nos diferentes ninhos permanecem obscuros. A construção de ninhos satélites foi estudada em *Polistes exclamans* (Strassmann 1981a, b, c). Nesta espécie as subordinadas abandonaram a colônia original, tornaram-se dominantes e realizaram a postura no novo ninho. Inicialmente, porém, houve um intercâmbio de indivíduos entre o ninho original e os satélites. Baseada na teoria de *kin selection*, Strassmann (1981c) sugeriu que as operárias de *P. exclamans* poderiam reconhecer a informação do grau de parentesco o que determinaria a construção de um novo ninho satélite. Desta forma, iniciaram a postura no novo ninho ou continuaram na associação como uma subordinada. O termo colônias polidômicas foi introduzido em vespídeos sociais por Page *et al.* (1989) após o estudo de uma população de *P. fuscatus*. As colônias dessa espécie são constituídas por dois a nove ninhos separados e essa alternativa reprodutiva seria decorrente da incapacidade da fundadora em manter sua dominância sobre suas subordinadas, resultando numa poliginia funcional.

A espécie *Polistes satan* é um bom modelo de sistema para o estudo do conflito pela reprodução e sua resolução já que possui colônias relativamente

pequenas ($\bar{x} \pm D.P. = 25.89 \pm 23.44$ indivíduos adultos, $N = 18$) e constrói entre 1 a 10 ninhos satélites em torno ou subsequente à um ninho parental (Tannure-Nascimento, 2002). Geralmente uma única fêmea torna-se a dominante em relação aos outros indivíduos e torna-se a reprodutora principal da colônia. No entanto, o número de operárias com ovários desenvolvidos em colônias em pós-emergência é de aproximadamente 20% ($\bar{x} \pm D.P. = 5.79 \pm 5.16$ fêmeas, $n=12$), o que sugere que a dominância reprodutiva poderia não estar sendo completa (*low skew*) e as subordinadas poderiam estar reproduzindo nos ninhos satélites. Neste estudo foram comparadas as relações que determinam a hierarquia de dominância em colônias de *P. satan* em relação a um modelo teórico proposto para uma hierarquia linear de dominância. Este trabalho mostra os padrões de interações agonísticas entre indivíduos que compõem a hierarquia e suas inter-relações em colônias não manipuladas.

1.1 Modelo

O modelo proposto pressupõe a existência de uma hierarquia linear na qual apenas uma proporção da colônia possui capacidade de realizar interações agressivas com condições (comportamental e/ou fisiológica) de alcançar uma posição mais elevada na hierarquia, exceto a dominante ou fêmea α que suprime fêmeas ocupando posições inferiores na hierarquia. Para se calcular a variância na relação dominância-subordinação foi utilizado o índice de *skew* (Keller & Vargo, 1993; Reeve & Ratnieks, 1993), que originalmente foi desenvolvido para se

quantificar a variância na atividade reprodutiva entre indivíduos que desempenham papéis reprodutivos na colônia. A utilização do índice de *skew* é adequada, pois em *Polistes* a posição individual na hierarquia de dominância é positivamente correlacionada ao grau de desenvolvimento reprodutivo (revisado em Röseler, 1991). O índice é dado por:

$$i = \frac{(N_c v + N_n)}{(N_c + N_n)}$$

onde:

N_c é número de competidoras na hierarquia de dominância;

N_n é o número de não-competidoras na colônia,

v é a medida da variação das interações agressivas realizadas e recebidas (dominância/subordinação) entre as competidoras.

Quando a fêmea α realiza todos os atos agressivos sobre os outros indivíduos, **v** é igual a um; quando todos os indivíduos realizam interações agressivas igualmente, **v** é definido como uma variância observada entre as competidoras na proporção do total de atos realizados/recebidos, dividido pelo valor máximo para esta variância. Neste caso, **v** é igual a $N_c s^2$, onde s^2 é a variância na proporção do total de atos feitos/recebidos pelas competidoras (i.e. $s^2 = [\sum (p_i - 1 / N_c)^2] / (N_c - 1)$, onde p_i é a proporção de todos os atos feitos/recebidos pela i competidora. Este índice i diferentemente do utilizado para verificar o valor da produtividade (número de descendentes) e pode ser utilizado para calcular tanto a capacidade de uma competidora ser dominante na hierarquia,

quanto sua proporção de atos recebidos. Desta forma, o índice i varia de zero a um. Uma das predições do modelo é que a fêmea dominante realizaria uma proporção maior de atos agonísticos sobre as demais fêmeas da hierarquia e receberia o mínimo de atos ou próximo a zero; a fêmea β seria dominante sobre as demais, exceção a dominante, e receberia uma proporção menor de atos agonísticos que as fêmeas abaixo no ranking (Figura 1).

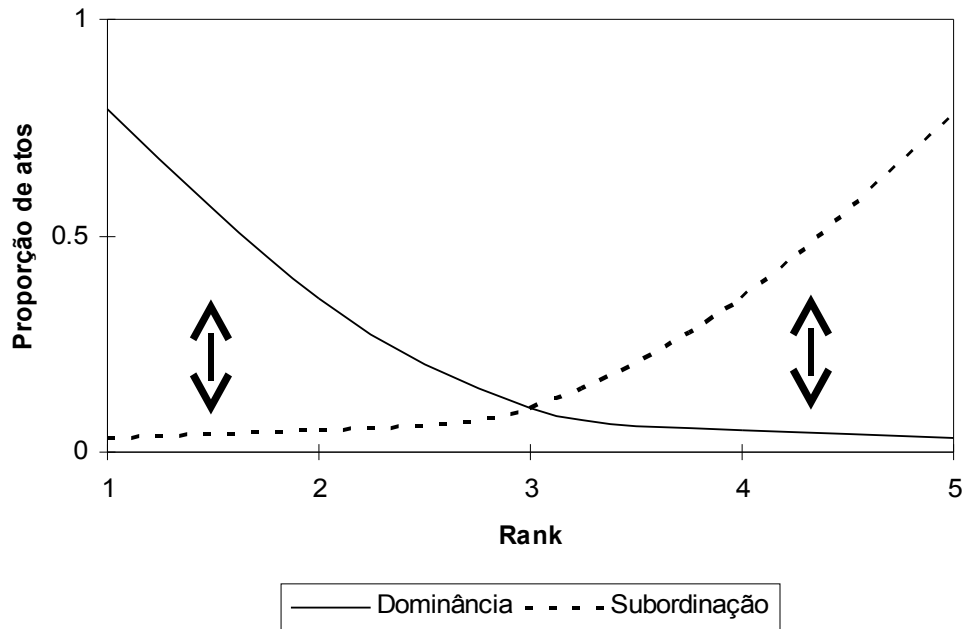


Figura 1. Modelo de hierarquia de dominância em equilíbrio em um ranking de cinco fêmeas competidoras. A fêmea dominante (1) realiza maior proporção de atos agressivos (linha contínua) e recebe o menor número de atos agressivos (linha pontilhada), a fêmea primeira fêmea subordinada é mais agressiva que as fêmeas de baixo ranking e recebe menos atos agressivos, com exceção da dominante. As proporções podem variar de acordo com o grau de linearidade da hierarquia, ou seja, quanto maior o desvio reprodutivo, maior proporção de atos agressivos realizados pela dominante e menor número de atos recebidos.

2. *Material e Métodos*

2.1 Local de estudo e colônias

As observações de campo foram realizadas na Fazenda Guanabara localizada no município de Cajuru-SP (47°15' S; 21°26'W), entre Setembro de 2003 e Julho de 2004. Sete colônias em fase de pós-emergência foram numeradas segundo a ordem de ocorrência local, recebendo cada ninho identificação apropriada (16.42 ± 4.64 fêmeas, média ± D.P.; amplitude 8-20). Semanalmente estas colônias foram mapeadas mediante a contagem do número de células do ninho e especificação dos imaturos. As fêmeas foram marcadas individualmente mediante códigos específicos no tórax com tinta.

Registros utilizando filmadoras digitais (Sony camcorder 8mm) e observações *in loco* foram realizadas e, posteriormente, em laboratório, transcrições e análises dos padrões comportamentais entre os indivíduos das colônias foram observadas. No total foram obtidas 5.160 min de observações para a avaliação das interações (13.5 ± 7.18h por colônia, média ± D.P.), com cada sessão de observação de pelo menos 30 min. Apenas atos altamente agressivos foram considerados, tais como: subir sobre opositor, mordiscar e tentar ferrear. Esses atos foram escolhidos, pois são inequivocamente comportamentos de dominância (Pardi, 1948; West-Eberhard, 1969; Reeve, 1991). Matrizes de relações de dominância foram construídas com base nas interações agonísticas entre as fêmeas (Tabela 1). Posteriormente, um teste de linearidade de hierarquia foi aplicado de acordo com

o método de Appleby (1983). Cada fêmea representada nas matrizes fez ou recebeu pelo menos um ato agonístico. Aquelas que não fizeram nenhum ato agonístico não foram incluídas nas tabelas. Este método para consiste no cálculo do número de tríades circulares (e.g. A>B>C ou A>B>C>A) no grupo estudado no qual as interações são conhecidas. O cálculo de tríades circulares d é dado pela seguinte fórmula:

$$d = \frac{N(N - 1) (2N - 1) - \frac{1}{2} \sum (S_i)^2}{12}$$

onde:

N = tamanho do grupo

S_i = número de vezes em que um determinado indivíduo foi dominante sobre outro(s) do mesmo grupo.

Quando N é maior que 10, a distribuição de d aproxima-se do χ^2 , então se calcula:

$$df = \frac{N(N - 1) (N - 2)}{(N - 4)^2}$$

Para o cálculo da linearidade da hierarquia utilizou-se o coeficiente K obtido pela fórmula:

$$K = 1 - \frac{24d}{N^3 - 4N}$$

Posteriormente, foi aplicado o teste de χ^2 para verificar a variação na frequência dos atos realizados e recebidos entre indivíduos dominantes e subordinados.

Fêmeas ocupando mais elevada posição de dominância foram classificadas como 1 ou α , fêmeas na segunda posição foram classificadas como 2 ou β , e assim por diante.

Para definir quais indivíduos realmente estavam competindo por ranking mais elevados na hierarquia, foram considerados apenas aqueles que realizaram 5% ou mais de interações na colônia. Essa definição de hierarquia, embora seja arbitrária, tem sido utilizada em estudos prévios sobre hierarquia de dominância (Monnin & Ratnieks, 1999; Monnin *et al.*, 2003).

Tabela 1. Exemplo de matriz de interações agonísticas registradas durante 840min de observações entre Outubro e Dezembro de 2003 (colônia 1). Na primeira coluna estão os indivíduos que realizaram os comportamentos agressivos, e na primeira linha estão os indivíduos que receberam os atos.

	5	11	15	1	10	13	21	8	17	12	4	2	20	7	3	14	6	18	16	Total de atos realizados
5		5		4				1		1										14
11			1	9		1		1		1			2		1	3				20
15		1		6														8	3	18
1		1			1					1	1	3								7
10				1				2		1					1	3				8
13								2			1	1								4
21									2		1								2	5
8		2									1					1	1			5
17		1											1		1					3
12											2	3	7		1					11
4																1				3
2				1	1														2	4
20			1																1	2
7		1											1						1	3
3		1											1						1	3
14				1											1					2
6		2	1										1		1					5
18																		1		1
16																			2	2
Total de atos recebidos	0	14	3	22	2	1	0	6	2	6	7	16	1	3	10	1	21	2	3	

2.2- Análises Estatísticas

Devido a não-normalidade de distribuição dos dados, todas as análises foram feitas utilizando estatística não-paramétrica (Sokal & Rohlf, 1995). Para cada colônia foi calculada, utilizando o teste exato de Fisher (*one-tailed*), a probabilidade da fêmea α realizar maior número de atos agressivos e receber menos atos de outras fêmeas de menor ranking. Análises de variância (Kruskal-Wallis ANOVA) foram empregadas para avaliar o efeito das variáveis quantitativas somadas em relação à ordem hierárquica obtida em cada conjunto de matrizes. Posteriormente, as médias das variáveis comportamentais foram agrupadas (*pooled*) de acordo com a ordem hierárquica obtida em cada colônia, os *rankings* foram pareados e comparados pelo teste Mann-Whitney *U* (Sokal & Rohlf, 1995).

2.3-Remoção experimental das dominantes

Após a determinação da identidade das fêmeas dominantes nas colônias, seja por atos agressivos e/ou postura dos ovos, foram realizados cinco experimentos de remoção e observação do processo de disputa pela dominância. As fêmeas dominantes foram retiradas de seus ninhos e mortas por resfriamento para posterior análise dos ovários e espermateca. Durante duas semanas foram registrados os atos agressivos entre os indivíduos ocorridos nas suas respectivas colônias. Após o estabelecimento da nova hierarquia de dominância todas as fêmeas foram coletadas e dissecadas.

Para a comparação dos dados de agressividade, analisados como razões $[\log(\text{número de eventos}/\text{min} + 1)]$, entre as colônias não manipuladas (controle) e manipuladas (experimento) foi aplicado o teste t de Bonferroni (Sokal & Rohlf, 1995). Para todos os testes estatísticos foi utilizado o software Statistica 6.0 (Statsoft inc.).

3- Resultados

Interações agonísticas ocorreram em um padrão consistente que permitiram obter um ranking de dominância hierárquica em todas as colônias ($\bar{x} \pm \text{D.P.} = 13.68 \pm 6.19$ atos/h; Figura 2). As fêmeas consideradas dominantes (α) realizaram significativamente mais atos agressivos e receberam menos atos que as fêmeas posicionadas imediatamente abaixo no ranking (β) em 57% das colônias (4/7 colônias, Fisher teste, $p < 0.05$); em comparação às fêmeas ocupando a terceira posição do ranking (γ), fêmeas α foram significativamente mais agressivas e receberam menos atos em 28.5 % das colônias (2/7 das colônias, Fisher teste, $p < 0.05$); também foram mais agressivas e receberam menor número de atos que fêmeas ocupando a quarta posição (δ) no ranking em 57% das colônias (4/7 colônias, Fisher teste $p < 0.05$), e em 43% das colônias (3/7 colônias, Fisher teste, $p < 0.05$) as fêmeas α realizaram mais atos agonísticos e receberam menos que a fêmeas ocupando a quinta posição (ϵ) no ranking hierárquico obtido.

A análise de variância (ANOVA) mostrou que quando as proporções relativas às interações agonísticas em todas as colônias são somadas e comparadas entre apenas aquelas fêmeas que estão competindo pela dominância, ou seja, aquelas que realizaram no mínimo 5% dos atos, existiu uma diferença marginalmente significativa entre as médias das proporções de atos realizados [Kruskal-Wallis test: (G.L.= 4, N= 35) H = 8.73; p = 0.06] e significativa entre as média das proporções de atos recebidos [Kruskal-Wallis test: (G.L.= 4, N= 35) H = 13.26; p = 0.01].

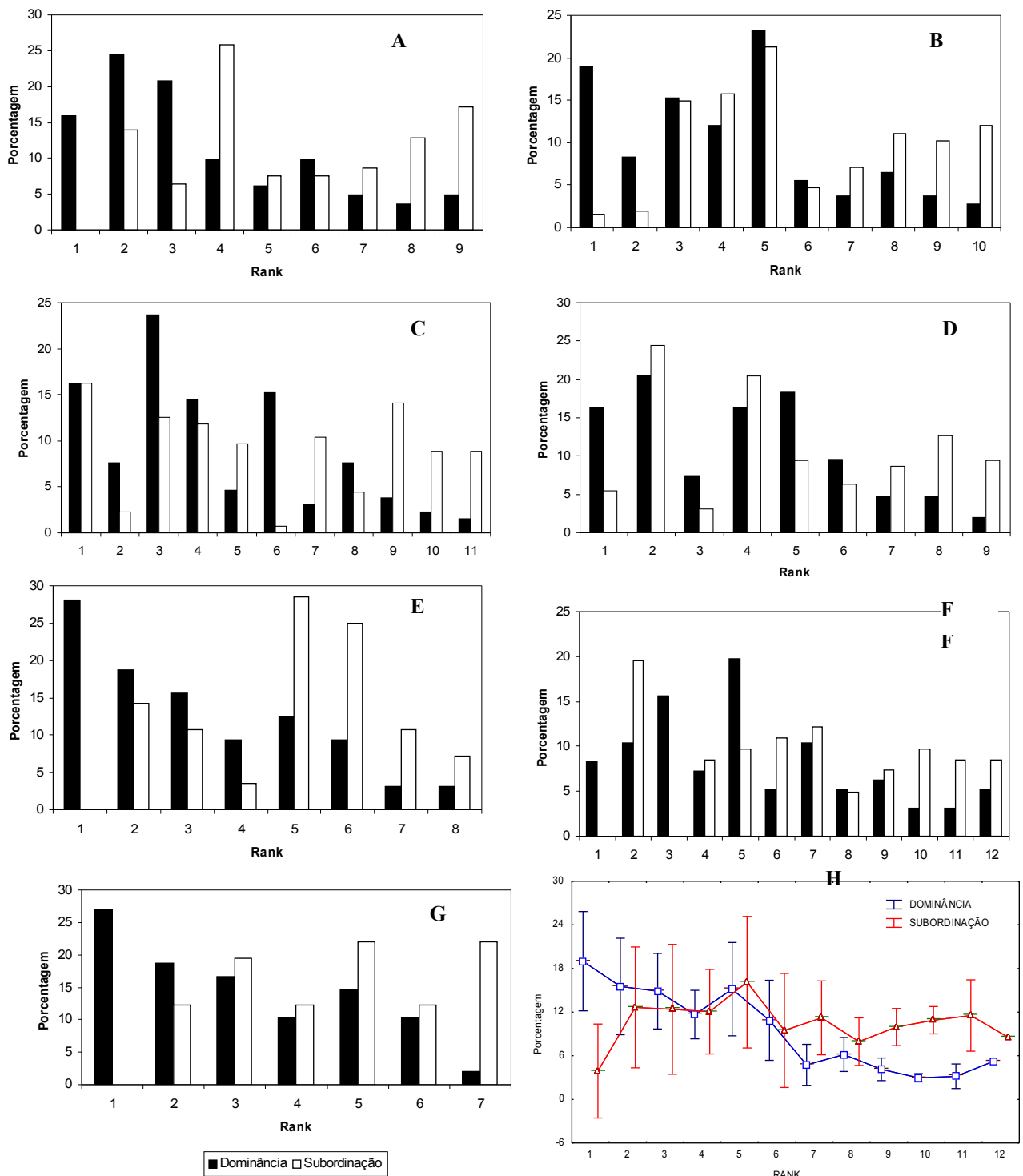


Figura 2. Proporções de atos agonísticos realizados (barras pretas) e recebidos (barras brancas) dos indivíduos seguindo a ordem hierárquica obtida pela análise das matrizes nas sete colônias estudadas (A-G). Média \pm desvio padrão das proporções somadas de atos agonísticos em todas as colônias (H).

Comparações pareadas mostraram que na média as fêmeas dominantes foram mais agressivas ou realizaram mais atos agressivos que fêmeas ocupando posições inferiores no ranking hierárquico (Figura 3A, Tabela 2). Da mesma forma, fêmeas dominantes receberam, em média, significativamente menos atos agressivos de fêmeas em posição inferior no ranking (Figura 3B, Tabela 2). No entanto, fêmeas ocupando posições inferiores na hierarquia não diferiram entre si em relação aos atos de dominância-subordinação. Apenas na média dos atos de subordinação, fêmeas ocupando a posição 2 ou β receberam menos atos agressivos que fêmeas na posição 3 ou γ , que por sua vez receberam menos atos que fêmeas (4 ou δ) imediatamente abaixo no ranking (Figura 3B, Tabela 2).

Tabela 2. Estatística das comparações pareadas das interações agonísticas realizadas (dominância) e recebidas (subordinação) entre fêmeas ocupando as maiores posições na hierarquia de dominância.

		Dominância							
		1		2		3		4	
		U	<i>p</i>	U	<i>p</i>	U	<i>p</i>	U	<i>p</i>
2		19,0	0,482						
3		7,0	0,025	16,0	0,277				
4		13,5	0,160	18,0	0,406	20,0	0,565		
5		5,0	0,013	12,0	0,110	9,5	0,055	19	0,482
		Subordinação							
		1		2		3		4	
		U	<i>p</i>	U	<i>p</i>	U	<i>p</i>	U	<i>p</i>
2		12,0	0,110						
3		4,0	0,009	6,0	0,018				
4		8,0	0,035	20,5	0,609	9,0	0,048		
5		5,0	0,013	17,0	0,338	16,0	0,277	17,0	0,338

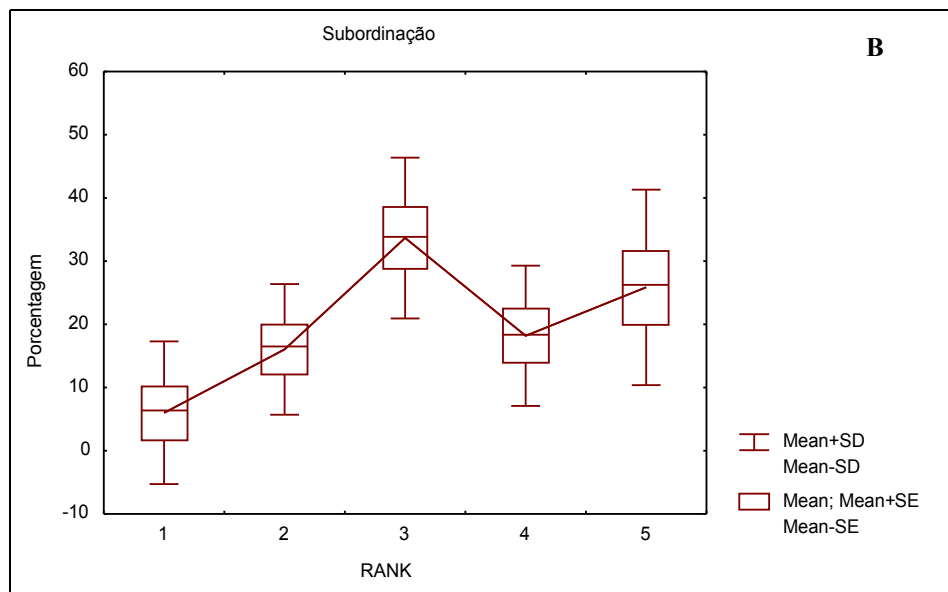
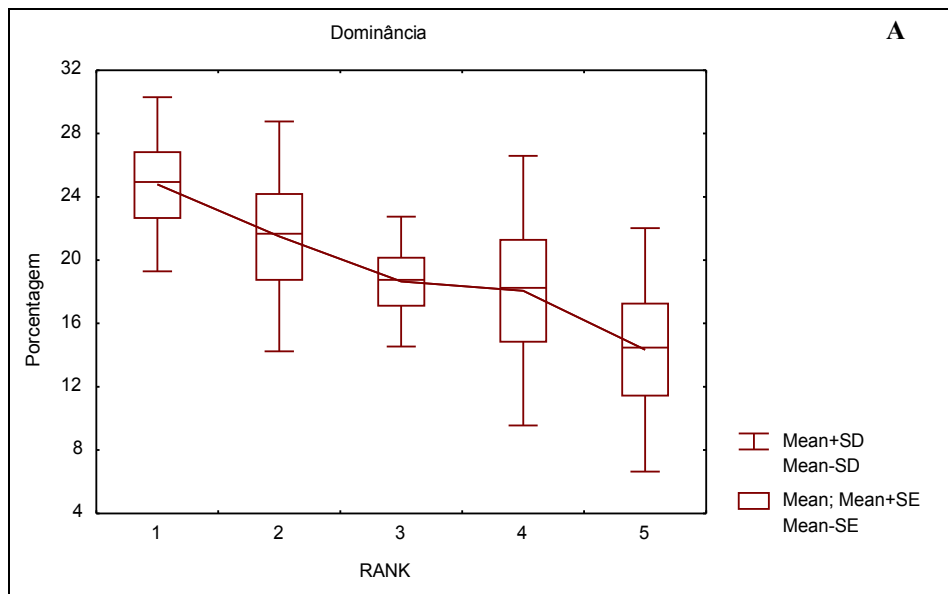


Figura. 3. Proporções de interações agonísticas entre as fêmeas com maior ranking na hierarquia de dominância entre as sete colônias estudadas (Médias, \pm Desvios Padrões e \pm Erros Padrões)

Na análise das inter-relações agressivas os resultados mostraram que fêmeas dominantes ou α nunca foram atacadas por fêmeas ocupando a segunda posição na hierarquia ou fêmeas β . Por outro lado, fêmeas dominantes não foram mais agressivas em relação às outras fêmeas ocupando menor posição no ranking. Por outro lado, todas as demais fêmeas foram mais agressivas em relação às fêmeas de ranking hierárquico imediatamente abaixo ao seu próprio do que em relação às outras fêmeas de diferentes posições. Fêmeas α realizaram em média 46.6% dos atos agressivos sobre indivíduos disputando posições na hierarquia, já fêmeas ocupando a segunda, terceira, quarta e quinta posições na hierarquia realizaram em média 26.59%, 39.5%, 39.14 e 24.71% de atos agressivos sobre indivíduos da hierarquia, respectivamente. Curiosamente, as fêmeas β receberam uma alta porcentagem de atos agressivos de fêmeas ocupando posições inferiores na hierarquia de dominância ($9.20 \pm 3.2\%$ dos atos), levando-se em consideração que foram computados os atos agonísticos realizados e recebidos em todos os indivíduos das colônias (Figura 4).

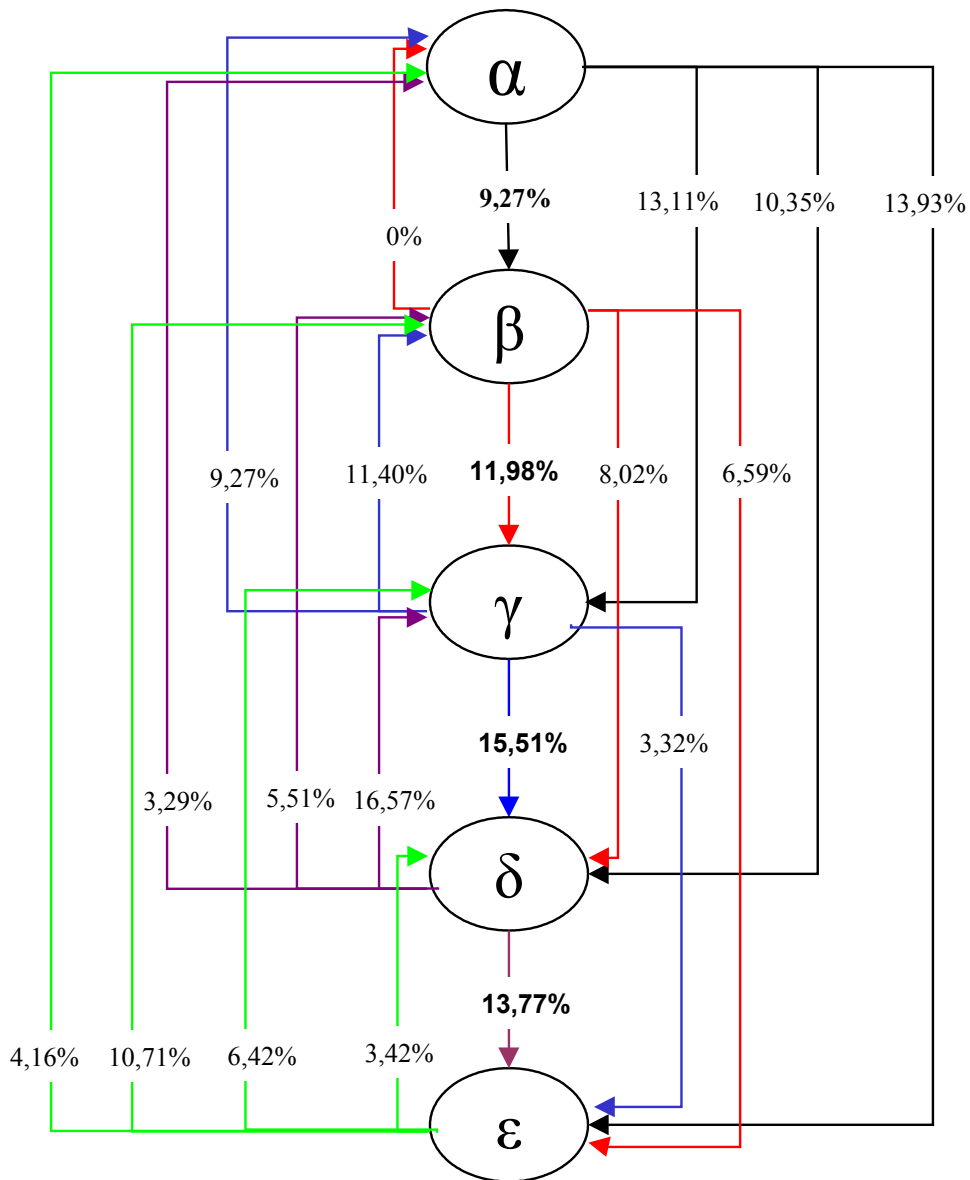


Figura 4. Análise da estrutura hierárquica em colônias de *Polistes satan*. No diagrama foram consideradas apenas as interações agressivas de um indivíduo sobre outro. Setas em sentido descendente (lado direito) significam fêmeas ocupando posições mais elevadas na hierarquia interagindo agressivamente com fêmeas de menor posição e setas em sentido ascendente (lado esquerdo), fêmeas de menor ranking sendo agressivas com fêmeas de maior posição.

De uma maneira geral, colônias maiores de *P. satan* apresentaram o índice *i* de desvio (*skew*) maior do que colônias menores (figura 5). Nestas colônias, as fêmeas dominantes tenderam a realizar uma maior proporção de atos agressivos que outras fêmeas na hierarquia, em colônias menores as fêmeas tenderam a realizar os atos agressivos entre si sem uma linearidade bem definida. Foi observada uma correlação positiva entre o tamanho da colônia e o índice de agressividade das fêmeas dominantes ($r = 0.74$; $p < 0.05$).

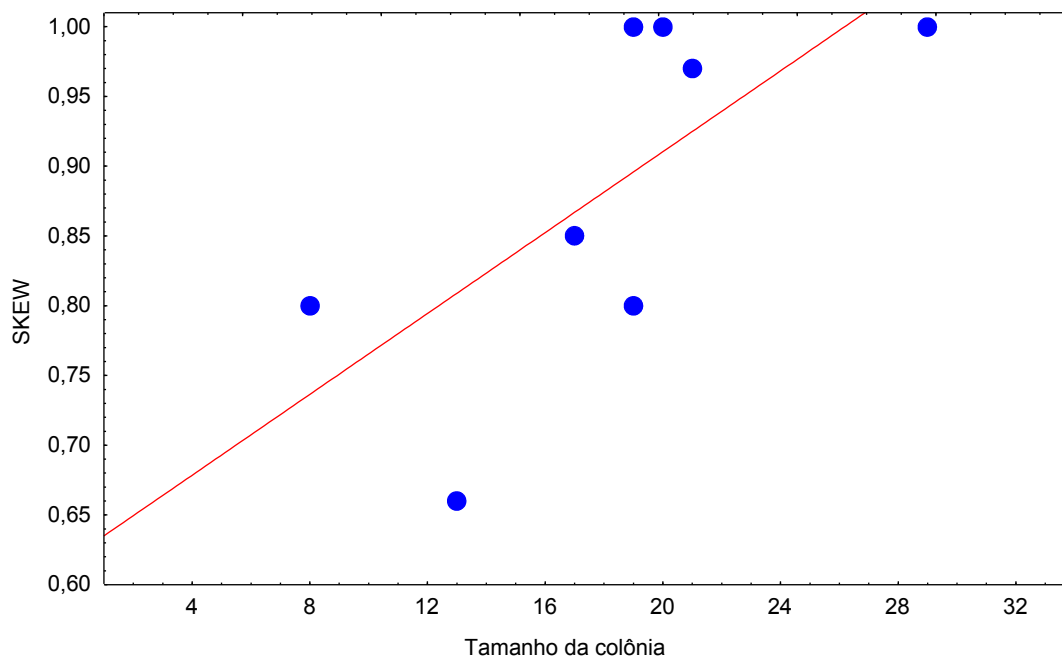


Figura 5. Correlação entre o índice *i* de agressividade (*skew*) e o tamanho da colônia em *Polistes satan* ($y = 0.01x + 0.06$). O índice varia entre 1 (quando um indivíduo realiza a maior parte das interações) e 0 (quando vários indivíduos realizam igualmente as interações agressivas).

3.1- Remoção experimental das dominantes

A comparação entre colônias não-manipuladas (controle) e aquelas em que houve a retirada das fêmeas α (experimento) mostrou uma significativa diferença no número de atos agressivos entre as fêmeas (teste $t = 2.56$; $p < 0.05$; Figura 6). Nas colônias experimentais ocorreram intensas disputas pela dominância que duraram aproximadamente duas semanas. Após esse período outras fêmeas ocuparam as posições de dominância e monopolizaram a reprodução das colônias. Durante as observações foram registrados dois casos de policiamento (oofagia), no qual uma das fêmeas dominantes comeu um ovo recém botado por outra fêmea que estava disputando a dominância e em seguida botou o seu próprio ovo.

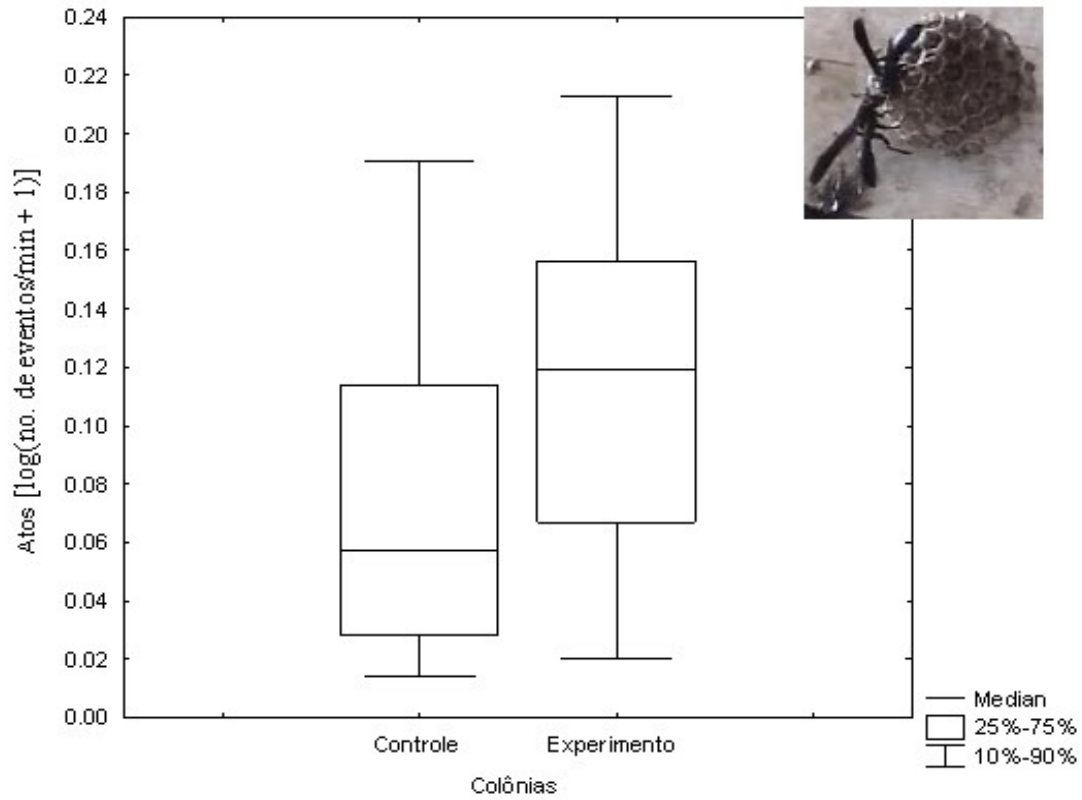


Figura 6. Comparação entre as razões de comportamentos de dominância entre fêmeas provenientes de colônias não-manipuladas (Controle) e colônias manipuladas (Experimento).

4- Discussão

Os resultados obtidos neste estudo suportam as previsões do modelo de dominância em equilíbrio entre fêmeas em conflito por posições hierárquicas. As fêmeas dominantes na maior parte das colônias realizaram maior proporção de atos agressivos e tenderam a receber o menor número de atos agressivos que outras fêmeas. Esses resultados apontam indiretamente uma monopolização reprodutiva da fêmea dominante sobre as demais fêmeas da hierarquia. Esta suposição é reforçada por análises do desenvolvimento ovariano de fêmeas em colônias em fase de pós-emergência (Tannure-Nascimento *et al.*, 2005).

Fêmeas dominantes ou alfa interagiram agressivamente com todas as fêmeas da hierarquia, como também sobre outras fêmeas que não participam da hierarquia. Fêmeas que ocupam uma posição inferior à dominante (beta) não realizaram em nenhum momento atos agressivos sobre a dominante, porém, entraram constantemente em conflito com outras fêmeas da hierarquia. A experiência social dos indivíduos talvez influencie a agressividade entre reprodutoras potenciais nas colônias de insetos sociais, ou seja, fêmeas vencedoras continuam vencendo enquanto fêmeas perdedoras continuam perdendo (Heinze, 1993). Isto pode refletir em diferenciação fisiológica entre as fêmeas, pois dominantes recebem mais alimento enquanto subordinadas têm sua atividade endócrina suprimida (Röseler *et al.*, 1984). Além disso, diferenças endócrinas relacionadas ao status reprodutivo, idade ou tamanho poderiam ser aumentados como um resultado dos encontros agonísticos. Assumindo que fertilidade e

atratividade das reprodutoras estejam correlacionadas, uma vez que a fêmea dominante inicie a postura, ela irá ser alimentada mais freqüentemente do que suas rivais menos férteis e, assim, serão mais atrativas. Sob a luz da teoria da seleção parental, a fertilidade de uma reprodutora é fundamental para as operárias, pois seus interesses convergem apenas quando esta apresenta uma produção suficiente alta de forma a compensar o custo da reprodução indireta (Hamilton, 1964; Reeve & Ratnieks, 1993).

Em um recente modelo teórico, Cant & Field (2005) sugerem que subordinadas ocupando um ranking hierárquico baixo têm uma menor probabilidade de entrar no grupo das “reprodutoras” e, desta forma, trabalhariam mais e correriam mais riscos do que aquelas que ocupam posições superiores. De fato, fêmeas de *R. marginata* que se tornaram dominantes após a remoção da rainha tinham trabalhado significativamente menos ou saído menos do ninho, do que outras fêmeas (Chandrashekar & Gadagkar, 1992).

Por outro lado, em colônias pós-emergentes de *Ropalidia marginata* existiu uma alta freqüência de interações de dominância, mas a fêmea dominante freqüentemente não está envolvida em tais conflitos. Uma das hipóteses sugeridas é que uma das funções das relações de dominância-subordinação seria a manutenção da atividade operária entre os indivíduos de baixo ranking (Gadagkar, 1991; Premnath *et al.*, 1996). Este fato também poderia ocorrer de *P. satan*, mas neste caso a fêmea dominante está presente em grande proporção aos atos das colônias, como também ocorre em *P. fuscatus*, onde a dominante é

responsável pela regulação das atividades das operárias (Reeve & Nonacs, 1983; 1997). Sumana & Starks (2004) mostraram que a regulação das atividades das operárias nesta espécie pode ser mediada através de atos menos agressivos (“darts”) do que atos propriamente agonísticos.

As fases de fundação e pré-emergência em *Polistes* têm recebido a maior parte das atenções por parte dos pesquisadores devido a sua importância na associação, usurpação de ninhos alheios e determinação do ranking hierárquico entre as fundadoras (revisado em Reeve, 1991). Porém a fase de pós-emergência mostrou ser uma fase potencial de conflitos em *P. satan*, visto que nesta espécie se inicia a construção de ninhos satélites e as chances de reprodução direta por parte das subordinadas. No entanto, em colônias maiores ou mais desenvolvidas as fêmeas dominantes mostraram que os atos agonísticos foram mais realizados (alto desvio) pelas rainhas, significando uma maior dominância reprodutiva entre os indivíduos.

O estudo das hierarquias de dominância nos diferentes táxons é de extrema importância para o entendimento da formação dos grupos sociais cooperativos (Clutton-Brock, 2002). As razões que levam os indivíduos às interações agressivas entre seus co-associados e os mecanismos de regulação destas interações são de fundamental importância para o entendimento da evolução do comportamento social nos insetos.

5. Referências Bibliográficas

- APPLEBY, M.C. The probability of linearity in hierarchies. **Animal Behaviour** **V**, **31**, pp 600-608. 1983.
- CHANDRASHEKARA K, GADAGKAR R, 1992. Queen succession in the primitively eusocial tropical wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). **Journal Insect Behavior** **5**:193-209.
- CLUTTON-BROCK TH, 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. **Science** **296**:69-72.
- CANT, M. A., FIELD, J. 2005. Helping effort in a dominance hierarchy. **Behavioral Ecology**, **16**, 708-715.
- GADAGKAR, R. 1991. *Belanogaster*, *Myschocyttarus*, *Parapolybia*, and independent-founding *Ropalidia*, p.149-190. In K.G. Ross & R.W. Matthews (eds.), **The social biology of wasps**. New York, Cornell University Press, 678 p.
- HAMILTON , W.D. The genetical evolution of social behaviour. I and II. **Journal of Theoretical Biology**, v. 7. p 7-16; p. 17-52. 1964a, b.
- HEINZE, J. 1993. Queen-queen interactions in polygynous ants. In **Queen number and sociality in insects** (ed. L. Keller), pp. 334-361. Oxford University Press.
- HEINZE, J., HÖLLDOBLER, B., PEETERS, C. 1994. Conflict and cooperation in ant societies. **Naturwissenschaften**, **81**, 489-497.
- KELLER, L., REEVE, H. K. 1994. Partitioning of reproduction in animal societies. **Trends in Ecology and Evolution**, **9**, 98-102.
- KELLER L, VARGO EL. 1993. Reproductive structure and reproductive roles in colonies of eusocial insects. In **Queen Number and Sociality in Insects**, ed. L Keller, pp. 16-44. Oxford, UK: Oxford Univ. Press
- MONNIN T, RATNIEKS FLW. 1999. Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? **Behavioral Ecology and Sociobiology** **46**:413-422.

- MONNIN T, BRANDÃO, CRF; RATNIEKS FLW. 2003. Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 54:71–79
- PAGE, R.E.; POST, D. C.; METCALF, R.A. Satellite nests, early males, and plasticity of reproductive behavior in a paper wasp. **American Naturalist**, 134 (5): 731-748. 1989.
- PARDI, L.1948 Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology.**, v. 21, p. 1-13.
- PREMNATH S., SINHA, A., GADAGKAR, R. 1996. Dominance relationship in the establishment of reproductive division of labour in a primitively eusocial wasp (*Ropalidia maginata*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 39: 125-132
- REEVE H. K. 1991. Polistes. In K. G. Ross and R. W. Matthews (Eds.). **The social biology of wasps**, pp. 99-148. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- REEVE, H. K., KELLER, L. 2001. Tests of reproductive-skew models in social insects. **Annual Review of Entomology**, 46, 347–385.
- REEVE HK, NONACS P. 1997. Within-group aggression and the value of group members: theory and a field test with social wasps. **Behavioral Ecology** 8:75–82.
- REEVE HK, RATNIEKS FLW. 1993. Queen-queen conflict in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew. *In: Queen Number and Sociality in Insects*, ed. L Keller, pp. 45–85. Oxford, UK: Oxford Univ. Press
- RÖSELER, P.F. 1991. Reproductive competition during colony establishment. *In: The social biology of wasps* (ed. K.G. Ross & R. W. Matthews), p. 309-335. Comstock, Ithaca.
- RÖSELER, P.F.; RÖSELER, I; STRAMBI, A; AUGIER, R.1984.Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp, *Polistes gallicus*. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 15: 133-142.
- STRASSMANN, J.E. Kin selection and satellite nests in *Polistes exclamans*. *In: Natural selection and social behavior: recent research and new theory.* (ed.

- Alexander, E.D. & Tinkle, D. W.). Portland, Oregon, Chiron Press, p. 45-58, 1981a.
- STRASSMANN, J.E. Parasitoids, predators, and group size in the paper wasp, *Polistes exclamans* **Ecology**, v. 62, 9 1225-1233. 1981b.
- STRASSMANN, J.E. Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 8 p 55-64. 1981c.
- SOKAL R.R., ROHLF F.J. 1995. **Biometry. The principles and practice of statistics in biological research**. New York: W.H. Freeman, 887 pp.
- SOLOMON, N.G.; FRENCH, J.A. 1997 **Cooperative Breeding in Mammals**. (Ed. by N.G. Solomon & J.A. French) Cambridge University Press, Cambridge. 390 pp.
- STACEY PB, KOENIG, WD. 1990 **Cooperative breeding in birds. Long term studies of ecology and behavior**. Cambridge University Press, Cambridge.
- SUMANA, A. , STARKS, P. T. 2004. The function of dart behavior in the paper wasp, *Polistes fuscatus*. **Naturwissenschaften**, **91**, 220-223.
- TANNURE-NASCIMENTO I.C. 2002. Organização social e aspectos relacionados em colônias polidômicas de *Polistes (Aphanilopterus) satan* Bequaert, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). Dissertação de Mestrado em Entomologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brasil. 84p.
- TANNURE-NASCIMENTO I.C., NASCIMENTO F.S., ZUCCHI R. 2005. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera Vespidae). **Ethology Ecology & Evolution** **17**: 30-39.
- WEST EBERHARD M.J. 1969. The social biology of polistine wasps **Miscellaneous Publication of Museum of Zoology, University of Michigan**. **140**: 1-101.
- WEST-EBERHARD, M.J. The evolution of social behavior by kin selection. **Quart. Rev. Biol.**, v. 50, p. 1-33 1975.
- WILSON, E.O. **The insect societies**. Cambridge: The Belknap, 548p.1971.

Capítulo IV

**Mecanismos proximais de sinalização da
dominância reprodutiva em *Polistes*
(Aphanilopterus) satan Bequaert
(Hymenoptera, Vespidae).**

1- INTRODUÇÃO

Organismos que vivem em sociedades normalmente utilizam vários sinais que informam sobre os aspectos fenotípicos e genéticos individuais (Dale *et al.*, 2001). Esta diversidade fenotípica é encontrada em vários grupos animais, como por exemplo, em mariposas (Kamil & Bond, 2001), em gansos (Cooke *et al.*, 1995) ou na variação de tamanho e formas de formigas do gênero *Atta* (Hölldobler & Roces, 2001). De fato, a capacidade do reconhecimento individual tem sido o foco principal de vários estudos sobre os mecanismos de comunicação nos insetos sociais (Wilson, 1971). Existem dois tipos de explicações possíveis da evolução da variabilidade fenotípica necessária para um sistema de reconhecimento individual:

- i. nenhuma seleção favorecendo a distinção: a variabilidade poderia ser neutra ou

funcional em um contexto de ausência de reconhecimento e poderia ter surgido como um sub-produto para o reconhecimento de co-específicos; e **ii.** seleção favorecendo a distinção: a variabilidade poderia beneficiar indivíduos favorecendo o processo de reconhecimento e, desta forma, proporcionando a evolução da variabilidade fenotípica (Tibbetts, 2004). Tais processos requerem meios pelos quais os membros da colônia discriminem entre aqueles oriundos de sua própria colônia, indivíduos mais aparentados e aqueles pertencentes a diferentes castas.

Vespas do gênero *Polistes* são um grupo de insetos cuja complexidade social baseada em interações deveria requerer um tipo de reconhecimento individual. As colônias podem ser fundadas por uma única fêmea fundadora (haplometrose) ou por um grupo de fêmeas associadas (pleometrose). Durante a fundação, as co-fundadoras de *Polistes* são extremamente agressivas e, por meio de interações agressivas, estabelecem uma hierarquia linear de dominância (Pardi, 1948; West-Eberhard, 1969). Em alguns dias a intensidade dos atos agressivos diminui e a posição da fêmea na hierarquia determinará seu comportamento, seja a parcela na reprodução (Reeve, 1991), alimento (Röseler, 1991), e trabalho (West-Eberhard, 1969). As vespas respondem às companheiras de acordo com sua própria posição no ranking, mas não disputam a posição em cada interação. Desta maneira, como as vespas acessam o ranking específico de suas companheiras de ninho?

Em vespas do gênero *Polistes*, os principais e mais bem estudados fatores que discriminam os indivíduos são os hidrocarbonetos cuticulares (revisado em Gamboa, 1996). Tais compostos conferem uma “assinatura química” que reflete a

fertilidade das fêmeas, bem como a divisão da reprodução e do trabalho entre fêmeas dominantes e subordinadas (Dani *et al.*, 2001; Sledge *et al.*, 2001). No entanto, recentemente observou-se que variações dos sinais ou marcas visuais presentes na região facial das fêmeas poderiam fornecer meios para o reconhecimento dentro da colônia (Tibbetts, 2002). De fato, a modificação nos padrões faciais indicou que as fêmeas de *P. fuscatus* foram capazes de reconhecer individualmente suas companheiras de ninho.

Além disso, os mesmos padrões visuais também podem estar relacionados aos sinais de qualidade das fêmeas em *P. dominulus*, i.e., tamanho corporal e dominância reprodutiva. Tais características, antes apenas observadas em mamíferos e aves (Dale *et al.* 2001), mostraram ser utilizadas como “insígnias de status” que são conjuntos de padrões visuais que revelariam informação sobre a qualidade reprodutiva do indivíduo.

Tendo como base esses estudos e observações prévias de comportamento e análises morfométricas anteriores (Tannure-Nascimento *et al.*, 2005), foram verificados alguns padrões de pigmentação na cabeça de fêmeas dominantes que não eram encontradas em várias fêmeas operárias de *P. satan*. Desta forma, foram realizados experimentos para a verificação da existência de uma associação entre a coloração da cápsula cefálica e a dominância reprodutiva entre as fêmeas. Além disso, coletas adicionais de colônias pré-emergentes e agregados de inverno foram feitas com intuito de verificar a variação deste padrão em diferentes fases do ciclo colonial.

2- Material e Métodos

2.1- Captura de imagens e morfometria

Fêmeas provenientes de 27 colônias (quinze em pré-emergência e doze em pós-emergência) foram utilizadas neste estudo. Todas as fêmeas foram numeradas em ordem crescente de modo que *a priori* suas respectivas condições reprodutivas eram desconhecidas. As cabeças foram removidas e montadas sobre massa plástica branca e suas imagens foram capturadas sob estereomicroscópio Leica MZ75 com sistema de captura e digitalização de imagens acoplados. Posteriormente, cinco variáveis qualitativas e quantitativas foram mensuradas pelo programa IM50 4.0: área total da cabeça (exceto olhos compostos e mandíbulas), área com pigmentação marrom-ferruginosa ou área com pigmentação de coloração negra e largura máxima da cabeça (Figura 1). Todos os valores obtidos das áreas pigmentadas foram convertidos para seu percentual relativo à área total da cabeça mensurada.

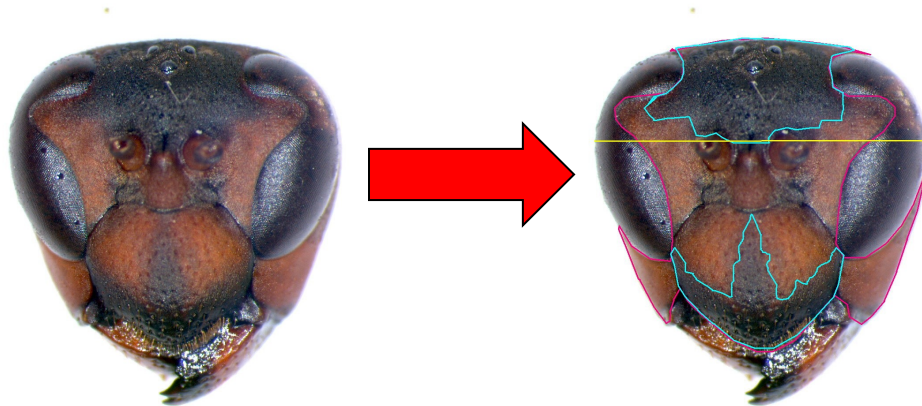


Figura 1. Esquema das cápsulas cefálicas mostrando as áreas totais (linha rosa) e a área de pigmentação preta (linha azul) medidas (mm^2). A linha amarela denota a largura máxima da cápsula cefálica (mm).

2.2- Pré-emergência: variação.

Cento e cinquenta e duas fêmeas provenientes de colônias em pré-emergência foram separadas e suas medidas e capturas de imagem feitas conforme item 2.1. Dissecções foram feitas posteriormente à captura de imagens. Para a verificação da relação entre o tamanho corporal, condição fisiológica e as marcações visuais cefálicas de cada fêmea nesta fase do ciclo colonial foi usado um teste de regressão múltipla.

2.3- Pós-emergência: condições reprodutivas das fêmeas e comportamento

Todas as fêmeas das colônias em pós-emergência foram dissecadas e classificadas como rainhas ou operárias de acordo com a presença de ovários desenvolvidos e condição da espermateca (cheia ou vazia). Além disso, o comportamento de fêmeas provenientes de quatro das dezessete colônias estudadas foi comparado para verificar se as condições dos ovários e inseminação estariam relacionadas às posições elevadas na hierarquia de dominância (Tannure-Nascimento *et al.*, em preparação). A relação entre largura máxima da cabeça e porcentagem da área pigmentada foi analisada pela regressão linear simples. Para verificar a diferença entre o tamanho e a porcentagem de área pigmentada entre rainhas e operárias, utilizou-se o teste Mann-Whitney U (Sokal & Rohlf, 1995).

2.4- Alteração do padrão visual de rainhas de *P. satan*

Para se testar a influência das marcações visuais como insígnias do status das fêmeas dominantes foram escolhidas cinco colônias pré-emergentes com rainhas previamente reconhecidas por meio de análise da hierarquia de dominância e postura de ovos. Estas fêmeas foram coletadas e anestesiadas em gelo até torpor e posteriormente todas as marcas marrons foram cobertas com tinta preta de rápida secagem. Após estarem recuperadas e ativas, cada rainha foi solta e a observação experimental iniciou no momento em que elas retornaram ao ninho. Todos os atos agressivos eventualmente recebidos pela rainha foram anotados e

classificados em três categorias: ameaçar, dominar e recuar. Para cada experimento realizado foi feito um controle comparativo prévio com o mesmo indivíduo, porém sem a marcação visual alterada. Comparações entre os grupos controle e os experimentos de marcação foram feitos com o auxílio do teste de Wilcoxon para amostras pareadas dependentes (Sokal & Rohlf, 1995).

3- Resultados

3.1-Varição da área pigmentada da cabeça em fêmeas de *Polistes satan*

A área pigmentada em marrom-avermelhado na cabeça das fêmeas pertencentes a colônias em pré-emergência e pós-emergência variou entre 3.44% e 93.22% da área total da cápsula cefálica. Em uma mesma colônia foi observado que as fêmeas apresentaram variada proporção de pigmentação marrom-ferruginoso (Figura 2). Essas pigmentações ocorrem no cípeo, região inter-ocular e gena e foram observadas apenas na região cefálica.

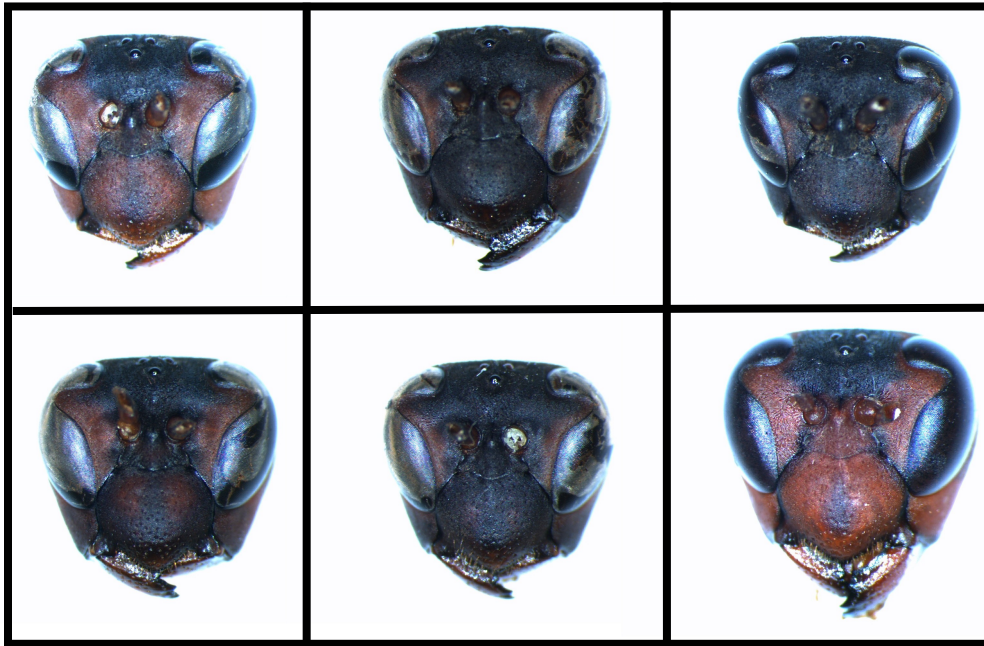


Figura 2. Fêmeas de *P. satan* pertencentes à colônia 04 mostrando a variação existente no padrão de pigmentação da cabeça.

3.2- Dominância reprodutiva

As observações comportamentais das colônias em pré-emergência e pós-emergência confirmaram as predições das análises morfológicas (ovários e inseminação (Figura 3), bem como o padrão de pigmentação da cabeça. A dominância reprodutiva foi realizada por fêmeas (rainhas) que realizam mais atos de dominância e recebem menor número de atos agressivos do que as outras fêmeas.

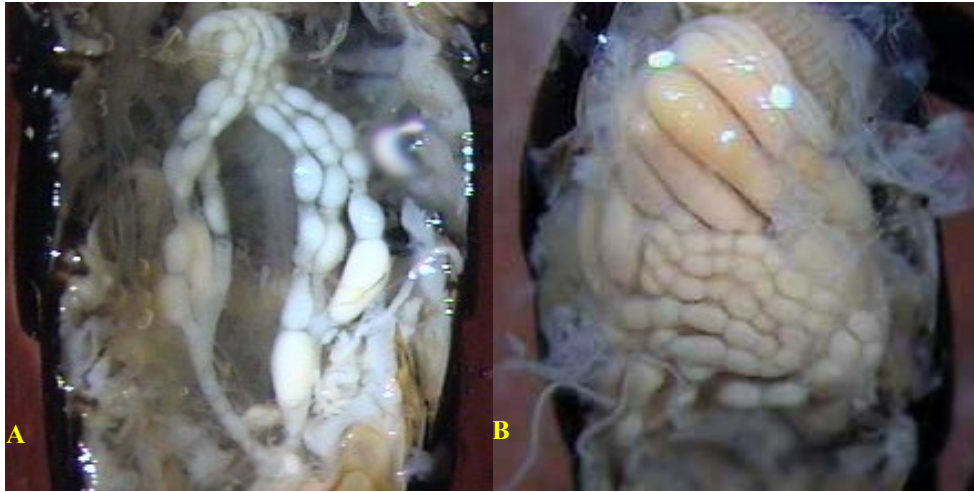


Figura 3. Dissecções do abdome mostrando ovário desenvolvido de operária (A) e ovário muito desenvolvido de rainha (B) em *Polistes satan*

3.3- Pré-emergência: variação da pigmentação cefálica

As análises da condição ovariana e inseminação das 152 fêmeas mostraram que 21 fêmeas (13.81%) apresentaram ovários desenvolvidos e presença de espermatozóides na espermateca, enquanto outras 131 fêmeas (86.19%) apresentaram ovários pouco ou não-desenvolvidos sem inseminação.

Os dados da pigmentação e morfometria foram comparados aos resultados da dissecção dos ovários e espermateca. Desta forma, a análise da distribuição das porcentagens da pigmentação marrom-ferruginosa da cabeça entre rainhas (ovários muito desenvolvidos e inseminação) e operárias associadas (ovários

pouco ou não desenvolvidos e sem inseminação) mostrou uma distribuição bimodal dos dados e apenas uma sobreposição de 14% das observações entre as castas (Figura 4). De uma forma geral, rainhas apresentaram entre 40% e 90% de pigmentação marrom-ferruginosa na cabeça, enquanto nas fêmeas associadas esta pigmentação variou entre 3% a 60%. A análise estatística desses dados mostrou uma significativa variação no percentual de pigmentação entre as fêmeas (Rainhas = $69.85 \pm 17.99\%$; Operárias = $17.20 \pm 17.87\%$; $t = 10.11$; $p < 0.001$).

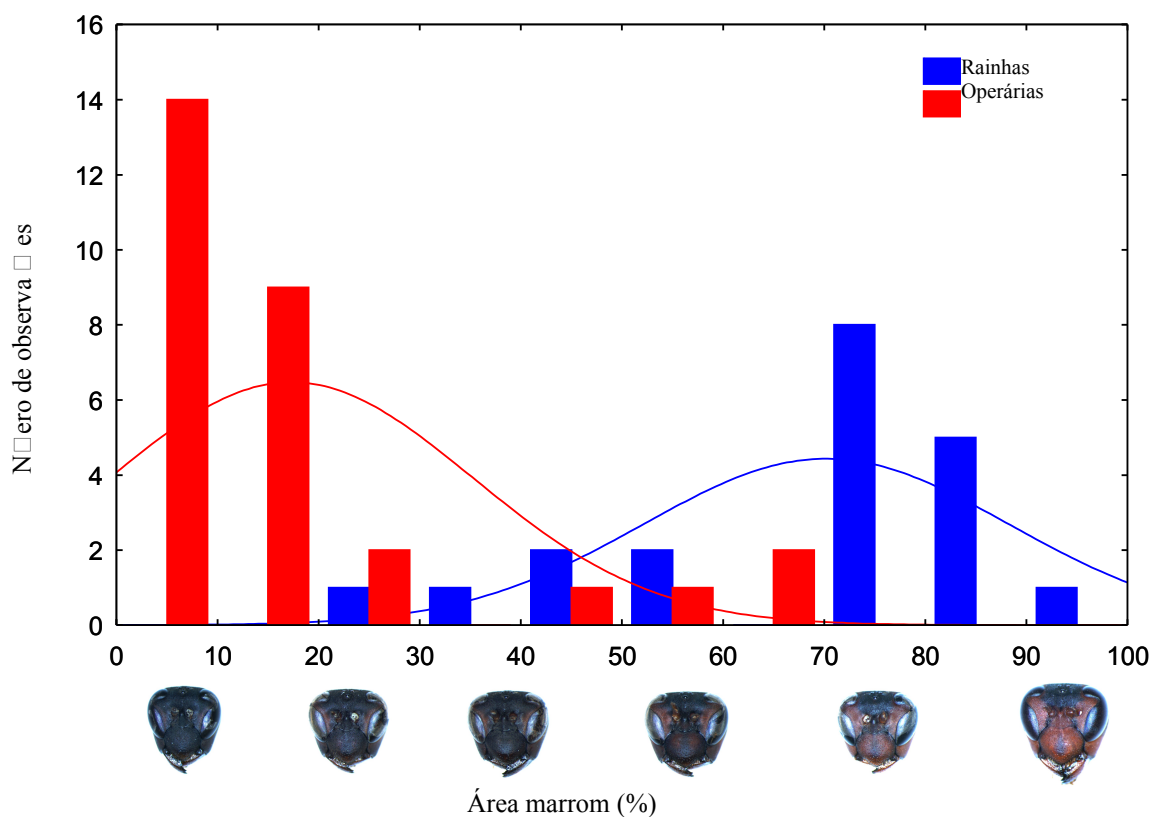


Figura 4. Distribuição de freqüências das porcentagens de pigmentação marrom-ferruginosa da cápsula cefálica de fêmeas de *P. satan* em colônias em pré-emergência

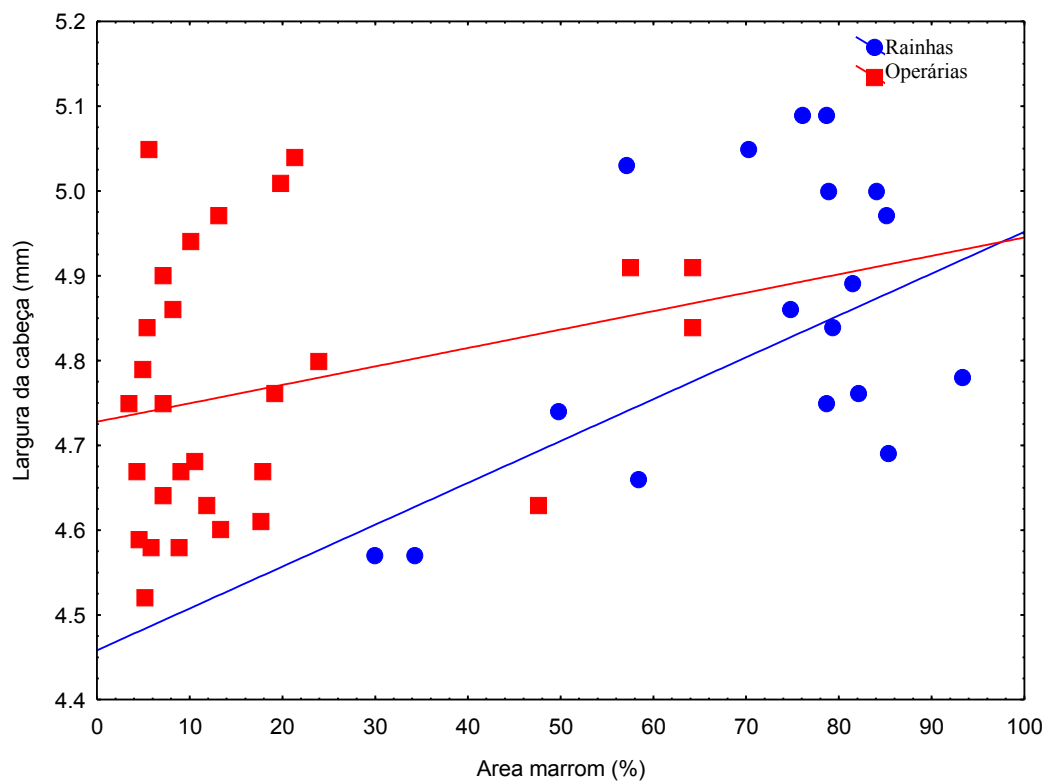


Figura 5. Relação entre tamanho corporal (largura máxima da cabeça) e porcentagem de pigmentação marrom-ferruginosa da cápsula cefálica em fêmeas proveniente de colônias pré-emergentes.

Embora as rainhas tenham sido maiores na média ($\bar{x} \pm \text{D.P.} = 4.81 \pm 0.22 \text{mm}$) que as operárias associadas ($\bar{x} \pm \text{D.P.} = 4.77 \pm 0.15 \text{mm}$), a largura máxima da cabeça não diferiu significativamente entre rainhas e operárias ($t = 0.76$; $n = 47$; $p < 0.45$; Figura 5). A regressão linear mostrou que nas rainhas a porcentagem de pigmentação da cabeça está significativamente correlacionada com o tamanho corporal ($R^2 = 0.23$; $p < 0.03$; $y = 4.40 + 0.005x$), enquanto nas operárias esta relação não é significativa ($R^2 = 0.06$; $p = 0.18$; $y = 4.72 + 0.002x$).

3.4- Variação da pigmentação e dominância reprodutiva em colônias em pós-emergência

Houve uma grande sobreposição na distribuição entre fêmeas com ovários desenvolvidos e aquelas sem nenhum desenvolvimento em relação à porcentagem de pigmentação marrom entre indivíduos com ovários desenvolvidos e não desenvolvidos. O padrão de pigmentação das cabeças das fêmeas nas colônias em pré-emergência e agregados mostrou que essas marcas não refletiram, *a priori*, uma potencialidade reprodutiva que determine uma possível dominância da colônia nesta fase do ciclo. As medidas da largura máxima da cabeça e a área pigmentada marrom foram plotadas e a relação entre elas foi apenas marginalmente significativa (Figura 6; $r = 27\%$; $p = 0.07$; $n = 55$).

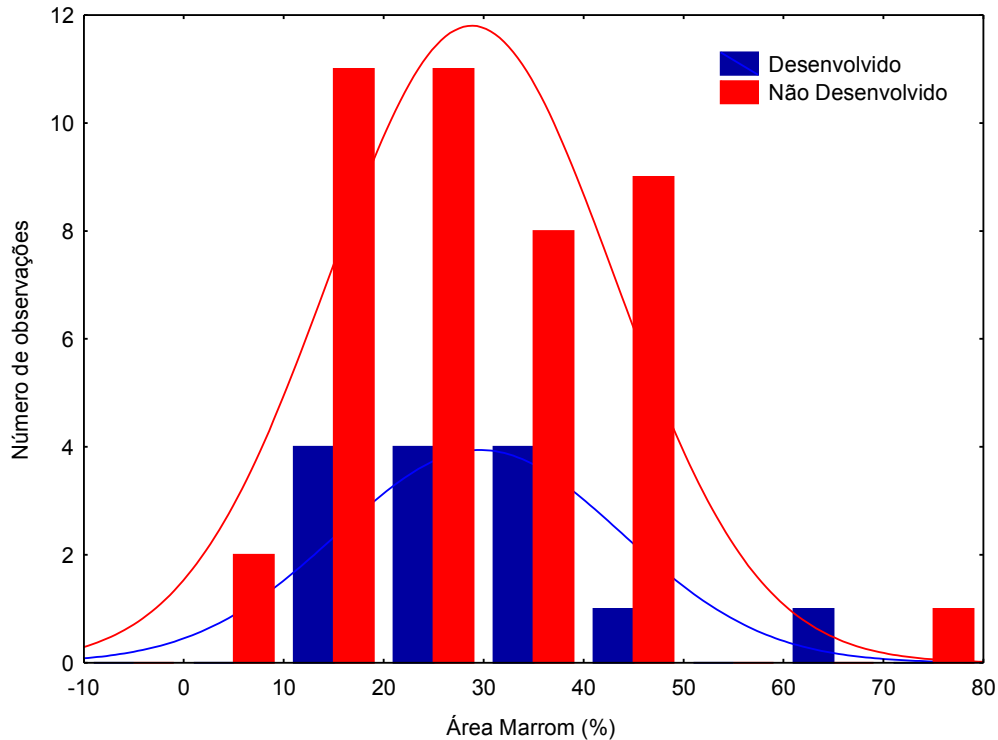


Figura 6. Distribuição de freqüências das porcentagens de pigmentação marrom-ferruginosa da cápsula cefálica em relação ao desenvolvimento ovariano em *P. satan*.

3.5- Alteração do padrão visual de rainhas de *P. satan*

A alteração dos padrões visuais das rainhas modificou significativamente o comportamento das operárias comparado aos resultados dos grupos controle. Os retornos das rainhas com as marcas alteradas resultaram freqüentemente em confrontos agonísticos com operárias, enquanto as mesmas rainhas sem alterações visuais foram mais passivamente aceitas pelas companheiras de ninho. Rainhas

mostraram um comportamento distinto quando confrontadas, este comportamento denominado “*boxing*”, ocorreu nos contextos de ameaça e ataques efetivos pelas operárias e se caracterizou por movimentos alternados dos dois primeiros pares de pernas da vespa e curtos avanços em direção à operária oponente (Figura 7). Eventualmente a vespa aponta o abdome em direção à oponente como se tentasse ferroá-la.

Durante os experimentos as rainhas receberam agressões e ameaças das operárias, porém nunca demonstraram qualquer sinal de subordinação em relação às mesmas (Figura 8). Em alguns casos as rainhas e operárias brigaram efetivamente o que ocasionou a queda das oponentes do ninho (*falling fights*). Esse contexto de agressão foi considerado o mais forte entre todos e ocorreu apenas duas vezes durante o período de observação. Outros contextos foram os comportamentos “recuar” por parte das rainhas com padrões visuais alterados experimentalmente (Experimento x Controle: $Z = 2.02, p < 0.05; n = 5$ colônias); receber ameaças por parte das subordinadas em confronto (Experimento x Controle: $Z = 2.04, p < 0.05; n = 5$ colônias) e ser atacadas por operárias agressivas (Experimento x Controle: $Z = 2.1, p < 0.05; n = 5$ colônias).



Figura 7. Comportamento agressivo (*boxing*) apresentado pelas fêmeas experimentalmente alteradas (esquerda) e uma operária desafiante.

Todas as rainhas foram aceitas em suas respectivas colônias após o período de “reconhecimento”, no qual foram atacadas e/ou responderam aos ataques; enquanto outras recuaram e, posteriormente, realizaram interações de dominância-subordinação com as operárias de suas respectivas colônias. Os resultados mostraram também que as brigas ocorreram invariavelmente durante os primeiros 30 minutos após o retorno da fêmea dominante. Após sessenta minutos todas as fêmeas dominantes retomaram todas suas atividades normais, sem qualquer modificação aparente na hierarquia de dominância.

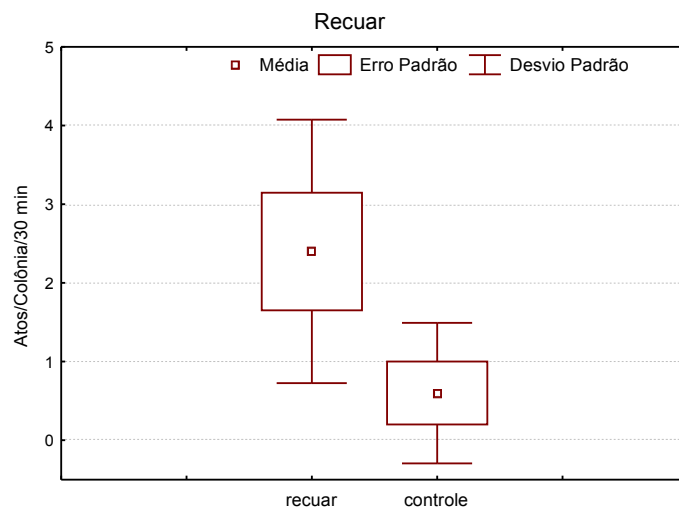
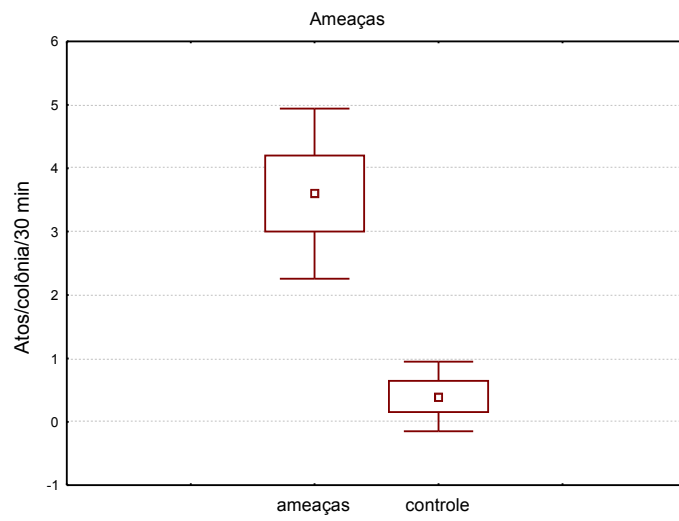
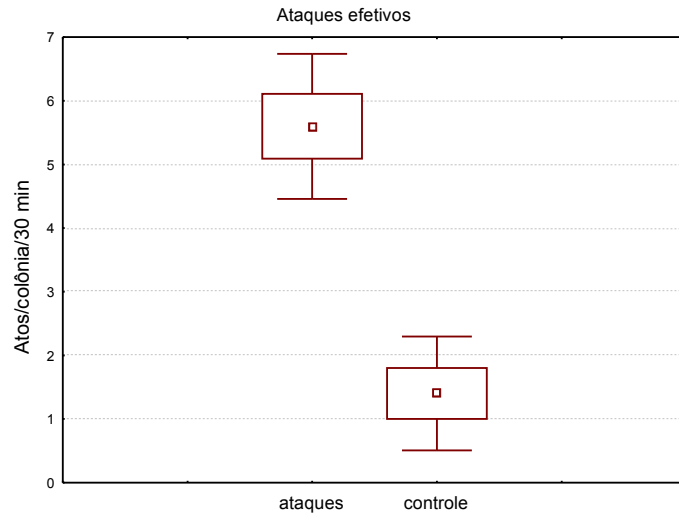


Figura 8. Resultados dos principais atos agressivos direcionados às dominantes após alterações de suas marcas visuais. Todas as comparações foram feitas em relação às mesmas fêmeas dominantes sem alterações visuais.

4- Discussão

4.1- Variabilidade da pigmentação em *Polistes* e suas relações com a fundação

Como em outras espécies estudadas anteriormente (Tibbetts, 2002; Tibbetts & Dale, 2004), *Polistes satan* apresenta uma significativa variação de pigmentação na região cefálica. Esta variação poderia desta forma, ter surgido e estar sendo utilizada em vários aspectos tais como no reconhecimento entre indivíduos, reconhecimento parental e na comunicação de *status* reprodutivo das fêmeas dominantes. Esta pigmentação foi verificada pela maior área marrom-ferruginosa na cápsula cefálica das fêmeas.

Em *P. fuscatus*, a região cefálica foi caracterizada por uma ampla variação da pigmentação amarela nas regiões interorbital, supra-antenal e cíleo. Além disso, um padrão de listras amarelas também foi verificado na região abdominal (Tibbetts, 2002). Em *P. satan*, contudo não foi observado nenhum padrão de pigmentação, além daquele descrito para a região cefálica. Já *P. dominulus* apresentou um padrão de melanização (coloração escura) na região cefálica,

especialmente na região do clípeo (Tibbetts & Dale, 2004). Esta variação tem uma relação significativa com padrões de dominância que serão discutidos posteriormente (ver abaixo).

Tibbetts (2002) verificou a associação dos padrões de variação das marcas visuais e as estratégias de nidificação que surgiram em 25 espécies diferentes de *Polistes* (Figura 9). Esta correlação mostrou que espécies apresentando comportamento de associação no processo de fundação flexível, isto é, fundações haplométricas e/ou fundações pleométricas, são mais prováveis de apresentar marcas visuais de reconhecimento do que aquelas espécies sem uma variabilidade no padrão de fundação colonial. A seleção natural favoreceria tal processo de reconhecimento, uma vez que modelos de transações reprodutivas (quando a disputa pela reprodução entre os membros do grupo resulta em trocas de benefícios [Reeve & Ratnieks, 1993; Reeve *et al.*, 2000; Tibbetts & Reeve, 2000; revisado em Reeve & Keller, 2001]) ocorreriam em grupos com estratégias mais flexíveis.

Os resultados aqui somados aos outros obtidos anteriormente (Tannure-Nascimento, 2002) corroboram com este estudo, mostrando que *P. satan* mostra um padrão flexível de fundação (Tannure-Nascimento *et al.*, 2005: quatro colônias em pré-emergência com uma única fundadora [66% das fundações] e duas colônias com mais de uma fundadora [33% das fundações]). Desta forma, *P. satan* é incorporada na matriz obtida por Tibbetts (2002) e, mostra que dentro do subgênero *Aphanilopterus*, é a única espécie que suporta o modelo de estratégia de

fundação x padrão de variabilidade de marcas visuais. Interessante observar que *P. lanio* apresenta aspectos bionômicos bastante similares à *P. satan* (Giannotti, 1992), no entanto, não apresentam as marcas visuais na região cefálica que a espécie em estudo mostra tão claramente. Uma outra espécie bastante comum no Brasil e que ainda não foi devidamente estudada em relação aos aspectos do reconhecimento visual é o *P. versicolor*. Futuros estudos seguramente trarão novas informações sobre este aspecto nesta espécie.

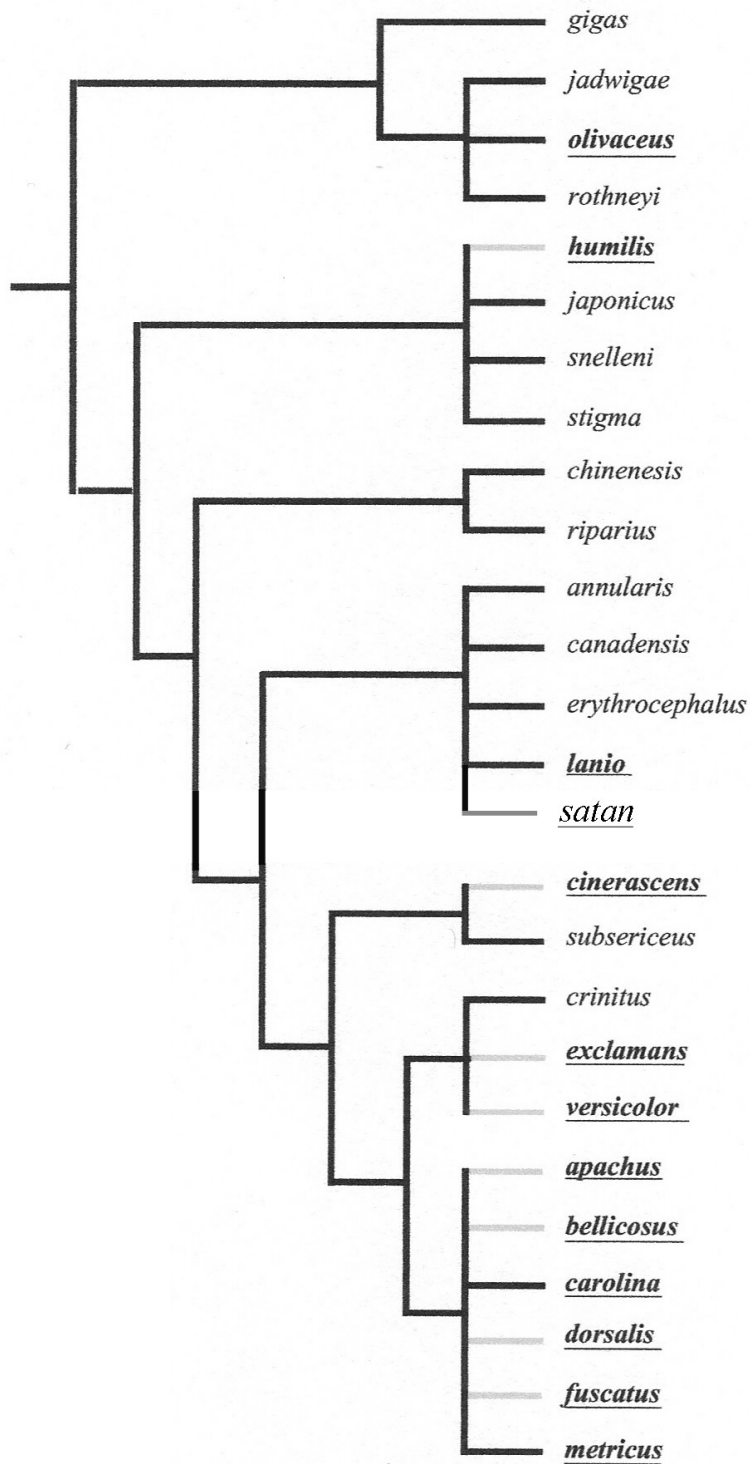


Figura 9. Distribuição das marcas de visualização e estratégias de fundação das colônias em 25 espécies + *Polistes satan* (modificado de Tibbetts, 2002). Linhas negras indicam baixa variabilidade e cinzas indicam alta variabilidade. Espécies sublinhadas mostram estratégia de fundação flexível.

4.2- Variação da pigmentação cefálica e a dominância reprodutiva em *P. satan*

O padrão de pigmentação cefálica pode ser caracterizado como “insígnias de status” assim como verificado em *Polistes dominulus* (Tibbetts & Dale, 2004). Os experimentos de alteração dos padrões de coloração mostraram inequivocadamente que as rainhas em colônias pré-emergentes que tiveram suas marcas cefálicas pintadas de preto foram constantemente atacadas por fêmeas de ranking inferior, suportando a hipótese do reconhecimento de status reprodutivo da companheira de ninho pela pigmentação.

É evidente que um sistema de reconhecimento poderia ser selecionado em espécies em que as fêmeas fundam suas colônias por associação. Estes sistemas envolveriam menor custos individuais (menor frequência de atos agressivos recebidos e realizados) e coloniais (maior otimização de tarefas operárias e reprodução) para todas as partes envolvidas na fundação. Nonacs *et al.* (no prelo) sugeriram que as fundadoras poderiam “errar” no reconhecimento durante a fundação, resultando em uma cooperação abaixo do ótimo entre as fêmeas não-aparentadas. Esses erros seriam esperados se as fundadoras utilizam um modelo de reconhecimento flutuante (*acceptance threshold model of recognition*; Reeve 1989; Liebert & Starks 2004), no qual os mecanismos proximais variam de acordo com as condições ecológicas. Além disso, as fundadoras usam pistas locais, tais como, o local do ninho natal, para construir seu próprio ninho. Este fator ocorre em função de *Polistes* apresentar a filopatria como uma de suas características bionômicas, ou

seja, retornam ao local de origem de fundação após a diapausa em espécies temperadas (Klahn 1979; Strassmann 1983; Starks 2003) e tendem a permanecer na mesma casa no caso de *P. satan* (observação pessoal). As fundadoras de *Polistes* também podem acessar o grau de parentesco genético diretamente, usando a assinatura química como um mediador do reconhecimento (revisado em Gamboa 1996, 2004). Os compostos envolvidos no reconhecimento e seu papel têm sido estudados intensivamente em algumas espécies de *Polistes* (Dani *et al.*, 2001; Dani *et al.* 2004; Lorenzi *et al.*, 2004; ver capítulo de sinalização química). No entanto, esse mecanismo é passível de erros na identificação individual (Dapporto *et al.* 2004), desta forma um outro mecanismo de reconhecimento como a utilização das marcas visuais seria extremamente útil quando o grupo é relativamente pequeno e a associação de sua padronização fosse inequívoca.

A associação do tamanho corporal e a maior área de pigmentação da região cefálica sugerem que a quantidade e qualidade do alimento recebido pelas futuras rainhas antes do período de fundação são determinantes para a variação fenotípica observada. De fato, recentes trabalhos suportam a hipótese que fêmeas de *Polistes* em final de ciclo de desenvolvimento colonial são maiores que aquelas produzidas em outra época do ano (Tannure-Nascimento *et al.*, 2005; Gobbi *et al.*, 2006).

Finalmente, a avaliação dos custos e benefícios é fundamental para a sobrevivência da colônia antes e durante o processo de estabilização da hierarquia de dominância (Reeve, 1991), desta forma, a existência de diferentes mediadores

do status reprodutivo (visuais e químicos) em *Polistes*, um sistema social anteriormente considerado simples, não é surpreendente.

5- Referências Bibliográficas

- COOKE, F., ROCKWELL, R. & LANK, D. B. 1995 **The snow geese of La Pérouse Bay: natural selection in the wild**. New York: Oxford University Press.
- DALE J., LANK D.B., & REEVE, H. K. 2001. Signaling individual identity versus quality: a model and case studies with ruffs, queleas and house finches. **American Naturalist** 158: 75-86.
- DANI, F. R., JONES, G. R., DESTRI, S., SPENCER, S. H. & TURILLAZZI, S. 2001. Deciphering the recognition signature within the cuticular chemical profile of paper wasps. **Animal Behaviour**, 62, 165-171.
- DANI, F. R., FOSTER, K. R., ZACCHI, F., SEPPA", P., MASSOLO, A., CARELLI, A., AREVALO, E., QUELLER, D. C., STRASSMANN, J. E. & TURILLAZZI, S. 2004. Can cuticular lipids provide sufficient information for withincolony nepotism in wasps? **Proceedings of the Royal Society of London, Series B**, 271, 745-753.
- DAPPORTO, L., PANSOLLI, C. & TURILLAZZI, S. 2004. Hibernation clustering and its consequences for associative nest foundation in *Polistes dominulus* (Hymenoptera Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 56, 315-321.
- GAMBOA, G. J. 1996. Kin recognition in social wasps. *In: Natural History and Evolution of Paper Wasps* (Ed. by S. Turillazzi & M. J. West-Eberhard), pp. 161-177. Oxford: Oxford University Press.
- GAMBOA, G. J. 2004. Kin recognition in eusocial wasps. **Annales Zoologici Fennici**, 41, 789-808.
- GIANNOTTI, E. 1992. **Aspectos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera. Vespidae)**. Tese de Doutorado em Ciências Biológicas. Instituto de Biociências, rio Claro. UNESP. 212pp.

- GOBBI, N. ; NOLL F.B.; PENNA, M. 2006. "Winter" aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil. **Naturwissenschaften** 93: 487-494.
- HÖLLDOBLER, B. & ROCES, F. 2001 The behavioral ecology of stridulatory communication in leaf-cutting ants. *In: Model systems in behavioral ecology* (ed. L. A. Dugatkin), pp. 92-109. Princeton University Press.
- KAMIL, A. C. & BOND, A. B. 2001 The evolution of virtual ecology. *In: Model systems in behavioral ecology* (ed. L. A. Dugatkin), pp. 288-309. Princeton University Press.
- KLAHN, J. E. 1979. Philopatric and nonphilopatric foundress associations in the social wasp *Polistes fuscatus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 5, 417-424.
- LIEBERT, A. E. & STARKS, P. T. 2004. The action component of recognition systems: a focus on the response. **Annales Zoologici Fennici**, 41, 747-764.
- LORENZI, M. C., SLEDGE, M. F., LAIOLO, P., STURLINI, E. & TURILLAZZI, S. 2004. Cuticular hydrocarbon dynamics in young adult *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae) and the role of linear hydrocarbons in nestmate recognition systems. **Journal of Insect Physiology**, 50, 935-941.
- NONACS, P. ; LIEBERT, A.E. & STARKS, P. T. 2006. No prelo. Do transactional skew and assured fitness return models predict patterns of cooperation in wasps? **American Naturalist**. Doi 10.1086/501168.
- PARDI, L. 1948 Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology**, v. 21, p. 1-13.
- REEVE, H. K. 1989. The evolution of conspecific acceptance thresholds. **American Naturalist**, 133, 407-435.
- REEVE, H. K. 1991. *Polistes*. *In: The Social Biology of Wasps* (Ed. by K. G. Ross & R. W. Matthews), pp. 99-148. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- REEVE, H. K. & KELLER, L. 2001. Tests of reproductive-skew models in social insects. **Annual Review of Entomology**, 46, 347-385.

- REEVE, H. K. & RATNIEKS, F. L. W. 1993. Queen-queen conflicts in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew. *In: Queen Number and Sociality in Insects* (Ed. by L. Keller), pp. 45-85. Oxford: Oxford University Press.
- REEVE, H. K., STARKS, P. T., PETERS, J. M. & NONACS, P. 2000. Genetic support for the evolutionary theory of reproductive transactions in social wasps. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B**, 267, 75-79.
- RÖSELER, P. F. 1991 Reproductive competition during colony establishment. *In: Ross, K.G., Matthews, R.W. (ed.), The social biology of wasps*. New York: Comstock/Cornell University Press, 309-335.
- STRASSMANN, J. E. 1983. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis*. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 56, 621-634.
- STARKS, P. T. 2003. Natal nest discrimination in the paper wasp, *Polistes dominulus*. **Annales Zoologici Fennici**, 40, 53-60.
- TANNURE-NASCIMENTO I.C. 2002. **Organização social e aspectos relacionados em colônias polidômicas de *Polistes (Aphanilopterus) satan* Bequaert, 1940 (Hymenoptera, Vespidae)**. Dissertação de Mestrado em Entomologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brasil. 84p.
- TANNURE-NASCIMENTO I.C., NASCIMENTO F.S. & ZUCCHI R. 2005. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera Vespidae). **Ethology Ecology & Evolution** 17: 30-39.
- TIBBETTS, E. 2002. Visual signals of individual identity in the paper wasp *Polistes fuscatus*. **Proceedings Royal Society of London** 269: 1423-1428.
- TIBBETTS, E. & DALE, J. 2004. A socially enforced signal of quality in a paper wasp. **Nature** 432: 218-222.
- TIBBETTS, E. A. & REEVE, H. K. 2000. Aggression and resource sharing among foundresses in the social wasp *Polistes dominulus*: testing transactional theories of conflict. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 48, 344-352.

SOKAL R.R. & ROHLF F.J. 1995. **Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.** New York: W.H. Freeman, 887 pp.

WEST EBERHARD M.J. 1969. The social biology of polistine wasps **Miscellaneous Publication of Museum of Zoology, University of Michigan. 140:** 1-101.

WILSON, E.O. **The insect societies.** Cambridge: The Belknap, 548p.1971.

Capítulo V

**Sinalização química e comunicação do
status reprodutivo em *Polistes satan*
(Hymenoptera, Vespidae)**

1- Introdução

O papel dos hidrocarbonetos cuticulares nos processos de reconhecimento intra-colonial em formigas e cupins têm recebido extensa atenção em contraste às vespas sociais, onde o pouco conhecimento foi obtido a partir de estudos utilizando-se o gênero *Polistes* como modelo (Lorenzi *et al.*, 1996). Os perfis de hidrocarbonetos encontrados nestas vespas são específicos para cada espécie, como também para cada colônia (Espelie *et al.*, 1990; Singer & Espelie, 1992). Análises da função discriminante identificaram 20 compostos em *P. fuscatus*, entre os quais alcenos, alcanos lineares e alcanos metil-ramificados, cuja presença foi correlacionada às funções de reconhecimento do indivíduo com sua colônia original, como também a existência de discriminação entre indivíduos aparentados (Espelie *et al.*, 1990). Além disso, Bonavita-Cougordan *et al.* (1991) verificaram que em *P. dominulus* existe uma variação significativa nos hidrocarbonetos cuticulares entre os indivíduos das colônias. Após a observação da organização social e

verificação do *status* reprodutivo, fêmeas alfa, subordinadas e operárias foram paralelamente discriminadas a partir de alcanos e mono-metil-alcanos presentes na cera cuticular. Adicionalmente, em um estudo posterior na mesma espécie, observou-se uma variação do perfil químico dos hidrocarbonetos somente após a emergência das primeiras operárias, sugerindo que a estrutura poderia ser também mediada pela sinalização química do que apenas por interações agressivas (Sledge *et al.*, 2001).

Em estudos mais recentes, Sledge *et al.* (2004) observaram a existência de uma relação entre dominância reprodutiva, tamanho dos corpora alata (produção de hormônio juvenil) e proporções relativas de hidrocarbonetos presentes na cutícula de futuras rainhas (“gynes”), nas fêmeas pertencentes às fundações haplométricas e pleométricas em *P. dominulus*. Da mesma maneira, na abelha *Bombus terrestris* as operárias dominantes, em colônias com rainhas, apresentaram altas taxas de síntese de hormônio juvenil correlacionados ao desenvolvimento dos ovários (Röseler, 1977; Bloch *et al.*, 2000). Em formigas Ponerinae, evidências experimentais revelaram que os perfis de hidrocarbonetos cuticulares o estado hormonal individual e não apenas a o papel reprodutivo e a oogênese (Peeters *et al.* 1999; Liebig *et al.* 2000; Cuvillier-Hot *et al.* 2001, 2004; Hannonen *et al.* 2002; Heinze *et al.* 2002; Dietemann *et al.* 2003). No entanto, a relação dos mecanismos do comportamento de dominância e a fisiologia reprodutiva ainda são pouco conhecidas.

Em relação aos mecanismos de reconhecimento e sinalização intra-colonial, pouco se conhece sobre a regulação interna das colônias de vespas sociais de regiões tropicais. Vespas tropicais possuem o ciclo de desenvolvimento colonial distinto daquelas que ocorrem em regiões temperadas. Além disso, a pressão de parasitóides e predadores como formigas, talvez tenha levado ao desenvolvimento de diferentes formas de mecanismos de reconhecimento (Singer *et al.*, 1998). Este trabalho tem como objetivo relacionar os padrões de dominância reprodutiva entre indivíduos que compõem uma hierarquia social, suas modificações em colônias manipuladas e o papel dos hidrocarbonetos cuticulares como sinalizadores da dominância nestas vespas.

2- Material e Métodos

2.1- Estudos em campo

As observações de campo foram realizadas na Fazenda Guanabara localizada no município de Cajuru-SP (47°15' S; 21°26'W). Sete colônias em fase de pós-emergência foram escolhidas como grupo controle e numeradas segundo a ordem de ocorrência local, recebendo cada ninho identificação apropriada (16.42 ± 4.64 fêmeas, média ± D.P.; amplitude 8-20). Semanalmente estas colônias foram mapeadas mediante a contagem do número de células do ninho e especificação dos

imaturos. As fêmeas foram marcadas individualmente mediante códigos específicos no tórax com tinta.

Registros utilizando filmadoras digitais e observações *in loco* foram realizadas e, posteriormente, em laboratório, transcrições e análises dos padrões comportamentais entre os indivíduos das colônias foram observadas. No total foram obtidos 5.160 min de observações para a avaliação das interações (13.5 ± 7.18 h por colônia, média \pm D.P.), com cada sessão de observação de pelo menos 30 min. Apenas atos altamente agressivos foram considerados, tais como: subir sobre opositor, mordiscar e tentar ferroar. Esses atos foram escolhidos, pois são inequivocamente comportamentos de dominância (Pardi, 1948; West-Eberhard, 1969; Reeve, 1991). O teste de linearidade de hierarquia foi aplicado de acordo com o método de Appleby (1983), e aplicado o teste de χ^2 para verificar a variação na frequência dos atos realizados e recebidos entre indivíduos dominantes e subordinados.

Fêmeas ocupando mais elevada posição de dominância foram classificadas como 1 ou α , fêmeas na segunda posição foram classificadas como 2 ou β , e assim por diante. Para definir quais indivíduos realmente estavam competindo por posições mais elevadas no ranking foram considerados apenas aqueles que realizaram 5% ou mais de interações na colônia. Essa definição de hierarquia, embora seja arbitrária, tem sido utilizada em estudos prévios sobre hierarquia de dominância (Monnin & Ratnieks, 1999; Monnin *et al.*, 2003).

2.2- Remoção experimental das dominantes

Após a determinação da identidade das fêmeas dominantes nas colônias, seja por atos agressivos e/ou postura dos ovos, foram realizados experimentos de remoção e observação do processo de disputa pela dominância. As fêmeas dominantes foram retiradas de seus ninhos e mortas por resfriamento para posterior análise dos ovários, espermateca e análises químicas. Durante duas semanas foram registrados os atos agressivos entre os indivíduos ocorridos nas suas respectivas colônias. Após o estabelecimento da nova hierarquia de dominância todas as fêmeas foram coletadas e dissecadas.

2.3- Análises químicas

Foram extraídos os compostos cuticulares dos indivíduos por meio de banho em solvente apolar (hexano à 50-500 μ l) por 1 min. As amostras foram analisadas em um sistema de Cromatografia Gasosa Acoplada a Espectrometria de Massas HP 5890 equipado com coluna capilar de silicone de 25m e hélio como gás carreador à 1 ml/min, utilizando os métodos de ionização química (CI) e ionização eletrônica (EI) afim de se determinar o espectro do pico molecular e fornecer informações a respeito das estruturas. Posteriormente, os dados serão analisados para caracterização do espectro de massa. O protocolo de temperatura usado foi: 70-150° à 30°C/min (durante 5min) e 150-320°C à 5°C/min (durante 13min). Análises serão feitas em modo “*splitless*”.

Os dados dos perfis químicos obtidos pelo GC-MS foram comparados entre os grupos: rainhas ou fêmeas dominantes, novas rainhas ou dominantes e operárias pela análise multivariada. Análise dos principais componentes (PCA) foi usada para se definir os principais picos de compostos a serem comparados e determinação da identidade colonial. Posteriormente, análise discriminante *stepwise* foi utilizada para se contrastar a condição reprodutiva e comportamental das fêmeas obtida durante as análises de campo aos seus respectivos picos de compostos hidrocarbonetos encontrados na cutícula. O lambda de Wilks (λ) foi usado para se determinar a relevância dos caracteres apontados pela análise discriminante. Para se evitar erros na composição dos dados amostrais (Aitchison, 1986), a área de cada pico apontado pelo cromatograma foi transformado de acordo com a seguinte fórmula:

$$Z = \ln [A_p / g (A_p)]$$

Onde A_p é a área do pico, $g (A_p)$ é a média geométrica do pico em cada grupo de fêmeas e Z é a área transformada do pico.

3- Resultados

3.1- Hierarquia de dominância

Conforme o esperado, as rainhas ou fêmeas dominantes realizaram significativamente mais atos agressivos que aquelas ocupando posições mais baixas na hierarquia formada (Fisher teste $p < 0.05$). A dissecação confirmou a condição fisiológica das rainhas removidas, ou seja, todas apresentavam os ovários desenvolvidos e inseminação (espermateca cheia).

3.2- Remoção experimental das rainhas.

Após a remoção das rainhas, ocorreram intensas disputas pela dominância que duraram aproximadamente duas semanas. Neste período outras fêmeas ocuparam as posições de dominância e monopolizaram a reprodução das colônias. Estas fêmeas foram removidas junto com as demais operárias das colônias. A dissecação mostrou uma significativa diferença entre o nível de padrão ovariano entre as fêmeas substitutas e as outras operárias.

3.3- Análises químicas

3.3.1- Padrões de hidrocarbonetos cuticulares

Os compostos dominantes presentes no extrato da cutícula de fêmeas de *P. satan* foram classificados como hidrocarbonetos lineares e ramificados, ambos saturados e insaturados (Tabela 1). Cadeias de carbono lineares e ramificadas foram os principais compostos presentes, mas vários compostos dimetil ramificados também foram encontrados, mas em proporções menores (Figuras 1 e 2).

Tabela 1. Compostos cuticulares presentes em *Polistes satan*.

Composto		Composto	
1	Ciclotetradecano	18	3-MeC28
2	1-octadeceno	19	<i>n</i> -C29
3	ácido - desconhecido*	20	11-, 13-, 15-Me C29
4	ácido - desconhecido *	21	11,15, 13,17-diMe C29
5	<i>n</i> -C25	22	3-Me C29
6	11-,13-Me C25	23	3,9-diMe C29
7	3-Me C25	24	10, 11-Me C30
8	11-,12-,13-,14-,15-Me C26	25	13,17-diMe C30
9	<i>n</i> -C27	26	<i>n</i> -C31
10	11-,12-,13-,14-,15-Me C27	27	11-Me C31
11	5-Me C27	28	13,17-diMe C31
12	11,15-DiMe C27	29	11,19-diMe C31
13	3-Me C27	30	11, 12, 13-Me C32
14	C28	31	11, 12, 13, 15-Me C32

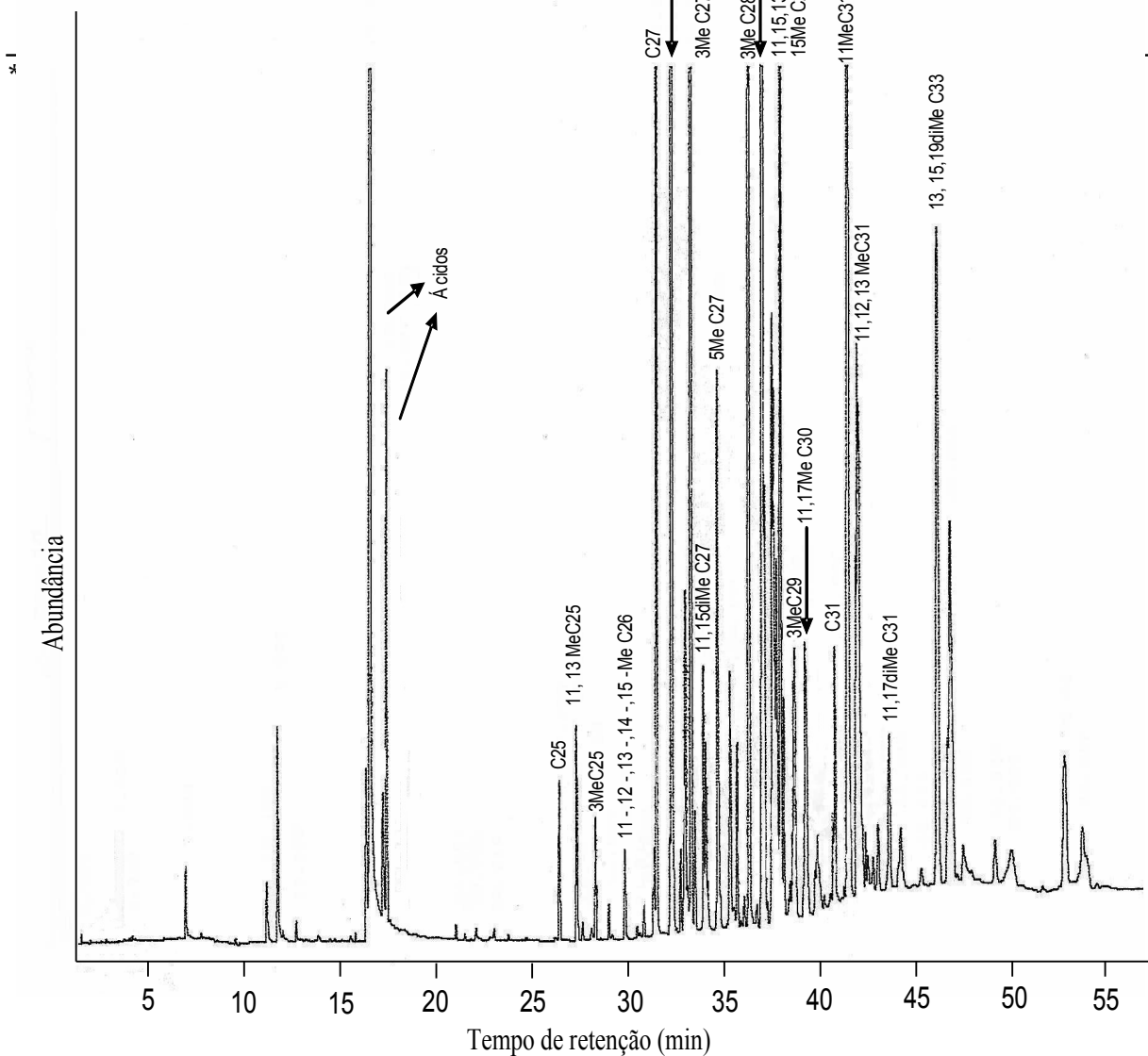


Figura 2. Compostos cuticulares presentes nas fêmeas dominantes de *Polistes satan*

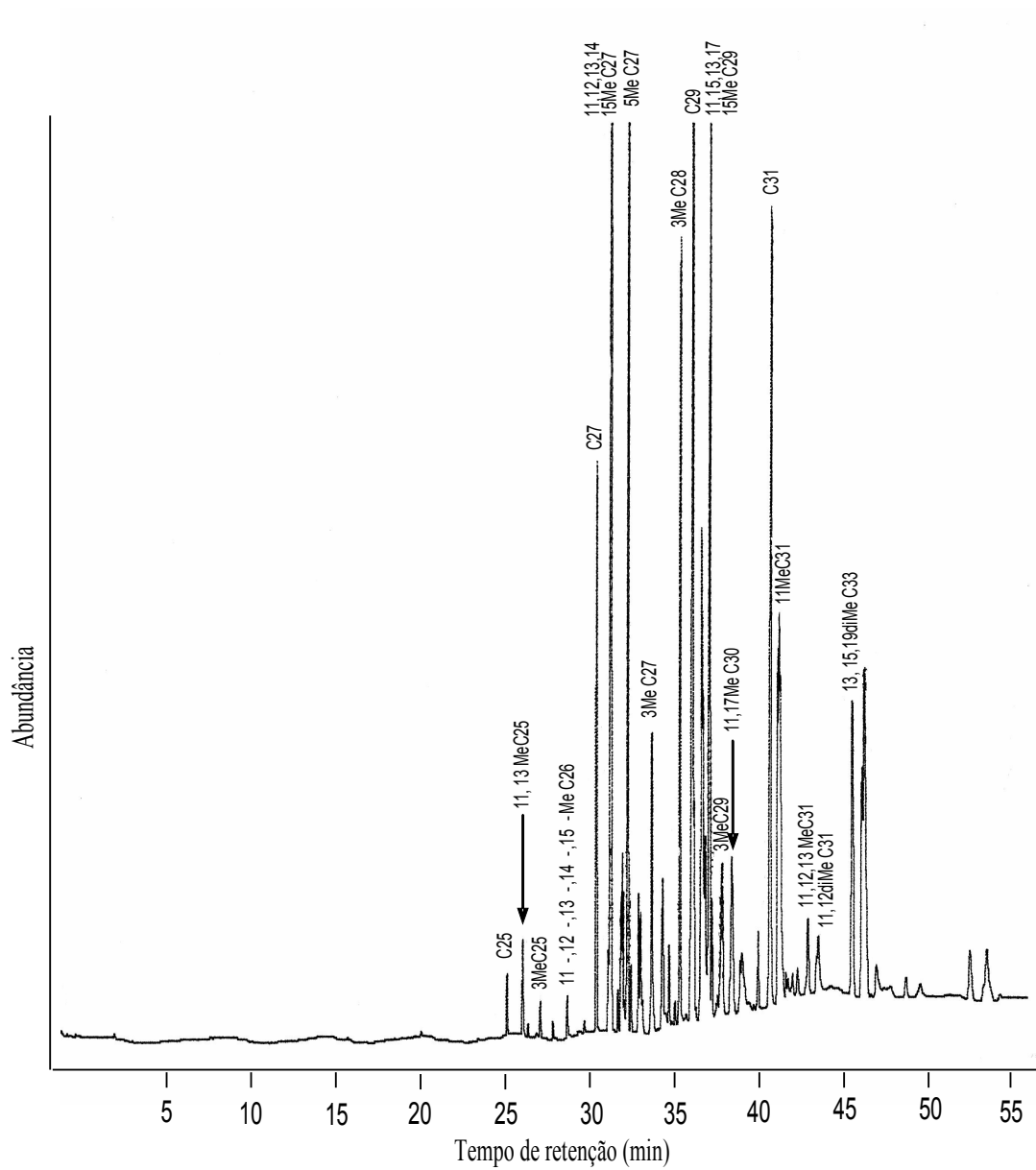


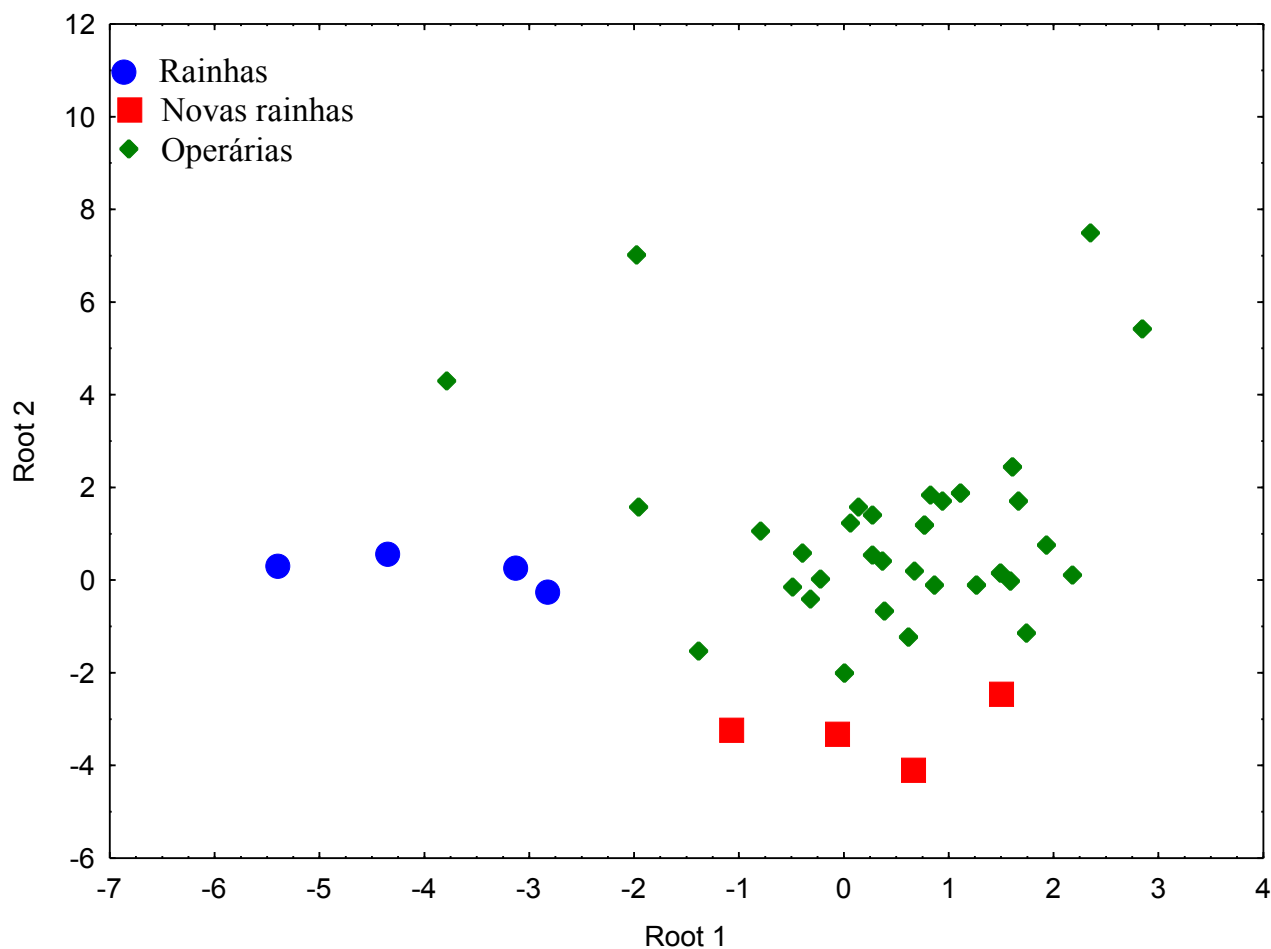
Figura 3. Compostos cuticulares presentes nas fêmeas subordinadas de *Polistes satan*

Quando todas as fêmeas foram analisadas juntas, a análise discriminante mostrou que a partir dos perfis de hidrocarbonetos cuticulares obtidos foi possível separar significativamente dominantes (com ovários desenvolvidos e inseminadas) e operárias (ovários pouco ou não-desenvolvidos e não-inseminadas) (Figura 3). O composto mais importante na discriminação entre as fêmeas com diferentes condições reprodutivas foi *n*-C31 (Wilk's $\lambda = 0.25$; $F = 12.40$; $p < 0.001$). Outras substâncias importantes na discriminação foram os compostos *n*-C27 e o 3-MeC29.

A análise dos componentes principais das substâncias cuticulares separou com 100% na classificação esperada todos os indivíduos de acordo com suas

respectivas posições sociais (Figura 3). Os principais componentes cuticulares responsáveis pela separação entre os membros são mostrados na tabela 2.

As fêmeas que ocuparam a posição α após duas semanas da remoção, mostraram um perfil de hidrocarbonetos cuticulares distintos daquelas rainhas que foram removidas. Na análise comparativa, apenas alguns compostos cuticulares rainhas mostrou uma proporção significativamente distinta entre novas rainhas e operárias (*n*-C29: $Z = 2.30, p < 0.05$ e *n*-C31: $Z = 2.30, p < 0.05$). O composto *n*-C31 nas dominantes apresenta-se em menor proporção do que nas demais fêmeas (Figura 4). A análise univariada mostrou que fêmeas substitutas não apresentaram nenhuma variação nos compostos cuticulares em relação às operárias (Figura 4).



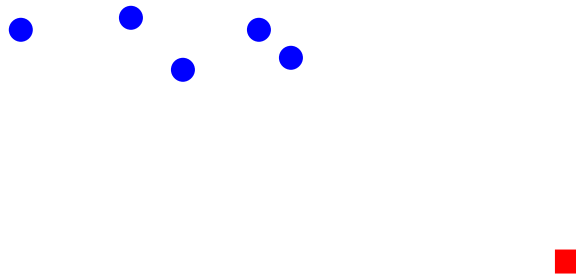


Figura 3. Análise canônica baseada nos principais picos de hidrocarbonetos cuticulares presentes em *Polistes satan*.

Tabela 2. Resultado da análise discriminante mostrando os principais componentes químicos da cutícula responsáveis pela separação entre os grupos testados.

	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (2,22)	p-level
C31	0.252	0.470	12.402	0.001
C27	0.232	0.510	10.575	0.001
3-MeC29	0.178	0.666	5.525	0.01
C29	0.170	0.698	4.760	0.05
C25	0.166	0.714	4.397	0.05

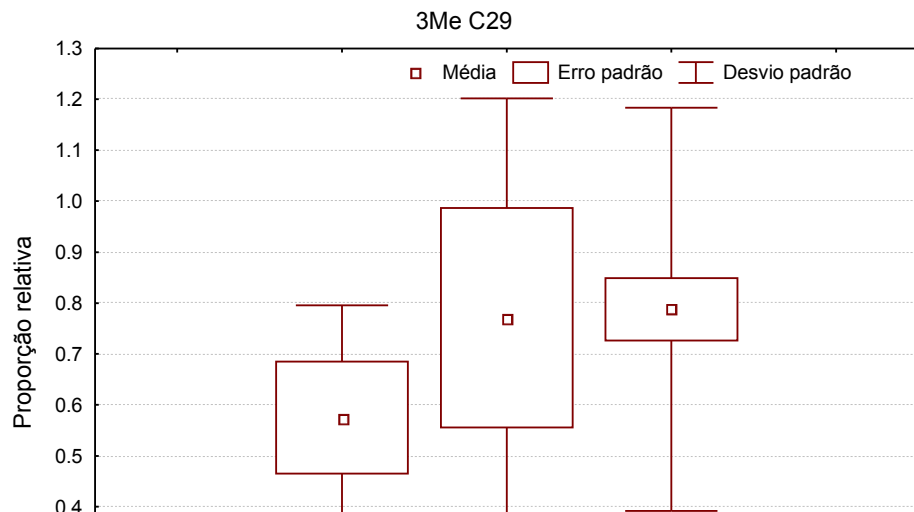
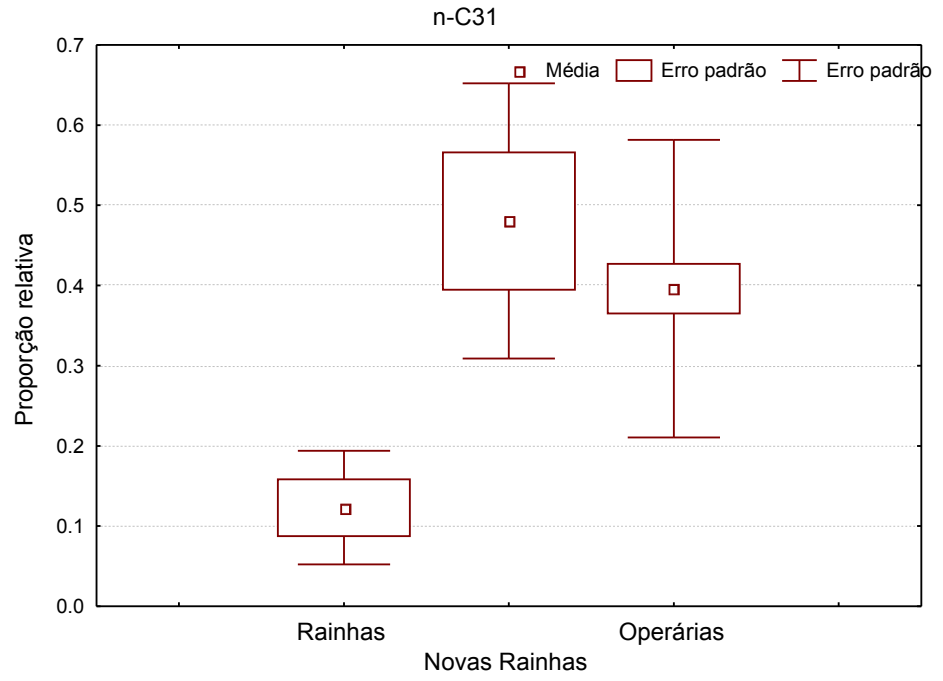
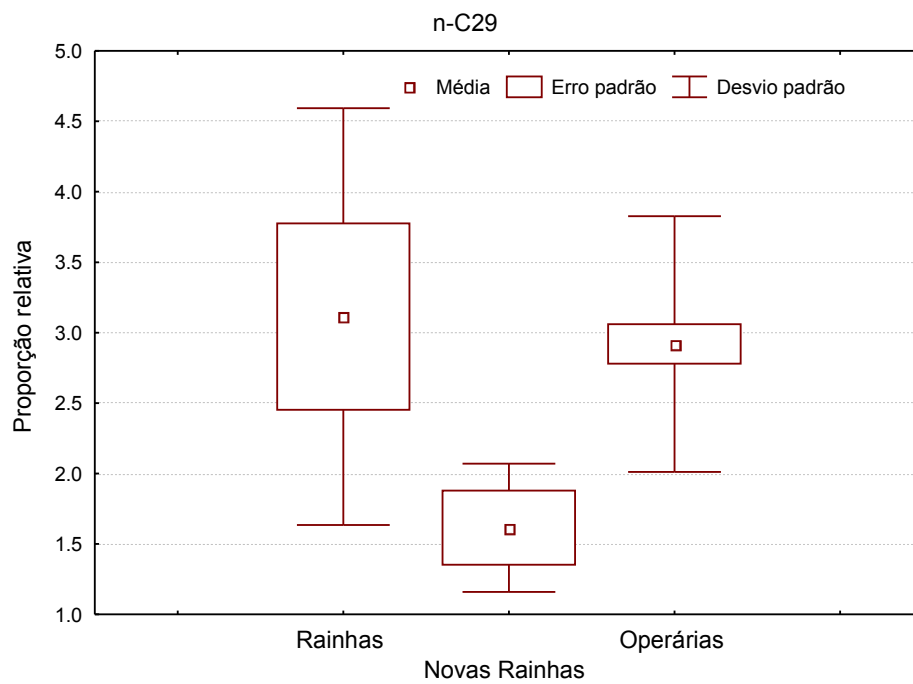
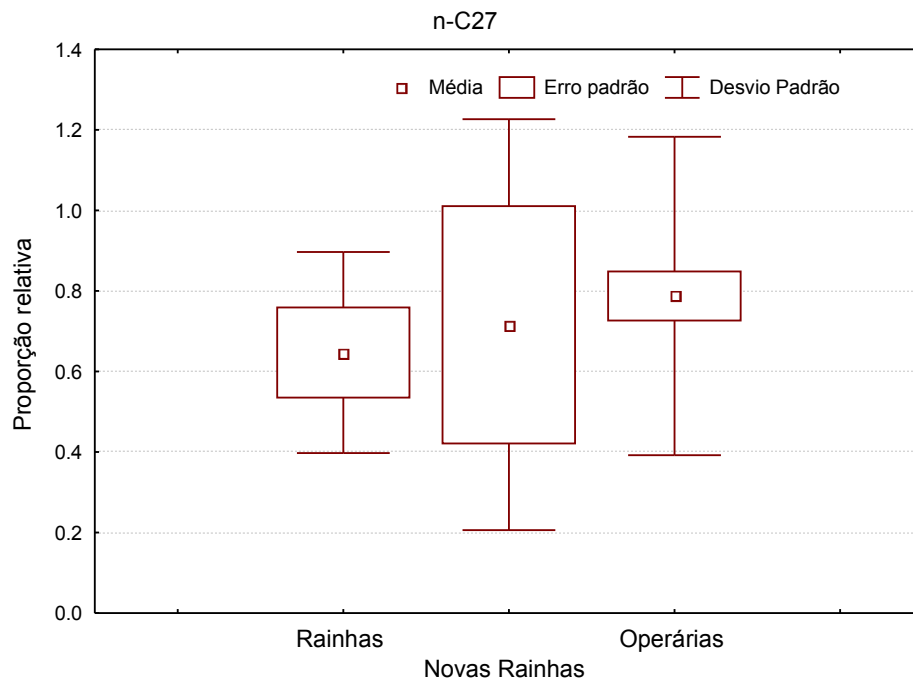
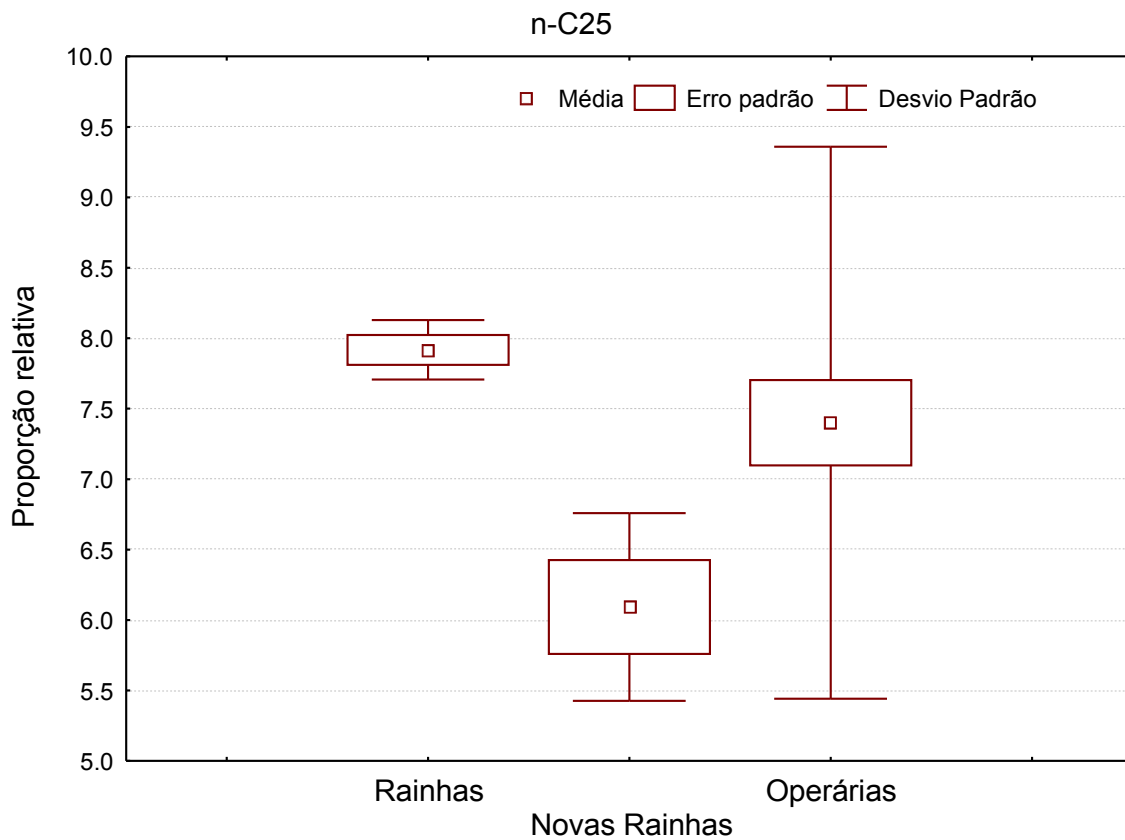


Figura 3. Análise comparativa dos compostos cuticulares mais importantes na discriminação entre os três grupos de fêmeas estudados.



(Continuação)

Figura 4. Análise comparativa dos compostos cuticulares mais importantes na discriminação entre os três grupos de fêmeas estudados.



(Continuação)

Figura 5. Análise comparativa dos compostos cuticulares mais importantes na discriminação entre os três grupos de fêmeas estudados.

4- Discussão

4.1- Sinalização reprodutiva e hidrocarbonetos cuticulares

Variações nos hidrocarbonetos cuticulares são indicadores incontestáveis da atividade ovariana em vespas *Polistes* e formigas Ponerinae (Monnin *et al.* 1998; Liebig *et al.* 2000; Sledge *et al.* 2001; 2004; Dietmann *et al.*, 2003, revisado em Howard & Blomquist, 2005). Além disso, os hidrocarbonetos também fornecem informações sobre diferenças sexuais, idade e reconhecimento intra e inter-colonial (Cuvillier-Hot *et al.*, 2001; Dani *et al.*, 2001). Os resultados obtidos em *Polistes satan* corroboram parcialmente com aqueles previamente obtidos para outras espécies. Nesta espécie, fêmeas dominantes foram discriminadas de operárias pela proporção distinta de hidrocarbonetos de longa cadeia presentes na cutícula. No entanto, fêmeas substitutas que ocuparam a posição alfa após a remoção das dominantes originais não sinalizaram esta ascensão nos perfis de hidrocarbonetos cuticulares ao contrário do que foi verificado em *P. dominulus* (Sledge *et al.*, 2001).

As diferenças observadas entre as proporções das substâncias indicam que as operárias mesmo apresentando alguma capacidade reprodutiva são hábeis a perceber a alta fertilidade da fêmea dominante e, desta forma, desistindo da

reprodução direta pela atividade operária. Este fato suporta os resultados encontrados nas análises comportamentais, ou seja, as dominantes receberiam poucos atos agressivos das demais fêmeas da colônia e realizariam mais atos agressivos sobre aquelas que eventualmente estivessem tentando a reprodução.

Em *Polistes dominulus*, fêmeas dominantes em associações apresentaram uma proporção maior de *n*-C32 e *n*-C33 e menor proporção de 13-, 11 me-C25 do que fêmeas subordinadas. Entretanto, fêmeas subordinadas apresentaram altas porcentagens de compostos dimetilC27 quando comparados com fêmeas alfa. Fundadoras solitárias possuíam maiores proporções de C31 e C33 em relação às outras fêmeas (Sledge *et al.*, 2004). Entretanto, estudos experimentais demonstraram que alcenos e alcanos ramificados foram mais importantes no papel da comunicação interindividual do que os alcanos lineares (Dani *et al.*, 2001). Neste estudo, os principais compostos que discriminaram rainhas, novas rainhas e operárias foram os alcanos lineares e um alcano metil-ramificado (3 metilC29)

Neste estudo, observou-se que o conjunto de substâncias que compõem a cutícula de *Polistes* é muito mais complexa do que aquelas verificadas em Vespinae (Butts *et al.*, 1995) e Epiponini (Nascimento *et al.*, em preparação). A verificação de como estas substâncias realmente atuam, i.e., separadamente (influência de um composto específico) ou em conjunto (*blend*) na mediação do reconhecimento da fertilidade entre as castas é fundamental para a compreensão da regulação social em insetos sociais. Desta forma, futuros estudos utilizando compostos sintetizados

e análise de antenografia (GC-EAD) seguramente fornecerão informações mais específicas do papel destes compostos na sociedade destes insetos.

5- Referências Bibliográficas

Aitchison, J. 1986. **The statistical analysis of compositional data.** London: Chapman & Hall.

Bonavita-Cougourdan, A., Thereulaz, G., Bagnères, A.G., Roux, M., Pratte, M., Provost, E., Clement, J.L., 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus*. **Comparative Biochemistry and Physiology** 100B, 667-680.

Bloch, G., Borst, D.W., Huang, Z.-Y., Robinson, G.E., Cnaani, J., Hefetz, A., 2000a. Juvenile hormone titers, juvenile hormone biosynthesis, ovarian development and social environment in *Bombus terrestris*. **Journal of Insect Physiology** 46, 47-57.

Butts, D.P., Camann M.A., Espelie, K.E. 1995. Workers and queens of the European hornet *Vespa Crabro* L. have colony-specific cuticular hydrocarbon profiles (Hymenoptera: Vespidae). **Insectes Sociaux**, 42: 45-55.

Cuvillier-Hot, V., Cobb, M., Malosse, C. & Peeters, C. 2001. Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. **Journal of Insect Physiology**, 47, 485-493.

- Cuvillier-Hot, V., Lenoir, A., Crewe, R., Malosse, C. & Peeters, C. 2004 Fertility signalling and reproductive skew in queenless ants. **Animal Behaviour**, 68, 1209-1219.
- Dani, F.R., Jones, G.R., Destri, S., Spencer, S.H., Turillazzi, S. 2001. Deciphering the recognition signature within the cuticular chemical profile of paper wasps. **Animal Behaviour**, 62: 165-171.
- Dietemann, V., Peeters, C., Liebig, J., Thivet, V. & Hölldobler, B. 2003. Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and nonreproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. **Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.**, 100, 10341-10346.
- Espelie, K.E., Wenzel, J.W., Chang, G., 1990. Surface lipids of social wasp *Polistes metricus* Say and its nest and nest pedicel and their relation to nestmate recognition. **Journal of Chemical Ecology** 16, 2229-2241.
- Espelie, K.E., Gamboa, G., Grudzien, T.A., Bura, E.A. 1994. Cuticular hydrocarbons of the paper wasp, *Polistes fuscatus*: a search for recognition pheromones. **Journal of Chemical Ecology**, 20, 1677-1687.
- Hannonen, M., Sledge, M. F., Turillazzi, S. & Sundström, L. 2002. Queen reproduction, chemical signalling and worker behaviour in polygyne colonies of the ant *Formica fusca*. **Animal Behaviour**, 64, 477-485.
- Heinze, J., Stengl, B. & Sledge, M. F. 2002. Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla cf. inversa*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 52, 59-65.

Howard, R.W.; Blomquist G.J. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. **Annual Review of Entomology** 50: 371-393.

Liebig, J., Peeters, C., Oldham, N. J., Markstädter, C. & Hölldobler, B. 2000. Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? **Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.**, 97, 4124-4131.

Lorenzi, M.C., Bagnères, A.G., Clement, J.L., 1996. The role of cuticular hydrocarbons in insect societies: is it the same in paper wasps? In: Turillazzi, S., West-Eberhard, M.J. (Eds.), **Natural History and the Evolution of Paper Wasps**. Oxford University Press, Oxford, pp. 178-189.

Monnin T, Ratnieks FLW (1999) Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? **Behavioral Ecology Sociobiology** 46:413-422

Monnin, T., Malosse, C. & Peeters, C. 1998. Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. **Journal of Chemical Ecology**, 24, 473-490.

Monnin T, Brandão, CRF Ratnieks FLW (2003) Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. **Behavioral Ecology Sociobiology** 54: 71-79

- Peeters, C., Monnin, T., Malosse, C., 1999. Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. **Proceedings of the Royal Society of London B** 266, 1323–1327.
- Röseler, P.F., 1977. Juvenile hormone control of oogenesis in bumblebee workers, *Bombus terrestris*. **Journal of Insect Physiology** 223, 985–992.
- Singer, T.L., Espelie, K.E. 1992. Discriminant analysis of cuticular hydrocarbons of social wasp *Polistes exclamans* and nest surface hydrocarbons of its nest paper and pedicel. **Journal of Chemical Ecology** 18: 785-797.
- Singer, T.L., Espelie, K.E., Gamboa, G.J., 1998. Nest and nestmate discrimination in independent-founding wasps. In: **Pheromone communication in social insects** (Vander Meer, R.K., Breed, M.D., Winston, M.L., Espelie, E.K., eds). Westview, Boulder, pp. 104-125.
- Sledge, M.F., Boscaro, F., Turillazzi, S. 2001. Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 49, 401-409.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)