

Biologia comportamental de *Synoeca surinama*: enxameio e interações sociais (Vespidae; Polistinae: Epiponini)

Carlos Alberto dos Santos

Orientador: Profº Dr. Fernando Barbosa Noll

**Dissertação apresentada
para a obtenção do Título
de Mestre em Biologia
Animal.**

IBILCE - UNESP

São José do Rio Preto – SP

Livros Grátis

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

Milhares de livros grátis para download.

Santos, Carlos Alberto dos.

Biologia comportamental de *Synoecca surinama*: enxameio e interações sociais (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini) / Carlos Alberto dos Santos - São José do Rio Preto : [s.n.], 2009.

113 f. : 24 il. ; 30 cm.

Orientador: Fernando Barbosa Noll

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Comportamento animal. 2. Vespidae. 3. *Synoecca surinama*. 4. Enxameio. 5. Interações sociais. 6. Epiponini. I. Noll, Fernando Barbosa. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU - 595.7

Agradecimentos

A Deus por me conceder a vida e sempre me levantar nos momentos difíceis.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Fernando B. Noll, a quem cultivo grande admiração e respeito, pelos ensinamentos, amizade, compreensão e pela oportunidade e confiança.

A minha namorada Glória de Sousa Ramos, pela compreensão e amor.

A minha filha Thaís por me proporcionar grande alegria.

A minha família, especialmente minha mãe Célia pelo apoio, educação e amor.

A meu irmão Sérgio Luiz dos Santos, pela ajuda e amizade.

Aos meus colegas de laboratório pela amizade, em especial a Bruno e Laura pela ajuda.

Sumário

Introdução Geral.....	7 a 8
Capítulo 1. Processo de enxameio de <i>Synoecca surinama</i> (Vespidae; Polistinae: Epiponini):.....	9 a 72
Resumo.....	10 a 11
Abstract.....	12 a 13
1. <i>Introdução e Objetivos</i>.....	14 a 17
2. <i>Material e Métodos</i>.....	18 a 36
2.1- Localização e características das colônias e respectivos ninhos estudados.....	18 a 20
2.2- Observações comportamentais.....	20 a 21
2.3- Catálogo comportamental para operárias e rainhas.....	22 a 34
2.3.1- Descrição dos atos comportamentais realizados pelas operárias durante as diferentes fases das colônias estudadas.....	22 a 30
2.3.2- Descrição dos atos comportamentais realizados pelas rainhas durante as diferentes fases das colônias estudadas.....	30 a 34
2.4- Definição de alguns termos utilizados neste trabalho.....	34 a 36
2.5- Denominações para as fases das colônias estudadas.....	36
3. <i>Resultados</i>.....	37 a 55
3.1- Possíveis causas das migrações das colônias estudadas.....	37
3.2- Pré-enxameio.....	38 a 41
3.2.1- Desempenho de Buzz running.....	38 a 39
3.2.2- Cessar forrageio de polpa, construção ou reparação do ninho e oviposição.....	39
3.2.3- Canibalismo da prole.....	39 a 40
3.2.4- Formação de grupos de vespas inativas no pré-enxameio.....	40
3.2.5- Remover polpa do ninho.....	40 a 41

3.2.6- Vôo ao redor do ninho.....	41
3.3- Enxameio.....	41 a 53
3.3.1- Escolha e marcação do novo local.....	42
3.3.2- Marcação da provável trilha química.....	43 a 45
3.3.3- Deslocamento da colônia para o local do novo ninho.....	46 a 53
3.3.3.1- Ativação das vespas inativas para se tornarem ativas e se deslocarem para o local do novo ninho.....	46 a 47
3.3.3.2- Deslocamento da colônia.....	48 a 52
3.3.3.3- Distância de migração.....	52 a 53
3.4- Estabelecimento.....	54 a 55
4. Discussão	56 a 65
4.1- Causas do enxameio.....	56 a 57
4.2- Pré-enxameio.....	57 a 58
4.3- Enxameio.....	59 a 65
4.3.1- Marcação do novo local e da provável trilha química.....	60 a 61
4.3.2- Ativação das vespas inativas e o deslocamento da colônia para o novo local.....	61 a 65
4.4- Distância de migração.....	65
5. Referências Bibliográficas	66 a 72
Capítulo 2. Interações sociais entre rainhas e operárias de <i>Synoeca surinama</i> (Vespidae; Polistinae: Epiponini):	73 a 113
Resumo.....	74 a 75
Abstract.....	76 a 77
1. Introdução e objetivos	78 a 80
2. Material e métodos	81 a 83
3. Resultados	83 a 100
3.1- Rainhas: comportamentos e interações.....	83 a 88
3.2- Operárias: comportamentos e interações.....	89 a 94

3.3- Comportamento de oviposição e interações relacionadas.....	94 a 100
4. Discussão	101 a 109
4.1- Controle coletivo das operárias na reprodução e as interações operária/rainha.....	101 a 104
4.1.1- O controle coletivo das operárias na postura de ovos.....	101 a 103
4.1.2- O controle coletivo das operárias no comportamento UR.....	103
4.1.3- Agressão coletiva de operárias em rainhas.....	104
4.2- Comportamentos e interações rainha/rainha.....	105 a 106
4.3- Comportamento de oviposição.....	106 a 107
4.4- Flexibilidade das operárias na realização de tarefas na colônia.....	107
5. Considerações Finais	108 a 109
5.1- Processo de enxameio.....	108
5.2- Interações Sociais.....	109
5. Referências bibliográficas	110 a 113

Introdução geral

Sociedades de insetos estão entre os mais complexos sistemas na natureza (Hines et al., 2007). Dentro da ordem Hymenoptera acredita-se que a socialidade surgiu diversas vezes, uma vez no grupo das formigas (Moreau, et al., 2006), uma vez em vespas da família Sphecidae (Matthews, 1991), uma vez em vespas da família Vespidae (Carpenter, 1982; 1991) e diversas vezes dentro do grupo das abelhas (Cameron e Mardulyn, 2001). Vespidae é um dos poucos grupos que reteve os estados de transição necessária para elucidar a evolução social, encontrando grupos solitários, pressocial, eussocial facultativo (Crespi e Yanega, 1995) e táxons eussociais (Hunt, 1999).

A família Vespidae é constituída por seis subfamílias monofiléticas existentes, nestas encontram-se grupos solitários (maioria das espécies) nas subfamílias Euparagiinae, Masarinae e Eumeninae, sendo que, nas duas últimas subfamílias, algumas poucas espécies constroem ninhos comunais (Carpenter e Marques, 2001). O comportamento social é observado nas outras três subfamílias, Stenogastrinae, Vespinae e Polistinae (Carpenter e Marques, 2001).

As vespas Polistinae de fundação por enxameio, particularmente seu maior e mais bem estudado grupo, os Epiponini, apresenta apreciável variabilidade de castas entre as espécies, com uma transição de sem casta a pronunciada diferenciação morfológica entre rainhas e operárias, sendo portanto, especialmente interessante para o entendimento da evolução das castas morfológicas (Strassmann et al., 2002). Apesar da baixa diferenciação das castas morfológicas, em outros aspectos os Epiponini são como os insetos eussociais avançados, incluindo uma sofisticada divisão de trabalho, distribuição de tarefas, feromônios de alarme, trilha de feromônios, sofisticada arquitetura de ninhos e longa persistência da colônia (Jeanne, 1991).

Nas sociedades primitivas de Polistinae, como em *Polistes* e *Mischocyttarus* as fêmeas competem diretamente para estabelecer o monopólio reprodutivo, sendo a dominância mantida por agressão física, onde as rainhas políam o ninho e suprimem as operárias da reprodução, contrastando com as sociedades de Epiponini, onde muitas rainhas põem ovos (poliginia), uma tolerando a outra, e estas são testadas e reguladas de alguma maneira pelas operárias estéreis, as quais políam o ninho (Noll e Wenzel, 2008). Nestas colônias as agressões físicas entre rainhas são raras (Forsyth, 1978), sendo a dominância reprodutiva determinada por comportamentos de *displays* ritualizados. Desta forma as colônias de Epiponini são mais bem caracterizadas como uma conspiração de operárias, onde elas controlam e regulam as funções (Noll e Wenzel, 2008).

Estudos comportamentais em vespas da tribo Epiponini são escassos. A agressividade das vespas, o difícil acesso aos ninhos, o frequente abandono destes mediante interferências restringem o pleno estudo nestas vespas (Mateus, 2005). Previsões de conflitos entre rainhas e operárias, bem como o controle das operárias nas funções das colônias de Epiponini, foram sugeridas por estudos empíricos (Trivers e Hare, 1976; Queller et al., 1993; Strassmann et al., 1997, 1998; Hastings et al., 1998), no entanto, poucos são os estudos comportamentais que demonstraram esse controle (West-Eberhard, 1978, 1981; Nascimento et al., 2004; Platt et al., 2004). Neste estudo o principal alvo foi demonstrar comportamentalmente o controle das operárias nas funções das colônias de *Synoeca surinama* (Linnaeus).

Esta dissertação está dividida em dois capítulos: o primeiro descreve o processo de enxameio de *S. surinama*, envolvendo os comportamentos e interações entre os membros da colônia, bem como o controle das operárias no processo. O segundo trata das interações sociais na colônia, principalmente entre rainhas e operárias, onde as operárias, a partir de comportamentos agressivos, apresentaram controle na reprodução.

Capítulo 1

Processo de enxameio de *Synoeca surinama* (Vespidae; Polistinae: Epiponini).

Resumo

Nos vespídeos sociais há dois grupos distintos: espécies que fundam suas colônias independentemente, onde uma rainha inseminada inicia o ninho, podendo ser ajudada por co-fundadoras e espécies que fundam suas colônias por enxameio, onde o enxame é formado por uma ou mais rainhas inseminadas acompanhadas por um grupo de operárias. Em Vespidae a fundação por enxameio surgiu independentemente pelo menos quatro vezes, nos Vespinae, gênero *Provespa*, nos Ropalidiini, gênero *Ropalidia* (somente algumas espécies) e *Polybioides* no velho mundo e todos os 19 gêneros neotropicais da tribo Epiponini. A coordenação do enxame para o local do novo ninho é aparentemente mediada por feromônios. Nas espécies de Epiponini estudadas, exceto *Apoica pallens*, operárias esfregam o abdome no local do novo ninho, bem como em pontos entre o velho e novo local, liberando uma trilha química que é seguida pela colônia no enxameio. Estudos sugerem que compostos liberados pela glândula de Richards ou glândula de veneno são usados na produção da trilha química. O objetivo do trabalho é descrever o processo de enxameio em *S. surinama*, envolvendo os comportamentos e interações, para isso foram observados seis enxameios. A principal causa do enxameio das colônias estudadas foi a destruição do ninho provocada por chuvas com ventos fortes. A fase de pré-enxameio foi caracterizada por alterações comportamentais nas colônias, como desempenho de “Buzz running”; cessar “Forrageio de polpa”, comportamento de “Construção” e “Postura”; canibalismo da prole de imaturos; “Formação de grupos de vespas inativas”; “Remoção de polpa do envelope” e “Vôo ao redor do ninho”. Na fase de enxameio as escoteiras (vespas mais velhas) esfregavam o abdome no local do novo ninho e em pontos entre o velho e novo local, produzindo uma provável trilha química. A marcação da provável trilha química foi considerada difusa, onde diferentes escoteiras

marcavam diferentes pontos. Nas folhas da árvore substrato e arbustos próximos ocorreu maior frequência de marcação e as escoteiras marcavam principalmente as bordas das folhas. Rainhas e operárias jovens não realizaram funções de escoteiras e não foram vistas desempenhando “Buzz running” ou praticando canibalismo. A ativação das vespas inativas para se tornarem ativas e se deslocarem para o local do novo ninho ocorreu, provavelmente, a partir do desempenho do comportamento “Ativar vespas inativas” pelas escoteiras (estímulo mecânico), sendo o “Buzz running” provavelmente o comportamento usado no recrutamento da colônia no decorrer do enxameio. O deslocamento foi considerado difuso e independente, onde os indivíduos seguiam individualmente variados caminhos na rota para o local do novo ninho. A distância de migração nas colônias estudadas foi variável, sendo a média de 168,16 metros. A distância mínima observada foi de 60 metros e a máxima de 306 metros.

Abstract

In social vespids there are two distinct groups: species that found their colonies independently, with an inseminated queen starting the nest, but she is eventually helped by co-founders; and species that found their colonies by swarming, where it is formed by one or more inseminated queens accompanied by a group of workers. In Vespidae, swarm-founding appeared independently at least four times, in Vespinae (*Provespa*), in Ropalidiini (a few species of *Ropalidia* and *Polybioides* in the old world) and all the 19 neotropical genera of the Epiponini. The co-ordination of the swarm towards the new nest site is apparently mediated by pheromones. In the Epiponini studied so far, except by *Apoica pallens*, workers rub their gaster in the new nest site, as well as in spots between the old and new site, releasing a chemical trail that is followed by the colony in the swarming. Compounds released by the Richards' gland or the venom gland are apparently used in the production of the chemical trail. The aim of this study was to describe the process of swarming in *Synoeca surinama*, involving behaviors and displayed interactions, so that six swarming were observed. The main cause of the swarming in the studied colonies was nest destruction caused by rains with strong winds. Pre-swarming phase was characterized by behavioral alterations in the colonies, like performance of "Buzz running"; interruption of "Pulp foraging", "Building" behavior and "Oviposition"; immature's cannibalism ; "Assembling groups of inactive wasps"; "Removal of pulp from the envelope" and "Flight around the nest". In the swarming phase the scouts (older wasps) rubbed their abdomens in the site of the new nest and in points between the old and new site, producing a possible chemical trail. The marking of the possible chemical trail was considered diffuse, because different scouts were marking different points. In the leaves of the tree substrate and near shrubs a more frequent marking frequency took place and

the scouts were marking especially the edges of the leaves. Queens and young workers did not carry out functions of scouts and were not seen performing “Buzz running” or performing cannibalism. Inactive wasps were activated in order to moved to the new nest took place, probably, from the performance of the “Activate inactive wasps” behavior performed by the scouts (mechanical stimulus), and the “Buzz running” probably is the main behavior used in recruitment in the course of the swarming. The displacement was considered diffused and independent, because the females followed several ways in the route for the place of the new nest independently. The migration distance in the studied colonies was variable, with a 168.16 m on average. The observed least distance was of 60 meters and the maxim was of 306 meters.

1. Introdução e Objetivos

Os vespídeos sociais formam dois grupos distintos quanto à estratégia usada na fundação do ninho (Jeanne, 1980). As espécies do primeiro grupo iniciam o ninho de forma independente, neste a maioria dos Vespinae uma rainha inseminada inicia o ninho (Jeanne, 1991). Já em Stenogastrinae (Turillazzi, 1991) e nos gêneros de Polistinae (*Polistes*, *Mischocyttarus*, *Belonogaster*, *Parapolybia* e na maioria das espécies de *Ropalidia*), uma ou mais fêmeas inseminadas podem unir-se à rainha fundadora (Reeve, 1991 ; Gadagkar, 1991). O segundo grupo é formado pelas espécies que fundam o ninho por enxameio, sendo este constituído por uma ou mais rainhas inseminadas juntamente com um grupo de operárias (Jeanne, 1991).

Na família Vespidae a fundação por enxameio surgiu independentemente pelo menos quatro vezes: nos Vespinae, gênero *Provespa*, nos Ropalidiini, gênero *Ropalidia* (somente algumas espécies) e *Polybioides* no velho mundo e nos 19 gêneros neotropicais da tribo Epiponini (Fig. 1). De acordo com o cladograma apresentado na figura 1, as vespas sociais fundadoras independentes e de fundação por enxameio tiveram um ancestral comum, com fundação independente (Wenzel e Carpenter, 1994).

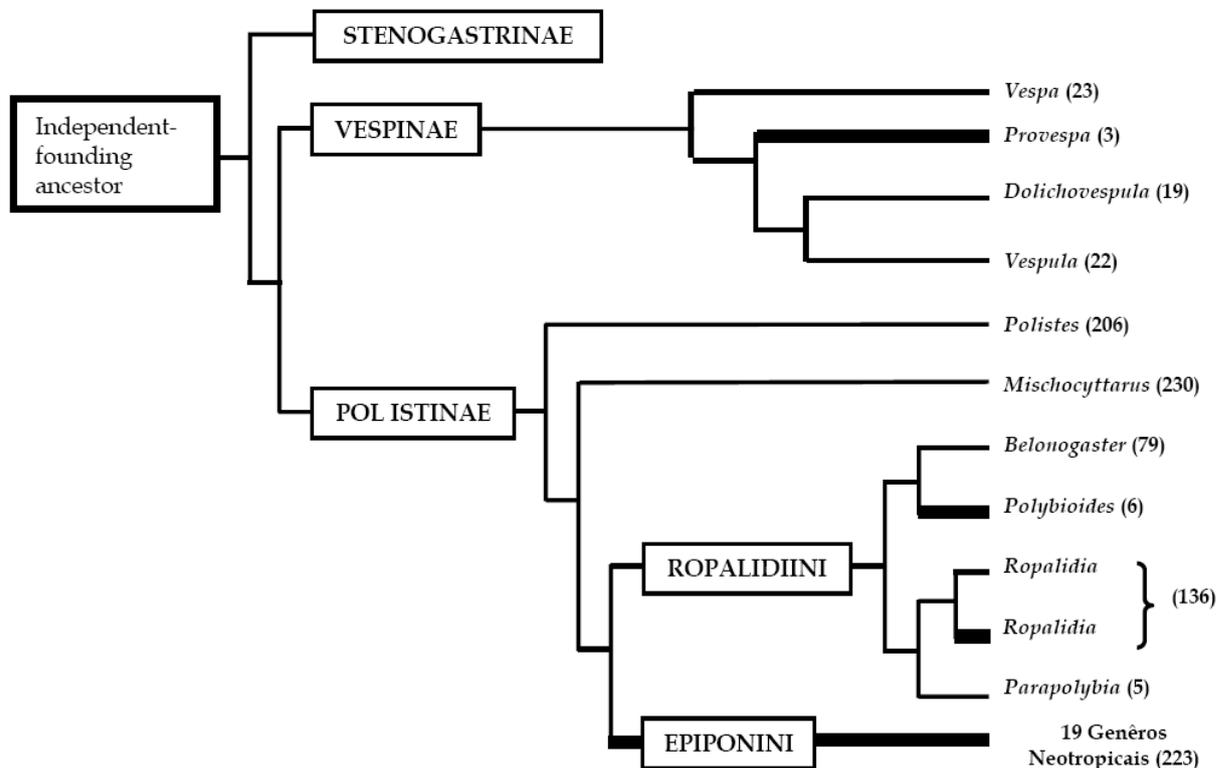


Figura 1. Cladograma dos Vespidae eussociais (modificado de Jeanne, 2003 ; Carpenter, 1991, 2004) mostrando fundadores independentes (linha fina), e vespas enxameadoras (linha grossa), entre parênteses o número de espécies (Mateus, 2005).

Uma das características mais distintas das colônias das vespas tropicais da tribo Epiponini é a habilidade de fundar ninhos por enxameio. Nos Epiponini entende-se que o enxameio é o movimento sincrônico e coordenado de um grande número de vespas, rainhas e operárias, entre os locais do velho e novo ninho (Jeanne, 1991). Podendo ocorrer sob três diferentes circunstâncias: (1) quando somente parte da população de rainhas e operárias migram, dando origem a uma ou mais colônias novas (enxameio reprodutivo); (2) quando toda a colônia migra, abandonando o ninho velho e construindo um novo em outro local (enxameio de abandono) (West-Eberhard, 1982); ou (3) quando a colônia inteira empreende uma migração sazonal para um novo local com mais recursos (Jeanne, 1991).

De acordo com Sonnentag e Jeanne (2009), os insetos sociais com fundação por enxameio enfrentam três desafios organizacionais no processo. O primeiro é que um grupo da população, as escoteiras, precisa encontrar e concordar com um local adequado para construir o novo ninho. Segundo, as escoteiras precisam induzir o resto da colônia a deslocar para o novo local. Finalmente, as escoteiras precisam guiar a migração dos adultos para o novo local.

Coordenar o movimento do enxame para o local do novo ninho requer um meio de comunicação, que segundo Jeanne (1980) é aparentemente mediada por feromônios. Nas espécies de Epiponini em que o enxameio foi observado, algumas vespas esfregam o abdome em folhas, ou em outros substratos, localizados entre os locais do velho e novo ninho, bem como no local em que o ninho será construído, exceto em *Apoica pallens* (Fabricius), onde os indivíduos liberam feromônios no ar para coordenar o enxameio (Hunt et al., 1995). Outros membros da colônia pousam nos pontos antes atritados pelas companheiras e parecem buscar novos pontos ao longo da rota do local do novo ninho. Este comportamento das vespas levou vários autores a levantar a hipótese que durante o esfregar do abdome uma trilha de feromônio é liberada (Jeanne, 1996). Em *Polybia sericea* (Olivier) Jeanne (1981), experimentalmente, demonstrou que a secreção produzida pela glândula de Richards, situada no quinto esternito gastral é usada para marcar a rota para o local do novo ninho, sendo a mesma secreção usada para marcar o ponto onde os membros da colônia agregam após o abandono do ninho e ficam até o início da migração. Mateus (2005) sugeriu que no enxameio de *Parachartergus fraternus* o veneno pode ser usado na marcação do novo local e de pontos da trilha química. Entretanto, ainda é desconhecido como as escoteiras comunicam o grupo que o local do novo ninho foi escolhido, e como elas estimulam os indivíduos inativos a deixar o velho ninho e migrar para o novo local (Sonnentag e Jeanne, 2009).

As causas que levam uma colônia de vespas sociais a abandonar o ninho e migrar para outro local são complexas e variadas (Castellón, 1982), entre elas podemos citar a predação dos imaturos por formigas (Bouwma et al., 2007);

invasão de parasitas (West-Eberhard, 1982; Simões et al., 1996); destruição do ninho por ataques de vertebrados; severos danos causados por chuvas pesadas ou outros tipos de acidentes (Sonnentag e Jeanne, 2009). Embora a capacidade de enxamear seja comum a todos os gêneros de Epiponini, este processo tem sido pouco estudado tanto qualitativo, quanto quantitativamente (Mateus, 2005).

O objetivo geral é descrever o enxameio de *S. surinama* e verificar o provável controle das operárias no processo. Como objetivos específicos estudamos as causas do enxameio, os comportamentos de pré-enxameio apresentados pelas colônias e suas variáveis, os comportamentos relacionados ao enxameio, bem como aqueles relacionados ao estabelecimento da colônia no novo local, buscando observar a participação das operárias escoteiras, operárias jovens e rainhas no processo, bem como as possíveis interações intra e intercastas, tentando responder as seguintes questões relativas ao processo.

1. Qual grupo de vespas na colônia toma a decisão de enxamear e como essa decisão é expressa?
2. Quais indivíduos da colônia realizam as funções de escoteiras no enxameio?
3. Como ocorre o recrutamento da colônia durante o enxameio?
4. Como ocorre a marcação do novo local e da provável trilha química para coordenar o deslocamento da colônia?
5. Qual a participação das rainhas e vespas jovens no enxameio?
6. A construção do novo ninho inicia antes ou depois do deslocamento da colônia para o novo local?
7. Como ocorre o recrutamento das vespas inativas no velho ninho para o deslocamento para o local do novo ninho?

Material e Métodos

2.1- Localização e características das colônias e respectivos ninhos estudados

O trabalho foi focado na vespa *Synoeca surinama* (Linnaeus), o ninho é do tipo astelocítaro, com seu único favo fixado diretamente no substrato, sendo coberto por um envelope apresentando corrugações típicas, e a entrada localizada na parte superior do envelope. Esta configuração básica do ninho apresenta variações quanto ao tamanho, largura e número de câmaras que o constituem (Fig. 2). As espécies do gênero *Synoeca*, particularmente *S. surinama* são popularmente conhecidas como “marimbondo tatu”, devido ao envelope do ninho ser parecido à couraça de um tatu (*Dasytus sp.*) (Richards, 1978).

Foram observados seis enxameios. As colônias e seus respectivos ninhos, C1N1, C2N2, C2N3, C3N4, C3N5 e C7N12, foram observados na área de ocorrência, localizada no sítio Milton Arantes, próximo ao município de Indaiaporã-SP (Tabela 1). Informações adicionais relativos ao enxameio foram coletadas na colônia C4N6.

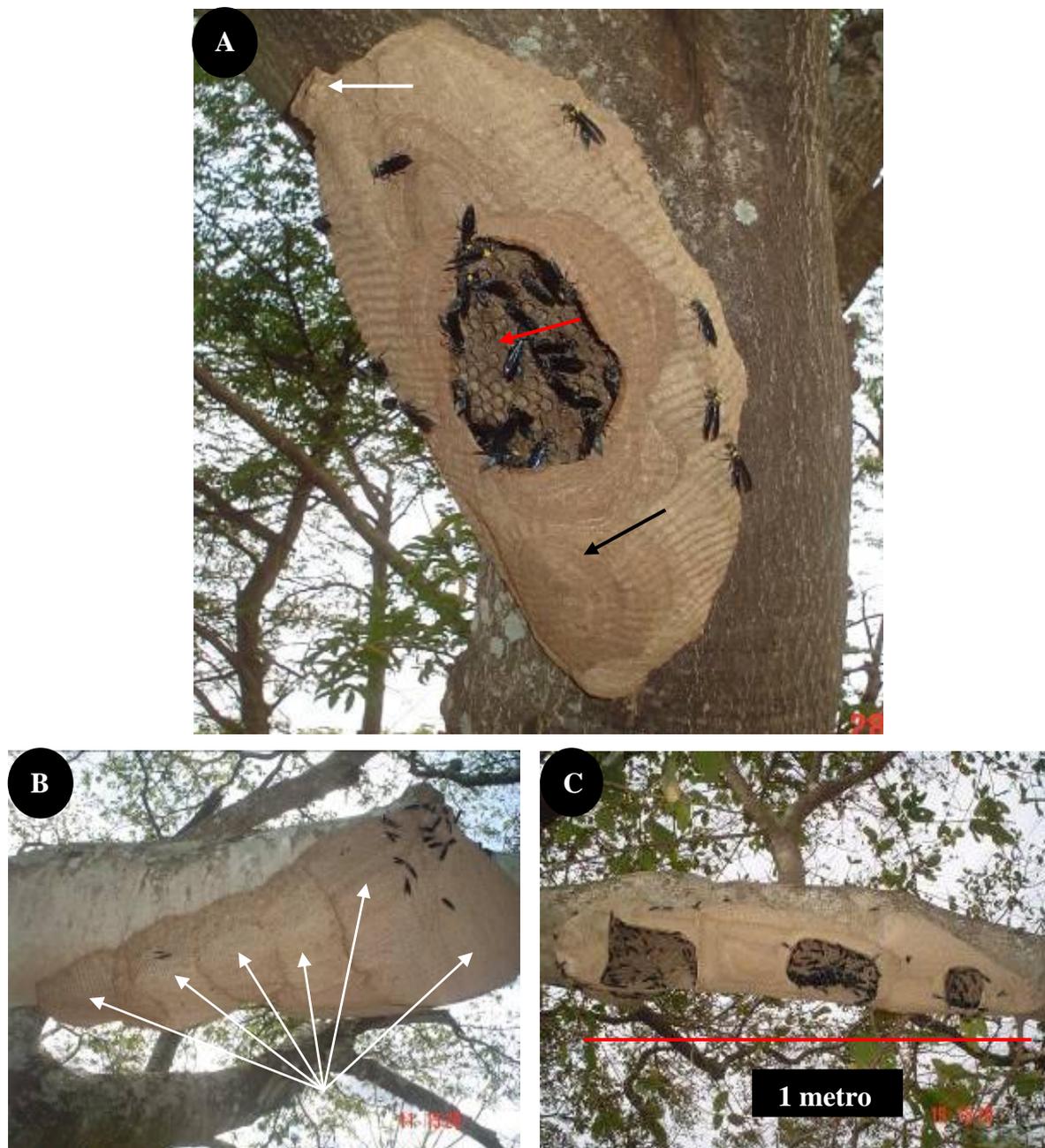


Figura 2. Características e variações dos ninhos de *S. surinama*: A- ninho com aproximadamente 30 cm e apenas uma câmara, seta branca indica a entrada, seta vermelha indica o favo e seta preta o envelope do ninho; B- ninho com aproximadamente 90 cm e seis câmaras, setas indicam as câmaras que constituem o ninho; C- ninho com mais de 1 m de comprimento e apenas uma câmara.

Tabela 1. Características gerais e localização das colônias e respectivos ninhos de *S. surinama*, estudados no período do enxameio.

Colônias e Ninhos	Altura do solo aproximada (m)	Coordenadas geográficas	Comprimento/largura do ninho (cm)	Nº de câmaras do ninho	População (Nº de indivíduos estimado)	Fase
C1N1	6	S 19° 59' 26,74'' O 50° 17' 52,91''	110/30	1	1000	Produção de operárias
C2N2	4	S 19° 59' 47,95'' O 50° 17' 51,06''	85/35	6	900	Produção de operárias
C2N3	3	S 19° 59' 37,98'' O 50° 17' 49,29''	35/17	1	900	Estabelecimento
C3N4	4	S 19° 59' 47,55'' O 50° 18' 01,15''	90/22	2	550	Produção de operárias
C3N5	2	S 19° 59' 49,01'' O 50° 18' 02,51''	35/17	1	180	Pré-emergência
C7N12	5	S 19° 59' 20,93'' O 50° 18' 00,18''	45/17	3	600	Produção de operárias

2.2- Observações comportamentais

O acesso aos ninhos se deu a partir do uso de escada, equipamento de escalada ou andaime de madeira. Foram utilizadas observações diretas e indiretas, para isso o envelope era parcialmente removido para facilitar as observações do favo, bem como estimular o comportamento de construção e forrageio. As observações indiretas foram realizadas com filmagens periódicas, utilizando uma filmadora digital Sony Handycan DCR-SR 85 para uma análise comportamental mais detalhada, variando o horário do dia, visando períodos de maior atividade no favo. As vespas eram capturadas com pinça, imobilizadas segurando suas pernas entre os dedos indicador e opositor e imediatamente marcadas no mesoesquito ou asa com tinta Decorfix[®] acrílica decorativa à base de água, seguindo um código

peçoal de cores, colocadas dentro de uma caixa de papelão para a secagem da tinta por 10 minutos e depois soltas no favo ou próximo. As seqüências de comportamentos foram computadas utilizando o modelo animal focal (Altmann, 1974).

Não ocorrendo diferenciação significativa de castas morfológicas em *S. surinama* (Noll et al., 2004), as rainhas foram identificadas a partir do comportamento de oviposição, capturadas quando na posição de postura (com o abdome inserido no interior da célula) e marcadas, sendo que algumas delas tiveram seu “status” social verificado a partir do método de dissecação de West-Eberhard (1975). Adicionalmente a verificação da inseminação das vespas foi feita pela observação da espermateca em microscópio de luz. As operárias foram marcadas de acordo com as atividades desempenhadas.

Nas colônias C3N4 e C3N5 amostras de 43 e 150 indivíduos, respectivamente, foram marcadas com código pessoal no momento da emergência e suas atividades acompanhadas quase diariamente (entre 10/05/2008 e 26/08/2008). As observações dos comportamentos desempenhados fora do ninho foram realizadas diretamente no local de ocorrência ou com registros em filmes. Para determinar a idade relativa das vespas foi utilizada a análise de pigmentação progressiva do apódema transverso localizado na borda oculta do quinto esternito gastral, observada em estereomicroscópio. Segundo West-Eberhard (1973) a pigmentação progressiva dessas estruturas está relacionada à idade relativa dos indivíduos adultos. Foram definidas cinco categorias de idade relativa: borda transparente (1) para recém-emergidas; borda amarela com uma fina linha escura (2); borda com pouca pigmentação e uma linha escura intermediária (3); borda com pigmentação parcial e uma linha escura grossa (4); borda muito pigmentada com linha escura mais grossa (5) para as vespas mais velhas. O tempo de observação foi variável para as colônias, totalizando 250 horas de observações diretas e indiretas.

2.3- Catálogo comportamental para operárias e rainhas

2.3.1- Descrição dos atos comportamentais realizados pelas operárias durante as diferentes fases das colônias estudadas

Comportamentos de limpeza

1- Autolimpeza de cabeça e tórax em operária (OAT): A operária passa as pernas anteriores no tórax, base da asa, cabeça e entre as mandíbulas, logo após passa contra as pernas médias.

2- Autolimpeza de abdome e asas em operária (OAA): A operária eleva o abdome ou se pendura com as pernas anteriores no favo, envelope ou outro substrato e passa as pernas posteriores no abdome e asas, da base para a extremidade destes, em seguida a operária passa uma perna contra a outra usando o esporão tibial na limpeza. Com a operária pendurada, as pernas médias, esporadicamente, são atritadas contra as pernas posteriores.

3- Limpeza em operária ou rainha (LOPR): A operária mordisca o corpo e asas de outra operária ou rainha. Duas ou mais operárias podem aplicar limpeza simultaneamente.

Comportamentos de defesa

4- Afugentar invasores (AI): A operária levanta a cabeça e tórax sobre as pernas médias e posteriores, agita as asas, forte e brevemente e bate, uma única vez, as mandíbulas contra o substrato próximo ao invasor.

5- Batidas rítmicas no envelope (BRE): Em sinal de alarme a operária bate e raspa a cabeça (mandíbulas) e o gaster (ferrão) no envelope produzindo som. Essas batidas podem ser somente com cabeça, somente com gaster ou com ambos simultaneamente, acompanhados de agitar de asas ou não. As batidas ocorrem sempre de forma repetitiva e em sincronia com outras operárias que realizam o mesmo comportamento e aumentam a frequência com o aumento da agitação causada pela persistência da perturbação.

6- Levantar abdome (LAB): Em sinal de alarme a operária abre, abaixa as asas e levanta o abdome em um ângulo de 80° em relação ao plano longitudinal do corpo, podendo caminhar ou não com essa postura.

7- Movimento rápido de alarme (MRA): Em sinal de alarme a operária avança agitando fortemente as asas. Os movimentos são rápidos, breves e repetitivos.

8- Vôo de alarme da operária ao redor do ninho (OVA): Com a colônia em alarme geral a operária voa ao redor do ninho em um raio de aproximadamente 2 metros, pousando no ninho após aproximadamente 85 segundos.

9- Caminhadas rítmicas (CR): A operária caminha ritmicamente, acompanhando as batidas rítmicas no envelope realizadas por outras operárias. O caminhar é pausado e reiniciado a cada batida.

10- Posição de defesa na base do envelope (PD): Em alarme as operárias se posicionam perpendicularmente ao tronco substrato na base do envelope (com o corpo no envelope e a cabeça de frente ao tronco), formando uma barreira contra invasores, principalmente próxima à entrada do ninho.

11- Corrida de alarme (CA): A operária em alarme corre agitando fortemente as asas e encurvando o abdome para baixo repetidamente.

Interações entre operárias e rainhas

12- Mordiscar gaster de rainha (MGR): A operária se aproxima da rainha e toca a lateral ou a extremidade do gaster dela com o aparelho bucal.

13- Investidas em rainha (IR): operária investe na rainha com mandíbulas abertas agitando a cabeça e o corpo, podendo empurrá-la frontalmente ou lateralmente quando esta tenta contato bucal, ou mesmo enquanto ela se locomove pelo favo.

14- Agressão coletiva de operárias em rainha (ACOR): Operárias atacam rainha em grupo (até 10 operárias observadas). A rainha fica no centro do grupo de agressoras recebendo mordidas e puxões nas asas e pernas. Este comportamento pode durar mais de uma hora.

15- Movimento rápido em rainha (MRR): Operária levanta e abaixa o corpo rapidamente com o abdome levemente encurvado para baixo, acompanhado de forte agitação das asas, investindo ou não na rainha. Os movimentos são rápidos, breves e repetitivos.

16- Usurpar rainha no comportamento de lambar o ovo (UR): A operária introduz a cabeça na célula onde a rainha se encontra lambendo o seu ovo, aos poucos a operária toma o lugar da rainha, não permitindo que esta volte.

Comportamentos relacionados à construção ou reparo do ninho

17- Forragear água (FA): A operária voa para a fonte de água, ingere certa quantidade e volta ao ninho.

18- Forragear polpa (FP): A operária voa para a fonte de polpa (geralmente troncos de árvores) e raspa o substrato com as mandíbulas retirando material. Este é organizado aos poucos com pernas anteriores e mandíbulas. Quando a carga de polpa é grande, as pernas médias auxiliam na organização. Após, a massa de polpa, geralmente seca, é levada ao ninho presa entre as mandíbulas e pernas anteriores.

19- Dividir polpa (DP): A operária forrageira pousa no ninho com a massa de polpa seca, passando toda para uma operária construtora ou dividindo com mais de uma. A receptora de polpa pode ainda dividi-la.

20- Distribuir água (DA): A forrageira pousa no ninho com água ingerida da fonte e imediatamente oferece para vespas que estão sobre o envelope. Ocorre a liberação de uma gota no aparelho bucal da forrageira, que é ingerida pelas receptoras. Uma operária ou duas ao mesmo tempo ingere a água oferecida. A forrageira pode também pousar na superfície do envelope e entrar no ninho, oferecendo água para as vespas que estão no interior.

21- Macerar polpa (MAP): A operária construtora recebe a polpa geralmente seca da forrageira, adiciona saliva e água trabalhando a polpa com as mandíbulas e o primeiro par de pernas. A massa de polpa rola entre as mandíbulas e as pernas anteriores enquanto é umedecida. Logo após esse material é usado na construção de células e envelope ou reparação destes.

22- Construir (CO): A operária adiciona e modela a polpa macerada no envelope ou célula com mandíbulas. Ocorre também antenação na polpa úmida adicionada.

23- Receber polpa (RP): A operária recebe polpa de outra operária, forrageira ou não.

Comportamentos relacionados ao cuidado com os imaturos

24- Inspeção de célula (IC): Durante o comportamento de patrulha nos favos, a operária insere a cabeça no interior de células vazias ou não.

25- Lamber o ovo e vigia (OLO): Após a postura do ovo pela rainha a operária introduz a cabeça no interior da célula e toca o ovo com as antenas e aparelho bucal. Pode ocorrer logo após a postura ou após a rainha lamber o ovo.

26- Umedecer tampão (UT): A operária regurgita e adiciona água sobre o tampão das células com pupas.

27- Adicionar polpa sobre tampões (APT): As operárias adicionam pequenas porções de polpa sobre os tampões das células com pupas, provavelmente revestindo e protegendo estes contra ataques de parasitas.

28- Atividade em célula alta (ATCA): A operária introduz a cabeça e tórax na célula alta e permanece por mais de 10 segundos, realizando geralmente autolimpeza de aparelho bucal após sair. Pode estar limpando célula vazia, lambendo ovo ou mesmo realizando troca de fluídos com a larva.

29- Mordiscar tampão (MT): A operária mordisca o tampão da célula, podendo estar auxiliando na emergência de vespas jovens.

Comportamentos relacionados ao enxameio

30- Buzz running (Buzz): A operária desloca-se agitando as asas. Pode ocorrer no favo, sobre o envelope ou mesmo fora do ninho. Precede o enxameio.

31- Vôo ao redor do ninho (VRN): No enxameio a operária voa ao redor do ninho. Rainhas também desempenham este comportamento.

32- Esfregar o abdome num substrato (EAS): Operárias escoteiras esfregam o abdome, de um lado para o outro, em folhas ou outros substratos, possivelmente para marcar a trilha química para o enxameio ou marcar pontos no local do novo ninho.

33- Caminhar tocando o substrato com antenas e aparelho bucal (CTS): A operária caminha nos pontos do que aparentemente parece ser uma trilha deixada pelas escoteiras e no local do novo ninho tocando a superfície com o aparelho bucal e antenas. Rainhas foram vistas desempenhando este comportamento.

34- Deslocamento do velho para o local do novo ninho (ENX): Os indivíduos da colônia deslocam voando, de ponto a ponto da provável trilha, na rota para o local do novo ninho.

35- Remover polpa do envelope do ninho (RPE): A operária mordisca o envelope do ninho, removendo material.

36- Formação de grupos de vespas inativas no pré-enxameio (GPE): Operárias e rainhas se agregam no envelope ou no tronco, base do ninho, formando grupos de vespas inativas. Ocorre principalmente no pré-enxameio.

37- Ativar vespas inativas (AVI): Essa ativação provavelmente é feita a partir de contato direto das escoteiras com o corpo das inativas ao caminhar na borda ou pousar sobre os grupos, incluindo contatos bucais, empurrar com a cabeça e até mesmo puxão com as mandíbulas nas pernas e asas das inativas, bem como se agarrar às inativas quando sobre os grupos.

Canibalismo da prole de imaturos

38- Oofagia (OF): Operária coloca a cabeça na célula e gira o corpo, ficando com o aparelho bucal de frente para o ovo, onde ocorre a ingestão deste.

39- Larvofagia (LF): A operária introduz a cabeça na célula, remove a larva com as mandíbulas, ingerindo-a. Muitas operárias participam. No final fica o intestino intacto, que é comido por apenas uma vespa.

40- Pupofagia (PF): Observado geralmente na fase de pré-enxameio, em grupo a operária mordisca o tampão da célula, remove a pupa e come suas partes não esclerotizadas, liberando o que sobrou para fora do ninho.

Comportamentos ligados à alimentação

41- Forragear presa (FP): A operária sai do ninho em vôo, pousa nos ramos das plantas, caminhando pelas folhas verificando a parte superior e inferior destas à procura de presa (geralmente lagartas), voltando depois de algum tempo com presa entre as mandíbulas.

42- Trofalaxia com operária (TR-O): Uma operária introduz a glossa entre as mandíbulas abertas de outra operária, dando ou recebendo água ou alimento.

43- Trofalaxia com rainha (TR-R): Contato bucal entre operária e rainha, ocorrendo fluxo de recurso.

44- Operária é solicitada por operária (OSO): Operária recebe solicitação de outra operária.

45- Operária solicita recurso à operária (OSRO): A operária caminha em direção à outra com as mandíbulas abertas e glossa exposta.

46- Operária solicita recurso à rainha (OSRR): A operária caminha em direção à rainha com as mandíbulas abertas e glossa exposta.

47- Operária é solicitada por rainha (OSR): Operária recebe solicitação de recursos de rainha.

Manutenção do ninho

48- Ventilação (FAN): Operária eleva a cabeça e tórax sobre pernas médias e posteriores e agita as asas continuamente, o que contribui para a aeração do ninho.

49- Eliminar água do ninho (EAN): A operária suga água do ninho molhado, caminha até a borda do envelope e elimina para fora, expondo e soltando uma gota.

50- Mordiscar as paredes das células (MPC): Operária mordisca as paredes das células rasas.

Comportamentos individuais das operárias

51- Operária parada (OPR): A operária fica parada nas periferias internas do ninho (corredor entre a base interna do envelope e o favo com células altas) ou no favo juntamente com outras operárias e rainhas, formando grupos.

52- Entrar em célula e ficar em repouso (ETR): A operária entra na célula permanecendo parada por minutos ou até mais de uma hora.

53- Caminhando pelo favo (CRF): A operária caminha sobre o favo, mas não desempenha comportamento adicional.

54- Operária parada por breves momentos (OPB): A operária fica parada no ninho por até um minuto.

55- Agitar asas breves momentos (ABM): Operária agita as asas por alguns instantes, parada ou caminhando.

56- Correr no favo (CF): A operária caminha rapidamente no favo sem desempenhar comportamento adicional.

2.3.2- Descrição dos atos comportamentais realizados pelas rainhas durante as diferentes fases das colônias estudadas.

Comportamentos relacionados a oviposição

1- Inspeção de célula (I): durante o comportamento de patrulha nos favos, a rainha insere a cabeça nas células vazias. Pode preceder a postura.

2- Inspeccionar célula de postura (ICP): A rainha introduz a cabeça uma ou mais vezes na célula antes de introduzir o abdome para ovipor.

3- Postura (PO): invariavelmente ocorre após a inspeção de uma célula. Em células altas a rainha introduz o abdômen na célula, fica com as asas ligeiramente abertas, perpendiculares ao favo, permanecendo assim até a eliminação do ovo. Já em células baixas a rainha encurva o corpo, ficando com o abdome na célula de postura e a cabeça na célula vizinha até a postura.

4- Lamber ovo e vigiar (LO): ocorre sempre após a postura, a rainha após retirar o abdome da célula de postura, vira-se, introduz a cabeça na célula e toca o ovo com o aparelho bucal e antenas. Este comportamento pode levar alguns segundos, minutos ou até mesmo mais de uma hora e a rainha pode introduzir a cabeça na célula por mais de uma vez. Rainhas ou operárias podem realizar este comportamento em ovos alheios.

5- Entrar na célula errada após postura (ECE): A rainha retira o abdome da célula de postura e introduz a cabeça em uma célula ao lado. A rainha pode recuar e introduzir a cabeça na célula de postura ou não.

Comportamentos relacionados às interações agressivas operária/rainha ou de dominância

6- Receber investidas de operária (RI)

7- Desviar ou recuar na investida de operária (DIO): A rainha recua ou desvia lateralmente da investida ou frontal ou lateral de operária ou caminha mais rápido.

8- Correr para periferia depois de investida da operária (CPI): A rainha corre imediatamente para a periferia interna do ninho após receber investida de operária.

9- Receber movimento rápido de operária (RMR).

10- Sofrer agressão coletiva (SAC).

11- Curvar o abdome (CA): A rainha curva o abdome lateralmente em direção a operária ou outra rainha.

12- Receber empurrar rainha (RER): A rainha é empurrada por operária ou rainha, sendo retirada da célula de postura quando está lambendo o ovo. Foi observado somente quando a rainha ovipõe em células rasas.

Interações relacionadas à alimentação

13- Trofalaxia (TRO): A rainha realiza trofalaxia com operária, durante o processo ocorre ou não antenação. Não foi observado entre rainhas.

14- Rainha solicita recurso à operária (RSO): A rainha caminha em direção à operária com mandíbulas abertas, solicitando algum recurso, podendo receber ou não.

15- Rainha é solicitada por operária (RSPO): Rainha recebe aproximação de operária com mandíbulas abertas solicitando recurso.

Interações entre rainhas

16- Encontro rainha/rainha (ERR): Uma rainha encontra outra no favo frente a frente.

17- Rainha empurra outra rainha para lambe ovo (RER): A rainha empurra gentilmente outra rainha para lambe o ovo recém botado.

18- Contato corporal rainha/rainha (CRR): As rainhas tendem a se agruparem estabelecendo contato corporal lateral, principalmente nas periferias do ninho, sem ocorrer interação aparente.

Comportamentos individuais da rainha

19- Rainha parada (RPR): A rainha fica parada nas periferias internas do ninho (corredor entre a parede interna do envelope e o favo com células altas) ou no favo juntamente com outras rainhas e operárias, formando grupos.

20- Movendo na periferia (MP): A rainha caminha para a periferia do ninho e lá fica se movimentando lentamente.

21- Voar (VR): rainha deixa o agrupamento em vôo (raro).

22- Caminha rapidamente no favo (CR): A rainha caminha rapidamente no favo sem desempenhar comportamento adicional.

23- Agitar asas (AGA): A rainha caminha pelo favo e agita as asas por breves momentos.

24- Parada com asas semi-abertas (PASA): A rainha fica parada na periferia interna do ninho ou favo se movimentando pouco e com as asas semi-abertas em forma de “V”.

25- Caminhando abrindo e fechando as asas (CFAA): A rainha caminha lentamente abrindo e fechando as asas.

26- Parada por breves momentos (PBM): A rainha fica parada, se movendo pouco no favo, até um minuto.

27- Vôo de Alarme da rainha (RVA): Com a colônia em alarme geral a rainha voa ao redor do ninho em um raio de aproximadamente 2 metros, pousando no ninho após aproximadamente 85 segundos.

Comportamentos de limpeza

28- Autolimpeza de cabeça e tórax da rainha (RAT). Mesmo comportamento descrito para operárias.

29- Autolimpeza de abdome e asas da rainha (RAA). Mesmo comportamento descrito para operárias.

30- Rainha recebe limpeza de operária (RLO).

2.4- Definição de alguns termos utilizados neste trabalho

- **Ninho** : a estrutura física que dá abrigo aos indivíduos componentes da colônia.

- **Colônia** : a unidade social que ocupa o ninho, constituindo-se de indivíduos imaturos e adultos.

- **Deslocamento da colônia:** É o deslocamento da população usando o provável caminho químico, previamente estabelecido pelas escoteiras, do local do velho ninho até o local do novo ninho.

- **Rainha** : fêmeas que não executam nenhum tipo de trabalho na colônia exceto posturas, têm ovários muito desenvolvidos e são inseminadas.

- **Operária** : fêmea que desenvolve diferentes tarefas na colônia, exceto oviposição, de acordo com a necessidade e sua idade.

- **Escoteira** : operária que durante o pré-enameio deixa o ninho original em busca de um novo local para construir o novo ninho, marca trilha química e marca o novo local do ninho aparentemente depositando secreções de glândulas localizadas na parte inferior do gaster.

- **Periferia do ninho:** local compreendido entre o favo com células altas e a parede interna do envelope, onde as operárias e rainhas geralmente ficam paradas, formando grupos de vespas inativas.

- **Grupos:** Os grupos são agregações de indivíduos, rainhas e operárias nas periferias do ninho, no favo ou mesmo sobre o envelope, bem como fora, nos troncos próximos. Nestes grupos as vespas ficam paradas (ociosas) ou se movendo pouco.

- **Alarme geral:** Quando a colônia é perturbada, grande quantidade de vespas se excitam, desempenhando Vôo de alarme (VA), outras atacam o invasor e muitas

no ninho desempenham Batidas rítmicas no envelope (BE), produzindo som que provavelmente recrutam vespas do interior do ninho para atuarem na defesa, outras vespas ainda permanecem no envelope desempenhando Caminhada rítmica (CRE), Movimento rápido de alarme (MRA) e Corrida de alarme (CA). Após aproximadamente 85 segundos as vespas pousam no ninho, mas continuam desempenhando os outros comportamentos por mais algum tempo.

2.5- Denominações para as fases das colônias estudadas (Mateus, 2005).

- **Pré-enxameio:** fase apresentada pela colônia, que inicia com a apresentação dos comportamentos de pré-enxameio até o início do deslocamento da colônia para o local do novo ninho.
- **Enxameio:** Fase da migração caracterizada pelo trabalho das escoteiras na escolha do local do novo ninho e marcação da trilha química, o deslocamento da colônia do velho para o novo local e chegada de todas as vespas no novo local.
- **Estabelecimento:** Inicia após a chegada da colônia no local do novo ninho, até o término completo do envelope protetor.
- **Pré-emergência:** Inicia com o término da construção do envelope, finalizando com o início da emergência das primeiras crias.
- **Fase de produção de operárias** - foi considerado neste trabalho uma fase com favo constituído de células altas, estas com pupas, larvas e ovos, bem como presença de emergência de operárias.

3. Resultados

3.1- Possíveis causas das migrações das colônias estudadas

As possíveis causas que levaram as colônias a desempenhar os comportamentos de pré-enxameio foram variadas, nas colônias C1N1 e C2N2 provavelmente foram a destruição de quase todo o envelope, bem como as perturbações causadas por chuvas com fortes ventos que ocorreram 4 e 10 dias antes do enxameio das colônias, respectivamente. Para a colônia C2N3 aparentemente foi o uso de repelente para insetos pelo observador, pois ao primeiro contato direto (10:00 h) com a colônia, no segundo dia de estabelecimento, muitas operárias iniciaram comportamentos típicos de pré-enxameio e 29 horas depois migraram. Um acidente foi a causa para a colônia C3N4 enxamear. Na madrugada do dia 29/05/2008 ocorreu um forte vento, derrubando a árvore substrato. Ocorreu formação de agregação duradoura no dia seguinte e no dia 04/06/2008 a colônia migrou. A colônia C3N5 apresentou alguns comportamentos de pré-enxameio no dia 17/08/08, possivelmente a partir das consecutivas perturbações realizadas pelo observador, que se intensificaram com um ataque, provavelmente por pássaros, no dia 19/08/2008 destruindo o envelope e parte do favo. No dia 25/08/08 ocorreu o abandono. A migração da C7N12 foi forçada pelo experimentador a partir da destruição do ninho (Tabela 02).

Tabela 2. Data do início e término do pré-enxameio, duração do pré-enxameio, dia do deslocamento, distância da migração e duração da fase de estabelecimento das colônias de *S. surinama* estudadas.

Ninho	Início do pré-enxameio	Término do pré-enxameio e deslocamento	Duração do pré-enxameio (dias)	Distância da migração (metros)	Duração da fase de estabelecimento (dias)
C1N1	22/10/2007	25/10/2007	3	206	8
C2N2	22/04/2008	24/04/2008	2	306	Enxameou novamente
C2N3	27/04/2008	28/04/2008	1	150	8
C3N4	29/05/2008	04/06/2008	6	60	15
C3N5	17/08/2008	25/08/2008	8	85	Enxameou novamente
C7N12	16/09/2009	18/09/2009	2	202	Colônia coletada

3.2- Pré-enxameio

A fase de pré-enxameio foi caracterizada pela mudança no padrão comportamental nos dias que precederam ao enxameio das colônias. Este padrão referido foi caracterizado pela reparação do envelope quando este era removido parcialmente pelo observador, apresentação do comportamento de oviposição pelas rainhas e cuidado com a prole e ausência de certos comportamentos observados no pré-enxameio, como os descritos abaixo:

3.2.1- Desempenho de Buzz running (BUZZ)

O primeiro comportamento verificado após as perturbações que levaram as colônias ao enxameio foi a exibição de BUZZ por operárias mais velhas, visto que na C3N4 ocorria 43 emergentes marcadas com código pessoal (indivíduos com idade entre 0 e 20 dias) e nenhuma delas foi vista realizando BUZZ. Este

comportamento também não foi apresentado por nenhuma rainha marcada (8 rainhas na C2N3, 46 na C3N4 e 36 na C3N5).

Na C2N3 o BUZZ foi desempenhado, imediatamente, a partir do contato do observador usando repelente para insetos. Na C1N1 operárias iniciaram no dia posterior à chuva que destruiu parcialmente o envelope do ninho e na C7N12 iniciaram no dia posterior à retirada do envelope e favo do ninho. A partir do início, este comportamento continuou em todas as colônias até o deslocamento para o local do novo ninho.

3.2.2- Cessar Forragear polpa (FP), Construção (CO) ou reparação do ninho e Postura (PO)

Logo após o início desempenho de BUZZ, cessaram, em todas as colônias, o comportamento FP, em consequência CO ou reparação dos ninhos, bem como o comportamento de PO pelas rainhas. Na C2N3 em no máximo 20 minutos após o início do desempenho de BUZZ não se via mais nenhuma operária realizando CO ou FP e na C7N12, apesar da destruição total do ninho, forrageiras continuaram FP até o dia posterior, cessando logo após o início do desempenho de BUZZ por operárias.

3.2.3- Canibalismo da prole: Oofagia (OF), Larvofagia (LF) e Pupofagia (PF)

O comportamento de canibalismo da prole (OF, LF e PF) foi visto esporadicamente em todas as colônias estudadas em outras fases que não de pré-enxameio ou enxameio, principalmente episódios de LF (2 ou 3 larvas) após remoção parcial do envelope. Entretanto na fase de pré-enxameio o canibalismo foi intenso, nas colônias C1N1, C2N2, C2N3 e C3N5 todos os ovos, larvas e pupas (partes não esclerotizadas) foram comidos. Das pupas, as partes esclerotizadas foram eliminadas do ninho. Na colônia C2N3 todos os ovos foram comidos em no

máximo 3 horas após o início do pré-enxameio, o tempo médio para uma operária comer um ovo foi de 55,7 segundos ($\pm 17,75$; N=10). No início da fase foram comidos ovos e larvas e quando estes se encontraram em baixo número no favo as pupas foram comidas concomitantemente. Alguns ovos sobraram nas colônias C2N2 e C3N5, estes foram comidos no dia anterior ao deslocamento. Na colônia C3N4 ocorreu apenas canibalismo de parte dos ovos e larvas, visto que a maioria dos indivíduos da colônia deixou o ninho (fixado na árvore caída) e formou uma agregação duradoura em folhas de um arbusto próximo. Na C2N2 e na C3N5 episódios de canibalismo vinham ocorrendo 7 e 4 dias, respectivamente, antes do início do desempenho BUZZ e cessar FP e CO, no entanto se intensificaram após.

3.2.4- Formação de grupos de vespas inativas no pré-enxameio (GPE)

Outra marcante característica do pré-enxameio foi o desempenho de GPE no ninho e no tronco, principalmente próximo à entrada. Nas colônias C1N1, C2N2, C2N3 e C7N12 realizaram GPE no mesmo dia em que iniciou o pré-enxameio. Na C3N5 ocorreu a formação de dois grupos, um dentro do ninho, onde a maioria das vespas era rainhas marcadas e outro fora, sendo a maioria de operárias.

3.2.5- Remover polpa do envelope do ninho (RPE)

Em C1N1 as operárias desempenharam RPE na parte superior do envelope, abrindo um buraco de dois centímetros de diâmetro, no dia anterior ao enxameio. Na C2N2 as operárias desempenharam RPE em 3 pontos da parte inferior do envelope e em 2 na superior, no mesmo dia do enxameio. Este comportamento foi observado também algumas vezes nas colônias em outras fases ao longo de todas as observações, sempre associado a fortes perturbações, como remoção parcial do envelope. Numa ocasião na C3N5, após a destruição parcial do ninho,

provavelmente por um animal, operárias realizaram RPE, bem como OF em parte dos ovos, no entanto, as operárias repararam o envelope e a colônia não enxameou, somente o fez dois meses depois.

3.2.6- Vôo ao redor do ninho (VRN)

O VRN é um comportamento indicativo que a colônia está próximo do abandono do ninho, pois nas colônias C1N1, C2N2, C2N3, C3N4 e C7N12 foi iniciado no mesmo dia do deslocamento da colônia para o local do novo ninho, exceto na C3N5 que indivíduos foram vistos desempenhando VRN três dias antes do deslocamento. O número de vespas desempenhando este comportamento aumentou com o início do deslocamento. Geralmente a operária desempenhava BUZZ e saía em VRN por algum tempo e pousava realizando BUZZ novamente. Rainhas também desempenharam este comportamento, mas não acompanhado de BUZZ.

Além dos comportamentos descritos podemos citar também a baixa agressividade da colônia nesta fase, percebida pelo experimentador quando em contato direto. O tempo de duração do pré-enxameio variou de um dia no enxameio da C2N3 a oito no da C3N5 (Tabela 2).

3.3- Enxameio

O enxameio foi caracterizado por operárias escoteiras escolhendo e marcando o local para a construção do novo ninho, marcando os pontos da provável trilha química, culminando no recrutamento das vespas inativas no velho ninho para o deslocamento do restante da colônia para o local do novo ninho.

3.3.1- Escolha e marcação do novo local

A escolha do novo local não foi observada pelo observador em nenhuma das colônias, pois se observava escoteiras em vários pontos da árvore substrato do novo ninho e em outras árvores, este só foi localizado a partir da aglomeração de muitas escoteiras. Quatro escoteiras da C3N4 foram vistas desempenhando Caminhar tocando o substrato com antenas e aparelho bucal (CTS), no dia anterior ao deslocamento, no exato local em que o ninho fora construído. Neste, algumas escoteiras foram observadas desempenhando Esfregar o abdome no substrato (EAS) duas horas antes do início do deslocamento. Adicionalmente, algumas escoteiras desempenhavam CTS no tronco, acima do local do novo ninho, sendo que nesses pontos ocorreu formação de grupos de vespas após o deslocamento. No enxameio da C3N5 o novo local foi localizado uma hora antes do deslocamento e havia aproximadamente 25 escoteiras. Neste novo local, nenhuma escoteira foi vista desempenhando EAS, apenas CTS. No enxameio da colônia C7N12 o novo local foi localizado pelo observador no dia anterior ao deslocamento (16:00 h) e já havia mais de 35 escoteiras, algumas trabalhavam no início da construção do favo, que já contava com aproximadamente 15 células e outras desempenhavam CTS no novo local. Algumas escoteiras foram observadas esporadicamente realizando EAS, marcando o novo local. Esta marcação esporádica continuou, até pelo menos duas horas antes do início do deslocamento da colônia do velho para o novo local (Fig. 3).



Figura 3. Escoteiras marcadas de *S. surinama* no círculo, realizando “Esfregar abdome no substrato” (C7N12): A- no dia anterior ao deslocamento; B- no dia do deslocamento.

3.3.2- Marcação da provável trilha química

Escoteiras da C2N3 foram observadas duas horas após o início do pré enxameio pousando em folhas próximas ao ninho, nestes pontos elas desempenhavam CTS e logo após voavam para outra folha. Outras escoteiras foram vistas pousando nos mesmos pontos e a maioria voava posteriormente por cima da mata indicando a direção da trilha. No enxameio das colônias C3N4 e C3N5, escoteiras foram vistas realizando CTS em pontos variados, como folhas de árvores e arbustos, folhas de pastagem, pilares de cerca, implementos agrícolas etc., dois e três dias anteriores ao deslocamento, respectivamente. Somente algumas escoteiras foram vistas desempenhando EAS em folhas entre o velho e novo ninho (C3N5) no início do deslocamento. No enxameio da C7N12 as observações foram realizadas em período integral e foram mais informativas para o

registro da marcação da provável trilha química. Nesta colônia, logo após a retirada do envelope e favo do ninho (15/09/2009 às 17:00 h), algumas vespas foram vistas pousando em folhas, mas não realizavam EAS. Muitos indivíduos saíam e retornavam ao ninho com nenhum tipo de material, sendo que destes, 15 indivíduos foram marcados. No dia seguinte (16/09/2009) muitas vespas foram vistas realizando BUZZ e muitas chegavam do forrageio com água ou sem nada. Apesar do grande número de vespas indo e vindo em pelo menos 4 direções, nenhuma foi vista realizando EAS em folhas ou qualquer outro substrato. Dia 17/09/2009 no período da manhã quatro escoteiras foram vistas desempenhando EAS em folhas na rota para o novo ninho, mas a maioria que pousava nos pontos antes marcados ou em outros pontos somente realizava CTS, voando para outros pontos. Um desses pontos foi filmado por 4 horas e de 124 visitas neste período somente em 3.22% ocorreram escoteiras desempenhando EAS e a frequência das visitas aumentou muito no período da tarde (13 visitas por hora no período da manhã e 49 no período da tarde), coincidindo com o período do início da construção do favo no novo local. Neste, às 16:30 h, as escoteiras marcavam intensamente folhas da árvore substrato do novo ninho e de arbustos próximos. As escoteiras desempenhavam EAS numa folha, principalmente nas bordas desta (duração média de $6,04 \pm 3,33$ s, N=22) e imediatamente saíam para marcar outra folha. Muitas escoteiras eram vistas simultaneamente marcando folhas (Fig. 4). Algumas escoteiras foram capturadas após desempenhar EAS em folhas e a olho nu, nenhuma secreção foi vista na parte inferior do abdome, bem como nenhum cheiro foi sentido pelo observador no abdome das vespas ou substrato (folhas). Em algumas ocasiões até duas escoteiras eram vistas marcando uma única folha ou folhas vizinhas simultaneamente. Esta marcação “frenética” foi diminuindo aos poucos até o cair da tarde. No desempenho de EAS, as escoteiras esfregavam o abdome de um lado para o outro no substrato, atritando a parte inferior do abdome, principalmente o terço final, bem como as laterais (Fig. 4).

No dia 18/09/2009 (dia do deslocamento), pela manhã, a marcação das folhas próximas ao novo local continuou, mas com uma frequência bem menor, comparado ao dia anterior, que diminuiu até cessar com o deslocamento (15:40 h). Próximo ao velho ninho algumas escoteiras foram vistas desempenhando EAS em folhas, mas a maioria somente realizava CTS, este padrão continuou até o deslocamento.

A provável trilha no enxameio das colônias observadas (C2N2, C3N4, C3N5 e C7N12) não era bem definida, algumas escoteiras realizavam CTS em pontos em uma rota no sentido contrário ao novo local. Mesmo na rota certa, o caminho percorrido, de ponto a ponto, por uma escoteira, diferia muito do percorrido por outra.



Figura 4. Escoteiras de *S. surinama* da colônia C7N12 marcando pontos na provável trilha: A e B- pontos próximos ao local do velho ninho; C e D- pontos próximos ao local do novo ninho.

3.3.3- Deslocamento da colônia para o local do novo ninho

O deslocamento da colônia para o local do novo ninho foi caracterizado pela estimulação das vespas inativas nos grupos, pelas escoteiras, a se tornarem ativas e se deslocarem para o novo local.

3.3.3.1- Ativação das vespas inativas para se tornarem ativas e se deslocarem para o local do novo ninho

No enxameio da C3N5 ocorreu a formação de dois grupos de vespas inativas, um constituído de rainhas em sua maioria, na parte inferior do ninho e outro constituído de operárias em sua maioria, no tronco fora do ninho. Na C7N12

formaram-se 4 grupos, um maior e 3 grupos menores. Nestas colônias foram observados dois comportamentos envolvidos na ativação mecânica das vespas inativas, a partir da análise das filmagens. Muitas escoteiras foram vistas desempenhando BUZZ próximo e sobre os grupos de vespas inativas, estas mesmas escoteiras marcadas, juntamente com outras vespas, caminhavam continuamente junto à borda dos grupos de inativas ou sobre estes, desempenhando Ativar vespas inativas (AVI). Essa ativação era feita a partir de contato direto das escoteiras com o corpo das inativas ao caminhar na borda ou pousar sobre os grupos, incluindo contatos bucais, empurrar com a cabeça e até mesmo puxão com as mandíbulas nas pernas e asas das inativas, bem como se agarrar às inativas quando sobre os grupos (Fig. 5). Destes o mais eficaz observado na ativação das inativas foi pousar sobre os grupos, onde as escoteiras caminhavam, agitando asas ou não, e se agarravam às inativas. No enxameio da C7N12 algumas escoteiras caíam ao ar agarradas às inativas, se soltando antes de chegar ao solo (Fig. 5). As vespas que eram ativadas caminhavam no tronco, aproximadamente um metro acima do ninho e saíam em VRN, seguindo após para o novo local pousando nos pontos da provável trilha química. Algumas pousavam em algumas folhas e voltavam ao velho local. O comportamento VRN iniciou uma hora e quarenta minutos antes do início do deslocamento e continuou até o final deste. Este comportamento foi também observado no local do novo ninho.

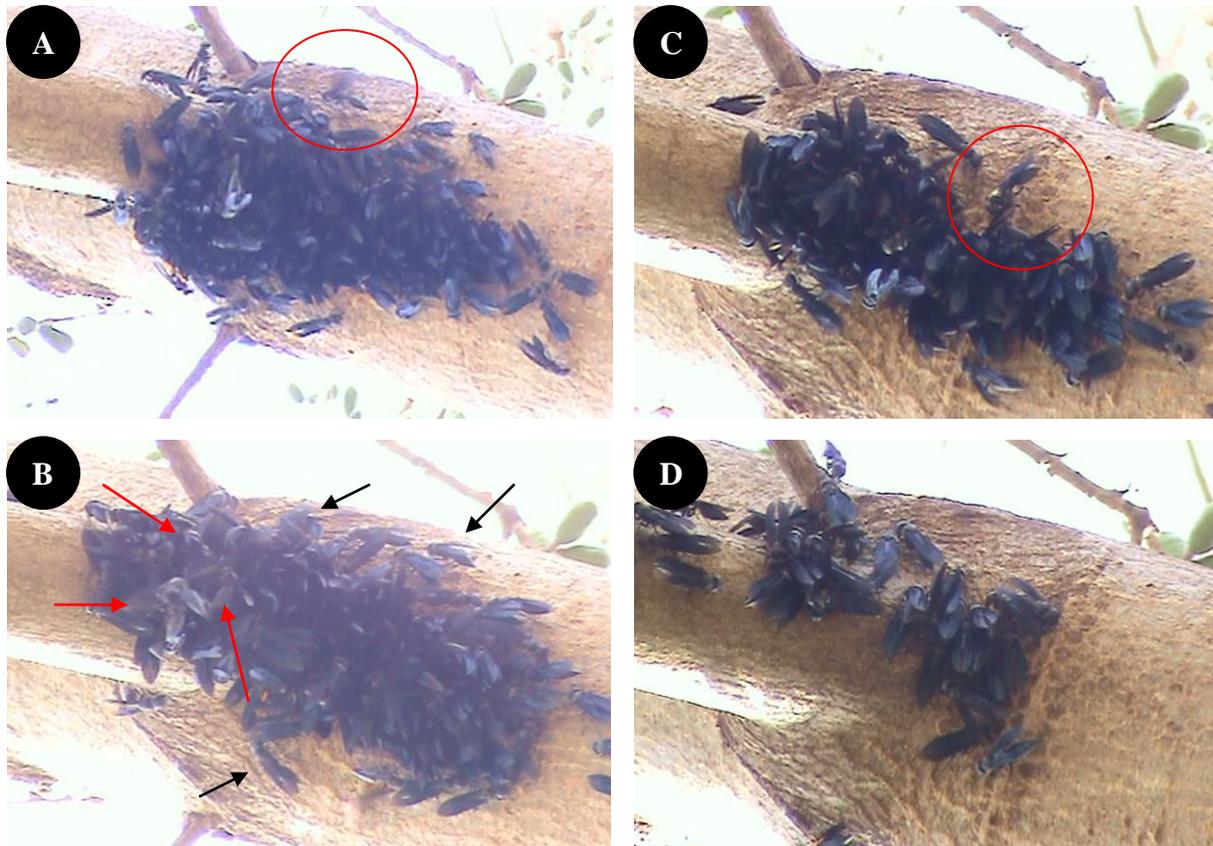


Figura 5. Escoteiras de *S. surinama* (C7N12) realizando Buzz running (BUZZ) e Ativar vespas inativas (AVI) para o deslocamento para o novo local: A- escoteira (no círculo) realizando BUZZ; B- escoteiras desempenhando AVI, setas pretas indicam escoteiras caminhando nas bordas do grupo de inativas e setas vermelhas indicam escoteiras caminhando sobre o grupo e se agarrando às inativas; C- escoteira (no círculo) puxando a asa de uma vespa inativa do grupo; D- grupo no final do deslocamento, com poucas vespas inativas.

3.3.3.2- Deslocamento da colônia

O deslocamento foi observado nas colônias C2N2, C3N4, C3N5 e C7N12. As vespas realizavam VRN e saíam uma a uma, seguindo a provável trilha química independentemente, pousando em pontos variados, onde diferentes indivíduos seguiam diferentes caminhos até o novo local, constituindo assim um deslocamento difuso. Muitas saíam, pousavam em algumas folhas próximas e

voltavam ao ninho. No deslocamento da C3N4 uma rainha desempenhou VRN e voou até uma árvore, localizada no sentido contrário ao da provável trilha, ficou pousada nesta alguns momentos e retornou para o ninho, logo após realizou VRN novamente e saiu para a provável trilha. Muitas vespas foram vistas fora da provável trilha em todas as colônias observadas no decorrer do deslocamento.

A distância entre um ponto e outro da trilha variava, pois uma vespa podia voar de um ponto e pousar em outro a um, três, até mesmo 15 metros ou mais de distância. No deslocamento da C2N2 as vespas em revoada mostravam que a provável trilha tinha uma largura de 30 metros ou mais e as vespas cobriam toda a extensão entre o velho e novo local.

A construção do novo ninho iniciou antes do início do deslocamento nas colônias observadas. Na C3N4 iniciou 20 minutos antes, na C3N5 iniciou 35 minutos antes e na C7N12 iniciou 26 horas antes do início do deslocamento, nesta última alguns indivíduos foram vistos com massa de polpa no velho ninho no decorrer do deslocamento. Nas C3N4 e C3N5 escoteiras foram observadas iniciando a construção da primeira célula no local do novo ninho, antes de iniciar a construção, escoteiras vinham, uma a uma, tocando o local exato da primeira célula com o aparelho bucal e aparentemente regurgitavam um líquido marrom, pois apesar da imagem ampliada das filmagens (close-up), nenhuma polpa era vista entre as mandíbulas das escoteiras. O líquido era adicionado aos poucos e por muitas vespas, só dando para perceber devido à mudança de cor do substrato, que se tornou marrom. Após, as escoteiras iniciaram adição de polpa, que era vista entre as mandíbulas. Na C3N5 o tempo gasto na construção da primeira célula do novo ninho foi de 49 minutos. Decorrido 64 minutos a partir do término da construção da primeira célula o favo já contava com 12 células.

Nenhuma rainha foi vista no local do novo ninho até a migração da colônia. Na C3N4 a primeira rainha chegou ao novo local 5 minutos após o início do deslocamento e na C3N5 a primeira rainha marcada chegou 30 minutos depois. Na C3N4 as rainhas marcadas foram contabilizadas no dia 27/05/2008, ocorrendo 46

rainhas, uma hora após o deslocamento (04/06/2008) elas foram contadas novamente e 6 não estavam no local do novo ninho. Na C3N5 as rainhas foram contabilizadas quatro dias antes do deslocamento, totalizando 33 rainhas, destas, quatro não se deslocaram, onde uma delas foi encontrada com a asa direita amputada no dia do deslocamento. No enxameio da C7N12 51 rainhas se deslocaram para o local do novo ninho, todas possuíam ovários do tipo D (Noll et al., 2004) e eram inseminadas. Além disso, a maioria possuía pigmentação do 5º esternito categoria 4 (Fig. 6).

As vespas recém emergidas possivelmente se perdem no deslocamento, pois das 43 emergentes marcadas entre 11 e 27/05/2008 na C3N4, 19 não se deslocaram. As 24 vespas que chegaram no novo local tinham idade superior a 15 dias. No enxameio da colônia C7N12 toda a colônia foi coletada no dia posterior ao deslocamento e dissecada. Apesar desta colônia apresentar emergência de operárias, nenhuma acompanhou a colônia para o novo ninho, visto que na composição desta colônia dissecada não ocorreu operárias com categoria 1 de pigmentação do 5º esternito gastral (Fig. 6), indicando que vespas recém emergidas (categoria 1 de pigmentação) em *S. surinama* não se deslocam no enxameio.

Um fato importante a citar é a falta de habilidade das emergentes no vôo, observada na remoção do envelope (C3N4 e C7N12). Este era removido e jogado ao chão com muitas vespas, muitas delas não conseguiam voar, destas, 34 indivíduos foram coletados (14 indivíduos na C3N4 e 20 na C7N12), sendo verificada a baixa pigmentação das bordas do 5º esternito nestas vespas, todas apresentando categoria 1 de pigmentação, indicando a pouca idade. Esta hipótese foi reforçada em cortes sucessivos do envelope na C3N5, onde as vespas (com mais de um mês de idade) que caíam ao chão voavam em menos de 30 segundos. Desta forma, podemos atribuir a perda de quase metade das vespas jovens no deslocamento da C3N4 e a ausência de operárias com categoria 1 de pigmentação no estabelecimento da C7N12 (Fig. 6) à falta de habilidade no vôo destas emergentes, causando o não deslocamento para o novo local.

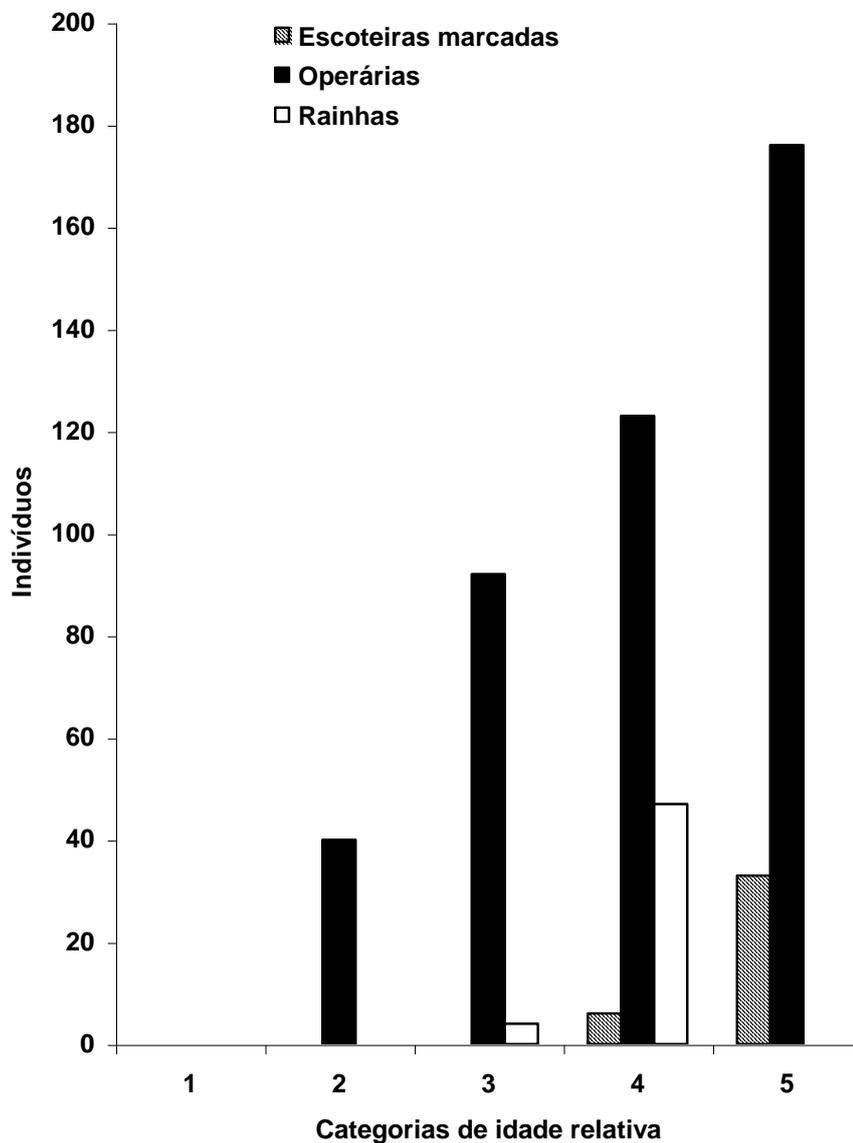


Figura 6. Composição da colônia C7N12 de *S. surinama* após o deslocamento para o local do novo ninho e a idade relativa dos indivíduos.

O tempo gasto no deslocamento foi de 50 minutos para C2N2, 60 minutos para C3N4 e 80 minutos para C7N12. No deslocamento da C3N5 11 rainhas marcadas e 15 operárias permaneceram no velho ninho, se deslocando para o local do novo ninho somente no dia seguinte.

Antes do deslocamento da C3N5 havia aproximadamente 25 escoteiras no novo local, que ficavam caminhando no substrato onde o favo fora construído, entre elas as de código 85, 95, 101 e 104, eram forrageiras de polpa; a de código 93 era forrageira especializada em água e as de código 03, 92, 100, 109, 119, 140, 150 e 167 nunca foram vistas forrageando desde a emergência, somente construindo ou desempenhando atividades no favo. Adicionalmente a escoteira de código 03 tinha idade de três meses e nenhuma das outras, marcadas ou não, tinha idade inferior a dois meses. Além do mais, as escoteiras marcadas no enxameio da C7N12 apresentaram alta pigmentação da borda do 5º esternito, sugerindo que eram velhas operárias (Fig. 6).

Quase todas as escoteiras que foram vistas no local do novo ninho no dia do deslocamento não foram vistas no velho ninho neste mesmo dia (C3N5 e C7N12). O deslocamento de todas as colônias estudadas iniciaram no período da tarde, após as 15:00 h.

3.3.3.3- Distância de migração

A distância da migração variou nas colônias estudadas (média de $168,16 \pm 90,02$ m., N=6) (Tabela 2). As migrações de todas as colônias estudadas ocorreram sem formação de agregação duradoura (agrupamento da colônia em folhagens entre o velho e o novo local que persiste), exceto da C3N4 que formou agregação duradoura a 5 metros do ninho velho, e permaneceu por quatro dias. Em adição, uma agregação duradoura de *S. surinama* foi encontrada (29/01/2007) em folhagens dividida em dois grupos próximos, na área verde do hospital do município de Indaiaporã-SP (19°58'43,09'' S; 50°17'05,37'' O), esta agregação permaneceu por três dias, migrando para uma árvore na área verde de uma escola no mesmo município (19°58'41,28'' S; 50°17'15,84'' O). A distância da migração da agregação ao local do novo ninho foi de 322 metros. Uma semana depois, o provável ninho abandonado (ninho abandonado mais próximo e com aparência de

recém abandonado) foi localizado a 252 metros da agregação, numa propriedade rural ao lado do hospital (19°58'45,83" S; 50°16'56,84" O). Sendo assim, a distância total de migração desta colônia provavelmente foi de 574 metros (Fig. 7).



Figura 7. Provável trajetória na migração da colônia de *S. surinama* C4N6: seta preta indica o provável velho ninho; seta vermelha indica o local de formação da agregação duradoura; seta branca indica o local do novo ninho (Google Earth, 2006).

3.4- Estabelecimento da colônia

Em todas as colônias observadas, após a chegada da colônia no novo local, rainhas e operárias se encontravam espalhadas nos locais onde as escoteiras desempenhavam CTS. As vespas caminhavam lentamente, principalmente as rainhas, muito próximas umas das outras. Maior movimentação ocorria no favo inicial, onde as operárias adicionavam polpa aumentando o número de células rasas construídas. Aos poucos a maioria das rainhas se concentrou, formando um grupo, permanecendo paradas juntamente com algumas operárias. Algumas rainhas continuaram espalhadas. Nenhuma oviposição foi observada no dia do deslocamento das C3N4, C3N5 e C7N12. Nesta última, apesar da construção do favo ser iniciada no dia anterior ao deslocamento, nenhum ovo foi visto até o dia posterior ao deslocamento.

No dia seguinte ao deslocamento, às 15:00 h, o favo do novo ninho da C3N4 contava com aproximadamente 230 células, sendo que as mais centrais se encontravam com ovos. Na C3N5, nas mesmas condições, o favo contava com aproximadamente 130 células e 17 ovos nas células mais centrais.

No segundo dia do estabelecimento quase todas as células mais centrais se encontravam com ovos e começava a construção do envelope. As colônias C2N2 e C3N5 enxamearam novamente no quarto e segundo dia do estabelecimento, respectivamente. No estabelecimento das colônias C1N1, C2N3 e C3N4 a construção do envelope do ninho foi concluída 8, 8 e 15 após o início do estabelecimento, respectivamente (Tabela 2). A figura 8 mostra a sequência de comportamentos realizados pela colônia no enxameio de *S. surinama*.

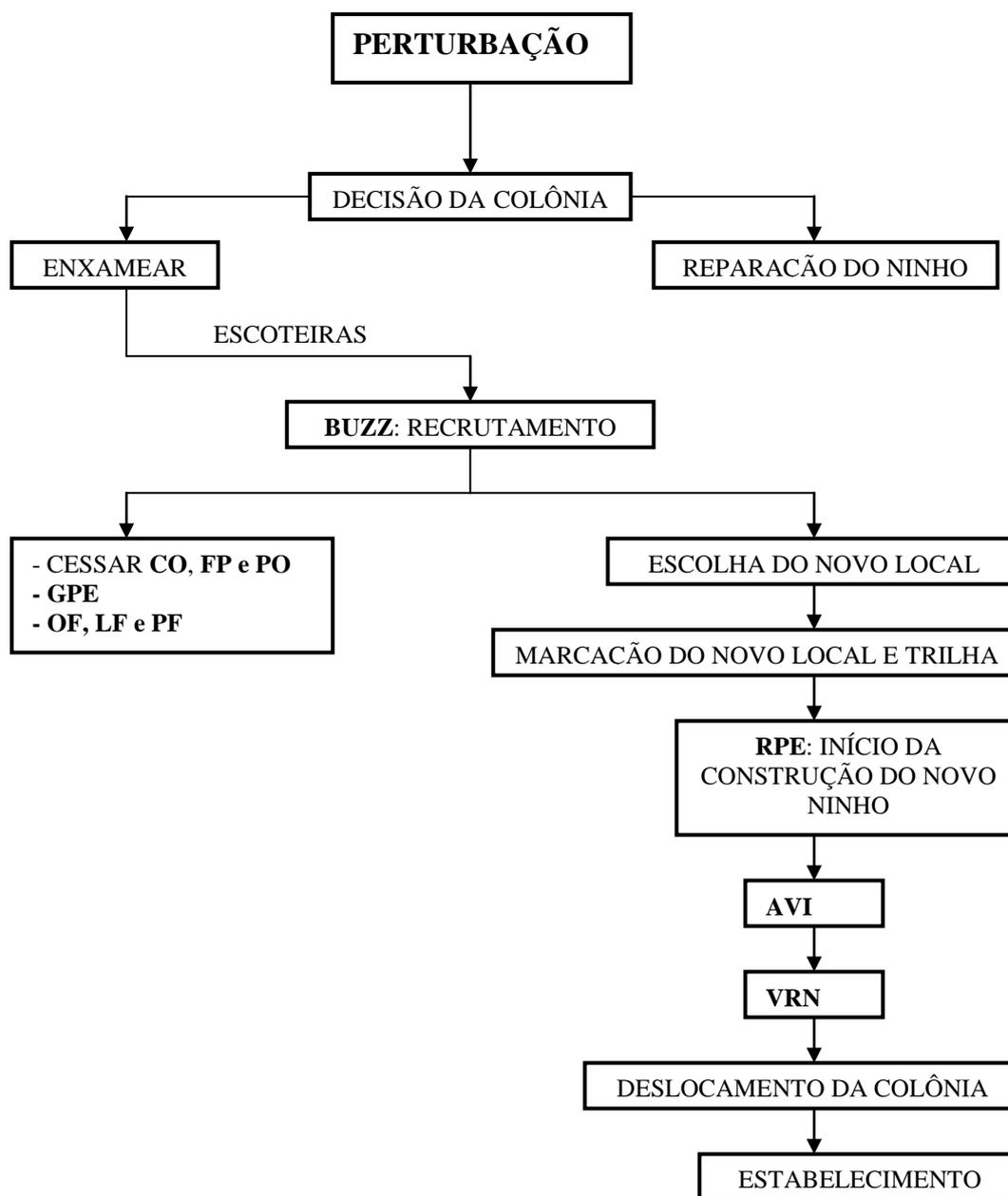


Figura 8. Sequência de comportamentos no processo de enxameio de *S. surinama*. Buzz running (BUZZ); Construir (CO); Forragear polpa (FP); Postura (PO); Formação de grupos de vespas inativas no pré-enxameio (GPE); Oofagia (OF); Larvofagia (LF); Pupofagia (PF); Remover polpa do envelope do ninho (RPE); Ativar vespas inativas (AVI); Vôo ao redor do ninho (VRN).

4. Discussão

4.1- Causas do enxameio

Quando o ninho é destruído ou as condições do local se tornam desfavoráveis, o enxameio capacita a colônia a escapar com sua população de adultos intacta, dando a ela uma segunda chance de reprodução em outro lugar (Bouwma et al., 2003). Neste estudo a principal causa do enxameio das colônias de *S. surinama* foi provavelmente, as perturbações causadas por chuvas pesadas e fortes ventos, que levaram a destruição parcial ou total dos ninhos. Outros fatores como predação por formigas (Bouwma et al., 2007), ataques de vertebrados (Sonntag e Jeanne, 2009) e invasão de parasitas (West-Eberhard, 1982; Simões et al., 1996) são também importantes causas para o enxameio das colônias de vespas.

O nível da perturbação que leva a colônia ao enxameio parece estar relacionado com a composição da prole de imaturos. West-Eberhard (1982) observou que a simples incidência de luz refletida, somente por alguns segundos, no favo recém-construído de uma colônia de *S. surinama* levou ao enxameio, sugerindo que colônias com prole de imaturos constituída de muitas pupas e grandes larvas são mais difíceis de enxamear a partir de perturbações, como remoção do envelope do ninho. Chadab (1979) também notou facilidade de enxamear em uma colônia de *Apoica*, cuja prole de imaturos consistia em somente ovos e Forsyth (1978) documentou esta tendência em colônias de *Metapolybia azteca*. Os resultados deste estudo corroboram os estudos anteriores, pois a C2N3 enxameou a partir do contato com repelente para insetos e no estabelecimento da C3N5, após enxameio, ocorreu novo enxameio, aparentemente, a partir da incidência de luz solar no favo no período da tarde, ambas com somente ovos em parte das células do favo. Em contraste, o contato das C1N1 e C3N4 (com muitas

pupas e larvas grandes) com repelente para insetos e as sucessivas perturbações (remoção do envelope) não levaram as colônias ao enxameio, sendo assim o alto investimento da colônia na prole (larvas grandes e pupas) parece influenciar na decisão da colônia de ficar e reparar o ninho ou enxamear.

4.2- Pré-enxameio

O primeiro comportamento indicativo de pré-enxameio nas colônias estudadas foi o desempenho de BUZZ, a partir deste, logo após, cessaram FP, CO ou reparo do ninho e o comportamento PO. Em particular na C2N3 o desempenho de BUZZ por operárias iniciou imediatamente ao contato com o repelente para insetos e após aproximadamente 15 minutos não se via mais vespas desempenhando FP e CO, sendo assim parece que escoteiras desempenhando BUZZ estimulam outras a desempenhar o mesmo comportamento, recrutando os outros indivíduos da colônia ao enxameio. Segundo West-Eberhard (1982) este comportamento é o primeiro sinal de abandono da colônia em *S. surinama* e sugere que no desempenho as operárias liberam uma substância que recruta a colônia para o enxameio. O mesmo é defendido por Naumann (1970) para *Protopolybia*. Neste estudo nenhuma substância foi vista sendo liberada ou sentida no ar no desempenho de BUZZ por operárias, a não ser quando ocorre alarme geral na colônia, onde vespas desempenhando corrida de alarme (CA), comportamento parecido com BUZZ, possivelmente liberam veneno no ar, sendo sentido pelo observador a partir do forte cheiro e ardência nos olhos.

Nenhuma rainha (C2N3, C3N4 e C3N5) ou emergente (indivíduos com idade entre 0 e 20 dias) na C3N4 foi vista desempenhando BUZZ, West-Eberhard (1982) também não observou rainhas de *Metapolybia aztecoides* desempenhando este comportamento ou indivíduos jovens em *S. surinama*. Para *Polybia occidentalis*, Forsyth (1978) verificou que os indivíduos desempenhando BUZZ eram forrageiras, portanto vespas mais velhas.

O canibalismo da prole de imaturos no pré-enxameio foi observado em todas as colônias e nenhuma emergente ou rainha foi vista realizando OF, LF ou PF, o mesmo foi observado por West-Eberhard (1982), inclusive para outras espécies, como *M. aztecoides*, *Polybia liliacea* e *Polybia sericea*.

Castellón (1982) observou que ocorre formação de grupos de vespas inativas no pré-enxameio (GPE) de *S. surinama*. Em todas as colônias observadas neste estudo, ocorreu formação desses grupos, que persistiram no velho ninho até o deslocamento.

No desempenho de RPE no velho ninho, observado na C1N1 e C2N2, o material removido anteriormente ao deslocamento da colônia para o local do novo ninho, sugere que a construção do ninho já havia começado, sendo que o material removido provavelmente serviu para iniciar a construção do novo ninho. Este comportamento foi observado em colônias que não enxamearam, sempre ligado a fortes perturbações, como numa ocasião na C3N5, que após destruição de quase todo o envelope do ninho, as operárias realizaram RPE em dois pontos, mas no mesmo dia iniciaram a reparação.

O comportamento VRN foi iniciado no dia do deslocamento no enxameio das colônias C1N1, C2N2, C2N3, C3N4 e C7N12, indicando que o deslocamento da colônia para o local do novo ninho estava próximo. A frequência de vespas desempenhando VRN aumentou no início do deslocamento nestas colônias. Forsyth (1978) descreveu este comportamento para *Po. occidentalis* como vôo relativamente lento de movimento circular, num raio de 0,5 a 2 metros, com a vespa geralmente faceando o ninho. Mateus (2005) observou este comportamento no velho e novo local durante o enxameio de *Parachartergus fraternus*. O mesmo foi observado neste estudo para *S. surinama*.

Todos os comportamentos considerados de pré-enxameio, exceto VRN, não são exclusivos, mas a ocorrência de todos no mesmo período, bem como a permanência e a alta frequência no pré-enxameio caracterizam a fase.

4.3- Enxameio

Nos insetos sociais com fundação por enxameio, um grupo da população, as escoteiras, precisa encontrar e concordar com um local adequado para o novo ninho (Sonnentag e Jeanne, 2009). As escoteiras parecem ser forrageiras, sendo as operárias mais velhas (West-Eberhard, 1982; Forsyth, 1978, Mateus, 2005). Os resultados desse estudo concordam que as escoteiras estão entre as operárias mais velhas, pois no enxameio da C3N5 todas as escoteiras tinham idade superior a dois meses e no enxameio da C7N12 todas as escoteiras marcadas e capturadas apresentaram alta pigmentação da borda do 5º esternito (Fig. 6), além do mais nenhuma emergente marcada (idade entre 0 e 23 dias) da C3N4 foi vista desempenhando atividades de escoteiras no enxameio, no entanto, no enxameio da C3N5 oito escoteiras identificadas, com histórico de atividades desempenhadas durante toda a vida após a emergência, nunca foram vistas forrageando qualquer recurso, apesar de possuírem idade superior a dois meses, apenas foram vistas construindo ou desempenhando outras atividades no ninho, no entanto 17 escoteiras identificadas possuíam um histórico de forrageio. Muitas operárias velhas não atuaram como escoteiras, fazendo parte do grupo de vespas inativas (C7N12).

Nas colônias estudadas, após o início do pré-enxameio, início este caracterizado por operárias desempenhando BUZZ, um grande número de escoteiras iam e vinham sem transportar qualquer recurso, as rotas eram variadas e elas pousavam nas folhas ou outros substratos sem realizar o comportamento de EAS, típico de marcação da provável trilha química para coordenar o enxameio. No enxameio da colônia C7N12 pelo menos quatro rotas percorridas pelas escoteiras foram identificadas. Estes resultados sugerem que, no decorrer deste período, as escoteiras estavam procurando um local adequado para construir o novo ninho e a marcação da provável trilha química somente ocorre após a escolha ser definida. No enxameio as escoteiras precisam encontrar um lugar adequado

para construir o novo ninho, em abelhas o local escolhido é aquele visitado por um grande número de escoteiras (Seeley e Visscher, 2004). No enxameio da C3N4, o local do novo ninho foi encontrado com somente quatro escoteiras no dia anterior ao deslocamento, o número destas foi aumentando gradativamente.

4.3.1- Marcação do novo local e da provável trilha química

Todas as espécies de Epiponini estudadas, quanto ao enxameio, apresentaram o comportamento EAS em pontos entre o velho e novo local para a produção da provável trilha para coordenar o deslocamento (Smith et al., 2002), exceto *Apoica pallens*, que libera feromônio no ar para coordenar o enxameio (Hunt et al., 1995). O comportamento EAS em pontos da provável trilha química foi iniciado no dia anterior ao deslocamento, no período da manhã (C7N12), as escoteiras pousavam nos pontos, mas em somente 3.22% das visitas elas esfregavam o abdome no substrato, nas outras visitas as escoteiras caminhavam e checavam com antenas e aparelho bucal (CTS). A frequência das visitas nos pontos da trilha aumentou muito no período da tarde, como descrito por Castellón (1982), esta maior frequência de visitas no período da tarde ocorreu possivelmente pelo início da construção do novo ninho, onde forrageiras precisavam coletar recursos. A maior frequência do comportamento EAS foi observada nas folhas da árvore substrato do novo local, bem como pontos próximos, onde no dia anterior ao deslocamento uma grande quantidade de escoteiras foi vista desempenhando o comportamento, marcando pesadamente o local, possivelmente para facilitar o encontro do ninho pelos outros membros da colônia no deslocamento, visto que o novo local se encontrava pouco aparente, escondido entre as folhagens da árvore substrato. Outra possível explicação é que a alta densidade de pontos marcados próximos ao novo local seja importante para os membros da colônia em deslocamento reconhecerem que chegaram no novo local.

A provável trilha em *S. surinama* é difusa, onde diferentes escoteiras marcam diferentes caminhos na rota para o local do novo ninho, similar ao observado por West-Eberhard (1982). Somente algumas escoteiras foram observadas marcando o novo local, a partir do comportamento EAS, talvez a marcação mais pesada ocorra logo após a determinação do novo local em *S. surinama*. Seja como for, a alta frequência do comportamento EAS nos mesmos pontos da provável trilha química, para reforçar a marcação, e no novo local, observado por Mateus (2005) no enxameio de *P. fraternus*, contrasta com a baixa frequência desse comportamento nos mesmos pontos em *S. surinama*, sugerindo que o veneno, possivelmente usado na marcação dos pontos da trilha e novo local em *P. fraternus* (Mateus, 2005) é menos eficiente que as substâncias usadas por *S. surinama*, provavelmente provenientes da glândula de Richards, localizada no quinto esternito gastral, ausente em *Parachartergus*, *Leipomeles*, *Chartergellus*, *Nectarinella*, *Agelaia* e *Angiopolybia* (Smith et al., 2002).

Nenhuma escoteira de *S. surinama* foi vista desempenhando EAS no velho ninho, como observado por Mateus (2005) para *P. fraternus* ou regurgitando líquido nos pontos da trilha em nenhuma das colônias, como observado por Castellón (1982) para *S. surinama*, apesar dos contatos bucais serem frequentes.

4.3.2- Ativação das vespas inativas e o deslocamento da colônia para o novo local

As escoteiras precisam induzir o resto da colônia a deslocar para o novo local e guiar a migração dos adultos (Sonnentag e Jeanne, 2009). Em *Po. occidentalis*, Sonnentag e Jeanne (2009) propuseram que sinais mecânicos como o comportamento de “bumping” (cabeçadas de um indivíduo contra qualquer parte do corpo de outro do grupo de vespas inativas) são responsáveis pela ativação dos indivíduos inativos a se tornarem ativos e se deslocarem para o local do novo ninho. Neste estudo, resultado similar foi encontrado na ativação das inativas nos

grupos de *S. surinama*, onde dois comportamentos foram envolvidos. Escoteiras, entre elas 14 marcadas, foram vistas desempenhando BUZZ próximo e sobre os grupos de vespas inativas, provavelmente ativando inativas ou recrutando outras escoteiras a desempenhar AVI. Talvez no desempenho de BUZZ as vespas liberam compostos que recrutam, como proposto por Forsyth (1981) e West-Eberhard (1982), mas os estímulos mecânicos descritos (AVI) claramente atuaram na ativação das vespas inativas de *S. surinama* (este estudo) (Fig. 5).

O VRN (loop flights) foi sugerido por West-Eberhard (1982) como um comportamento que estimula as vespas inativas nos grupos a se deslocarem no enxameio. No entanto, Sonnentag e Jeanne (2009) propuseram que o aumento de vespas desempenhando VRN, minutos antes da migração, como registrado para *Polybia rauli* (West-Eberhard, 1982), pode ser o efeito de outras causas, como o comportamento de “bumping” em *Po. occidentalis*. Em *S. surinama* (C7N12) as vespas inativas nos grupos, após serem ativadas, caminhavam no tronco substrato e saíam em VRN, para posteriormente seguir a provável trilha química na rota para o local do novo ninho, sugerindo que este comportamento é o efeito do comportamento AVI, concordando com os resultados de Sonnentag e Jeanne (2009).

O deslocamento nas colônias estudadas foi considerado difuso e independente, como proposto por West-Eberhard (1982), onde os indivíduos saíam um a um e seguiam individualmente variados caminhos na rota para o local do novo ninho.

É importante citar que em *S. surinama* pode ocorrer formação de agregação duradoura no deslocamento entre o velho e o novo local, que persistem por dias, até o deslocamento final para o local do novo ninho. No enxameio da C3N4 a agregação duradoura persistiu por quatro dias em folhas de um arbusto a cinco metros do ninho original e no enxameio que originou a C4N6 ocorreu formação de agregação duradoura que permaneceu por três dias. Rau (1933, citado em West-Eberhard, 1982) observou formação de agregação em *Polybia emaciata*, que

permaneceu por dois dias e Jeanne (1975) observou essas agregações no enxameio de *Agelaia areata*.

As formigas são os mais importantes predadores das colônias de vespas nos trópicos (Richards e Richards, 1951), onde evoluiu a eusocialidade nas vespas (Evans e West-Eberhard, 1970 citado em Simões et al., 1996), desta forma provavelmente a formação de agregação duradoura é uma estratégia adaptativa que evoluiu contra as pressões seletivas desempenhadas pela predação por formigas, onde a colônia, após a invasão do ninho, forma agregação duradoura longe do perigo, enquanto as escoteiras determinam o local para a construção do novo ninho. O tempo de duração da agregação é o tempo necessário para as escoteiras encontrarem o novo local e marcação da trilha. Agregações temporárias como descrito para *Po. occidentalis* (Forsyth, 1978) e formação de grupos compactos temporários (clumped warms) ao longo da rota para o novo local, como observado por West-Eberhard (1982) nos enxameios de *Polybia ignobilis*, *P. rauli* e *Parachartergus apicalis* não foram observados no enxameio de *S. surinama*.

As rainhas das colônias estudadas se deslocaram juntamente com o resto da colônia. Nos enxameios da C3N4 e C3N5 nenhuma rainha marcada chegou ao novo local antes do início do deslocamento, na C7N12, onde o ninho foi iniciado no dia anterior, nenhum ovo foi visto no favo até o dia posterior ao deslocamento, concordando com os resultados de Mateus (2005) para *P. fraternus*.

Bouwma e colaboradores (2003) sugeriram que, apesar de altamente improvável, alguns membros da colônia no enxameio poderiam se deslocar no dia seguinte ao deslocamento da colônia, podendo se perder, pois a trilha química deixada pelas escoteiras provavelmente não persiste até o próximo dia. Esta sugestão é questionável, pois no enxameio da C3N5 um grupo de rainhas e operárias permaneceram no velho ninho e só se deslocaram no dia seguinte. Além disso, escoteiras (enxameio da C7N12) desempenhavam EAS em pontos na rota para o novo local no dia anterior ao deslocamento.

O deslocamento do velho para o novo local, em todas as colônias estudadas, ocorreu no período da tarde, após as 15:00 h. Nas Colônias observadas neste estudo as escoteiras iniciaram a construção do novo ninho antes do início do deslocamento. No enxameio da C7N12 iniciou pelo menos 26 horas antes, contrastando com a C3N4 e C3N5, onde a primeira célula foi iniciada apenas 15 e 35 minutos antes do início do deslocamento, respectivamente. Na C1N1 foram vistas escoteiras realizando RPE do velho ninho no dia anterior ao deslocamento, sugerindo que a construção do novo ninho iniciou também no dia anterior ao deslocamento, visto que, provavelmente a polpa removida estava sendo usada na construção. Em outras espécies como *Polybia velutina* (Chadab, 1979), *P. sericea* (Jeanne, 1981) e *A. pallens* (Naumann, 1975) a construção do novo ninho também foi iniciada antes do início do deslocamento.

O comportamento BUZZ é o principal indicador de enxameio nas colônias de Epiponini e desempenhado por operárias mais velhas (Naumann, 1970; Jeanne, 1975; Forsyth, 1978; West-Eberhard, 1982). O mesmo foi observado neste estudo, visto que no enxameio da C3N4 nenhuma operária jovem foi vista realizando BUZZ e no da C7N12 escoteiras marcadas foram vistas desempenhando este comportamento e apresentaram alta pigmentação da borda do 5º esternito (Fig. 6). Adicionalmente, BUZZ provavelmente é usado pelas escoteiras para recrutar a colônia durante o enxameio, desde a tomada de decisão de enxamear até o deslocamento da colônia para o local do novo ninho.

Apesar de serem coletadas vespas com categoria 1 de pigmentação do 5º esternito na colônia C7N12, dois dias antes do deslocamento no enxameio, nenhuma dessas vespas recém emergidas foram vistas no novo ninho (Fig. 6). Além do mais, no enxameio da colônia C3N4 nenhuma vespa emergente marcada com idade inferior a 10 dias se deslocaram para o novo local e quase a metade das vespas com idade entre 10 e 25 dias não migraram. Esses resultados sugerem que recém emergidas não se deslocam no enxameio de *S. surinama*, devido à falta de

habilidade em voar, verificada na análise de pigmentação dos esternitos (categoria 1) das vespas que não conseguiam voar quando caíam do ninho.

As escoteiras são as responsáveis pela escolha de um local que atenda as necessidades da população para a construção do novo ninho, esta escolha inclui o tipo de substrato, altura do solo, incidência de luz solar e, provavelmente, disponibilidade de água e de alimento (Mateus, 2005). Segundo Noll e Wenzel (2008) as operárias controlam a maioria das funções na colônia, com o comum interesse sendo seu “fitness” indireto. No processo de enxameio de *S. surinama*, o controle das operárias mais velhas (escoteiras) (Fig. 6) é evidente e nenhuma participação das rainhas ou vespas jovens foi verificada na decisão de enxamear, escolha do novo local, marcação do novo local e da provável trilha química, estimulação das vespas inativas e recrutamento.

4.4- Distância de migração

As distâncias de migração das populações de *S. surinama* foram variáveis (Tabela 2), sendo a média para as 6 colônias estudadas de 168,16 metros. A distância mínima observada foi de 60 metros e a máxima de 306 metros. Em adição, no enxameio da C4N6, a distância do provável ninho abandonado até a agregação duradoura foi de 252 metros, desta ao local do novo ninho foi de 322 metros, sendo a distância total da migração de 574 metros (Fig. 7). A média para *P. fraternus* foi de 36,16 metros, também para seis colônias (Mateus, 2005). A distância de enxameio induzido em 102 colônias de *Po. occidentalis* foi de 0 a 115 metros, o tamanho da população não influenciou na distância de migração (Bouwma et al., 2003). Colônias de *M. aztecoides* foram encontradas 20 metros do ninho original e de *Po. sericea* a 250 metros do ninho original (West-Eberhard, 1982). Jeanne (1975) observou a migração de uma colônia de *A. areata* a 319 metros de distância do ninho original. Desta forma, observa-se grande variação na distância de migração intra e interespecífica no enxameio dos Epiponini.

Referências Bibliográficas

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, Leiden, 40: 227-267.
- Bouwma, A.M., Bouwma, P.E., Nordheim, E.V. and Jeanne, R.L. 2003. Founding swarms in a tropical social adult wasp: Adult mortality, emigration distance, and swarm size. *Journal of Insect Behavior* 16:439-452.
- Bouwma, A.M., Howard, K.J. and Jeanne, R.L. 2007. Rates of predation by scouting-and-recruiting ants on the brood of a swarm-founding wasp in Costa Rica. *Biotropica* 39: 719-724.
- Cameron, S.A., Mardulyn, P. 2001. Multiple molecular data sets suggest independent origins of highly eusocial behavior in bees (Hymenoptera:Apinae). *Syst Biol.* 50:194–214.
- Carpenter, J. M. 1982. The phylogenetic relationships and natural classification of Vespoidea. (Hymenoptera). *Syst. Entomol.* 7: 11-38.
- Carpenter, J.M. 1991. in *The Social Biology of Wasps*, eds Ross KG, Matthews RW (Comstock, Cornell Univ Press, Ithaca, NY), pp 7–32.
- Carpenter, J. M. and Marques, O. M. 2001. Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidea, Vespidae) [CD-ROM]. Cruz das Almas – BA, Brasil. Universidade Federal da Bahia, Escola de Agronomia, Departamento de Fitotecnia / Mestrado em Ciências Agrárias. Série Publicações Digitais, 2.

- Castellón, E.G. 1982. Comportamento e causas da migração de *Synoeca surinama* L. (Hymenoptera; Vespidae). *Revta brás.Ent.* 26(1): 71-74.
- Chadad, R. 1979. Early warning cues for social wasps attacked by army ants. *Psyche* 86: 115-123.
- Crespi, B.J. and Yanega, D. 1995. The definition of eusociality. *Behav Ecol.* 6:109–115.
- Forsyth, A.B. 1978. Studies on the behavioral ecology of polygynous social wasps. Ph.D. thesis, Harvard University, Cambridge, Mass. genus among social wasps. *Monitore Zoológico Italiano, n. ser., Supplemento XIV*, 9: 131–146.
- Forsyth, A.B. 1981. Swarming activity of Polybiine social wasps (Hymenoptera: Polybiini). *Biotropica* 13: 93-99.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia*. In: Ross KG, Matthews RW, editors. *The Social Biology of Wasps*, pp. 149-190. Cornell University Press.
- Hastings, M. D. Queller, D. C., Eischen, F. and Strassmann, J. E. 1998. Kin selection, relatedness and worker control of reproduction in a large-colony Epiponine wasp, *Brachygastra mellifica*. *Behavioral Ecology* 9 (6): 573-581.
- Hines, H. M., Hunt, J. H., O'Connor, T. K., Gillespie, J. J. and Cameron, S. A. 2007. Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps. *PNAS*, 104 (9): 3295-3299.

- Hunt, J. H., Jeanne, R. L. and Keeping, M. G. 1995. Observations on *Apoica pallens*, a nocturnal Neotropical social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Insectes Sociaux*. 42: 223-236.
- Hunt, J. H. 1999. Trait mapping and salience in the evolution of eusocial vespid wasps. *Evolution* 53 (1): 225-237.
- Jeanne, R.L. 1975. Behavior during swarm movement in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera: Vespidae). *Psyche* 82: 259-264.
- Jeanne, R. L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. *Annu. Rev. Entomol.* 25: 371–396.
- Jeanne, R.L. 1981. Chemical communication during swarm emigration in the social wasp *Polybia sericea* (Olivier). *Animal Behaviour* 29: 102-113.
- Jeanne, R.L. 1991. The swarm-founding Polistinae. In: Ross KG, Matthews RW, editors. *The Social Biology of Wasps*, pp. 191-231. Cornell University Press.
- Mateus, S. 2005. Análise dos comportamentos envolvidos na organização social e no processo de enxameio de *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera, Polistinae, Epiponini). Tese de Doutorado, Departamento de Biologia, FFCLRP-USP. Ribeirão Preto SP. - USP, 160 p.
- Matthews, R.W. 1991. In *The Social Biology of Wasps*, eds Ross KG, Matthews RW (Comstock, Cornell Univ Press, Ithaca, NY), pp 570–602.

- Moreau, C.S, Bell, C.D., Vila, R., Archibald, S.B., Pierce, N.E. 2006. Phylogeny of the ants: Diversification in the age of angiosperms *Science* 321:101–104.
- Nascimento, F. S., Tannure-Nascimento, I. & Zucchi, R. 2004. Behavioral mediators of cyclical oligogyny in the Amazonian swarm-founding wasp *Asteloeca ujhelyii* (Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Insectes Sociaux*. 51: 17-23.
- Naumann, M.G. 1970. The nesting behavior of *Protopolybia pumila* (de Saussure, 1863) (Hymenoptera: Vespidae) in Panama. PhD. thesis, University of Kansas, Lawrence.
- Naumann, M.G. 1975. Swarming behavior: Evidence for communication in social wasps. *Science* 189: 642-644.
- Noll, F. B., Wenzel, J. W. and Zucchi, R. 2004. Evolution of Caste in Neotropical Swarm founding Wasps (Hymenoptera : Vespidae : Epiponini). *American Museum Novitates*, Number 3467, 24 pp.
- Noll, F.B. and Wenzel, J. 2008. Caste in the swarming wasps: “queenless” societies in highly social insects. *Biological Journal of the Linnean Society*. 93: 509-522.
- Platt, T. G., Queller, D. C. and Strassmann, J. E. 2004. Aggression and worker control of caste fate in a multiple-queen wasp, *Parachartergus colobopterus*. *Animal Behaviour*, 67: 1-10.

- Queller, D.C., Strassmann, J.E., Soils, C.R., Hughes, C.R., DeLoach, D.M. 1993. A selfish strategy of social insect workers that promotes social cohesion. *Nature* 365:639-641.
- Reeve, H.K. 1991. *Polistes*. In: Ross KG, Matthews RW, editors. *The Social Biology of Wasps*, pp. 99-148. Cornell University Press.
- Richards, O.W. 1978. *The Social Wasps of the Americas, Excluding the Vespinae*, British Museum (Natural History), London : British Museum (Natural History), VII + 580 pp.
- Seeley, T.D and Visscher, P.K. 2004. Quorum sensing during nest-site selection by honeybee swarms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:594-601.
- Simões, D., Noll, F. B., & Zucchi, R. 1996. Duration of *Protopolybia exigua* (de Saussure) nests and related aspects as influenced by phorid fly infestation (Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Sociobiology* 28: 121-129.
- Smith, A. R., O'Donnell, S. and Jeanne, R. L. 2002. Evolution of swarm communication in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior* 15: 751-764.
- Sonnentag, P.J. and Jeanne, R.L. 2009. Initiation of absconding-swarm emigration in the social wasp *Polybia occidentalis*. *Journal of Insect Science*. 9:11.
- Strassmann, J. E., Solis, C. R., Hughes, C. R., Goodnight, K. F., and Queller, D. C. 1997. Colony life history and demography of a swarm founding social wasp: *Behav. Ecol. & Sociobiol.* 40: 71-77.

- Strassmann J. E., Goodnight K. F., Klingler, C. J. and Queller, D. C. 1998. The genetic structure of swarms and the timing of their production in the queen cycles of neotropical wasps. *Molecular Ecology* 7: 709-718.
- Strassmann, J. E., Sullender, B. W. and Queller, D. C. 2002. Caste totipotency and conflict in a large-colony social insect. *Proc. R. Soc. Lond B.* 269 : 263-270.
- Trivers, R.L. and Hare, H. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191:249-263.
- Turillazzi, S. 1991. The Stenogastrinae. In: Ross KG, Matthews RW, editors. *The Social Biology of Wasps*, pp. 74-98. Cornell University Press.
- Wenzel, J. W. and Carpenter, J. M. 1994. In: P. Eggleton, and R. Vane-Wright (eds.), *Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation. Phylogenetics and Ecology*, pp. 79-101. Academic Press, London.
- West-Eberhard, M. J. 1973. Monogyny in "polygynous" social wasps. *Proc. 7th Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects*, pp. 396-403.
- West-Eberhard, M. J. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Quart. Rev. Biol.* 50: 1-33.
- West-Eberhard, M. J. 1978. Temporary queens in *Metapolybia* wasps: nonreproductive helpers without altruism? *Science*. 200: 441-443.

West-Eberhard, M. J. 1981. Intragroup selection and the evolution of insect societies. In *Natural Selection and social behavior* (ed. R.D. Alexander & D.W. tinkle), pp. 3-17. Chiron Press, New York.

West-Eberhard, M.J. 1982. The nature and evolution of swarming in tropical social wasps (Vespidae, Polistinae, Polybiini). In: Jaisson P, editor. *Social Insects in the Tropics 1*, pp. 97-128. Université Paris Nor.

Capítulo 2

Interações sociais entre rainhas e operárias de *Synoeca surinama* (Vespidae; Polistinae: Epiponini).

Resumo

A teoria da seleção parental de Hamilton forneceu explicação para a cooperação das operárias nas sociedades e previu conflitos reprodutivos entre os membros das colônias, principalmente conflitos operária/rainha. Sendo a casta mais numerosa, o interesse coletivo das operárias pode ser uma importante força nos resultados dos conflitos. O controle coletivo das operárias foi verificado no processo de oligoginia cíclica e na produção de machos, sendo sugerido como a principal causa do alto relacionamento genético entre os membros das colônias de Epiponini. *Synoeca surinama* é uma espécie que não apresenta diferenças morfológicas significativas entre rainhas e operárias e intermediárias são ausentes por todo o ciclo da colônia. Além disso, ocorre evidência que as castas reprodutivas são determinadas pós-imaginalmente, portanto, a espécie é bastante adequada para estudos referentes à flexibilidade ou não da organização das castas nos Epiponini. O objetivo deste estudo é descrever os comportamentos de rainhas e operárias em *S. surinama* e suas interações, buscando entender como a reprodução é controlada e como os conflitos são regulados na espécie. O controle coletivo das operárias foi sugerido neste estudo no policiamento de rainhas e controle da reprodução por operárias, onde através de comportamentos agressivos suprimem da reprodução as rainhas menos dominantes, levando a colônia possivelmente a oligoginia ou monoginia funcional, aumentando o relacionamento da prole. O controle das operárias foi sugerido também no comportamento Usurpar rainhas no comportamento de lambar o ovo, onde as operárias usurpam rainhas na realização desse comportamento na fase de estabelecimento da colônia (favo com células rasas), possivelmente para eliminar ovos de fêmeas que não fazem parte do grupo original de rainhas ou para marcar quimicamente o ovo. Além disso, foram observadas Agressões coletivas de operárias em rainhas no pré-enxameio e estabelecimento, possivelmente resultando na eliminação destas (oligoginia

cíclica) ou controlando agressivamente rainhas jovens ou perdedoras da colônia parental de se tornarem rainhas funcionais. Nos Epiponini a média da duração do tempo de postura varia entre as espécies, não ocorrendo variação intra-específica significativa. Em *S. surinama* foi de $188,43 \pm 45,64$ s, não ocorrendo variação significativa entre as colônias e fases amostradas. Rainhas passam a maior parte do tempo paradas nas periferias do ninho, nunca foram vistas realizando tarefas de operárias, atacando outras rainhas ou emergentes, nem praticando canibalismo. A maioria das operárias emergentes passam por um período ociosas, constroem entre 4º e 7º dia da vida de adulto e forrageiam entre o 30º e 50º dia, apresentando grande flexibilidade na realização de tarefas.

Abstract

The theory of the Kin selection of Hamilton offers explanation for the cooperation of the workers in the societies and predicted reproductive conflicts between the members of the colonies, especially conflicts worker/queen. As the most numerous caste, the collective interest of the workers can be an important force in the results of the conflicts. The collective worker control was checked in the process of cyclical oligogyny and in males' production, being suggested like the principal cause of the high genetic relatedness among colony members in the Epiponini. *Synoeca surinama* is presents low morphological caste differences for the whole cycle of the colony. Otherwise, there is evidence of reproductive post-imaginal caste determination. In this regard, it is quite appropriate for studies referring to flexibility of the organization of castes in the Epiponini. The aim of this study is to describe the queens' behavior and workers in *S. surinama* and their interactions in order to understand how the reproduction is controlled and how the conflicts are limited in this species. The collective control of the workers was suggested in this study based on the queens' policing and the control of the reproduction by the workers, where by workers' aggressive behaviors the least dominant queens cannot reproduce, leading the colony to a functional monogyny or oligogyny, increasing progeny's relationship . Workers' control was suggested also based on the queen behavior "Usurping queen during licking the egg", where workers usurp queens in the performance of this behavior in the establishment phase of the colony (comb with flat cells), possibly to remove females' eggs that do not make part of the original group of queens or to mark chemically the egg. Besides, it was observed collective aggressions of workers in queens in the swarm and establishment, possibly turning in the elimination of queens (cyclical oligogyny) or controlling aggressively young queens or losers of the parental

colony of becoming functional queens. In Epiponini the time of laying eggs varies among the species, when significant intra-specific variation is not taking place. In *S. surinama* it was of 188.43 ± 45.64 s, when significant variation is not taking place between the sampled colonies and phases. Queens spend most of the time stopped in the peripheries of the nest. They were never seen carrying out worker tasks, attacking other queens or emergent females, not even practicing cannibalism. Most of the working emergent ones pass by an idle period, carry out behavior of construction between 4th and 7th day of the adult's life and performance forage between the 30th and 50th day, presenting great flexibility in the realization of tasks.

1. Introdução e objetivos

A teoria de Hamilton (1964, 1972) da seleção parental ofereceu uma explicação de como operárias não reprodutivas nas sociedades de insetos poderiam ser favorecidas por seleção, compensando a perda da reprodução direta pela reprodução indireta, determinada pela ajuda às relacionadas na reprodução direta, de modo que o relacionamento fornecido seja alto o suficiente. Hamilton (1972) considerou as vespas da tribo Epiponini (Vespidae; Polistinae) como uma possível exceção devido à sua condição poligínica, que poderia resultar num baixo relacionamento genético entre os membros da colônia. No entanto, recentes estudos genéticos mostraram que o relacionamento entre os membros das colônias de Epiponini não é muito baixo, estando no limite de 0,27- 0,49 entre as operárias (Queller et al., 1993; Strassmann et al., 1991) e 0,66 entre rainhas (Hastings et al., 1998). A teoria da seleção parental previu também que a cooperação pode não ser tão extensiva quanto parece, visto que as operárias deveriam evoluir de forma a maximizar seu próprio *fitness*, mesmo não sendo o ideal para as rainhas ou para a colônia como um todo, prevenindo conflitos reprodutivos nas colônias, principalmente entre rainhas e operárias (Hastings et al, 1998).

Forsyth (1978) sugeriu que são as operárias que controlam o tamanho e expansão do ninho, bem como regulam o tamanho da prole, visto que são elas que precisam forragear e manter a população de imaturos.

As operárias controlam a maioria das funções na colônia, com o comum interesse sendo seu *fitness* indireto (Noll e Wenzel, 2008). Sendo a casta mais numerosa, o interesse coletivo das operárias nas colônias de Epiponini pode ser uma importante força na determinação dos resultados dos conflitos (Hastings et al., 1998). O controle coletivo das operárias segundo seus interesses resulta no processo de oligoginia cíclica, onde novas rainhas são produzidas somente quando

a colônia apresenta uma (monoginia) ou poucas rainhas (oligoginia), sendo a redução de rainhas no decorrer do ciclo, determinada, pelo menos parcialmente, por operárias que desafiando rainhas eliminam aquelas que acham indesejáveis (West-Eberhard, 1978; Hastings et al., 1998; Noll e Wenzel, 2008). No mesmo contexto, Platt e colaboradores (2004) sugeriram que a supressão agressiva de fêmeas emergentes poderia servir como um mecanismo pelo qual as velhas operárias previnem outras de se tornarem rainhas, mantendo assim o grupo original, no entanto quando o número de rainhas está baixo, as operárias reduzem a supressão agressiva das fêmeas emergentes, permitindo que elas se tornem rainhas (Strassmann et al., 2002). O controle coletivo das operárias também resulta na produção de machos, onde as operárias favorecem a produção de irmãos em colônias com uma única rainha e irmãos em colônias com muitas rainhas (Queller et al., 1993).

Além da ocorrência da poliginia e da oligoginia cíclica, a tribo neotropical de vespas Epiponini é caracterizada pela baixa e descontínua diferenciação de castas, ocorrendo espécies com nenhuma diferença morfológica significativa entre rainhas e operárias, em outras as rainhas tendem a ser maiores que as operárias e intermediárias podem aparecer ou não periodicamente em associação com o enxameio durante o ciclo da colônia, em outras ainda ocorre diferenciação na forma, com a rainha possuindo proporcionalmente menor cabeça e abdome maior (Noll e Wenzel, 2008). Devido a esta variação dentro do grupo, Noll e colaboradores (2004) propuseram quatro síndromes de diferenciação de castas: 1) sem castas; 2) castas fisiológica somente; 3) rainhas maiores que as operárias, mas com a mesma forma; 4) rainhas com formas diferentes. Indicando em suas análises que as castas em Epiponini evoluíram de diferentes formas em diferentes linhagens, uma vez que devem existir diferentes estratégias reprodutivas.

Descontínuo e variável também em Epiponini é a ocorrência de intermediárias (fêmeas apresentando desenvolvimento ovariano, contendo um ou dois óvulos, mas com a espermateca vazia, indicando que a fêmea não está

fertilizada) aparecendo em todo o ciclo, em grupos com baixo e com alguma diferenciação de castas, como *Pseudopolybia*, *Angiopolybia*, *Parachartergus*, *Chartergellus*, *Nectarinella* e *Leipomeles* (baixo dimorfismo de castas) e *Protopolybia*, *Charterginus* e *Brachygastra* (algum dimorfismo de castas); podendo aparecer em algumas fases do ciclo em grupos com alguma diferenciação de castas, como em *Protonectarina*, *Chartergus* e *Polybia*; ou ausentes em grupos com baixo dimorfismo, como *Synoeca*, *Clypearia*, *Metapolybia* e *Asteloeca*, sendo as intermediárias consideradas nestes grupos uma perda secundária (Noll, 2005). Intermediárias segundo Noll e Wenzel (2008) são fêmeas esperando o enxameio, onde podem tomar parte do grupo inicial de rainhas na fundação de uma nova colônia.

Synoeca surinama (Linnaeus) é uma espécie que não apresenta diferença morfológica significativa entre rainhas e operárias (Noll e Wenzel, 2008) e intermediárias são ausentes por todo o ciclo da colônia (Noll et al., 2004). Além disso, ocorre evidência que as castas são determinadas pós-imaginalmente, ocorrendo totipotência das operárias nos primeiros dias da vida de adulto (após emergência), sendo determinadas por interações comportamentais na colônia (West-Eberhard, 1978, 1981). É uma espécie, portanto, bastante adequada para estudos referentes à flexibilidade ou não da organização das castas nos Epiponini.

O objetivo deste estudo é descrever os comportamentos de rainhas e operárias em *S. surinama* e suas interações, buscando entender como a reprodução é controlada e como os conflitos são regulados.

2. Material e métodos

Os comportamentos de rainhas e operárias e interações foram observados diretamente (200 h) e indiretamente (filmagens: 200 h). Além disso, foram coletadas amostras comportamentais nas colônias C3N4, C3N5 e C6N8 (Tabela 1) a partir das filmagens realizadas no favo, onde ocorreu a maioria das interações entre os membros da colônia, principalmente rainha/operária. Durante as análises dos vídeos foram anotados 20 comportamentos por dia, para 10 rainhas e 10 operárias (marcadas com código pessoal de cores) para cada colônia, totalizando 1000 comportamentos. A partir da análise de 200 horas de filmagens em favo (mesmo período das amostragens comportamentais para C3N4 e C6N8), foram coletadas amostragens do comportamento de oviposição em quatro colônias (Tabela 2), onde foram anotados os tempos de inspeção de célula de postura, postura e de lambar ovo e vigia. A partir das observações diretas e indiretas (filmagens) foram descritos os atos comportamentais observados, gerando um catálogo comportamental para rainhas e operárias (capítulo 1).

Tabela 1. Características das colônias de *S. surinama* amostradas no início das observações.

Colônia	Altura do solo (m)	Coordenadas geográficas	Comprimento /largura do ninho (cm)	Nº de câmaras	População estimada no início das observações (Nº de indivíduos)	Fase da colônia
C3N4	4	S 19° 59'47,55'' O 50° 18' 01,15''	90/22	2	550	Produção de operárias
C3N5	2	S 19° 59' 49,01'' O 50° 18' 02,51''	35/17	1	350	Pré-emergência
C6N8	8	S 19° 58' 41,34'' O 50° 17' 15,77''	35/18	1	200	Produção de operárias

Tabela 2. Características das colônias de *S. surinama* em que foram realizadas as amostragens do comportamento de oviposição.

Colônias	Fase	Células	Nº de posturas
C2N10	Estabelecimento	rasas	36
C3N4	Produção de operárias	altas	34
C3N5	Estabelecimento	rasas	48
C6N8	Produção de operárias	altas	9

As frequências dos comportamentos realizados por rainhas e operárias foi analisada a partir da análise Qui-quadrado (Microsoft Excel 2007) e os tempos de inspeção de célula de postura, postura e lamber ovo e vigia, no comportamento de oviposição, foram comparados entre as colônias e entre as rainhas amostradas da

C3N4 a partir do Teste T para grupo independentes utilizando o programa Statistica 7.0.

3. Resultados

3.1- Rainhas: Comportamentos e interações

As rainhas passam a maior parte do tempo agrupadas nas periferias do ninho, paradas ou se movimentando pouco. Algumas operárias recém emergidas ou operárias ociosas podem ser vistas junto com as rainhas nestes grupos, mas ocorre nítida tendência das rainhas se agruparem. Quando caminham no favo são caracterizadas pelo caminhar lento em relação às operárias e por receber investidas das operárias, bem como pelo comportamento de oviposição.

A tabela 3 apresenta a frequência dos comportamentos mais frequentes desempenhados pelas rainhas das colônias amostradas. Os comportamentos realizados com maior frequência pelas rainhas, em todas as colônias, foram Inspeção de célula (I), Receber investidas de operária (RI), Desviar ou recuar na investida de operária (DIO), Rainha solicita recurso à operária (RSO), Rainha é solicitada por operária (RSPO) e Trofalaxia (TRO) (Fig. 1).

Tabela 3. Frequência dos comportamentos mais frequentes verificado nas rainhas das colônias de *S. surinama* amostradas.

Colônia	Atividade											
	I	RI	DIO	RSO	RSRO	TRO	MP	ICP	ERR	RMR	PBM	RAT
C3N5	430	152	103	67	65	60	33	6	41	2	13	8
C3N4	487	227	122	30	8	15	25	24	0	34	6	2
C6N8	644	54	47	39	52	60	36	18	1	0	8	4

Na colônia C3N4 ocorria uma maior proporção de pupas no favo em relação à C6N8 (50% e 25% do favo, respectivamente), ambas na fase de produção de operárias, portanto a taxa de vespas emergindo era maior na C3N4. Comparando as frequências dos comportamentos das rainhas nas duas colônias em questão, observou-se que as rainhas da C3N4 receberam mais frequentemente comportamentos de interação agressivas de operárias (RI e Receber movimento rápido de operária: RMR), no entanto os comportamentos de interação com operárias, relacionados à alimentação (RSO, RSRO e TRO) foram menos frequentes na C3N4 em relação à C6N8 (Fig. 2). O comportamento RMR foi observado em 34 ocasiões na C3N4, enquanto não ocorreu na C6N8 (Fig. 2).

Os comportamentos de interações agressivas com operárias sofridos pelas rainhas (RI e RMR) provavelmente são de teste ou relacionados ao policiamento de rainhas por operárias no controle da reprodução. As rainhas quando caminham sobre o favo, geralmente recebem investidas (RI) das operárias e respondem na maioria das vezes com desvios (DIO), fugindo das agressões. Muitas rainhas em patrulha no favo foram vistas fugindo das agressões de operárias, caminhando para as periferias do ninho após receberem investidas (RI). Outras tentavam subir no favo com células altas para patrulhar e eram impedidas por operárias agressoras que se encontravam na borda do favo. Uma amostra de 40 operárias agressoras,

coletada na C3N4 e C7N12 (colônias com ocorrência de emergência, portanto com vespas jovens), apresentaram pigmentação da borda do 5º esternito gastral categoria 5 (70%) e 4 (30%), sendo consideradas velhas operárias e nenhuma apresentava desenvolvimento ovariano. Em adição nenhuma emergente marcada (idade entre 0 e 25 dias após emergência) na C3N4 e C3N5 foi vista desempenhando comportamentos agressivos direcionados à rainhas.

Em todo o estudo nenhuma rainha foi observada realizando atividades de operárias na manutenção do ninho, como construir, forragear recursos ou atividades no favo. A trofalaxia entre rainhas também não foi observada.

O comportamento Encontro rainha/rainha (ERR) foi observado 49 vezes na C3N5 (pré-emergência) e somente uma vez na C6N8 nas amostragens, nestes encontros frontais rainha/rainha somente ocorria antenação de ambas. Apesar de ficarem muito próximas umas das outras, nos grupos formados na periferia, nenhuma interação agonística foi vista entre rainhas.

O comportamento de curvar abdome (CA) que provavelmente é de dominância (West-Eberhard, 1978), realizado somente por rainhas, foi observado somente em três ocasiões nas amostragens, direcionado à operárias. No entanto na fase de pré-enxameio (C2N3) este comportamento foi muito frequente, direcionado a operárias e rainhas que se aproximavam, principalmente direcionados a operárias que desempenhavam o comportamento Mordiscar gaster de rainha (MGR). Na fase de estabelecimento das colônias, o comportamento CA também foi observado, mas não ocorreram operárias desempenhando MGR. Outro comportamento considerado de dominância das rainhas é caminhar ou ficar parada com as asas semi-abertas em forma de “V” (Forsyth, 1978), neste estudo foi observado somente no estabelecimento da C3N5.

Agressão coletiva de operárias em rainha (ACOR), provavelmente está relacionada ao processo de eliminação de rainhas (oligoginia cíclica). Em todo o estudo foram observadas em nove ocasiões, duas na C4N6 (3º dia de estabelecimento), três na C5N7 (pré-enxameio) e quatro na C2N3 (2º e 3º dias de

estabelecimento). Nesta última colônia uma rainha foi atacada e escapou, voando para longe. Porém, em todas as ocasiões em que ela retornava ao ninho era atacada novamente. Em cinco ocasiões as agredidas foram capturadas e tiveram a confirmação do “status” de rainhas inseminadas (uma na C4N6, duas na C5N7 e duas na C2N3), apenas em uma ocasião (C4N6) todas as agressoras foram capturadas, confirmando o “status” de operárias (ovários não desenvolvidos e espermateca não inseminada). Em adição na C3N5 (pré-enxameio) uma rainha marcada foi encontrada caminhando no tronco, próximo ao ninho, com uma das asas amputada, provavelmente atacada por operárias.

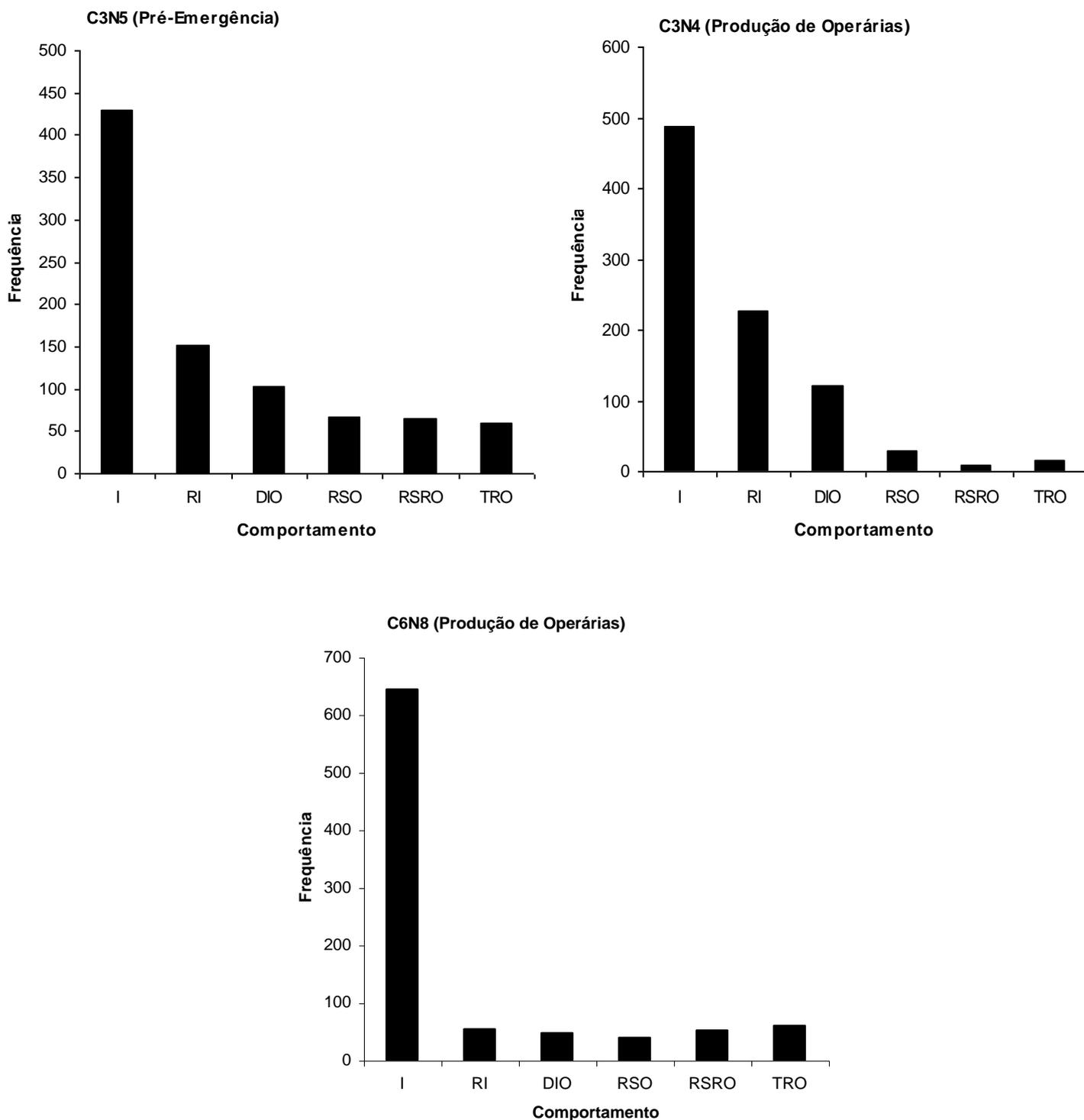


Figura 1. Frequência dos comportamentos mais frequentes exibidos pelas rainhas das colônias amostradas de *S. surinama* (C3N4, C3N5, C6N8): Inspeccionar células (I); Receber investidas de operária (RI); Desviar ou recuar na investida de operária (DIO); Rainha solicita recurso à operária (RSO); Rainha é solicitada por operária (RSPO); Trofalaxia (TRO).

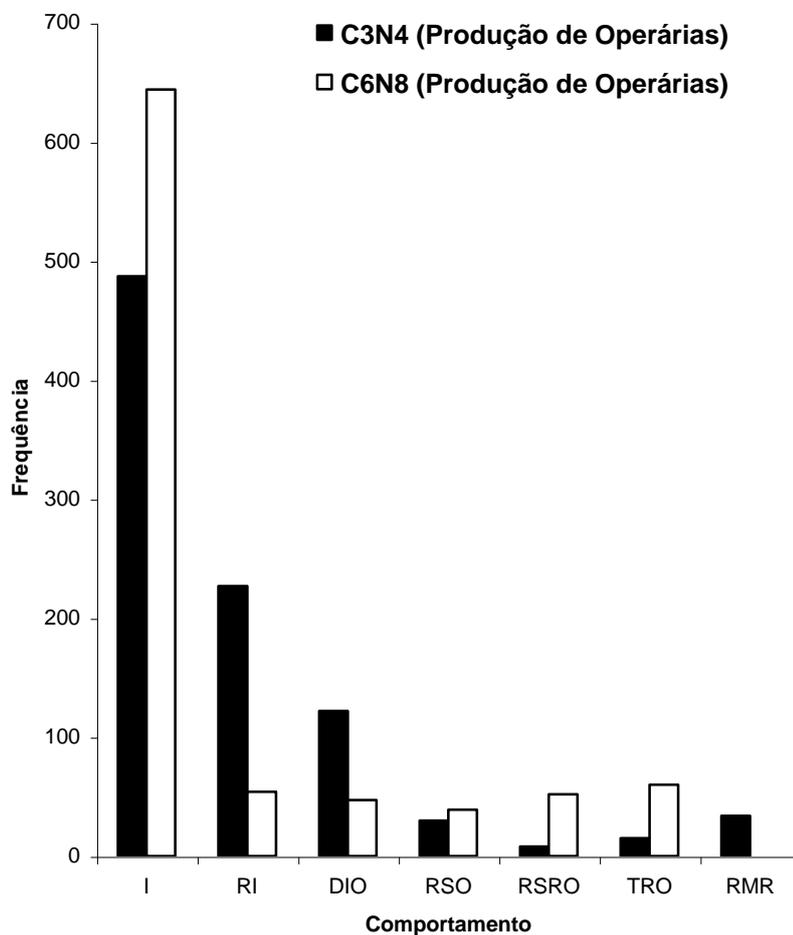


Figura 2. Comparação entre as frequências dos comportamentos relacionados a oviposição (I), interações agressivas rainha/operária (RI, DIO e RMR) e alimentação (RSO, RSRO e TRO) entre as colônias de *S. surinama* C3N4 e C6N8. Inspeccionar células (I); Receber investidas de operária (RI); Desviar ou recuar na investida de operária (DIO); Rainha solicita recurso à operária (RSO); Rainha é solicitada por operária (RSPO); Trofalaxia (TRO); Receber movimento rápido de operária (RMR).

3.2- Operárias: Comportamentos e interações

As operárias foram caracterizadas por caminhar mais rápido em relação às rainhas e por desempenhar todas as atividades na colônia, exceto oviposição (este estudo).

Parte do envelope era periodicamente removida dos ninhos estudados para observação das interações no favo, as perturbações produziam sempre imediato alarme geral nas colônias, caracterizado por grupos operárias desempenhando Vôo de alarme da operária ao redor do ninho (OVA), outras vespas ficavam no ninho desempenhando Movimento rápido de alarme (MRA), Levantar abdome (LAB), Corrida de alarme (CA), Caminhadas rítmicas (CR) e Batidas rítmicas no envelope (BRE), este último produzia som audível a vários metros, que aumentava de frequência com o aumento da perturbação e conseqüente agitação das vespas. Estes comportamentos ocorriam concomitantemente. Muitas atacavam o experimentador com ferroadas e aspergiam veneno no rosto, provocando forte ardência nos olhos e leve irritação na pele, bem como espirros. Após uma média de 85 segundos (N=5 para a C2N2) o grupo que desempenhava OVA pousava sobre o envelope, mas a agitação no ninho continuava por mais algum tempo, que acalmava aos poucos. Após o alarme geral uma grande quantidade de vespas continuava montando guarda sobre o envelope e muitas delas desempenhavam Posição de defesa na base do envelope (PD), formando uma barreira contra invasores por quase toda a periferia do envelope, na junção deste com o substrato, principalmente próximo à entrada. Geralmente as perturbações causadas pela remoção do envelope estimulavam a larvofagia (LF), que na maioria das vezes cessava após duas ou três larvas serem comidas.

Alguns minutos após a remoção parcial do envelope algumas operárias removiam pequenos pedaços quebrados da borda. O reparo iniciava aproximadamente 20 minutos após a perturbação, este requer recursos como polpa vegetal e água, que eram coletados no meio e trazidos para o ninho por operárias

forageiras. As operárias desempenhando Forragear água (FA) pousavam no ninho ou próximo e imediatamente desempenhavam Distribuir água (DA) à outra operária expondo uma pequena gota, ocorre Trofalaxia (TR-O) e a água fluindo da doadora para a receptora era bem visível, logo após ela voltava ao forrageio. Até duas operárias recebiam água, ao mesmo tempo, da forrageira.

As operárias desempenhando Forragear polpa (FP) chegava com ela geralmente seca, ao pousar realizava Dividir polpa (DP) com uma operária ou mais de uma, que podiam ainda dividi-la. Quando ficava sem polpa, caminhava pelo ninho solicitando água às suas companheiras e saía para mais uma viagem de coleta.

As construtoras desempenhavam Receber polpa (RP) e em seguida Macerar polpa (MAP). Logo após caminhavam para a borda do envelope ou células do favo e desempenhavam Construir (CO), no decorrer ocorria toques na polpa úmida com as antenas. Não ocorria posição definida para as construtoras na borda do envelope, visto que ao sair de um ponto da borda para receber mais material, outra construtora pode tomar o seu lugar, ao voltar ela construía em outro ponto da borda. Em algumas colônias como a C4N6 operárias realizavam comportamento de Ventilação (FAN) próximo à polpa úmida recém modelada, ajudando provavelmente na secagem.

Os comportamentos, no favo, realizados com maior frequência pelas operárias de todas as colônias amostradas foram: Inspeção de célula (IC), Trofalaxia com operária (TR-O), Operária solicita recurso à operária (OSRO), Operária é solicitada por operária (OSO) e Autolimpeza de cabeça e tórax em operária (OAT) (Tabela 4).

Tabela 4. Frequência dos comportamentos mais frequentes realizados pelas operárias das colônias de *S. surinama* amostradas.

Colônia	Atividade											
	IC	TR-O	OSRO	OSO	OAT	ABM	OAA	MAP	DP	FAN	MRA	OPB
C3N5	381	192	151	103	34	17	12	5	7	2	6	13
C3N4	409	145	102	67	50	24	24	25	13	47	45	10
C6N8	592	79	74	29	77	39	19	5	5	3	0	5

Comparando C3N4 (produção de operárias) e C6N8 (produção de operárias) foram observadas diferenças significativas nas frequências dos comportamentos (IC, TR-O, OSRO, OSO, Autolimpeza de abdome e asas em operária: OAA, MAP, FAN, Agitar asas breves momentos: ABM, Atividade em célula alta: ATCA e OAT) realizados pelas operárias ($\chi^2= 1396.775$ gl= 10 $p < 0.005$). Também foram encontradas diferenças significativas entre as frequências dos comportamentos (IC, TR-O, OSRO, OSO, OAA, FAN, ABM, OAT, MRA) realizados pelas operárias da C3N4 (produção de operárias) e C3N5 (pré-emergência) ($\chi^2= 103.936$ gl= 8 $p < 0.05$).

Flexibilidade na realização de tarefas na colônia

As operárias após a emergência permaneciam nas periferias do ninho juntamente com outras emergentes e rainhas, formando grupos, esporadicamente eram vistas caminhando no favo. Entre o 4º e 7º dia de adulto começavam a desempenhar CO e forrageavam geralmente entre 30 e 50 dias de adulto. Muitas operárias que foram acompanhadas durante quase três meses, a partir da emergência (C3N4 e C3N5), nunca foram vistas forrageando, somente desempenhavam CO ou outras atividades no ninho. Outras somente

desempenhavam CO e FP. Algumas somente foram vistas realizando CO e FA e outras ainda foram observadas desempenhando CO, FA e FP (Tabela 5). A maioria das operárias apresentaram grande flexibilidade na realização de tarefas, de acordo com as necessidades da colônia (Fig. 3), como exemplo podemos citar a operária de código 70, que desempenhou CO a partir do quarto dia de adulto e foi vista desempenhando FA no 46º dia, desempenhou este comportamento por 5 dias e mudou de atividade, passou a realizar FP por 7 dias, após foi vista desempenhando CO por 2 dias, voltou a desempenhar FA por 3 dias e após desempenhou FP por mais 10 dias. Neste estudo não foi observada operária mudando de atividade no mesmo dia.

As operárias realizaram mais frequentemente comportamentos relacionados a autolimpeza do que as rainhas (Fig. 4).

Tabela 5. Atividades desempenhadas (Construir, Forragear polpa e Forragear água) por 87 vespas de *S. surinama* marcadas e acompanhadas após a emergência (C3N4 e C3N5). Todas as vespas da amostra viveram um período superior a 40 dias.

Atividades desempenhadas	Número de indivíduos que desempenharam
Somente construção	51
Construção e forragear polpa	19
Construção e forragear água	8
Construção, forragear polpa e água	9

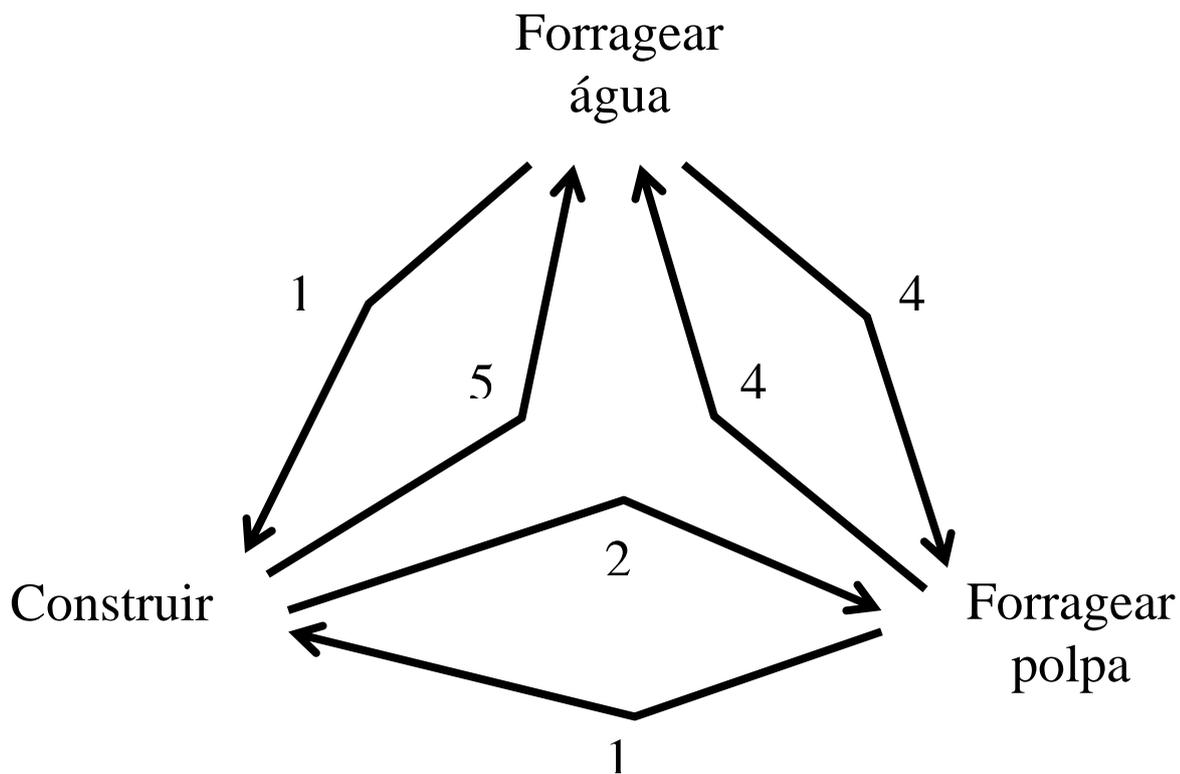


Figura 3. Frequência de transições entre três tarefas relacionadas ao comportamento de construção: Construir (CO); Forragear polpa (FP) e Forragear água (FA). Dados de 87 vespas de *S. surinama* marcadas e acompanhadas, no mínimo por 40 dias após a emergência (C3N4 e C3N5).

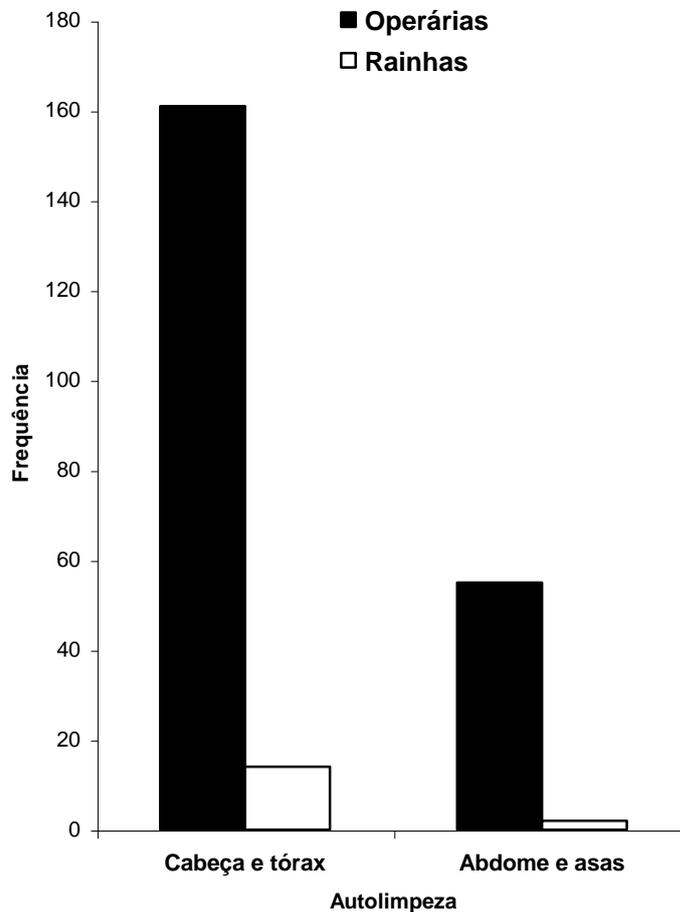


Figura 4. Frequência dos comportamentos de autolimpeza de cabeça e tórax (operárias: OAT; rainhas: RAT) e abdome e asas (operárias: OAA; rainhas: RAA) somados nas colônias de *S. surinama* amostradas (C3N4, C3N5 e C6N8).

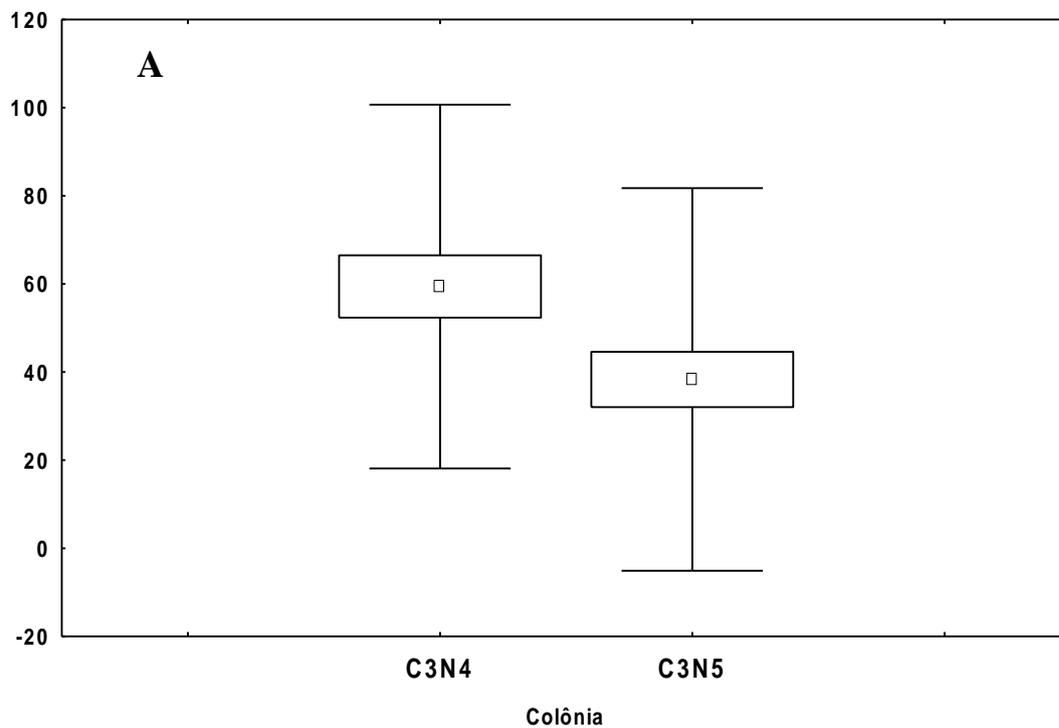
3.3- Comportamento de oviposição e interações relacionadas

Na fase de estabelecimento do ninho o favo é constituído por células rasas, com altura média de 2,35 mm (Castellón, 1980). Logo que são construídas as primeiras células do favo as rainhas desempenham Postura (PO). Com o desenvolvimento das larvas as células vão sendo elevadas pelas operárias construtoras até a altura média de 2,78 cm (Castellón, 1980). As rainhas quando em patrulha no favo inspecionam células, podendo realizar PO ou não. Geralmente a rainha inspeciona apenas uma vez a célula que não vai ovipor, já quando escolhe

uma para fazê-lo, a inspeção dura mais tempo e ela introduz a cabeça geralmente mais de uma vez. Após a inspeção a rainha introduz o abdome na célula e ovipõe. A posição do corpo da rainha em células altas e rasas é diferente, pois na primeira ela fica com o abdome dentro da célula e as asas ficam estendidas, ligeiramente abertas, perpendicularmente ao favo. Nas células rasas a rainha encurva o corpo ficando com o abdome na célula de postura e a cabeça dentro da célula imediatamente acima. O ovo botado se adere à parede superior da célula e logo após a rainha retira o abdome. Imediatamente após realizar PO, a rainha se põe a tocar o ovo com o aparelho bucal e antenas (LO). Geralmente ocorre vigia após LO, introduzindo a cabeça na célula ou permanecendo muito próxima.

Os tempos de inspeção de célula de postura, postura e lamber ovo e vigia foram comparados entre as colônias e nenhuma diferença significativa foi encontrada entre a C2N10 e C3N5, ambas na fase de estabelecimento. Quando comparado os tempos entre a C3N4 (produção de operárias) e C3N5 (estabelecimento) foram encontradas diferenças significativas no tempo de inspeção de célula de postura ($T = 2,23$; $GL = 73,36$; $P = 0,0286$) e no tempo de lamber ovo e vigia ($T = 9,65$; $GL = 34,12$; $P < 0,0001$) (Fig. 5). Na comparação dos tempos no comportamento de oviposição entre C3N4 e C6N8, ambas na fase de produção de operárias, foi verificada diferenças significativas nos tempos de inspeção de célula de postura ($T = -3,98$; $GL = 38,92$; $P = 0,0002$) e lamber ovo e vigia ($T = -7,32$; $GL = 36,13$; $P < 0,0001$) (Fig. 6). A tabela 6 apresenta as médias dos tempos de inspeção de célula de postura, postura e lamber ovo e vigia para as colônias amostradas.

Inspeção de célula de postura (s)



Lamber ovo e vigia (s)

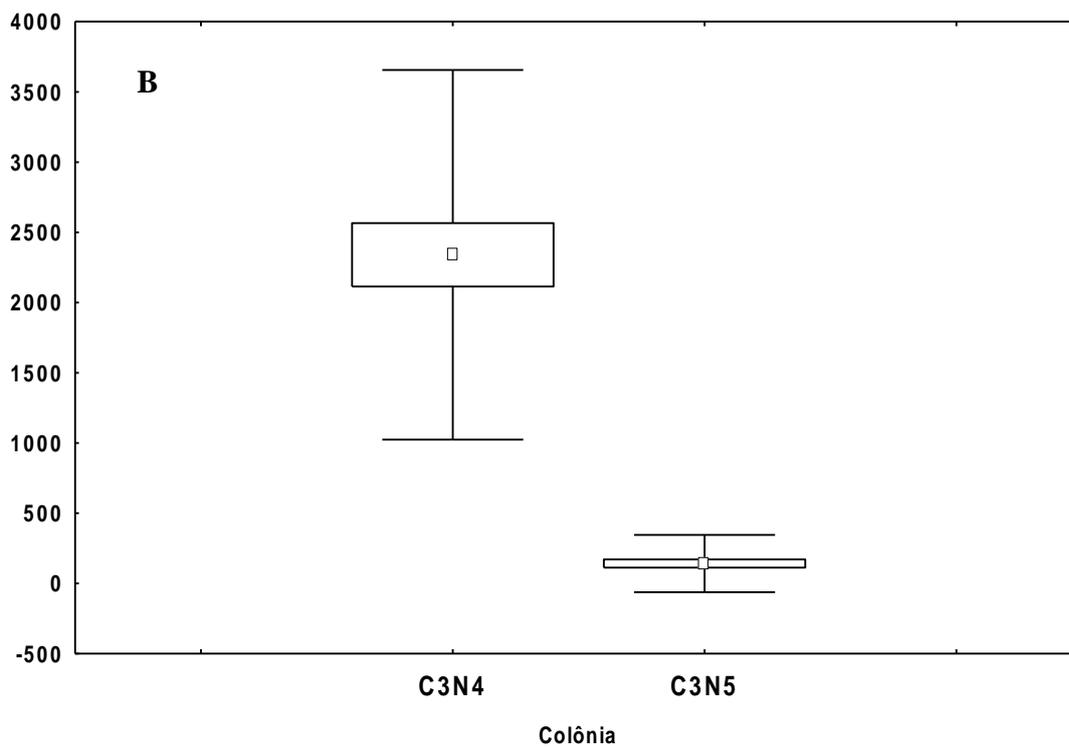
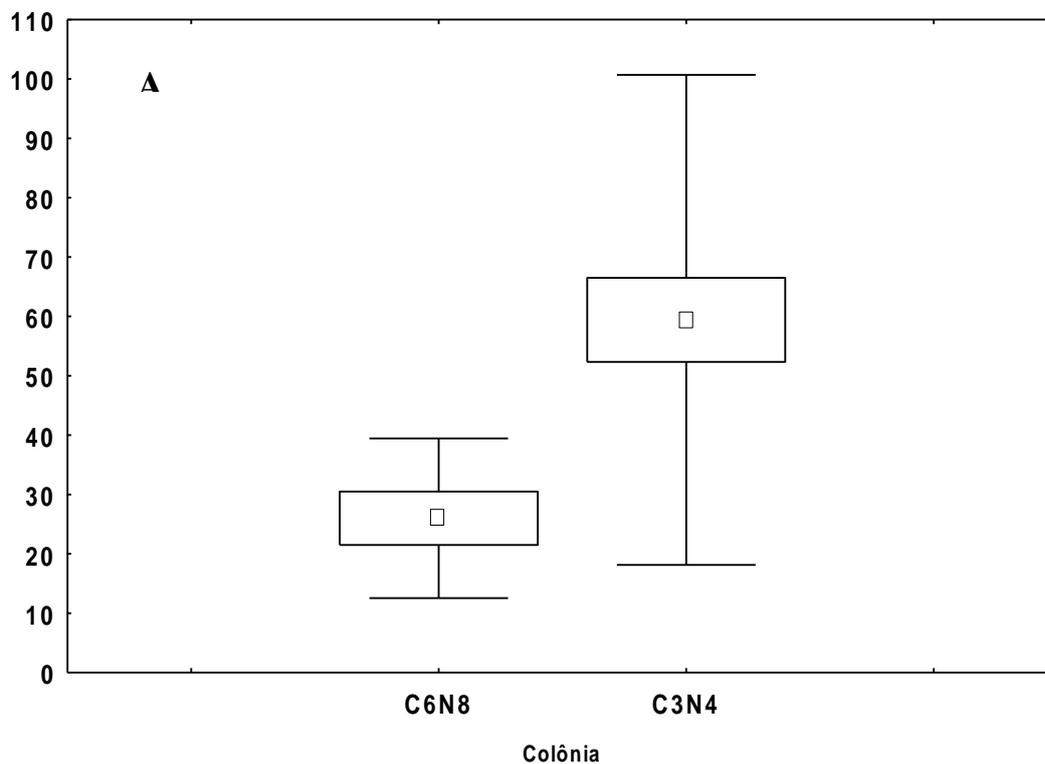


Figura 5. Comparação dos tempos dos comportamentos de Inspeção de célula de postura (A) e de Lamber ovo e vigia (B) entre as oviposições amostradas nas colônias *S. surinama* C3N4 e C3N5.

Inspeção de célula de postura (s)



Lamber ovo e vigia (s)

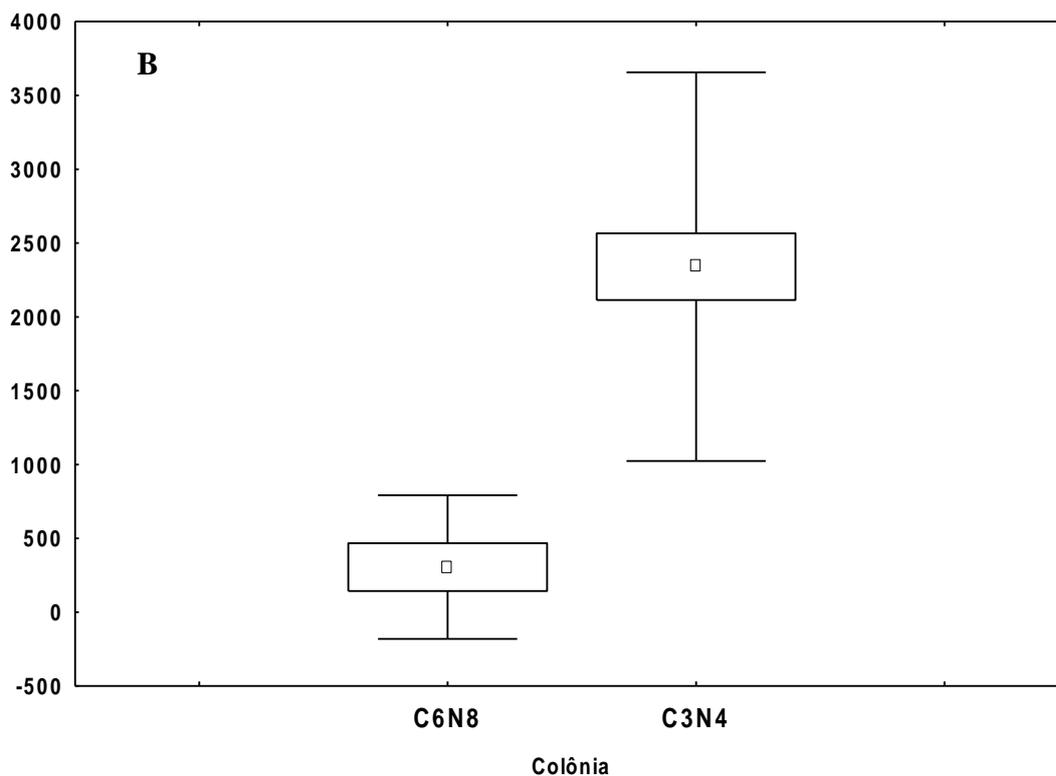


Figura 6. Comparação dos tempos dos comportamentos de Inspeção de célula de postura (A) e de Lamber ovo e vigia (B) entre as oviposições amostradas nas colônias de *S. surinama* C6N8 e C3N4.

Tabela 6. Média e desvio padrão dos tempos de inspeção, postura e lamber ovo e vigia nas colônias de *S. surinama* amostradas.

Colônia	Fase da colônia	Inspeção de célula de postura (seg.)	Postura (seg.)	Lamber ovo e vigia (seg.)
C3N5	Estabelecimento	38,31 ± 43,42	186,62 ± 37,86	141,89 ± 204,22
C2N10	Estabelecimento	34,40 ± 35,38	182,65 ± 59,95	138,59 ± 183,88
C3N4	Produção de Operárias	59,41 ± 41,27	180,67 ± 54,20	2340,17 ± 1315,75
C6N8	Produção de Operárias	26,00 ± 13,46	196,55 ± 37,59	305,88 ± 486,43

Na C3N4 (produção de operárias), no mesmo período em que foram coletadas as amostras comportamentais, de 46 rainhas marcadas, apenas 15 rainhas realizaram PO e destas, apenas 4 realizaram mais de uma PO, sendo a rainha (R9) a dominante, realizando 41.6% das PO realizadas pelas dez rainhas amostradas (fig. 7) e 27,7% de todas as PO entre rainhas marcadas e não marcadas. No entanto nenhuma diferença significativa foi verificada, pela análise Qui-quadrado, na frequência com que as dez rainhas amostradas realizaram, individualmente, os comportamentos mais frequentes. Comparando os tempos de inspeção de célula de postura, postura e lamber ovo e vigia entre a R9 e as outras rainhas amostradas (R1, R2, R3, R4, R5, R6, R7, R8 e R10), foi verificada diferença significativa no tempo de postura ($T = - 4,52$; $GL = 19,12$; $P = 0,0002$) (Fig. 8), sendo menor o tempo médio gasto pela R9.

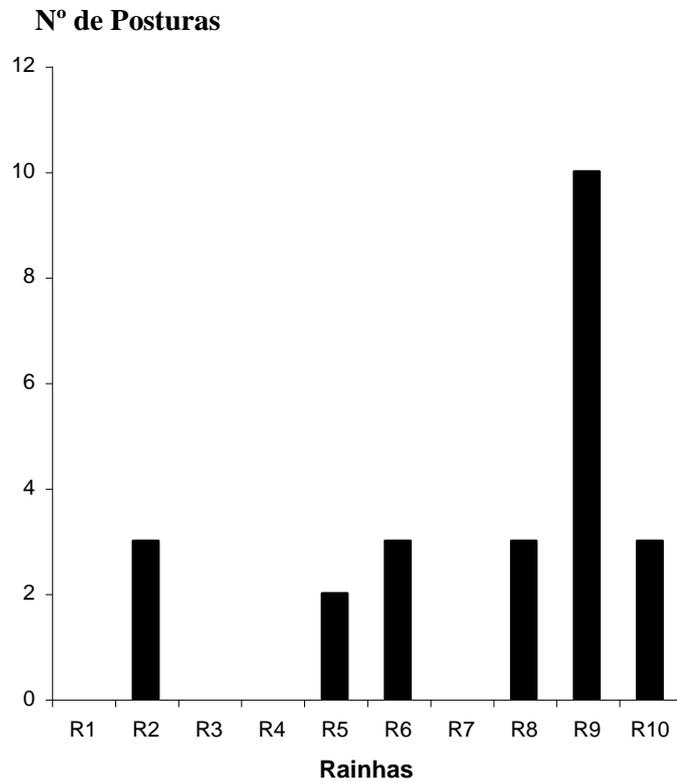


Figura 7. Posturas realizadas pelas rainhas amostradas da colônia de *S. surinama* C3N4.

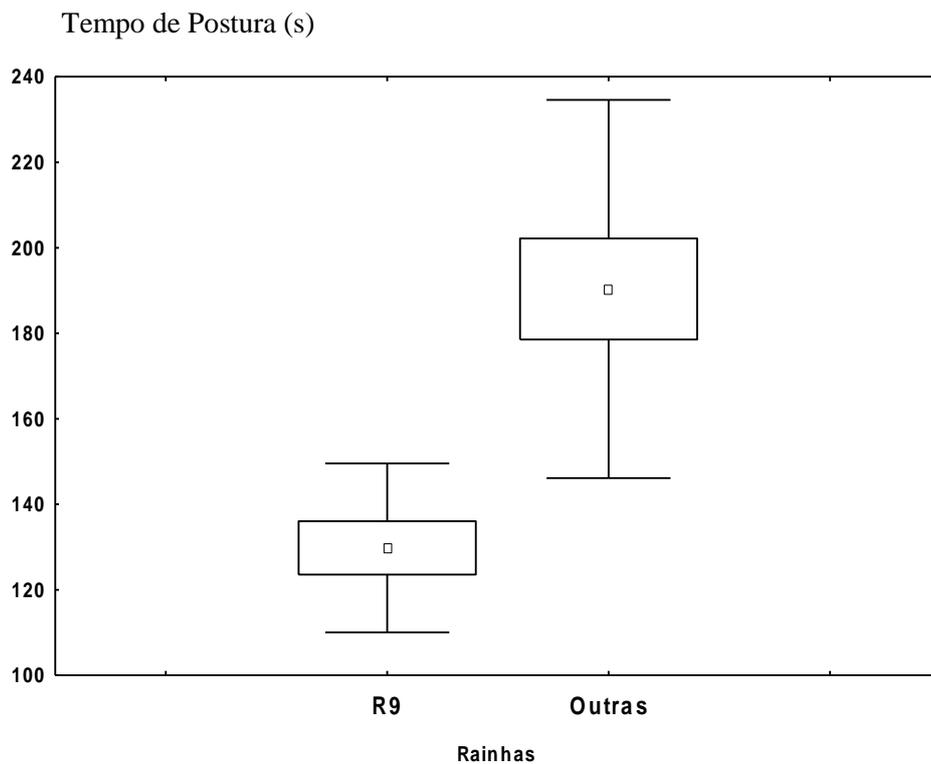


Figura 8. Comparação do tempo de postura (Seg.) entre a rainha dominante R9 e as outras rainhas amostradas na colônia de *S. surinama* C3N4.

Na fase de estabelecimento (C2N10 e C3N5), com o favo possuindo ainda células rasas, as operárias geralmente desempenhavam Usurpar rainha no comportamento de lambar o ovo (UR), neste as operárias tomavam o lugar da rainha no momento em que iam desempenhar LO ou a operária chegava para lambar o ovo juntamente com a rainha, empurrando-a gentilmente e tomando seu lugar. Mesmo que a rainha tentasse voltar a desempenhar LO, a operária não permitia, barrando a passagem com sua cabeça. Geralmente até quatro operárias ficavam paradas próximas à rainha realizando PO, esperando o término da postura para desempenhar UR. A rainha geralmente utilizava uma estratégia, com o corpo encurvado na posição de postura, retirava o abdome da célula e se afastava, protegendo o ovo com o corpo enquanto chegava com a cabeça para desempenhar LO. A operária que realizava UR geralmente lambia o ovo mais tempo que a rainha (duração média de $909,63 \pm 810,47$ s, N = 19), não sendo usurpada facilmente por outra operária ou rainha. Somente em duas ocasiões, rainhas foram vistas lambendo o ovo de outra rainha logo após a postura. Nessas duas ocasiões duas rainhas se aproximaram e se colocaram a lambar o ovo juntamente com a rainha que realizou a postura, no entanto não ocorreu usurpação, pois as rainhas invasoras logo saíram e a rainha que realizou a postura continuou a desempenhar LO. Nenhuma operária foi vista comendo o ovo da rainha usurpada e nenhuma rainha foi observada comendo ovo em todo o estudo.

No estabelecimento da C3N4 ocorria muitas vespas jovens marcadas e nenhuma foi vista desempenhando UR, além do mais, no estabelecimento da C3N5 muitas operárias velhas (com mais de dois meses) foram observadas realizando este comportamento. Além do mais, na fase de produção de operárias (C3N4 e C6N8), com as células altas, não foram observadas operárias realizando UR.

4. Discussão

4.1- Controle coletivo das operárias na reprodução e as interações operária/rainha

As espécies de Epiponini apresentam poliginia, em que muitas fêmeas põe ovos, uma tolerando a outra, sendo testadas e reguladas de alguma maneira pelas operárias estéreis (Noll e Wenzel, 2008). Nos Epiponini o controle coletivo das operárias, segundo seus interesses genéticos, foi sugerido como a causa principal do alto relacionamento entre os membros da colônia (Hastings et al., 1998), sendo verificado na produção de machos (Queller et al., 1993) e no processo de oligoginia cíclica, onde novas rainhas são produzidas somente quando a colônia apresenta uma (monoginia) ou baixo número (oligoginia) de rainhas (West-Eberhard, 1978). A diminuição do número de rainhas no decorrer do ciclo da colônia tem sido atribuída as agressões de operárias, que eliminam as rainhas subordinadas ou não dominantes (West-Eberhard, 1978; West-Eberhard, 1981; Nascimento et al., 2004). Em *Parachartergus colobopterus*, Platt e colaboradores (2004) sugeriram que as operárias mais velhas suprimem jovens fêmeas do desenvolvimento ovariano, a partir de comportamentos agressivos, controlando a produção de novas rainhas. Sendo considerada uma forma de policiamento por operárias e controle comportamental da reprodução em favor do interesse coletivo das operárias (Strassmann et al., 2002).

4.1.1- O controle coletivo das operárias na postura de ovos

Nas espécies de Epiponini em que estudos são disponíveis foi encontrado que as operárias controlam a postura de ovos (Noll e Wenzel, 2008). Os resultados deste estudo sugerem que em *S. surinama* os comportamentos agressivos recebidos

pelas rainhas quando em patrulha no favo (RI e RMR) são uma forma de policiamento e controle da reprodução pelas operárias mais velhas, onde rainhas não dominantes são suprimidas da reprodução e forçadas a voltar ou permanecerem nas periferias do ninho. Em contraste as rainhas dominantes, apesar de receberem igualmente comportamentos agressivos, exercem sua dominância em permanecer no favo e continuar a realizar I e PO. Isso ocasiona provavelmente uma diminuição no número de rainhas ovipositando, podendo levar a colônia a oligoginia ou monoginia funcional ao longo do ciclo, aumentando assim o relacionamento da prole, de acordo com os interesses genéticos das operárias (Queller et al., 1993). Esta hipótese é suportada pela variação na taxa de oviposição por rainha verificada na colônia C3N4, onde de 46 rainhas marcadas, apenas 15 rainhas realizaram PO nas amostragens e destas, apenas 4 realizaram mais de uma PO, sendo a rainha R9 a dominante, realizando 27,7% de todas as PO entre rainhas marcadas e não marcadas. Esta rainha dominante (R9) não apresentou diferenças significativas, em relação às outras rainhas, no desempenho dos comportamentos mais frequentes, mas apresentou significativa diferença no tempo de postura (menor duração média no tempo de postura) (Fig. 8), sugerindo maior desenvolvimento ovariano. Hastings e colaboradores (1998) sugeriram que algumas rainhas dominam a reprodução, sendo esta uma explicação alternativa para os altos níveis de relacionamento na colônia. Em *Asteloeca ujhelyii* foi sugerido que comportamentos agressivos de operárias (solicitação agressiva) e competição entre rainhas ocasiona variação na taxa de oviposições entre rainhas, podendo levar a monoginia funcional ao longo do ciclo (Nascimento et al., 2004). Na colônia amostrada uma rainha foi dominante em oviposições, sendo esta a rainha com maior número de óvulos maduros (Nascimento et al., 2004). Em *S. surinama* (este estudo) não foi observada interação de dominância entre rainhas, podendo esta ser exercida quimicamente, como sugerido por Nascimento e colaboradores (2004).

A colônia C3N4 aparentemente passava por um período de maiores conflitos reprodutivos em relação a C6N8, ambas na fase de produção de operárias, sugerido pela maior taxa de emergência de jovens, maior média de tempo de lamber ovo e vigia apresentado pelas rainhas (Fig. 6) e pela maior taxa de comportamentos agressivos (RI e RMR) recebidos pelas rainhas (Fig. 2) na C3N4 em relação a C6N8. West-Eberhard (1981) sugeriu que a duração do tempo de vigia do ovo aumenta com a elevação da competição reprodutiva na colônia, principalmente em períodos de maior taxa de emergência de jovens fêmeas não suprimidas.

4.1.2- O controle coletivo das operárias no comportamento UR

O controle coletivo das operárias foi verificado também (este estudo) no comportamento UR no estabelecimento da colônia. A rainha usurpada se mostrava submissa, cedendo seu lugar e era impedida pela operária de voltar para lamber seu ovo. Possivelmente este comportamento está relacionado ao policiamento de ovos de rainhas perdedoras na competição reprodutiva na colônia parental (West-Eberhard, 1978; Strassmann et al., 1998) ou de jovens fêmeas (West-Eberhard, 1978, 1981; Noll e Wenzel, 2008) para elimina-los, visto que estas tentam conquistar um lugar no grupo de rainhas funcionais no estabelecimento da colônia. Nenhuma operária ou rainha foi vista comendo ovo alheio, como observado por Forsyth (1978) e Mateus (2005). Outra explicação é a possibilidade das operárias estarem deixando sua marca química no ovo. Este comportamento refletiu na menor média de tempo de lamber ovo e vigia apresentada pelas rainhas da C3N5 (estabelecimento) em relação a C3N4 (produção de operárias) (Fig. 5), não sendo observado em nenhuma colônia na fase de produção de operárias. A altura da célula provavelmente facilitou a usurpação das rainhas pelas operárias, visto que na fase de estabelecimento as células são rasas, ficando o ovo mais exposto, em contraste, na fase produção de operárias, com as células altas, a rainha introduzia a cabeça e tórax na célula, impedindo a chegada da operária ao ovo.

4.1.3- Agressão coletiva de operárias em rainhas

Agressão coletiva de operárias em rainha (ACOR) foi observada somente nas fases de pré-enxameio (C3N5) e mais frequentemente no estabelecimento (C4N6 e C2N3) da colônia, nestas agressões a rainha era fortemente atacada por muitas operárias com mordidas e puxões nas asas e pernas e a rainha era reconhecida pelas operárias quando fugia e retornava ao ninho, sendo novamente atacada. As operárias reconheciam as rainhas, mesmo não ocorrendo diferenças morfológicas que as diferenciasses, sendo esse reconhecimento provavelmente químico. Segundo West-Eberhard (1977), rainhas de *Metapolybia aztecoides* são reconhecidas pelos demais membros da colônia. Possivelmente essas agressões estão associadas ao processo de eliminação de rainhas (oligoginia cíclica) (West-Eberhard, 1978). Mateus (2005) observou ataques de operárias a rainhas (eliminação abrupta de rainhas) nas fases de pré-enxameio e estabelecimento de *Parachartergus fraternus*, sendo os ataques realizados por uma só operária. De acordo com alguns autores, as operárias são as principais responsáveis pela eliminação das rainhas inviáveis da colônia (West-Eberhard, 1978, 1981; Forsyth, 1978, Hermann et al., 2000; Platt et al., 2004). Outra explicação para essas agressões é que as operárias estariam atacando as rainhas perdedoras na competição reprodutiva na colônia parental (West-Eberhard, 1978; Strassmann et al., 1998) ou jovens fêmeas, que estariam tentando conquistar um lugar no grupo original de rainhas (West-Eberhard, 1978; Noll e Wenzel, 2008), constituindo numa forma de controle da reprodução pelas operárias, segundo seus interesses, mantendo o grupo original de rainhas funcionais e altos os níveis de relacionamento genético na colônia (Queller et al., 1993).

4.2- Comportamentos das rainhas e interações rainha/rainha

Os comportamentos realizados com maior frequência pelas rainhas de todas as colônias estão provavelmente relacionados ao comportamento de oviposição (I), interações agressivas com operárias (RI e DIO) e alimentação (RSO, RSRO e TRO) (Fig. 1). Os resultados deste estudo sugerem que a frequência das interações alimentares (RSO, RSRO e TRO) entre rainhas e operárias diminuem com o aumento da frequência das agressões de operárias em rainhas (RI e DIO). Esta sugestão tem suporte na comparação dos comportamentos realizados pelas colônias C3N4 e C6N8, ambas na fase de produção de operárias, onde as rainhas de C3N4 receberam mais frequentemente comportamentos agressivos, no entanto as interações alimentares com operárias foram menos frequentes (Fig. 2).

A maior frequência dos comportamentos relacionados a autolimpeza realizado pelas operárias em relação às rainhas (Fig. 4), pode ser atribuído a maior atividade das operárias dentro e fora do ninho.

As interações entre as rainhas de *S. surinama* foram pacíficas, não sendo observado comportamentos agressivos em todo o estudo. Mesmo comportamentos ritualizados de dominância das rainhas (Forsyth, 1978; West-Eberhard, 1978, 1981; Noll e Wenzel, 2008), como CA (West-Eberhard, 1981) e abrir as asas em forma de “V” (Forsyth, 1978), foram observados, com maior frequência, somente no pré-enxameio (C2N3) e estabelecimento (C3N4 e C3N5). Particularmente o comportamento CA foi observado direcionado mais frequentemente às operárias, principalmente às operárias que desempenhavam MGR (C2N3). Possivelmente os maiores conflitos reprodutivos entre rainhas ocorram na fase de enxameio e estabelecimento, período em que rainhas perdedoras na colônia parental (West-Eberhard, 1978; Strassmann et al., 1998) e jovens fêmeas (Noll e Wenzel, 2008) tentam se juntar ao grupo de rainhas funcionais. Na fase de estabelecimento, o encontro frontal entre rainhas (ERR) foi mais frequente, mas nenhuma interação agressiva ocorria ou trofalaxia, somente antenação de ambas.

A supressão agressiva de operárias velhas direcionadas à jovens fêmeas, como um possível mecanismo para evitar que estas se tornem rainhas (Platt et al., 2004) não foi observado nas colônias observadas de *S. surinama*. Em adição rainhas nunca foram vistas realizando comportamentos agressivos direcionados a jovens emergentes, como sugerido por West-Eberhard (1981). Possivelmente a supressão das emergentes nos primeiros dias de adulto ocorra quimicamente, visto que as fêmeas recém emergidas permaneciam nos grupos nas periferias do ninho juntamente com as rainhas, sendo suprimidas do desenvolvimento ovariano por essas rainhas.

Nenhuma rainha foi vista desempenhando funções de operárias em todo o estudo, o que difere dos resultados de West-Eberhard (1978), onde algumas rainhas de *M. aztecoides* foram forçadas a deixar o ninho ou realizar tarefas de operárias antes da produção de indivíduos sexuais.

4.3- Comportamento de oviposição

As rainhas passam a maior parte do tempo paradas nas periferias do ninho, quando caminham no favo, são mais lentas que as operárias e inspecionam células provavelmente para ovipor. Este padrão comportamental das rainhas foi também observado por West-Eberhard (1981).

A posição do corpo das rainhas quando realizando PO difere em células rasas (estabelecimento) e altas (produção de operárias), mas nenhuma diferença significativa foi verificada no tempo de postura.

A duração do tempo de postura realizada pelas rainhas é variável nas colônias de Epiponini. Em *Agelaia pallipes* foi de 105 ± 17 s e de *Protopolybia exigua exigua* foi de $106 \pm 36,3$ s (Simões, 1977). Em *P. fraternus* a tempo médio gasto na postura de ovos por rainhas foi de $55,77 \pm 16,54$ s (Mateus, 2005) e para *P. exigua* foi de $123,00 \pm 50,63$ s (Baio, 2002). A duração média de 130 posturas de *S.*

surinama foi de $188,43 \pm 45,64$ s (neste estudo), não ocorrendo variação significativa entre as colônias e fases amostradas (Tabela 6).

4.4- Flexibilidade das operárias na realização de tarefas na colônia

Os comportamentos realizados com maior frequência pelas operárias de todas as colônias estão relacionados ao cuidado com os imaturos (IC), alimentação (OSO, OSRO e TR-O) e limpeza (OAT).

A maioria das operárias emergentes amostradas de *S. surinama* passaram por um período ociosas e entre o 4º e 7º dia da vida de adulto desempenharam tarefas como CO e outras atividades no ninho. Entre o 30º e 50º dia muitas forragearam, outras nunca foram vistas forrageando qualquer recurso. As operárias apresentaram grande flexibilidade na realização de tarefas, mudando de atividade de acordo com as necessidades da colônia (Fig. 3), esta flexibilidade também foi observada no enxameio (capítulo 1), onde muitas forrageiras atuaram como escoteiras e como construtoras na fundação do ninho. Este resultado é semelhante ao observado por Karsai e Wenzel (2000), onde encontraram grande flexibilidade nas tarefas realizadas pelas operárias de *M. aztecoides* e *M. mesoamericana*, eles argumentaram que as decisões feitas pelas operárias são tomadas num contexto social e não por meio de grupos predeterminados em comportamentos específicos, sendo afetadas por limitações na quantidade de recursos e de distribuição de operárias no ninho. A flexibilidade para realizar diferentes tarefas é muito importante em sociedades onde não existem grupos predeterminados em tarefas específicas, permitindo à colônia responder às necessidades mediante as interações entre as operárias e a exploração do ambiente dentro e fora do ninho (Karsai e Wenzel, 2000).

5. Considerações Finais

5.1- Processo de enxameio

O comportamento Buzz provavelmente é usado no recrutamento da colônia no enxameio, sendo realizado somente por operárias velhas e observado no início do pré-enxameio até o deslocamento da colônia.

As rainhas e vespas jovens não desempenham nenhuma função no enxameio. Todas as atividades são desempenhadas por escoteiras, que são as operárias mais velhas, sendo assim é verificado o controle coletivo das operárias no enxameio.

Os indivíduos recém-emergidos não se deslocam para o novo local no enxameio, pois não possuem habilidade em voar.

O início da construção do ninho ocorre antes do deslocamento da colônia.

Provavelmente as colônias de *S. surinama* se deslocam no período da tarde, pois todas as colônias estudadas se deslocaram após as 15:00 h.

Ocorre variação intra e interespecífica na distância de migração das colônias de vespas e particularmente em *S. surinama* pode ocorrer formação de agregação duradoura entre o velho e novo ninho, que persiste por dias, sendo considerado uma adaptação dessas vespas quando é preciso deixar o velho ninho quando o novo local e a trilha para coordenar o deslocamento ainda não estão preparados.

Poucas espécies de Epiponini foram estudadas quanto ao enxameio, mas na maioria dos comportamentos são muito parecidas, como no desempenho de BUZZ, EAS e VRN e a ausência de atividades no enxameio por parte das rainhas e operárias jovens. Estudos relacionados ao enxameio de outras espécies serão mais informativos na comparação e no melhor entendimento do processo.

5.2- Interações sociais

Neste estudo o controle coletivo das operárias mais velhas, segundo seus interesses, foi verificado no provável controle da reprodução, a partir do policiamento e supressão de rainhas no comportamento postura de ovos (PO), levando a colônia a oligoginia funcional, aumentando o relacionamento da prole e na provável supressão a rainhas perdedoras da colônia parental e jovens fêmeas, que tentam no enxameio e estabelecimento se juntar ao grupo de rainhas funcionais na colônia. Esta supressão foi verificada de duas formas, nas agressões coletivas de operárias à rainhas (ACOR) no pré-enxameio e estabelecimento e na usurpação de rainhas por operárias no comportamento de lambar o ovo (UR), verificado no estabelecimento da colônia.

O tempo de postura (PO) não variou significativamente entre as colônias amostradas de *S. surinama*, mas ocorrem diferenças entre as espécies.

Rainhas de *S. surinama* não foram vistas desempenhando tarefas de operárias, quando estão em atividade realizam inspeção e oviposições.

Emergentes não foram vistas sendo atacadas por operárias ou rainhas, podendo ser suprimidas quimicamente, no entanto os estudos até aqui realizados não são conclusivos e adicionais estudos serão necessários para entendermos os mecanismos que envolvem a flexibilidade na origem das castas nos Epiponini.

As operárias controlam todas as funções na colônia e aparentemente tomam a maioria das decisões, neste estudo esse controle foi verificado no processo de enxameio e no controle da reprodução.

6. Referências bibliográficas

- Baio, M. V. 2002. Diferenciação de castas e aspectos relacionados ao ciclo colonial de algumas vespas do Brasil. (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). Dissertação de Doutorado, Departamento de Biologia, FFCLRP-USP. Ribeirão Preto SP. - USP, 125 p.
- Castellón, E.G. 1980. Orientação, arquitetura e construção dos ninhos de *Synoeca surinama* L. (Hymenoptera; Vespidae). ACTA AMAZONICA. 10 (4): 883-896.
- Forsyth, A.B. 1978. Studies on the behavioral ecology of polygynous social wasps. Ph.D. thesis, Harvard University, Cambridge, Mass. genus among social wasps. *Monitore Zoológico Italiano, n. ser., Supplemento XIV*, 9: 131–146.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I. *J. Theor. Biol.* 7:17-52.
- Hamilton, W. D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in the social insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3: 193-232.
- Hastings, M. D., Queller, D. C., Eischen, F., and Strassmann, J. E. 1998. Kin selection, relatedness and worker control of reproduction in a large-colony Epiponine wasp, *Brachygastra mellifica*. *Behavioral Ecology* 9 (6): 573-581.

- Herman, R. A., Queller, D. C. and Strassmann, J. E. 2000. The role of queens in colonies of the swarm-founding wasp *Parachartegus colobopterus*. *Animal Behaviour*, 59: 841-848.
- Karsai, I. and Wenzel, J. W. 2000. Organization and Regulation of Nest Construction Behavior in *Metapolybia* wasp. *Journal of Insect Behavior*. 13(1): 111-140.
- Mateus, S. 2005. Análise dos comportamentos envolvidos na organização social e no processo de enxameio de *Parachartergus fraternus* (Hymenoptera, Polistinae, Epiponini). Tese de Doutorado, Departamento de Biologia, FFCLRP-USP. Ribeirão Preto SP. - USP, 160 p.
- Nascimento, F. S., Tannure-Nascimento, I. & Zucchi, R. 2004. Behavioral mediators of cyclical oligogyny in the Amazonian swarm-founding wasp *Asteloeca ujhelyii* (Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Insectes Sociaux*. 51: 17-23.
- Noll, F. B., 2005. Reproductive caste in neotropical swarming wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini): a comprehensive analysis. *Trends in Entomology*. 4: 59-66.
- Noll, F. B., Wenzel, J. W. and Zucchi, R. 2004. Evolution of Caste in Neotropical Swarmfounding Wasps (Hymenoptera : Vespidae : Epiponini). *American Museum Novitates*, Number 3467, 24 pp.
- Noll, F.B. and Wenzel, J. 2008. Caste in the swarming wasps: “queenless” societies in highly social insects. *Biological Journal of the Linnean Society*. 93: 509-522.

- Platt, T. G., Queller, D. C. and Strassmann, J. E. 2004. Aggression and worker control of caste fate in a multiple-queen wasp, *Parachartergus colobopterus*. *Animal Behaviour*, 67: 1-10.
- Queller, D.C., Strassmann, J.E., Soils, C.R., Hughes, C.R., DeLoach, D.M. 1993. A selfish strategy of social insect workers that promotes social cohesion. *Nature* 365:639-641.
- Simões, D. 1977. Etologia e diferenciação de casta em algumas vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae). Dissertação de doutorado, FMRP-USP. Depto. de Genética e Matemática aplicada a biologia, 182p.
- Strassmann J. E., Queller D. C., Solis C. R., & Hughes C. R. 1991. Relatedness and queen number in the neotropical wasp, *Parachartergus colobopterus*. *Anim. Behav.* 42: 461-470.
- Strassmann J. E., Goodnight K. F., Klingler, C. J. and Queller, D. C. 1998. The genetic structure of swarms and the timing of their production in the queen cycles of neotropical wasps. *Molecular Ecology* 7: 709-718.
- Strassmann, J. E., Sullender, B. W. and Queller, D. C. 2002. Caste totipotency and conflict in a large-colony social insect. *Proc. R. Soc. Lond B.* 269 : 263-270.
- West-Eberhard, M. J. 1977. The establishment of reproductive dominance in social wasp colonies. *Proc. 8Th Int. Cong. Int. Union Study Soc. Insects*, pp. 223-227.

West-Eberhard, M. J. 1978. Temporary queens in *Metapolybia* wasps: nonreproductive helpers without altruism? *Science*. 200: 441-443.

West-Eberhard, M. J. 1981. Intragroup selection and the evolution of insect societies. In *Natural Selection and social behavior* (ed. R.D. Alexander & D.W. tinkle), pp. 3-17. Chiron Press, New York.

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](#)