

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP-DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE POSGRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Mudanças morfológicas e glandulares associadas ao polietismo etário em

Polybia paulista (Hymenoptera: Vespidae)

Zioneth Judith Garcia Galeano

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

RIBEIRÃO PRETO- SP

2010

Livros Grátis

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

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP-DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE POSGRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Mudanças morfológicas e glandulares associadas ao polietismo etário em

Polybia paulista (Hymenoptera: Vespidae)

Zioneth Judith Garcia Galeano

Orientador: Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll

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

RIBEIRÃO PRETO- SP

2010

DEDICATÓRIA

*À minha família, meus pais Pedro e Judith,
e meus irmãos Pedro Luis e Alejandro,
pela sua compreensão e apoio incondicional.
E a Paulo pelo seu amor e paciência.*

Dedico

AGRADECIMENTOS

Ao *Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll* pela oportunidade e pelo incentivo para a realização deste trabalho, pela orientação, pela confiança recebida e pela calorosa acolhida dentro do seu grupo de trabalho.

Ao *Dr. Sidnei Mateus* pela colaboração com as coletas de ninhos e pela leitura do escrito.

Ao *Amauri Ramos Pinhal* pela sua excelente assessoria e colaboração na realização das seções histológicas.

Ao *Prof. Dr. Walter Ferreira* pela oportunidade de utilizar as instalações do laboratório de histologia.

Ao *Prof. Dr. Carlos Sarmiento* pelo incentivo para a realização do mestrado e deste trabalho.

Aos *Docentes do Departamento de Biologia* pelos ensinamentos proferidos.

À Coordenação do *Curso de Pós-Graduação* em Entomologia.

À *Universidade de São Paulo, Campus da USP de Ribeirão Preto* pela oportunidade oferecida.

À *Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP*, pela oportunidade.

Ao *Conselho Nacional De Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPQ* pela bolsa de mestrado concedida.

Ao *peçoal do Laboratório de vespas sociais da UNESP- São Jose de Rio preto* pela calorosa acolhida.

A todas as pessoas que de forma altruísta contribuíram para a realização deste trabalho.

A todas as pessoas que facilitaram a minha adaptação à vida no Brasil.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS E FIGURAS.....	6
RESUMO	8
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO.....	10
MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
Criação em cativeiro	16
Indivíduos coletados para estimar a idade relativa	18
Seções histológicas das glândulas.....	19
Medições e análises estatísticas	20
RESULTADOS	21
Análises do peso corporal e peso seco do mesosoma.....	21
Análises da glândula salivar e da glândula mandibular.....	26
DISCUSSÃO	33
O peso corporal e peso seco do mesosoma.....	33
A glândula salivar e a glândula mandibular.....	35
CONCLUSÕES.....	37
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	38
APÊNDICE A: Protocolo para realizar as seções histológicas de <i>Polybia paulista</i>	43

LISTA DE TABELAS E FIGURAS

Tabela 1: Divisão de tarefas entre as operárias em algumas espécies de vespas sociais.....	11
Tabela 2: Resultados das análises das mudanças corporais das vespas <i>Polybia paulista</i> emergidas em cativeiro e coletadas desde o ninho.....	19
Tabela 3: Resultados das análises das mudanças na área das unidades secretoras da glândula mandibular e a glândula salivar das vespas <i>Polybia paulista</i> emergidas em cativeiro e coletadas desde o ninho.....	29
Figura 1: Dimensões da incubadora de madeira onde foram mantidas as fêmeas de <i>Polybia paulista</i> estudadas no laboratório. (T) termostato, (g) pés mergulhados em glicerina.....	14
Figura 2: Padrão de desgaste das asas utilizado para estimar a idade relativa das vespas coletadas do ninho por comparação: 2a. 1 – 2 dias de idade, 2b. 3 - 4 dias de idade, 2c. 5-7 dias de idade, 2d. mais de 9 dias de idade. Modificado de Noll (1995).....	15
Figura 3: Adultos de <i>Polybia paulista</i> emergidos em cativeiro. 3a) Número total de adultos emergidos; 3b) média e amplitude da variação do peso dos adultos emergidos.....	18
Figura 4: Relação entre peso corporal e idade das vespas em cativeiro de <i>Polybia paulista</i> . 4a. Relação do peso corporal com a idade. 4b. Relação do peso seco do mesosoma com a idade. Os valores apresentados correspondem à probabilidade da regressão paramétrica (Pearson).....	20
Figura 5: Mudança no peso seco do mesosoma com o peso corporal em cativeiro. Os valores apresentados correspondem à probabilidade da regressão paramétrica (Pearson).....	20
Figura 6: Mudanças no peso corporal com a idade das vespas de <i>Polybia paulista</i> coletadas do ninho: 6a. Relação do peso corporal com a idade. 6b. Relação do peso seco do mesosoma com a idade. Os valores apresentados correspondem à probabilidade da regressão paramétrica (Pearson).....	21

Figura 7: Localização das glândulas mandibulares e salivares na vespa *Polybia paulista*: 7a. visão geral, 7b. Detalhe da glândula salivar, 7c. Detalhe da glândula mandibular. cab: cabeça, ce: cérebro, mc: musculatura da cabeça, om: omatídios, mm: musculatura do mesosoma, ct: cutícula exp: coxa posterior, gs: glândula salivar, gm: glândula mandibular, d: ducto da glândula, us: unidades secretoras.....**24**

Figura 8: Imagens da glândula salivar em indivíduos de diferentes idades de *Polybia paulista*: Indivíduos do cativeiro com: 8a. 3 dias de idade, 8b. 5 dias de idade, 8c. 9 dias de idade. Indivíduos coletados desde o ninho com: 8d. 3 - 4 dias de idade, 8e. 5-7 dias de idade, 8f. Mais de 9 dias de idade. us: unidades secretoras, v: vesículas de secreção, d: ducto da glândula.....**25**

Figura 9: Imagens da glândula mandibular em indivíduos de diferentes idades de *Polybia paulista*: Indivíduos mantidos em cativeiro com: 9a. 5 dias de idade, 9b. 9 dias de idade. Indivíduos coletados desde o ninho com: 9c. 5-7 dias de idade, 9f. Mais de 9 dias de idade. us: unidades secretoras, v: vesícula de secreção, d: ducto da glândula. us: unidades secretoras, d: ducto da glândula.....**26**

Figura 10: Mudanças na área das unidades secretoras da glândula mandibular e a glândula salivar conforme a idade em *Polybia paulista*. 10a. Área das células secretoras da glândula mandibular das vespas emergidas em cativeiro, 10b. Área das células secretoras da glândula salivar das vespas emergidas em cativeiro, 10c. Área das células secretoras da glândula mandibular das vespas coletadas no ninho, 10d. Área das células secretoras da glândula salivar das vespas coletadas no ninho. Apresentam-se os valores de probabilidade da regressão paramétrica (Pearson).....**28**

RESUMO

A divisão de trabalho é um dos temas centrais no estudo dos insetos sociais. Nas abelhas e nas vespas essa atividade é regulada pelo polietismo etário. Vários autores mostraram que o polietismo etário de *Apis mellifera* tem ativação seletiva das glândulas com o trabalho feito dentro da colônia, além de diminuição do peso corporal ao começar o forrageio. Nos vespídeos sociais, o polietismo etário é um tema pouco explorado. Com o objetivo de identificar e descrever em *Polybia paulista* estas mudanças corporais e glandulares relacionadas à idade dos indivíduos ou com o seu uso na função social, analisaram-se operárias de diferentes idades mantidas em cativeiro desde a sua emergência nas quais foi restrita a interação social desde sua emergência e operárias de diferentes idades coletadas desde o ninho onde a interação social foi completa. Operárias de *Polybia paulista* mantidas em cativeiro aumentaram a massa corporal, diminuíram a massa do mesosoma e diminuíram a secreção das glândulas salivares e mandibular conforme de acordo com o aumento da idade. Isso difere daquelas operárias que foram permitidas do desenvolvimento social normal (grupo controle), onde foi observado um aumento na massa corporal, na massa do mesosoma e na secreção das glândulas salivar e a mandibular em relação ao aumento da idade das vespas. Provavelmente, o relacionamento social estimula a formação e a transição fisiológica relacionada ao polietismo etário em *Polybia paulista*. Nestas vespas, mudanças corporais e glandulares observadas foram relacionadas com idade, sendo provável que a interação social e o uso das estruturas nas diferentes tarefas dentro da colônia estejam influenciando tais mudanças. Como consequência, fatores que atuam sobre a demografia da colônia, como a fase de desenvolvimento ou o bem-estar da colônia, podem ser determinantes na regulação do polietismo etário. Estes resultados contrastam com o modelo proposto para o polietismo etário da abelha *Apis mellifera* e com observações da atividade glandular na vespa social *Polistes versicolor*.

Palavras chave: Polietismo etário, Vespidae, glândula mandibular, glândula salivar, peso corporal, peso seco do mesosoma.

ABSTRACT

The division of labor is a central theme in the study of social insects. In bees and wasps this ability is regulated for age castes of the workers. In *Apis mellifera*, several authors have shown selective activation of the glands for job in colony, and reduced body weight for foraging. In social wasps age polyethism among workers is a relatively unexplored subject.

We tried to identify and to describe in *Polybia paulista* if the bodily and glandular changes are related to the age of the wasps or to the use of the structures in the social function. Workers of different ages at which was restricted social behavior since its emergence and workers of different ages with full social development were analyzed. When *Polybia paulista* was in captivity, increased body mass, decreased the mass of mesosoma and decreased the salivary and mandibular glands secretion in relation to the age advancement of the wasps. While, allowing normal social development, there was an increase in body mass, the mass of the mesosoma and the salivary and mandibular glands secretion in relation to age. Apparently, social interaction activates the formation and transition of age castes in *Polybia paulista*. In these wasps the bodily and glandular changes observed were related to age. Probably social interaction and the use of structures within the nest are influencing the direction of such changes. As consequence, factors that influence the demography of the colony, as the development stage or the welfare of the colony, may be decisive in the age castes regulation. These results contrast with the model proposed for the *Apis mellifera* age polyethism and with observations of glandular activity in the social wasp *Polistes versicolor*.

Keywords: Age polyethism, Vespidae, mandibular gland, salivary gland, body weight, dry weight of the mesosoma.

INTRODUÇÃO

A divisão de trabalho é um tema central no estudo dos insetos sociais, tendo sido proposto que o sucesso ecológico desses grupos deve-se à habilidade que têm suas colônias em coordenar a alimentação, reprodução, limpeza e defesa do ninho (Beshers & Fewell 2001, Wilson 1979, Wilson & Holldobler 2005). Essa habilidade depende da conformação de castas, sejam estas morfológicas ou etárias. Em formigas e cupins a divisão de tarefas ocorre entre castas morfológicas reguladas por mecanismos ontogenéticos e fisiológicos e apresentam muito pouca flexibilidade nas tarefas (Miura 2005). Em contraste, em abelhas e vespas sociais a divisão de tarefas ocorre por polietismo etário apresentando maior flexibilidade, porém, ainda não são claros os mecanismos envolvidos no controle desta divisão de tarefas.

Numa espécie com polietismo etário como *Apis mellifera*, têm-se observado modificações fisiológicas associadas à tarefa que realizam as operárias segundo sua idade (Johnson 2003), sendo particularmente notáveis as mudanças nas secreções das glândulas hipofaríngea, produtoras de cera, mandibulares e do veneno. O cuidado da cria requer a produção de alimento na glândula hipofaríngea, enquanto a construção do ninho requer a produção de cera e de feromônios de alarme (Fluri *et al.* 1982, Shearer & Boch 1965, Johnson 2003, Johnson 2005). No nível de mudanças não glandulares, observou-se que as forrageiras diminuem sua massa corporal em torno de 40% e apresentam diferenças na capacidade dos músculos associados ao vôo, como uma modificação para aumentar a capacidade de vôo (Roberts & Elekonich 2005, Harrison 1986).

Propôs-se que um dos mecanismos endócrinos que pode regular o polietismo etário é a concentração de hormônio juvenil, já que este aumenta com a idade das operárias. Tem-se observado que o tratamento dos indivíduos de idade jovem com este hormônio induz o forrageio (Robinson 1992, Robinson *et al.* 1989, Giray & Robinson 1996, O'Donnell & Jeanne 1993). De acordo com Johnson (2003), a ativação das diferentes glândulas é regulada

mais pelo uso que pela idade, pois ao retirar as operárias construtoras, indivíduos de maior idade desenvolvem de novo as glândulas produtoras de cera e assumem esta função. Jeanson *et al.* (2007) observou que a especialização de tarefas é susceptível às mudanças demográficas nas colônias, apresentando-se maior flexibilidade na divisão de tarefas em colônias com maior número de indivíduos. Não obstante, Johnson (2005) mostra que não existe tal flexibilidade na mudança das tarefas dentro do ninho ao forrageio; ele observou que as colônias de *Apis mellifera* levam pelo menos sete dias para recuperarem-se da perda massiva de forrageiras, o que fez o autor sugerir a existência de duas subcastas dentro das operárias: a primeira encarregada das tarefas dentro do ninho e a segunda do forrageio.

Os vespídeos sociais formam um dos três grandes grupos eussociais de Hymenoptera, compartilhando essa característica com formigas e abelhas. Vespidae é particularmente rico na região Neotropical; há 22 gêneros e 940 espécies registradas (Sarmiento & Carpenter 2006). Na divisão social deste grupo existe uma casta reprodutiva que pode ser identificada fisiologicamente, pelo maior desenvolvimento do ovário das rainhas, ou em algumas espécies também morfológicamente pelo tamanho, que pode ser maior ou menor (Richards 1978, Noll & Wenzel 2008). Existe boa evidência de polietismo etário no grupo. De uma maneira geral pode-se dizer que as operárias mais jovens dedicam-se a tarefas dentro da colônia, como a limpeza do ninho e o cuidado com a cria; as operárias de idade mediana realizam tarefas de construção e reparação do ninho; e as operárias mais velhas forrageiam a procura de materiais de construção, água e alimento, e defendem o ninho (Jeanne 1991, O'Donnell 2001).

Vários autores descreveram o comportamento das operárias nas colônias de diferentes espécies de vespas sociais, definindo assim a divisão de tarefas entre as operárias em diferentes idades (tabela 1). É notável que dentro de Vespidae existam tanto espécies com alta flexibilidade na divisão de tarefas como espécies com uma estrita divisão, para o qual se

sugeriu que o tamanho das colônias e a estratégia de fundação podem ser determinantes deste comportamento (Jeanne 1991).

Porém, apesar da aparente simplicidade dos comportamentos individuais das vespas, a organização do trabalho na colônia envolve vários fatores, fazendo que seja mais complexa. Por um lado existem divisão e subdivisão das tarefas, por exemplo, no forrageio observaram-se múltiplas transições de tarefas, desde a coleta de água até polpa, ou de água até alimento, entre outras (O'Donnell & Jeanne 1990). Por outro lado, devido a influencia de fatores como a fase de desenvolvimento da colônia, a disponibilidade de recursos no ambiente e as características particulares das espécies, a flexibilidade de funções das operárias pode variar amplamente (Karsai & Wenzel 2000).

Apesar desta diversidade, a biologia do grupo foi descrita para poucas espécies e estudos envolvendo morfologia e fisiologia de seu comportamento social são escassos, o que poderia se atribuir, em parte, às dificuldades experimentais de trabalhar com as vespas sociais em laboratório. Existem algumas aproximações histológicas sobre o desenvolvimento da glândula hipofaríngea em *Polistes versicolor* (Britto *et al.* 2004, Britto & Caetano 2005, 2006, 2008). Nessa espécie não parece existir relação entre o nível de desenvolvimento ou ativação da glândula e a divisão de trabalho na colônia. Porém, já que existem duas formas de organização social dentro dos vespídeos sociais neotropicais (Noll & Wenzel, 2008), estes resultados não devem ser abrangentes para todo o grupo.

A primeira forma de organização social dentro dos vespídeos neotropicais ocorre nos gêneros *Polistes* (tribo Polistini) e *Mischocyttarus* (tribo Mischocyttarini), eles têm suas colônias iniciadas por uma fundadora, que ocasionalmente é auxiliada por algumas co-fundadoras. A organização social nestas tribos se dá por hierarquias de dominância baseadas em agressões. A outra forma está presente na tribo Epiponini, onde as colônias são fundadas

por enxameio e a organização social é muito mais complexa e os mecanismos reguladores são menos conhecidos (Ross & Matthews 1991).

O'Donnell e Jeanne (1993) para *Polybia occidentallis* e Giray *et al.* (2005) para *Polistes canadensis* mostraram experimentalmente que o hormônio juvenil pode acelerar a transição de tarefas dentro do polietismo etário nessas espécies. Eles propõem que o mecanismo de controle do polietismo etário em vespas altamente eussociais poderia ser o mesmo que o apresentado em abelhas altamente eusociais, ou seja, baseado na concentração de hormônio juvenil. Porém, existem duas hipóteses contrastantes sobre a origem deste mecanismo. A primeira propõe que o hormônio juvenil tem mudado de função através da evolução da eussocialidade, desde ter uma função exclusivamente reprodutiva em espécies primitivamente sociais até ter uma função exclusivamente comportamental em espécies altamente sociais; a segunda hipótese propõe que o hormônio juvenil já apresentava função reprodutiva e comportamental nas espécies solitárias ancestrais, dividindo as funções na medida em que a sociedade se fez mais complexa, acelerando a maturação de ovos em rainhas e transição de funções em operárias (Giray *et al.* 2005).

Ambas as hipóteses sugerem que o hormônio juvenil dispararia uma série de mudanças morfológicas e fisiológicas nas vespas que determinaria a divisão de funções na colônia. Estas mudanças poderiam acontecer desde o desenvolvimento dos ovários até o desenvolvimento e ativação das diferentes glândulas exócrinas que cumprem diferentes funções dentro da organização das colônias. Apesar de alguns autores sugerirem que nas vespas sociais essas mudanças glandulares e morfológicas são similares às encontradas no modelo *Apis mellifera* (Simões 1977, Jeanne 1991), existem notáveis diferenças entre as vespas sociais e *Apis mellifera* que poderiam significar variações importantes a esse modelo. Por exemplo, a maior a flexibilidade na divisão de tarefas que apresentam algumas espécies de Vespidae em contraste aos intervalos de idade bem definidos em *Apis mellifera*, os ninho de polpa vegetal

coletada pelas forrageiras em Vespidae, em contraste com os ninhos de cera de secreção glandular em *Apis mellifera*, o menor tamanho relativo das glândulas nas vespas, em contraste com glândulas que ocupam grande parte da cabeça e tórax nas abelhas, entre outras (Jeanne 1991).

As glândulas registradas para os Vespidae foram encontradas em várias partes do corpo. Na cabeça têm-se as glândulas mandibulares e a glândula hipofaríngeal. As primeiras foram associadas com a determinação da dominância hierárquica dentro da colônia e a segunda fora associada à alimentação das larvas (Ross & Matthews 1991, Spradbery 1973). Britto e Caetano (2005) encontraram que em *Polistes versicolor* a glândula hipofaríngeal apresenta secreção de proteínas e glicoconjugados neutros quando está ativa.

No mesosoma se encontram as maiores glândulas do corpo das vespas, as glândulas salivares, as quais compartilham espaço com a musculatura associada ao vôo (Spradbery 1973), sendo associadas à secreção de substância pegajosa para a construção de ninhos (Ross & Matthews 1991). No metasoma a glândula de Dufour e a glândula de veneno encontram-se associadas ao aparelho de ferrão. A primeira possivelmente está associada ao reconhecimento dos ninhos (Abdalla & Cruz-Landim 2001), e a segunda está associada à produção de feromônios de alarme e à defesa da colônia. Um numeroso grupo de glândulas na região tegumentária do metasoma é ainda menos conhecido, sendo que estas poderiam estar associadas ao forrageio ou reconhecimento do ninho (Downing 1991, Spradbery 1973). Existem também glândulas tarsais sem uma função particular associada, possivelmente ligada ao forrageio (Spradbery 1973).

Ainda não são claros os processos que causam as mudanças de funções nas operárias das vespas sociais. Não se sabe se há ativação diferencial das glândulas e se existem mudanças morfológicas que aperfeiçoam o vôo das forrageiras. Conhecer estes processos pode ajudar a

entender as causas da flexibilidade na divisão de tarefas nos Vespídeos sociais e definir as bases para compreender o mecanismo pelo qual se dá o polietismo etário no grupo.

São dois os objetivos deste estudo: o primeiro é descrever as mudanças glandulares e fisiológicas que estejam associadas à divisão de tarefas na vespa social Neotropical *Polybia paulista*, e o segundo é identificar se essas mudanças estão associadas à idade dos indivíduos ou ao uso destas estruturas na função social. A Tabela 1 mostra a divisão de trabalho em algumas espécies de vespas eussociais Neotropicais de acordo com a idade relativa.

Tabela 1: Divisão de tarefas entre as operárias em algumas espécies de vespas sociais.

Espécie	Operárias de manutenção (dias)	Construtoras (dias)	Forrageiras (dias)	Referência
<i>Polistes dominulus</i>	1 – 5	6 - 20	+ de 20	Jeanne (1991)
<i>Polistes fuscatus</i>	1- 7	7 - 14	+ de 7	West-Eberhard (1969)
<i>Polistes jadvigae</i>	1- 10	11 - 25	+ de 25	Tsuchida (1991)
<i>Protopolybia exígua</i>	1- 10	10 - 15	+ de 16	Simões (1977)
<i>Agelaia pallipes</i>	1- 10	10 - 15	+ de 16	Simões (1977)
<i>Metapolybia</i> sp.	1- 10	10 - 15	+ de 15	West-Eberhard (1978)
<i>Polybia occidentalis</i>	1- 6	+ de 6	+ de 6	O'Donnell (2001)

MATERIAIS E MÉTODOS

O estudo foi realizado na Universidade de São Paulo (USP) no Campus de Ribeirão Preto (21°10'S, 47°48'W). A espécie do estudo é *Polybia paulista* (von Ihering 1896), a qual

foi escolhida por ser abundante e ser encontrada facilmente em ambientes com forte ação antrópica. Seu hábito de nidificar em edificações humanas fez dela um ótimo modelo de estudo para se acompanhar o desenvolvimento das colônias enquanto se continuava o trabalho no laboratório.

Polybia paulista é uma espécie amplamente distribuída em América do Sul, entre o nível do mar até os 1500 metros de altitude (Richards 1978). Noll e Zucchi (2000) registram colônias com populações desde 4.747 indivíduos durante a fase de emergência até 13.229 na fase de produção de machos. O número de rainhas também muda desde 94 em emergência até 10 na produção de machos. As rainhas podem ser identificadas morfológicamente pelo maior tamanho, embora apresentem modificações morfológicas com o desenvolvimento da colônia. Por comparação com *Polybia occidentalis*, o ciclo de vida de um indivíduo chega ao redor dos 30 dias em condições silvestres (Jeanne 1991).

Para descrever as mudanças corporais e glandulares associadas à divisão de tarefas em *P. paulista* foram usadas variáveis corporais, tais como o peso corporal e o peso seco do mesosoma; também comparou-se variáveis glandulares da área de unidades secretoras da glândula salivar e da área de unidades secretoras da glândula mandibular obtidas usando métodos de histologia. Para identificar se as mudanças possivelmente encontradas em o peso corporal, peso do mesosoma e as glândulas estão associadas à idade dos indivíduos ou ao seu uso no desempenho de funções na colônia, foram comparadas vespas mantidas em cativeiro com restrição das atividades sociais com vespas coletadas desde um ninho onde cumpriam normalmente tais atividades.

Criação em cativeiro

Após a coleta de um ninho de uma colônia madura de *Polybia paulista*, segundo Noll (1995), os favos foram mantidos separadamente em potes plásticos em temperatura controlada

(31 – 26 °C). Um primeiro grupo de indivíduos com um dia de emergência foram mantidos em incubadora (28 °C) separado em grupos de cinco indivíduos com alimento *ad libitum* até completarem 10 dias, sendo coletadas amostras de 15 indivíduos de cada idade todo dia. Este grupo permitiu analisar o efeito da restrição das funções sociais da colônia nas glândulas e partes corporais em estudo.

As vespas foram mantidas no laboratório em uma incubadora de madeira com termostato para o controle da temperatura coberta por uma lâmina de vidro, a caixa foi apoiada sobre pés de vidro mergulhados em glicerina, prevendo possíveis ataques por formigas; dentro dela os grupos de cinco vespas foram mantidos em potes plásticos de 100 ml os quais tinham na tampa ranhuras que permitiam o acesso de pinças entomológicas. O alimento era colocado em bolinhas de algodão molhadas com uma solução a 15% de açúcar, uma vez por semana a essa solução era agregada também algumas lagartas de insetos maceradas para prover proteína às vespas. A montagem, as concentrações de alimento e a interação com as vespas foram padronizadas a partir de uma primeira tentativa usando *Polybia occidentalis* realizado durante os meses de abril e maio de 2008. Uma descrição detalhada das dimensões da montagem encontra-se na Figura 1.

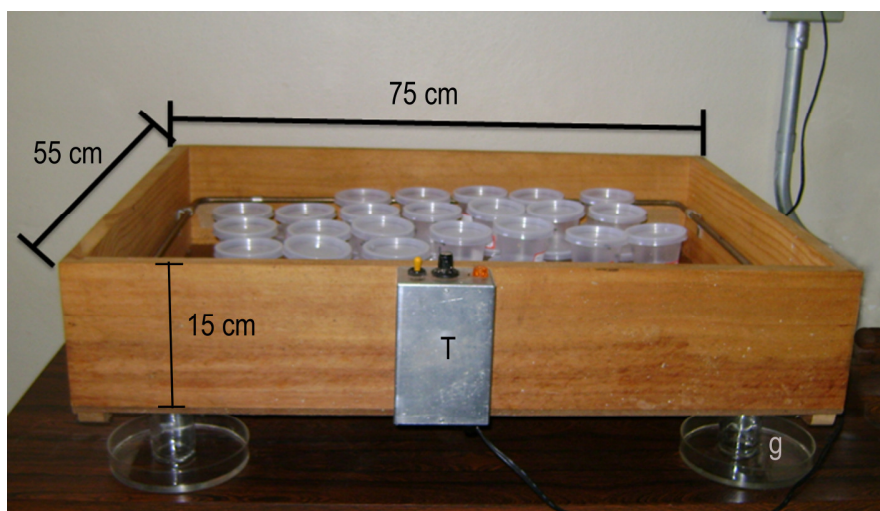


Figura 1: Dimensões da incubadora de madeira onde foram mantidas as fêmeas de *Polybia paulista* estudadas no laboratório. (T) termostato, (g) pés mergulhados em glicerina.

Indivíduos coletados para estimar a idade relativa

Toda a população de outra colônia madura foi coletada durante a noite, posteriormente a idade relativa dos indivíduos foi estimada usando o método proposto por Noll (1995), baseado no desgaste alar ocasionado com a permanência dentro do ninho realizando diferentes tarefas, os quatro intervalos de idade definidos são descritos na figura 2. Não foi possível realizar reintroduções de indivíduos seguindo o método proposto por Jeanne *et al.* (1992) devido à presença de reconhecimento de companheiras de ninho (Garcia Z, prep. publicação).

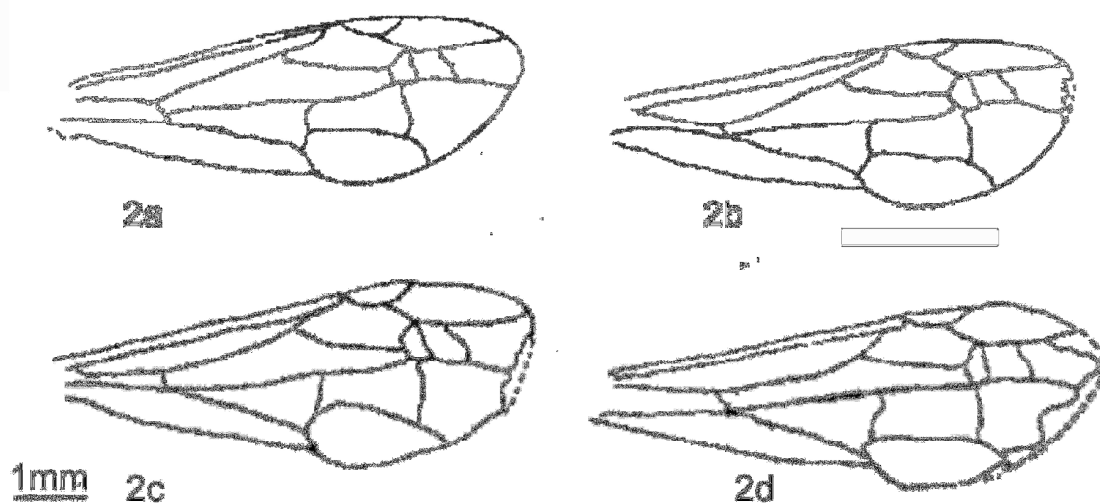


Figura 2: Padrão de desgaste das asas utilizado para estimar a idade relativa das vespas coletadas do ninho por comparação: 2a. 1 – 2 dias de idade, 2b. 3 - 4 dias de idade, 2c. 5-7 dias de idade, 2d. mais de 9 dias de idade. Modificado de Noll (1995)

Seções histológicas das glândulas

A fim de descrever as mudanças glandulares tanto para os indivíduos reintroduzidos nas colônias como para os indivíduos mantidos em ambiente controlado, foram realizadas seções histológicas da glândula mandibular e da glândula salivar para uma amostra de três indivíduos por idade a fim de comparar qualitativamente e quantitativamente as células glandulares.

Devido aos problemas surgidos com a dissecação das glândulas, foi necessário desenvolver um método para fazer as seções histológicas do corpo da vespa inteira. Usando o método de tentativa e erro, combinaram-se o método padrão para os cortes com parafina em histologia em geral (Hayat 1993, Glick 1951) e algumas propostas especiais para insetos (Barbosa 1945, Billen com. pessoal). Realizaram-se várias tentativas manipulando o método de fixar, a concentração e o tempo em KOH (solução que amolece a cutícula), o tempo de

desidratação e a integridade das vespas para encontrar o melhor método para se fazer as seções histológicas da glândula mandibular e da glândula salivar. Os cortes foram realizados com inclusão em parafina e coloração Hematoxilina–Eosina.

A Hematoxilina tem atração por substâncias básicas componentes dos tecidos, como as proteínas, ricas em radicais aminas, como os núcleos e o retículo endoplasmático rugoso; enquanto a Eosina, sendo acidófila, apresenta coloração predominante pelo citoplasma, fibras de colágeno e outras estruturas compostas de substâncias com caráter ácido. É assim que nas células coradas os núcleos aparecem na cor roxa obscura e o citoplasma em rosa (Hayat 1993). Não foi possível usar os métodos propostos por Britto e Caetano (2005) usado para glândulas dissecadas, já que aqui as seções histológicas incluem diferentes tecidos, além do glandular o que pode corromper a visualização. O protocolo completo é apresentado no apêndice A.

Medições e análises estatísticas

Para as vespas mantidas em cativeiro estimou-se o peso corporal e o peso seco do mesosoma das vespas um dia depois de emergidas e o peso corporal e o peso seco do mesosoma no momento da coleta, com a finalidade de descrever se há mudanças morfológicas relacionadas com a idade (Snodgrass, 1935). Para as vespas coletada desde o ninho tomou-se o peso corporal e o peso seco do mesosoma no momento da coleta. As medições foram tomadas em balança de precisão Shimadzu AY220 com erro de 0,0001 gramas. O peso seco do mesosoma foi tomado depois de deixar as vespas em estufa a 60°C durante cinco dias.

Análises de variação do peso corporal e do peso seco do mesosoma revelam se há mudanças morfológicas significativas com a idade. Os residuais da relação peso corporal a peso seco do mesosoma foram empregados para corrigir o efeito do tamanho nas comparações entre indivíduos obtendo assim um tamanho proporcional do mesosoma.

Por outro lado, as áreas de quatro células secretoras da glândula salivar e de quatro unidades secretoras da glândula mandibular foram tomadas em cada indivíduo usando microscópio calibrado usando o software Leica 500. Esta medida pode refletir o nível de atividade glandular em cada idade (Hassanein 1952).

Compararam-se os indivíduos de diferentes idades mantidos em cativeiro e os indivíduos de diferentes idades coletados desde o ninho. Foram utilizadas análises de variância e análises de regressão entre a idade e cada uma das variáveis: peso corporal, peso seco do mesosoma, áreas das unidades secretoras da glândula salivar e áreas das unidades secretoras da glândula mandibular. Utilizou-se o teste de Kolmogorov–Smirnov para verificar a normalidade dos dados, e o teste de Levene para a homogeneidade de variância (Díaz 2002). Uma vez que os dados cumpriram os supostos estatísticos de normalidade e homogeneidade de variância foi possível realizar análises paramétricas. Realizaram-se análises de variância (ANOVA) para comparar os dados das diferentes idades dentro de cada grupo de indivíduos e análises de regressões paramétricas (Pearson) para avaliar se existe relação das mudanças encontradas com a idade (Good & Hardin 2003).

RESULTADOS

Análises do peso corporal e peso seco do mesosoma

As vespas emergidas em cativeiro foram obtidas a partir da coleta das pupas de um ninho de uma colônia madura de *Polybia paulista*. Este tinha um diâmetro de 25 cm e sete favos com pupas, larvas e ovos. As células dos sete favos estavam organizadas do mais basal ao mais apical da seguinte forma:

1. 90% Pupas maduras (cor escura), 10 % pupas jovens (cor clara)
2. 80% pupas maduras, 15% pupas jovens, 5% vazio
3. 60% pupas maduras, 30 pupas jovens, 10 larvas

4. 50% pupas maduras, 30 pupas jovens, 10 larvas
5. 10% pupas maduras, 70% pupas jovens, 10% larvas, 10 vazio ou com ovos
6. 20% pupas jovens, 30 % larvas, 50% ovos.
7. 50% ovos, 50% alimento (substância similar a mel).

A exceção do favo sete, todos os favos foram mantidos em laboratório, em temperatura média de 28°C, chegando a ter temperatura máxima e mínima de 31°C e 26°C respectivamente. Todas as pupas maduras emergiram, e inclusive algumas larvas formaram casulos. Embora no quinto dia alguns favos tivessem sido afetados por fungos devido ao aumento de umidade, quase a todas as pupas emergiram. No nono dia os favos foram descartados já que não apresentaram mais adultos. O número de adultos emergidos reduziu a cada dia, emergindo primeiro as pupas maduras dos favos mais internos. O peso dos adultos emergidos em cada dia apresentou diferenças significativas, porém essas diferenças não mostram nenhum padrão relacionado com a montagem ou o dia da emergência dos adultos avaliados (Fig. 3).

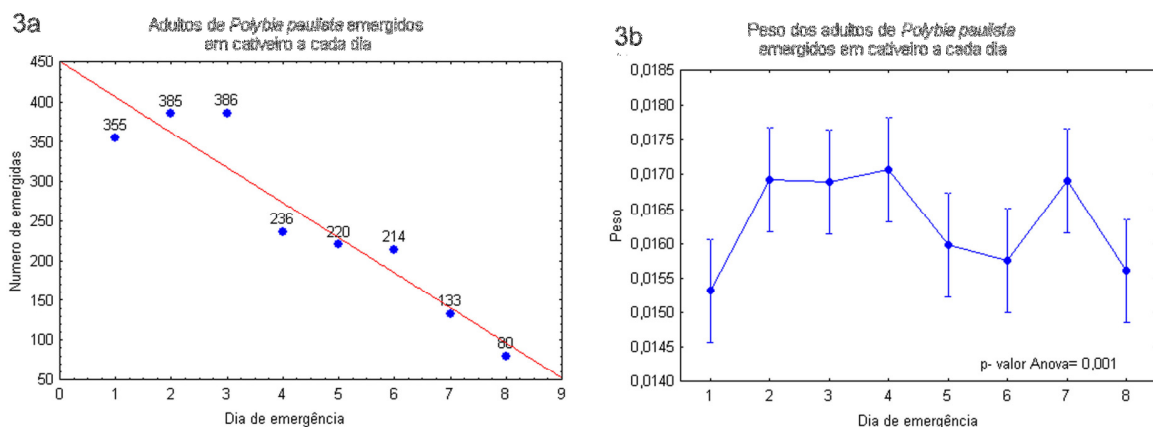


Figura 3: Adultos de *Polybia paulista* emergidos em cativeiro. 3a) Número total de adultos emergidos; 3b) média e amplitude da variação do peso dos adultos emergidos.

Os indivíduos se desenvolverem em cativeiro até por dez dias. Diariamente o peso corporal e o peso seco do mesosoma foram medidos em amostras de quinze indivíduos. Somente o peso corporal foi significativamente diferente nas análises de variância entre as diferentes idades no cativeiro. Porém, nas análises de regressão tanto do peso corporal como do peso seco do mesosoma mostraram relações altamente significativas com a idade (Tabela 2, Fig. 4). Aparentemente há um aumento do peso corporal com a idade, enquanto que há uma diminuição do peso seco do mesosoma. Esses resultados sugerem que em cativeiro, quando estão restritas as atividades sociais, a massa corporal aumenta e a massa do mesosoma diminui.

Por outro lado, a relação entre o peso corporal e o peso seco do mesosoma das vespas cativas não foi significativa (Pearson = 0,237), pelo qual não foi possível observar a mudança proporcional no mesosoma, a qual devia obter-se com os residuais da regressão, caso esta tivesse sido significativa (Fig.5).

Tabela 2: Resultados das análises das mudanças corporais das vespas *Polybia paulista* emergidas em cativeiro e coletadas desde o ninho.

	Comparação	Supostos estatísticos		ANOVA p	Regressão: Pearson			
		K-S*	Levene**		p	r	R ²	Tendência
Vespas emergidas em cativeiro	Idade Vs. peso	>0,2	0,4435	0,0000	0,0543	0,1692	0,0210	Positiva
	Idade Vs. peso seco mesosoma	>0,2	0,0604	0,1698	0,0075	0,3933	0,1350	Negativa
Vespas coletadas desde o ninho	Idade Vs. peso	>0,2	0,5361	0,0013	0,0072	0,6618	0,3948	Positiva
	Idade Vs. peso seco mesosoma	>0,2	0,5348	0,0008	0,0057	0,6758	0,4149	Positiva

*K-S: prova de normalidade Kolmogorov- Smirnov.

**Levene: prova de homogeneidade de variância.

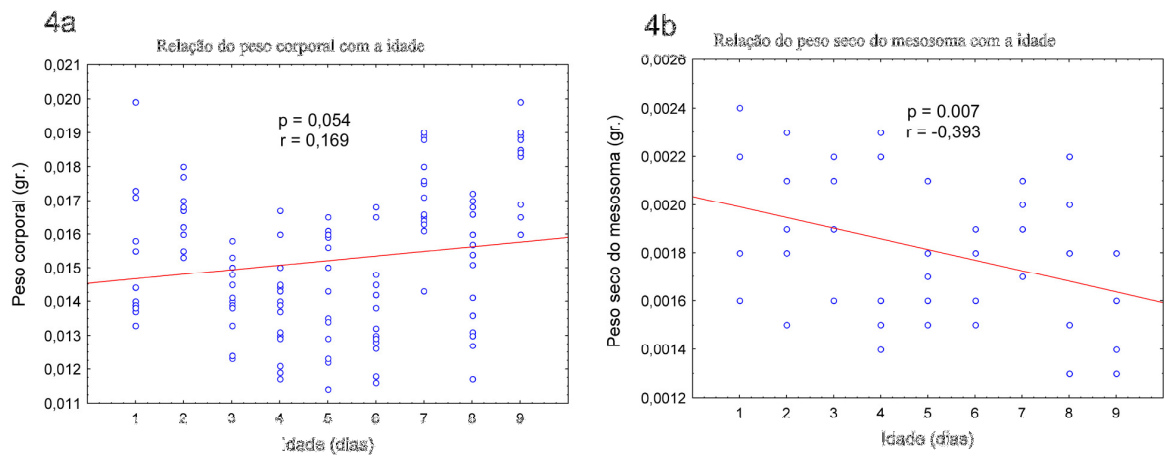


Figura 4: Relação entre peso corporal e idade das vespas em cativeiro de *Polybia paulista*.

4a. Relação do peso corporal com a idade. 4b. Relação do peso seco do mesosoma com a idade. Os valores apresentados correspondem à probabilidade da regressão paramétrica (Pearson).

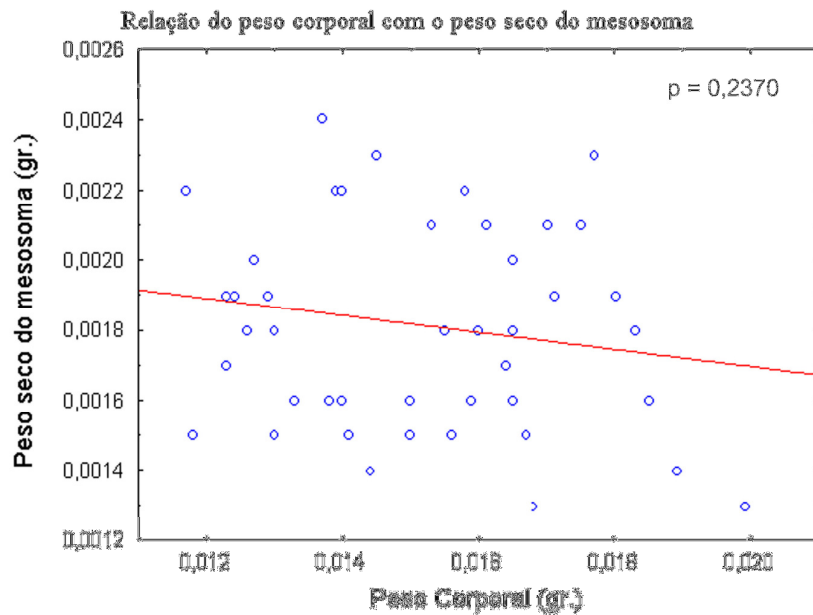


Figura 5: Mudança no peso seco do mesosoma com o peso corporal em cativeiro. Os valores apresentados correspondem à probabilidade da regressão paramétrica (Pearson).

A população adulta de outra colônia madura foi coletada, e separada em quatro intervalos de idade estimados com o desgaste das asas. Esse ninho tinha um diâmetro de 20 cm, constituído de sete favos, com 172 casulos de pupa em vários, larvas de diferentes instares e ovos. Supõe-se que essas vespas tiveram um desenvolvimento normal das atividades sociais até a idade da coleta.

O peso corporal assim como o peso seco do mesosoma das vespas coletadas do ninho mostrou mudanças significativas com o intervalo de idade estimado, em ambos os casos houve uma relação significativamente positiva, contrario as vespas em cativeiro. Aqui as vespas apresentaram um maior peso corporal e um maior peso seco do mesosoma nas idades mais avançadas (Tabela 2, Fig. 6).

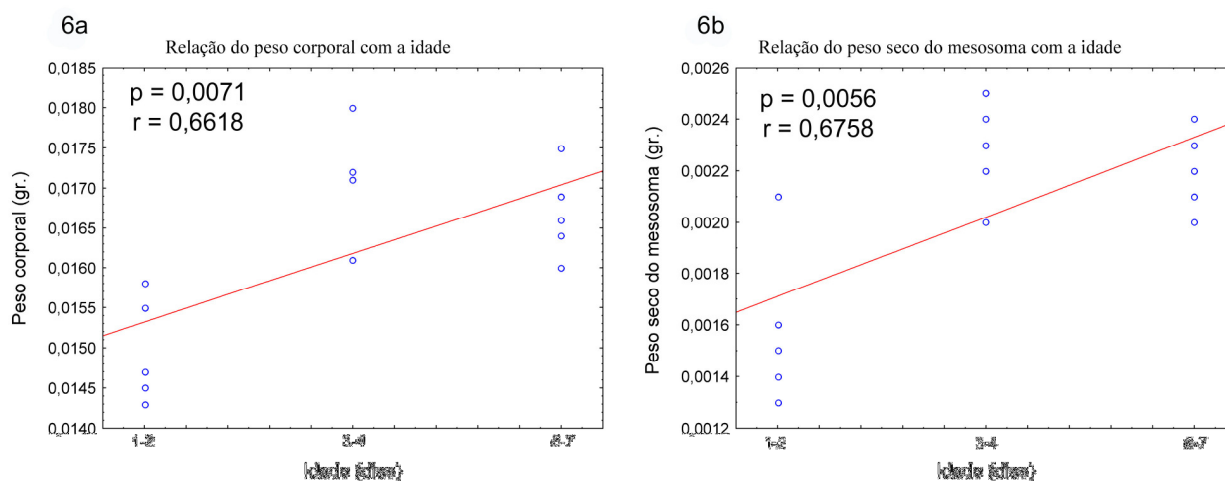


Figura 6: Mudanças no peso corporal com a idade das vespas de *Polybia paulista* coletadas do ninho: 6a. Relação do peso corporal com a idade. 6b. Relação do peso seco do mesosoma com a idade. Os valores apresentados correspondem à probabilidade da regressão paramétrica (Pearson).

A fim de obter os residuais da regressão, a relação entre o peso corporal e o peso seco foi avaliada e neste caso sim foi significativa (Pearson = 0,0005, $r = 0,784$, $r^2 = 0,615$). Uma relação entre esses residuais com o tamanho dos indivíduos (peso corporal) permitiu analisar

se existem mudanças proporcionais no mesosoma em cada idade dos indivíduos. Não se encontrou mudanças proporcionais no mesosoma com a idade (Pearson = 0,3638), o que sugere que o aumento da massa do mesosoma com a idade é dependente do tamanho.

Análises da glândula salivar e da glândula mandibular

A glândula salivar em *Polybia paulista* estende-se desde a região anterior do mesosoma, à altura do pronoto, e prolonga-se ventralmente quase até a mesopleura (Fig. 7b). Cada célula constitui uma unidade secretora, com seu próprio ducto para liberar secreção, sendo que vários ductos conectam-se a um único ducto que se abre na faringe. Nas seções histológicas essa glândula apresentou a cor roxa nos núcleos, rosa no citoplasma e algumas regiões intracelulares sem cor que foram interpretadas como vesículas de secreção. As células dessa glândula combinam com a descrição das células glandulares tipo III proposta por Noirot e Quenedey (1974), sendo nesse caso uma glândula unicelular.

A glândula mandibular encontra-se na base da mandíbula, ocupando uma pequena porção da região da gena. As unidades secretoras são muito pequenas e conectam-se ao ducto da glândula formando agrupamentos em forma de racemos. Esse ducto abre-se na base da articulação da mandíbula (Fig. 7a). Em nenhuma das seções realizadas foram visualizadas vesículas de secreção, e em geral as unidades secretoras adquiriram uma cor roxa granulada. Aparentemente, cada unidade secretora está formada por numerosas células diminutas cujos núcleos foram corados pela hematoxilina (Fig. 7b). Esse resultado sugere várias semelhanças com a estrutura da glândula mandibular em abelhas (Cruz-Landim & Abdalla 2002), e combinam com a descrição das células glandulares tipo III feita por Noirot e Quenedey (1974).

A comparação qualitativa das células da glândula salivar em indivíduos de diferentes idades mostrou mudanças diferentes nos indivíduos em cativeiro e nos indivíduos coletados no ninho natural. As células secretoras dos indivíduos mais novos tanto em cativeiro como

coletados do ninho são similares em tamanho e na presença de vesículas de secreção. Porém, em indivíduos emergidos e criados em cativeiro, as células secretoras diminuíram seu tamanho com o aumento da idade (Fig. 8a-c), enquanto que nos indivíduos coletados no ninho as células aumentaram (Fig. 8d-f). Outra diferença importante foi a presença e incremento de vesículas secretoras nos indivíduos coletados no ninho, enquanto que nos indivíduos em cativeiro somente foram visíveis até o terceiro dia de idade.

As unidades secretoras dos indivíduos mais novos, por sua vez, tanto em cativeiro como coletados do ninho foram similares em tamanho, e de novo observou-se aparente diminuição do tamanho conforme o aumento da idade em os indivíduos em cativeiro e aumento nos indivíduos coletados desde o ninho (Fig. 9).

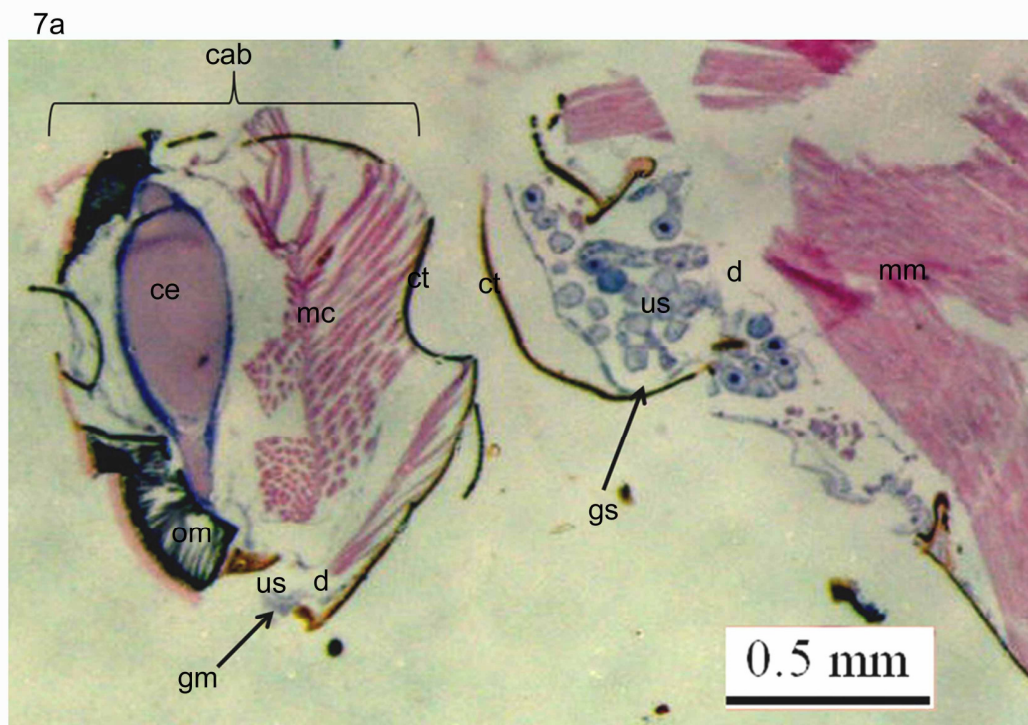


Figura 7: Localização das glândulas mandibulares e salivares na vespa *Polybia paulista*: 7a. visão geral, 7b. Detalhe da glândula salivar, 7c. Detalhe da glândula mandibular. cab: cabeça, ce: cérebro, mc: musculatura da cabeça, om: omatídios, mm: musculatura do mesosoma, ct: cutícula cxp: coxa posterior, gs: glândula salivar, gm: glândula mandibular, d: ducto da glândula, us: unidades secretoras..

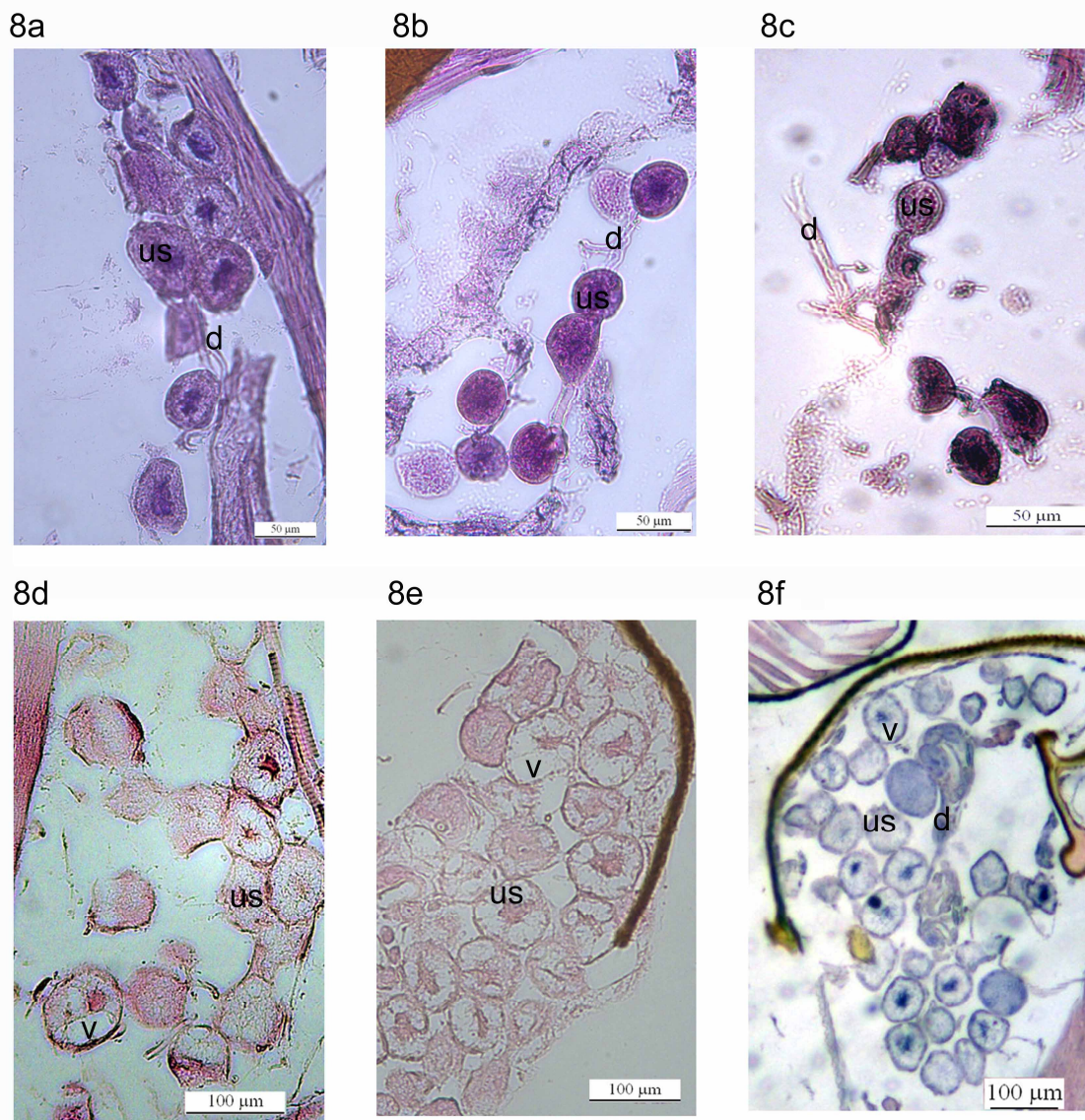
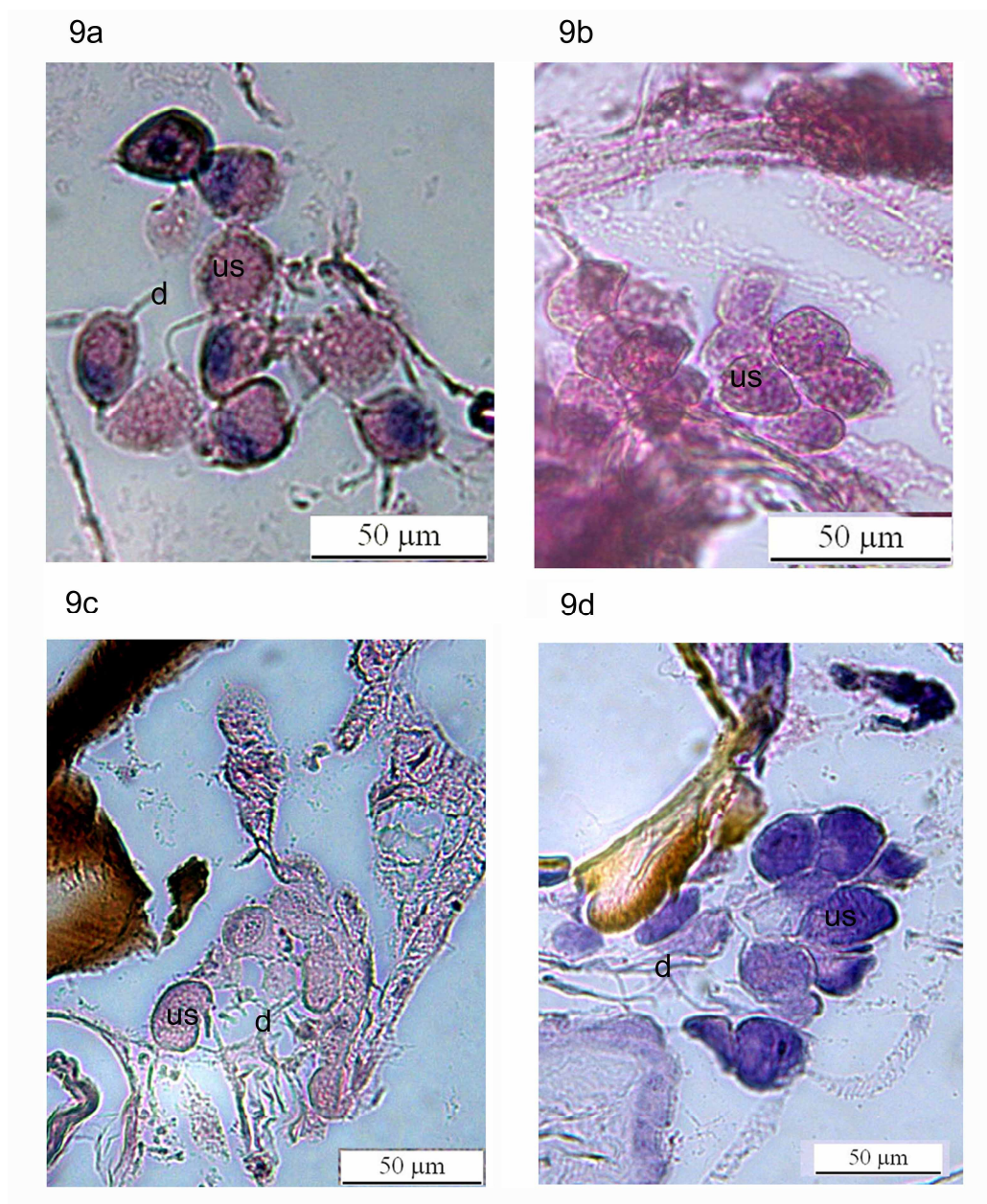


Figura 8: Imagens da glândula salivar em indivíduos de diferentes idades de *Polybia paulista*: Indivíduos do cativeiro com: 8a. 3 dias de idade, 8b. 5 dias de idade, 8c. 9 dias de idade. Indivíduos coletados desde o ninho com: 8d. 3 - 4 dias de idade, 8e. 5-7 dias de idade, 8f. Mais de 9 dias de idade. us: unidades secretoras, v: vesículas de secreção, d: ducto da glândula.



*Figura 9: Imagens da glândula mandibular em indivíduos de diferentes idades de **Polybia paulista**: Indivíduos mantidos em cativeiro com: 9a. 5 dias de idade, 9b. 9 dias de idade. Indivíduos coletados desde o ninho com: 9c. 5-7 dias de idade, 9f. Mais de 9 dias de idade. us: unidades secretoras, v: vesícula de secreção, d: ducto da glândula. us: unidades secretoras, d: ducto da glândula..*

Nas vespas mantidas em cativeiro, as áreas das células secretoras da glândula salivar, assim como das unidades secretoras da glândula mandibular mostraram diferenças

significativas conforme o aumento da idade. A análise de regressão mostra que há uma redução significativa das áreas das células glandulares conforme a idade em ambos os casos (Tabela 3, Fig. 10a-10b). Tais resultados sugerem que a secreção glandular seria menor nas vespas de idades mais avançadas.

Nas vespas coletadas no ninho cuja idade foi estimada pelo desgaste das asas, as áreas das células secretoras da glândula salivar, assim como das unidades secretoras da glândula mandibular, mostraram diferenças significativas conforme a idade nos indivíduos. As análises de regressão mostraram um aumento significativo das áreas de acordo com a idade em ambos os casos (Tabela 3, Fig. 10c-10d), encontrando assim uma tendência contrária ao encontrado nas vespas em cativeiro. Isto significaria um aumento da área das células secretoras de ambas as glândulas nas vespas com maior idade, o que pode ser interpretado como uma maior secreção das glândulas nestes indivíduos. É possível que exista um forte componente social influenciando a ativação das glândulas salivar e mandibular em idades mais avançadas. Estes resultados são diferentes daqueles reportados para *Apis mellifera* (Johnson 2005), e não existem até agora registros nesse sentido para as vespas sociais neotropicais da tribo Epiponini.

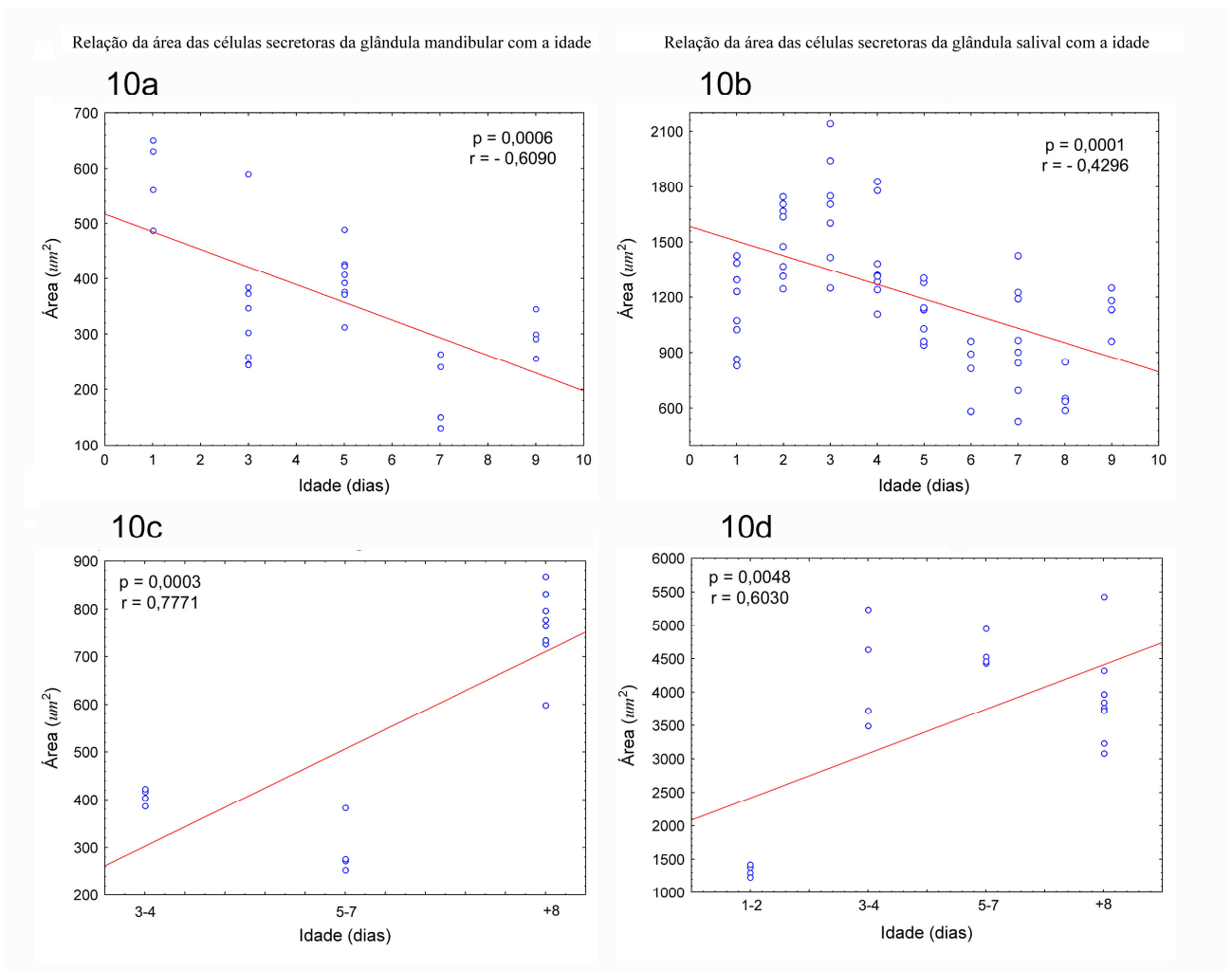


Figura 10: Mudanças na área das unidades secretoras da glândula mandibular e a glândula salivar conforme a idade em *Polybia paulista*. 10a. Área das células secretoras da glândula mandibular das vespas emergidas em cativeiro, 10b. Área das células secretoras da glândula salivar das vespas emergidas em cativeiro, 10c. Área das células secretoras da glândula mandibular das vespas coletadas no ninho, 10d. Área das células secretoras da glândula salivar das vespas coletadas no ninho. Apresentam-se os valores de probabilidade da regressão paramétrica (Pearson).

Tabela 3: Resultados das análises das mudanças na área das unidades secretoras da glândula mandibular e a glândula salivar das vespas *Polybia paulista* emergidas em cativeiro e coletadas desde o ninho.

	Comparação	Supostos estatísticos		ANOVA	Regressão: Pearson			
		K-S*	Levene**	p	p	r	R ²	Tendência
Vespas emergidas em cativeiro	Idade Vs. Área G mandibular	>0,2	0,3137	0,0000	0,0006	0,6090	0,3467	negativa
	Idade Vs. Área G Salivar	>0,2	0,0737	0,0000	0,0001	0,4926	0,2296	negativa
Vespas coletadas no ninho	Idade Vs. Área G mandibular	>0,2	0,2677	0,0000	0,0004	0,7771	0,5755	positiva
	Idade Vs. Área G Salivar	>0,2	0,0904	0,0000	0,0048	0,6030	0,3290	positiva

*K-S: prova de normalidade Kolmogorov- Smirnov

**Levene: prova de homogeneidade de variância.

DISCUSSÃO

O peso corporal e peso seco do mesosoma

Nas fêmeas de *Polybia paulista* mantidas em cativeiro observou-se um aumento do peso corporal e diminuição do peso seco do mesosoma conforme o aumento da idade, em contraste com as vespas coletadas diretamente do ninho, onde observou-se aumento no peso corporal e no peso seco do mesosoma conforme aumento da idade. Isso coincide com as observações de Harrison (1986) e Roberts e Elekonich (2005) em *Apis mellifera*, onde indivíduos entre 14 e 21 dias de idade perderam aproximadamente 40% de massa corporal, o que é atribuído à eficaz metabolização de gordura corporal durante os primeiros dias depois da emergência, e sugerem que essa mudança no peso corporal da abelha favoreceria o vôo, e em consequência permitiria iniciar o trabalho de forrageio. Adicionalmente, Roberts e Elekonich (2005) documentam para a mesma espécie aumento de 15 % da taxa metabólica nos músculos

usados no vôo ao iniciar o forrageio, ou seja, entre os 14 e 21 dias de idade. Porém, essa mudança no nível fisiológico não parece estar associada a mudanças na massa muscular usada para o vôo. Esses autores sugerem que as mudanças no peso corporal de *Apis mellifera* são consequência da diminuição de gordura corporal e não do incremento da massa muscular.

Por outro lado, em *Polybia paulista* os indivíduos desenvolvidos no ambiente social têm um aumento da massa corporal e da massa do mesosoma com a idade, contrário ao modelo *A. mellifera*, aplicado a todos os insetos sociais. Nestas vespas, o aumento da massa corporal e da massa do mesosoma detectado nos indivíduos coletados no ninho coincidiu com o aumento da área das unidades secretoras glandulares, da mesma forma que a diminuição da massa corporal nas vespas em cativeiro coincidiu com a diminuição da área das unidades secretoras das glândulas analisadas. Devido ao grande tamanho da glândula salivar das vespas (quase um terço da cavidade do mesosoma), é possível que as mudanças no peso corporal e no peso seco do mesosoma das vespas coletadas no ninho estejam refletindo as mudanças no nível glandular. Por sua parte, o aumento do peso corporal associado à diminuição do peso seco do mesosoma ocorrido nas vespas em cativeiro sugere que haveria maior acúmulo de gordura e atrofia dos músculos do mesosoma, consequência do menor gasto de energia e a incapacidade das vespas voarem.

As diferentes tendências nas mudanças observadas no peso do mesosoma nas vespas em cativeiro e nas vespas coletadas do ninho sugerem que a interação dentro da colônia influencia de algum modo o metabolismo das vespas; contudo, pela aproximação usada neste trabalho, não é possível afirmar se a gordura corporal ou a massa muscular em *Polybia paulista* sofre alguma modificação metabólica similar às observadas em *A. mellifera*, pois são necessárias análises ao nível fisiológico para realizar tal comparação.

A glândula salivar e a glândula mandibular

Tanto nas vespas em cativeiro como nas vespas coletadas no ninho houve mudanças na área das unidades secretoras das glândulas salivar e mandibular, as quais foram significativamente relacionadas com o aumento da idade. Este resultado contrasta com análises das glândulas hipofaríngeas de *Polistes versicolor*, onde se observou grande variação do diâmetro glandular entre indivíduos que não foi relacionada à idade dos mesmos (Britto & Caetano, 2005).

De acordo com Hassanein (1952) o incremento ou diminuição do tamanho das unidades secretoras glandulares pode ser um indicador de atividade glandular. Em *Apis mellifera*, observou-se mudanças importantes das glândulas hipofaríngeas, estas apresentam menor tamanho em operárias recém-emergidas, havendo um incremento quando são ativadas em meia-idade, quando as abelhas atuam como operárias nutridoras (da Costa 1999). A área das unidades secretoras das glândulas em *Polybia paulista* sinaliza um aumento da atividade glandular nas vespas desenvolvidas em ambiente social e sinaliza uma diminuição nas vespas desenvolvidas em cativeiro, o que sugere que a interação social possivelmente seja um fator importante no desenvolvimento dessas glândulas.

Neste estudo, não foram observados sinais de hierarquia nem de comportamento social, e os indivíduos sobreviveram até dez dias. Em condições normais, quando os indivíduos podem se desenvolver dentro do complexo ambiente químico da colônia, eles chegam a viver até trinta dias. Robinson *et al.* (1989) mostrou que em *Apis mellifera* a aplicação do hormônio juvenil nas operárias acelera o desenvolvimento comportamental e ativação diferencial das glândulas. Adicionalmente, O'Donnell e Jeanne (1993) mostraram que o tratamento com o hormônio juvenil acelera a transição das funções e influencia a longevidade das vespas *Polybia occidentalis*. As vespas tratadas com doses menores de

hormônio juvenil durante o cativeiro sobrevivem mais de 15 dias, enquanto que sem o tratamento elas sobrevivem apenas uns poucos dias.

Em estudos anteriores utilizados para padronizar a metodologia utilizada em cativeiro, foram isolados grupos de quinze, vinte e cinquenta vespas, obtendo sobrevivências de até dezessete dias. Porém, não era possível garantir a privação do comportamento social já que foram observadas a formação de hierarquias e alguns sinais de comportamento social no grupo. É possível que a diminuição da atividade glandular observada nas vespas analisadas em cativeiro, conexo a sua baixa sobrevivência, esteja associada à supressão da fonte ou disparador da produção de hormônio juvenil. Embora, seja difícil distinguir a contribuição do isolamento social e o estresse do cativeiro na diminuição da atividade glandular em cativeiro, pode-se sugerir que a interação social e a convivência dentro do ambiente do ninho sejam fatores determinantes no desenvolvimento dos adultos de *P. paulista* e em consequência dentro do polietismo etário da colônia.

Por outro lado, apesar das diferenças observadas com *Polistes versicolor*, testes com hormônio juvenil sugerem um mecanismo de controle da divisão de trabalho dentro da colônia comum entre Polistini e Epiponini. Assim como O'Donnell e Jeanne (1993) em *P. occidentalis*, Giray *et al.* (2005) observaram em *Polistes canadensis* que o hormônio juvenil acelera a transição de funções dentro do polietismo etário e a maturação de ovos das rainhas. Os dados obtidos em *Polybia paulista* sugerem que o hormônio juvenil teria uma função adicional nas espécies altamente sociais de Vespidae, a qual seria a ativação diferencial das glândulas de acordo com a idade, apoiando assim a hipótese proposta por Giray *et al.* (2005): a evolução do hormônio juvenil desde uma função reprodutiva e comportamental ancestral presente nas espécies solitárias, com uma progressiva divisão de funções na medida em que a sociedade se torna mais complexa. Porém, é necessário detalhar melhor a função do hormônio juvenil nos Epiponini.

As mudanças corporais e glandulares descritas para *Polybia paulista* sugerem que o relacionamento social influencia diretamente o polietismo etário das operárias. Nessas vespas, mudanças corporais e glandulares observadas foram relacionadas com idade, sendo provável que a interação social e o uso das estruturas corporais (asas e mesosoma) e glandulares nas diferentes tarefas dentro da colônia estejam influenciando o direcionamento de tais mudanças. Como consequência, fatores que atuam sobre a demografia da colônia, como a fase de desenvolvimento ou a saúde da colônia, podem ser determinantes na regulação de castas etárias. É possível que o mecanismo que favorece o polietismo etário em adultos esteja relacionado aos níveis de hormônio juvenil. Pesquisas futuras poderão tentar encontrar evidências da função do hormônio juvenil na regulação da atividade glandular em Polistini e Epiponini para avaliar tais hipóteses.

CONCLUSÕES

Quando fêmeas de *Polybia paulista* foram mantidas em cativeiro, houve aumento de massa corporal, diminuição da massa do mesosoma e da secreção das glândulas salivar e mandibular, em relação ao aumento da idade das vespas. Enquanto isso, em vespas com desenvolvimento social normal, observou-se aumento na massa corporal, na massa do mesosoma e na secreção das glândulas salivar e mandibular conforme o aumento da idade das vespas.

Os resultados sugerem que o mecanismo que regula o polietismo etário em *Polybia paulista* está relacionado ao ambiente no qual os adultos se desenvolvem, sendo a interação entre os indivíduos da colônia um requisito indispensável para que aconteçam as mudanças associadas ao polietismo etário. Há boas evidências indiretas de que *Polybia paulista* possa utilizar o hormônio juvenil como mecanismo de regulação da transição de tarefas dentro da colônia de forma similar à descrita para *Polybia occidentalis* e *Polistes canadensis*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdalla, F. C., Cruz-Landim, C. 2001. Dufour glands in the hymenopterans (Apidae, Formicidae, Vespidae): A review. *Rev. Brasil. Biol.* 61(1): 95-106
- Beshers, S. N., Fewell, J. H. 2001. Models of division of labour in social insects. *Annu. Rev. Entomol.* 46, 413 –440.
- Barbosa, P. 1945. Manual of basic techniques in insect histology. Palmer journal register. Amherst, Massachusetts.
- Britto, F. B., Caetano, F. H., Silva de Moraes, R. M. 2004. Comparative analysis of morphological, structural and morphometric patterns of *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) hypopharyngeal glands. *Neotrop. Entomol.* 33: 321-326.
- Britto, F. B., Caetano F. H. 2005. Histochemical characterization and secretory activity of the hypopharyngeal glands in the primitive social wasp *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera:Vespidae). *Sociobiology* 46 (3), 637–646
- Britto, F. B., Caetano, F. H. 2006. Morphological features and occurrence of degenerative characteristics in the hypopharyngeal glands of the paper wasp *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae). *Micron* 37 :742–747
- Britto, F. B., Caetano, F. H. 2008. Ultrastructural features of the hypopharyngeal glands in the social wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae). *Insect Sci.* 15, 277-284
- Cruz-Landim, C., Abdalla, F. C. (eds). 2002. Glândulas exócrinas das abelhas. Funpec editora. Ribeirão Preto-SP, Brasil.
- Da costa, C. R. 2002. Glândulas hipofaríngeas. Em: Cruz-Landim C, Abdalla F C (eds). Glândulas exócrinas das abelhas. Funpec editora. Ribeirão Preto-SP, Brasil. Pg. 91-110.

- Díaz, L. G. 2002. Estadística Multivariada: Inferencia y métodos. Universidad Nacional de Colombia.
- Downing, H. A. 1991. The function and evolution of exocrine glands. Em: Ross K & Matthews R (eds). Social Biology of wasps. Cornell University press. Ithaca and London. 678 pp
- Fluri, P., Lusher, M., Wille, H., Greig, L. 1982. Changes in weight of the pharyngeal gland and haemolymph titres of juvenile hormone, protein and vitellogenin in worker honey bee. J. Insect physiol. 23: 61 –68
- Giray, T., Robinson, G. E. 1996. Common Endocrine And genetic Mechanisms of behavioral development in male and worker honey bees and the evolution of division of labor. P. Am. Philos. Soc. 93 (21): 11718-11722.
- Giray, T., Giovanetti, M., West-Eberhard, M. J. 2005. Juvenile Hormone, Reproduction, and Worker Behavior in the Neotropical Social Wasp *Polistes canadensis*. P. Natl. Acad. Sci. USA. 102(9): 3330-3335
- Glick, D. 1951. Techniques of histo and cytochemistry. Second edition. Interscience publishers. New York.
- Good, P. I., Hardin, J. M. 2003. Common errors in statistics, Part II: Hypothesis testing and estimation. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.
- Hayat, M. 1993. Stains and cytochemical methods. Plenum Press. New York.
- Harrison, J. M. 1986. Caste-specific changes in honeybee flight capacity. Physiol. Zool. 59, 175 – 187
- Hassanein, M. H. 1952. The effects of infection with *Nosema apis* on the pharyngeal salivary glands of the worker honey bee. Proc. R. ent. Soc. Lond. 27A: 22-27.
- Jeanne, R. L. 1991. Polyethism. In Ross K & Matthews R (eds). Social Biology of wasps. Cornell University press. Ithaca and London. 678 pp

- Jeanne, R. L., Williams, N. M., Yandell B. 1992. Age Polyethism and Defense in Tropical Social Wasp (Hymenoptera: Vespidae). *J. Insect Behav.* 5(2): 211-227
- Jeanson, R., Fewell, J. H., Gorelick, R., Bertram, S. M. 2007. Emergence of increased division of labor as a function of group size. *Behav Ecol Sociobiol* (2007) 62:289–298
- Johnson, B. R. 2003. Organization of work in the honeybee: a compromise between division of labour and behavioural flexibility. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 147-152.
- Johnson, B. R. 2005. Limited flexibility in the temporal caste system of the honey bee. *Behav Ecol Sociobiol* 58: 219–226
- Karsai, I., Wenzel, J. 2000. Organization and Regulation of Nest Construction Behavior in Metapolybia Wasps. *Journal of Insect Behavior*, 13(1): 111-140.
- Miura, T. 2005. Developmental regulation of caste-specific characters in social-insect Polyphenism. *Evol. Dev.* 7 (2): 122–129.
- Noirot, C., Quennedey, A. 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Annu. Rev. Entomol.* 19: 61-80
- Noll, F. B. 1995. Diferenciação inter-castas e sua variação conforme o ciclo colonial em algumas espécies de *Polybia* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). M. dissertation, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- Noll, F. B., Zucchi, R. 2000. Increasing caste differences related to life cycle progression in some neotropical swarm-founding polygynic polistine wasps (Hymenoptera Vespidae Epiponini). *Ethol. Ecol. Evol.* 12: 43–65.
- Noll, F. B., Wenzel, J. 2008. Caste in the swarming wasps: ‘queenless’ societies in highly social insects. *Biol. J. Linn. Soc.* 93: 509–522
- O’Donnell, S. 2001. Worker Age, Ovary Development, and Temporal Polyethism in the Swarm-Founding Wasp *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior*, 14 (2): 201-213

- O'Donnell, S., Jeanne, R. L. 1990. Forager specialization and the control of the nest repair in *Polybia occidentalis* Olivier (Hymenoptera: vespidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27:359-364.
- O'Donnell, S., Jeanne, R. 1993. Methoprene accelerates age polyethism in workers of a social wasp (*Polybia occidentalis*). *Physiol. Entomol.* 18: 189- 194
- Richards, O. W. 1978. *The social wasps of the Americas*. Fletcher & son Ltd. London. 584pp.
- Roberts, S. P., Elekonich, M. 2005. Muscle biochemistry and the ontogeny of flight capacity during behavioral development in the honey bee, *Apis mellifera*. *J. Exp. Biol.* 208: 4193-4198
- Robinson, G. E., Page, R. E., Strambi, C., Strambi A. 1989. Hormonal and genetic control of behavioral integration in honey bee colonies. *Science* 246: 109 -112
- Robinson, G. E. 1992. Regulation of division of labor in insect societies. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 637-655
- Ross, K., Matthews, R. (eds). 1991. *Social Biology of wasps*. Cornell University press. Ithaca and London. 678 pp
- Sarmiento, C. E., Carpenter, J. 2006. Familia Vespidae. p. 539-556. En: Fernández, F.; Sharkey, M. (eds) *Introducción a los Hymenoptera de la región Neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología-U. Nacional de Colombia. Bogotá. 893 p.
- Snodgrass. 1935. *Principles of insect morphology*. McGraw hill. London. 667 pp
- Shearer, D. A., Boch, R. 1965. 2-heptanone in the mandibular gland secretion of the honey-
bee. *Nature.* 206: 530-533.
- Simões, D. 1977. *Etologia e diferenciação de castas em algumas vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae)*. Ph. D. dissertation, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- Spradbery, P. J. 1973. *Wasps: an account of the biology and natural history of social and solitary wasps*. Sidgwick and Jackson biology series. London

STATSOFT, Inc. (2001) STATISTICA (data analysis software system), version 6, www.statsoft.com.

Tsuchida, Koji. 1991. Temporal Behavioral Variation and Division of Labor among Workers in the Primitively Eusocial Wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre. *J. Ethol.* 9 : 129-134

West-Eberhard, M. J. 1969. the social biology of polistinae wasps, *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan.* 140: 1 –10.

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

Wilson, E. O. 1979. The Evolution of Caste Systems in Social Insects. *P. Am. Philos. Soc.* 123 (4): 204-210.

Wilson, E. O., Holldobler E. 2005. Eusociality: Origin and consequences. *PNAS.* 102(38): 13367–13371

APÊNDICE A: Protocolo para realizar as seções histológicas de *Polybia paulista*

1. Fixação em solução Dietrich, onde podem permanecer até um mês sem que os tecidos sofram alterações. Esta solução tem a seguinte composição:
 - i. 30% de álcool 96%
 - ii. 10% de formalina 40%
 - iii. 2% de ácido acético glacial
 - iv. 58% de água destilada
2. Cortar pernas e asas
3. Fazer furos superficiais na cutícula da cabeça, mesosoma e metasoma a fim de favorecer a penetração dos químicos seguintes.
4. Deixar uma hora em KOH 10% em estufa a 40°C
5. Enxaguar com solução de ácido acético 1%
6. Cortar transversalmente o mesosoma e metasoma, e cortar longitudinalmente a cabeça protegendo a região onde se localizam as glândulas, isto com a finalidade de favorecer a inclusão das diferentes soluções.
7. Desidratação colocando em diferentes soluções da série álcool-benzol da seguinte forma:
 - i. Álcool 70% 30 minutos, mas podem ficar até por uma semana,
 - ii. Álcool 70%, 80%, 90%, 95%, 30 minutos em cada uma.
 - iii. Álcool-benzol uma e até vinte e quatro horas em o máximo.
 - iv. Benzol I por trinta minutos
 - v. Benzol II e Benzol III quinze minutos cada.
8. Banhar com parafina duas vezes de quarenta minutos cada e uma terceira vez definitiva colocando cada uma das partes cuidadosamente nos blocos de parafina crus. Nesta forma podem ser guardados indefinidamente

9. Preparação dos blocos de parafina para corte no micrótomo. Usando calor se fixam em blocos de madeira do tamanho justo para o micrótomo utilizado. Em esta forma podem ser guardados indefinidamente.
10. Cortar as seções no micrótomo em 5 ou 7 micrometros, coletando as seções em lâmina com albumina (para favorecer aderência). Devem se guardar em estufa a 37°C mínimo um dia.
11. Desparafinização e hidratação das seções em a serie Xilol –álcool, dexando cinco minutos em cada solução: Xilol II, Xilol I, álcool-xilol, álcool absoluto II, álcool absoluto I, álcool 95%, álcool 90%, álcool 80% e álcool70%.
12. Corar com Hematoxilina – Eosina para visualizar as células e seus componentes. Esta é uma coloração padrão na histologia animal que deixa os núcleos em azul e o citoplasma em diferentes tonalidades de rosa.
13. Desidratação e montagem na serie álcool-xilol deixando cinco minutos em cada solução no seguinte ordem: álcool absoluto I, álcool absoluto II, álcool-xilol, Xilol I e Xilol II. Ao finalizar a série se montam as lâminas colocando três gotas de Entellan® na lamínula e pondo acima a lâmina com a seção sem escorrer o Xilol II. Deve deixar-se na estufa a 37°C mínimo um dia, assim poderá ser guardada indefinidamente.
14. Análises das lâminas usando microscópio ótico padrão, com aumentos de 40 e 100 vezes, seguindo os parâmetros propostas em Britto e Caetano (2005) para determinar tipo de secreção e nível de ativação da glândula.

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](#)