

**DIFERENCIAÇÃO ETOLÓGICA E MORFOFISIOLÓGICA DAS  
CASTAS DE *MISCHOCYTTARUS CERBERUS STYX* RICHARDS,  
1940 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI),  
COM ESPECIAL REFERÊNCIA À DINÂMICA DO  
ESTABELECIMENTO DA HIERARQUIA SOCIAL**

**IRACEMA MONTEIRO DA SILVA**

**Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biociências da Universidade  
Estadual Paulista “Julio de  
Mesquita Filho”, Campus de Rio  
Claro, para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências Biológicas (Área  
de Concentração:Zoologia)**

**Rio Claro  
Estado de São Paulo – Brasil  
Janeiro de 2008**

# **Livros Grátis**

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

Milhares de livros grátis para download.

**DIFERENCIAÇÃO ETOLÓGICA E MORFOFISIOLÓGICA DAS  
CASTAS DE *MISCHOCYTTARUS CERBERUS STYX* RICHARDS,  
1940 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI),  
COM ESPECIAL REFERÊNCIA À DINÂMICA DO  
ESTABELECIMENTO DA HIERARQUIA SOCIAL**

**IRACEMA MONTEIRO DA SILVA**

**Orientadora: Profa. Dra. SULENE NORIKO SHIMA**

**Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biociências da Universidade  
Estadual Paulista “Julio de Mesquita  
Filho”, Campus de Rio Claro, para a  
obtenção do título de Mestre em  
Ciências Biológicas (Área de  
Concentração:Zoologia)**

**Rio Claro  
Estado de São Paulo – Brasil  
Janeiro de 2008**

## **ABAECIMEMOS**

Gostaria de agradecer a todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, especialmente a meus pais e irmãs pela amizade e apoio eterno.

Agradeço também as “meninas” do SESI (Ivania, Márcia, Solange, Nilce, Edilaine e Rosângela), pelas palavras, paciência, conselhos e ouvidos que sempre estiveram a minha disposição. Foi muito bom ter a companhia de vocês neste momento!

Agradeço ainda, ao professor Edilberto Giannotti pelas sugestões e dicas oferecidas. À todo o pessoal do Departamento de Zoologia por tornar este trabalho possível: Prof. Dr Cláudio, Cinara, Cris, Fernando e Jaime, por mais uma vez transformar rabiscos em obra de arte.

De uma forma muito especial, a todos meus super amigos: Vanessa, Ivan, Sunao, Thaís e Guilherme, pela ajuda e pela disponibilidade eterna de vocês. Muito obrigada pelo socorro nas horas mais urgentes!

À Sulene, muito mais que uma referência profissional e amiga, sua confiança foi fundamental para conclusão deste trabalho.

Por fim, ao Leonardo que foi o companheiro de todas as horas, este trabalho também é seu! Não existem palavras que possam expressar meu agradecimento por tudo que você fez.

**ÍNDICE:**

	Página
RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUÇÃO .....	2
CAPÍTULO 1: ESTABELECIMENTO DA HIERARQUIA COLONIAL NAS DIFERENTES FASES DO CICLO BIOLÓGICO DA VESPA EUSSOCIAL PRIMITIVA <i>MISCHOCYTTARUS CERBERUS STYX</i> RICHARDS, 1940 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI).	
Resumo .....	6
Abstract .....	7
Introdução .....	7
Objetivos.....	9
Materiais e Métodos .....	9
Resultados e Discussão .....	11
Referências Bibliográficas .....	34
CAPÍTULO 2: ANÁLISE MORFOFISIOLÓGICA DOS INDIVÍDUOS DE ACORDO COM AS FASES ONTOGENÉTICAS DO DESENVOLVIMENTO COLONIAL DA VESPA EUSSOCIAL PRIMITIVA <i>MISCHOCYTTARUS CERBERUS STYX</i> RICHARDS, 1940 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI) E ASPECTOS NUTRICIONAIS RELACIONADOS.	
Resumo .....	39
Abstract .....	40
Introdução .....	40
Objetivos .....	43
Materiais e Métodos .....	44
Resultados e Discussão .....	48
Referências Bibliográficas .....	75
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	84
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	87

## RESUMO

As vespas são um excelente modelo para se tentar compreender a evolução do comportamento social nos Hymenoptera. A biologia e a organização social das vespas eussociais primitivas, em especial o gênero *Mischocyttarus*, são pouco conhecidas, apesar da grande diversidade de espécies desse gênero nos trópicos. Com o objetivo de identificar os mecanismos envolvidos na regulação social de *Mischocyttarus cerberus styx*, foram coletadas 6 colônias com histórico comportamental das fêmeas conhecidas, para a análise da morfofisiologia dos indivíduos, no Câmpus da Unesp de Rio Claro, SP. Foi verificado que a dinâmica hierárquica desta espécie é regulada através de uma estratégia que relaciona comportamento de manutenção da colônia ao gasto energético diferencial. Os indivíduos mais dominantes tendem a permanecer mais tempo no ninho, construir mais células e apresentam balanço energético positivo. Através desses mecanismos, a hierarquia é regulada de forma dinâmica, de maneira a permitir que qualquer indivíduo possa ocupar diferentes papéis dentro da colônia, uma vez que, como verificado, os adultos demonstram capacidades reprodutivas similares e não apresentam diferenças morfológicas significativas entre as castas. A determinação das suas funções na colônia dependerá, portanto, das estratégias comportamentais acima descritas.

## ABSTRACT

The wasps are an excellent model to try itself to understand the evolution of the social behavior in the Hymenoptera. The biology and the social organization of the primitive eusociais wasps, in special the *Mischocyttarus* genus, little is known, although the great diversity of species of this genus are in the tropics. The objective of this work is identify to the involved mechanisms in the social regulation of *Mischocyttarus cerberus styx*, had been collected 6 colonies with behavior description of the known females, for the analysis of the morfophysiology of the individuals, in the Campus of the UNESP - Rio Claro, SP. It was verified that the hierarchic dynamics of this species is regulated through a strategy behavior of maintenance of the colony and the distinguishing energy expense. The individuals most dominant tend to remain more time in the nest, to construct more cells and present positive energy balance. Through these mechanisms, the hierarchy is regulated of dynamic form, way to allow that any individual can inside occupy different works in the colony, in such a way, the adults demonstrate similar reproductive capacities and they do not present significant morphologic differences between the cast ones. The determination of its functions in the colony will depend, therefore, of above described the behavior strategies.

## INTRODUÇÃO

As vespas são importante objeto de estudo devido à existência de espécies representantes dos diferentes graus de organização social, desde o solitário, passando pelo hábito comunal e eussocial primitivo, até aquele altamente eussocial. Esta peculiaridade permite que as vespas sejam usadas como um modelo da evolução do comportamento social na ordem Hymenoptera (CARPENTER, 1991), que além das vespas inclui formigas e abelhas.

A família Vespidae representam as vespas “verdadeiras”, a qual se subdivide em seis subfamílias: Euparaginae, Masarinae, Eumeninae,

Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae (CARPENTER, 1982). Destas, apenas as três últimas são eussociais. Para serem consideradas eussociais as vespas apresentam sobreposição de gerações, cuidado cooperativo da prole e uma divisão reprodutiva de trabalho dentro da colônia (WILSON, 1971). Polistinae é composta pelas tribos Polistini, Ropalidiini, Epiponini e Mischocyttarini (CARPENTER, 1993). Com exceção de Epiponini e algumas espécies de Ropalidiini, todas as tribos mencionadas reúnem espécies eussociais primitivas.

O gênero *Mischocyttarus* é o maior grupo de vespas sociais com 235 espécies nominais atualmente reconhecidas em 9 subgêneros (SILVEIRA, 2000), as quais encontram-se distribuídas quase que exclusivamente na América do Sul (RICHARDS, 1978). Apenas duas espécies ocorrem no sul e oeste da América do Norte (GADAGKAR, 1991).

As espécies de Mischocyttarini, bem como aquelas de Polistini e Ropalidiini, fundam os ninhos independentemente (haplometrose ou fundação solitária) ou por associação de algumas fêmeas (pleometrose) (GADAGKAR, 1991; JEANNE, 1972, 1980; RICHARDS, 1971, 1978, RICHARDS e RICHARDS, 1951; TURILLAZZI e WEST-EBERHARD, 1996). As vespas polistines com tais hábitos de nidificação são caracterizadas pela falta de polietismo etário definido (JEANNE, 1991), castas indiferenciadas externamente e flexibilidade conseqüente nos papéis sociais dos adultos (GADAGKAR, 1991).

Embora o gênero *Mischocyttarus* apresente uma grande diversidade de espécies, pouquíssimos são os estudos até agora realizados. Dentre estas, *M. drewseni* tem sido a mais estudada (JEANNE, 1970, 1972; JEANNE & CASTELLÓN-BERMUDEZ, 1980; ARAÚJO, 1980; GIANNOTTI e TREVISOLI, 1993; SILVA, 2002). Cabe destacar o trabalho de Jeanne (1972), que aborda vários aspectos da biologia social desta espécie. Este trabalho, considerado um clássico, tem sido usado como referência para se fazer análises comparativas.

Quanto às outras espécies do gênero mencionado existem as seguintes publicações: *M. flavitarsis* (SNELLING, 1953; LITTE, 1979); *M. cassununga*

(POLTRONIERI e RODRIGUES, 1976; MACHADO e WIENDL, 1976; SIMÕES et al., 1985; GIANNOTTI e FIERI, 1991; GIANNOTTI e SILVA, 1993; DIGIAMPIETRI-FILHO e SHIMA, 1998; PREZOTO e NASCIMENTO, 1999; MURAKAMI, 2003; MURAKAMI e SHIMA, 2006); *M. mexicanus* (LITTE, 1977; STARR, 1988; HERMANN e CHAO, 1984 a; CLOUSE, 2001); *M. immarginatus* (GORTON, 1978); *M. labiatus* (LITTE, 1981); *M. angulatus* e *basimaculus* (ITÔ, 1984); *M. extinctus* (RAPOSO-FILHO e RODRIGUES, 1983 a, b, 1984 a, b); *M. atramentarius* (SILVA e OLIVEIRA, 1989); *M. mastigophorus* (O'DONNELL, 1998; MARKIEWICZ e O'DONNELL, 2001) e *M. cerberus styx* (GIANNOTTI, 1998, 1999; NODA et al., 2001; SILVA, 2002). Nestes trabalhos a maior ênfase tem sido dada à biologia da nidificação, organização social, morfologia externa e interna, dinâmica populacional e comportamento trófico e de defesa.

Em relação à *M. cerberus styx*, material do presente projeto, existem alguns estudos de GIANNOTTI(1998); GIANNOTTI (1999); NODA et al. (2001); SILVA (2002); TOGNI e GIANNOTTI (2006) Nestes trabalhos e naqueles acima citados a maior ênfase tem sido dada à biologia da nidificação, aspectos da organização social, dinâmica populacional, comportamento de dominância e subordinação.

A espécie eussocial primitiva estudada constitui-se num excelente material de trabalho, já que a ausência de um invólucro recobrando o favo (como ocorre na grande maioria dos Epiponini), presença de baixo número de indivíduos por colônia e locais de nidificação em geral bem acessíveis ao observador, permitem coleta de dados com facilidade. Além destes fatos, o estudo da determinação de castas bem como regulação social desta espécie pode tornar possível um melhor entendimento da organização social dentro do grupo taxonômico de forma comparativa.

As interações de dominância e subordinação formam uma importante parte na organização social das vespas eussociais primitivas (PARDI, 1948), e embora, a princípio, os padrões de encontro entre dois indivíduos são similares, os estudos têm mostrado diferenças significativas entre espécies muito relacionadas. Dentro do gênero *Mischocyttarus* (Tribo Mischocyttarini), *M. drewseni* (JEANNE, 1972) destaca-se por apresentar níveis de

agressividade entre os indivíduos bastante semelhantes ao de *Polistes dominulus* e *Polistes versicolor* (Tribo Polistini). Em *M. mexicanus* somente mordidas entre as fêmeas têm sido observadas (LITTE, 1977), enquanto que em *M. immarginatus* o ato de duas vespas caírem ao chão, como em *Polistes*, foi relatado (GAMBOA, 1978). Já outras espécies, tais como *M. basimacula* (ITÔ, 1984), *M. angulatus* (ITÔ, 1984), *M. cassununga* (MURAKAMI, 2003; MURAKAMI e SHIMA, 2006), *M. cerberus styx* (SILVA, I., 2002) e *M. montei* (OLIVEIRA, 2003), apresentam um relativo padrão moderado de agressividade.

Nas vespas eussociais primitivas a diferenciação morfológica de castas não ocorre. Essa distinção se dá em nível comportamental de forma que os indivíduos mais dominantes se especializam em determinadas tarefas, enquanto que os subordinados em outras (JEANNE, 1986). Portanto, o estabelecimento desta hierarquia resulta em uma vantagem para os indivíduos dominantes os quais obtêm o controle social afetando a divisão de trabalho dentro do grupo, assim como freqüentemente evitam atividades de risco ou elevado gasto de energia comportamental (MARKIEWICZ e O'DONNELL, 2001). Conseqüentemente, tal grupo de vespídeos tem sido um importante objeto de estudo para analisar o relacionamento do comportamento social com a fisiologia. Explorar tal espécie holisticamente, do ponto de vista comportamental e morfofisiológico, é primordial para se entender qual é o padrão de organização social apresentado por esta espécie e compará-la com as demais espécies do gênero (como por exemplo, *M. cassununga* e *M. (M) montei*) e, para posteriormente, entendermos os aspectos evolutivos envolvidos na determinação e diferenciação de castas desse grupo basal.

Tal investigação permitira responder varias perguntas como: Por que é adaptativo uma das filhas substituir a sua própria mãe e continuar o ciclo solitariamente, sobre o mesmo ninho, até que a primeira filha emerja? Qual é a função social da fêmea que ocupa a região posterior do favo? Quais fatores influenciam na determinação das castas reprodutivas?

**CAPÍTULO 1: ESTABELECIMENTO DA HIERARQUIA COLONIAL NAS DIFERENTES FASES DO CICLO BIOLÓGICO DA VESPA EUSSOCIAL PRIMITIVA *MISCHOCYTTARUS CERBERUS STYX* RICHARDS, 1940 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI).**

**RESUMO**

Em vespas eussociais primitivas, a ausência de diferenças morfológicas entre as castas permite a flexibilidade no papel social. A regulação social na colônia costuma ser estabelecida através de comportamentos agonísticos exercidos pelas fêmeas. Neste trabalho, estudaram-se os fatores que podem influenciar o estabelecimento da hierarquia em diferentes fases do ciclo colonial. Foram acompanhadas seis colônias em diferentes fases de desenvolvimento no câmpus na UNESP de Rio Claro. Em todas as fases de desenvolvimento, as fêmeas dominantes apresentaram maior frequência de comportamentos agonísticos, maior tempo de permanência no ninho e maior número de trofaláxis larva-adulto. Também são as fêmeas dominantes que constroem o favo da colônia com maior frequência. Há uma tendência de na ausência da fêmea mais dominante, o indivíduo com o repertório comportamental mais semelhante ao da dominante tentar assumir a posição hierárquica mais alta.

## **ABSTRACT**

In primitive eusocial wasps, the absence of morphologic differences between the cast ones allows flexibility in the social paper. The social regulation in the colony tends to be established through agonistic behaviors exerted by the females. In this work, the factors had been studied that can influence the establishment of the hierarchy in different phases of the colonial cycle. Six colonies in different phases of development in the campus in the UNESP of Rio Claro had been followed. In all the development phases, the dominant females had presented greater frequency of agonistic behaviors, greater time of permanence in the nest and greater number of trophallaxis larva-adult. Also they are the dominant females that construct the mass of cells of the colony with bigger exclusiveness. It has a trend of in the absence of the female most dominant, the individual with the more similar mannering repertoire to try to assume the higher hierarchic position.

## **1. INTRODUÇÃO**

Os vespídeos eussociais primitivos são caracterizados por apresentar colônias relativamente pequenas de ciclo curto, (JEANNE, 1972) descreveu o ciclo de vida das vespas sociais que foi dividido em três fases distintas: pré, pós emergência e declínio. Estes vespídeos ainda são caracterizados por diferenças morfológicas praticamente inexistentes entre as castas e conseqüente flexibilidade no papel social que os insetos adultos podem adotar (CHANDRASHEKARA e GADAGKAR, 1990; COWAN, 1991; RICHARDS, 1971). Os grupos nos quais as vespas eussociais primitivas estão inseridas são representados pelas subfamílias Stenogastrinae e Polistinae, sendo que esta última encontra-se subdividida nas tribos Polistini, Mischocyttarini e Ropalidiini (COWAN, 1991).

As interações de dominância e subordinação formam uma importante parte na organização social das vespas eussociais primitivas (PARDI, 1948) e, embora seja clara a existência de uma disputa durante o estabelecimento da hierarquia destas vespas, todos os indivíduos são capazes de assumir qualquer papel comportamental, ou seja, dominante ou subordinado, de acordo

com a situação social em que se encontra a colônia (GOBBI, 1977; LITTE, 1979, 1981).

O termo dominância significa tanto dominância social quanto reprodutiva, ou seja, a competição pela dominância social é equivalente à competição pela dominância reprodutiva, uma vez que, quando uma fundadora alcança a posição social de dominante concomitantemente torna-se a principal poedeira da colônia (PARDI, 1948; RÖSELER, 1991).

Em geral, quando duas vespas fundadoras se encontram sobre o favo elas se interagem com um comportamento característico dependendo da espécie e da estabilidade da hierarquia (RÖSELER, 1991). Algumas destas interações geram comportamentos agonísticos violentos entre os indivíduos, enquanto outros não levam a uma injúria séria, e algumas vezes, as interações são limitadas ao reconhecimento passivo entre o dominante e o subordinado (BONABEAU; THERAULAZ e DENEUBOURG, 1999). Portanto, a ausência de agressão direta não significa necessariamente a ausência de uma hierarquia de dominância entre as fêmeas, se estas são capazes de reconhecer suas posições sociais. Além disso, uma vez que a hierarquia é estabelecida, a interação de dominância torna-se menos intensa e freqüente, ou seja, os indivíduos amenizam as agressões devido à sobrevivência dos mesmos e a produtividade da colônia, os quais podem ser ameaçados pelos conflitos diretos e contínuos (RÖSELER, 1991).

Nas tribos Ropalidiini e Mischocyttarini, tais interações parecem ser relativamente menos intensas e freqüentes quando comparadas com a Polistini; e embora seja clara uma tendência em padronizar o repertório comportamental de dominância nos grandes grupos, e também graduar comparativamente os níveis da relação social entre estes mesmos grupos, os estudos têm mostrado diferenças significativas entre espécies muito relacionadas. Por exemplo, dentro do gênero *Mischocyttarus* (Tribo Mischocyttarini), *M. drewseni* (JEANNE, 1972) destaca-se por apresentar níveis de agressividade entre os indivíduos bastante semelhantes ao de *Polistes dominulus* e *Polistes versicolor* (Tribo Polistini). Em *M. mexicanus* somente mordidas entre as fêmeas têm sido observadas (LITTE, 1977),

enquanto que em *M. immarginatus* o ato de duas vespas caírem ao chão, assim como em *Polistes*, visto por GAMBOA (1978). Já outras espécies, tais como *M. basimacula* (ITÔ, 1984), *M. angulatus* (ITÔ, 1984), *M. cassununga* (MURAKAMI, 2003; MURAKAMI e SHIMA, 2006), *M. cerberus styx* (SILVA, 2002) e *M. montei* (OLIVEIRA, 2003), apresentam um relativo padrão moderado de agressividade. Por sua vez, as interações em *Belonogaster* e *Parapolybia* (Tribo Ropalidiini) parecem ser relativamente mais intensas e freqüentes quando comparadas com *Ropalidia*, por exemplo, como ocorre em *B. grisea* e *B. petiolata* (SPRADBERY, 1991). Em *Ropalidia*, mesmo havendo espécies onde uma hierarquia linear é estabelecida durante a pré-emergência (*R. marginata*, *R. jacobson*, *R. cyathiformis*), o repertório de dominância entre as espécies parece ser mais ameno do que dos outros Polistinae (SPRADBERY, 1991). Como exemplos de interações relativamente mais amenas podemos citar, *R. fasciata*, *R. variegata*.

## 2. OBJETIVO

Estudar os fatores que podem influenciar o estabelecimento da hierarquia colonial nas diferentes fases do ciclo biológico da vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus cerberus styx*.

## 3. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram observadas seis colônias de *Mischocyttarus cerberus styx* (Tabela 1) no período de 2004 a 2006, durante as fases de pré-emergência (1 colônia: M52) e pós-emergência (5 colônias: M40, M3, M1, M10 e M2) no campus da Unesp, Rio Claro, SP (22°24'26"S, 47°33'36"W).

As fases e as subfases do desenvolvimento colonial inicialmente consideradas no projeto foram: pré-emergência (subfase pupa) e pós-emergência (subfases pré-macho e pós-macho), as quais foram identificadas a partir de mapeamentos dos ninhos. Sendo assim, foi permitido, acompanhar o número de imaturos e maturos presentes. Tais mapeamentos foram feitos um dia sim, um dia não, periodicamente e, dependendo da condição biológica apresentada pela colônia, foi diário.

As observações foram feitas em indivíduos previamente marcados com tinta acrílica, atóxica e de rápida secagem. A coleta de dados foi “*ad libitum*”, utilizando-se de observações diretas a olho nu, e respeitando os dois períodos (manhã e de tarde). Tal coleta refere-se à determinação correta das fases e subfases do desenvolvimento colonial e, também, ao acompanhamento freqüente da presença das fêmeas previamente marcadas, nas colônias. Devido provavelmente a alguma peculiaridade comportamental da espécie estudada, a qual será discutida mais adiante, nem sempre as fêmeas marcadas no início das observações estiveram presentes ao longo do dia na colônia. Portanto para obter dados seguros com relação às fêmeas presentes no ninho foram realizados acompanhamentos às 5 horas da manhã.

A escala da hierarquia social foi determinada através da freqüência de comportamentos de dominância e subordinação apresentada por cada uma das fêmeas pertencentes à colônia. Foram considerados como comportamentos de dominância a ação de uma fêmea investir fisicamente contra outra através de empurrões e do uso da mandíbula para intimidação. A resposta da fêmea que sofre o comportamento de dominância pode ser outra investida, o que também foi considerado como dominância. Para cada comportamento de dominância foi contado um de subordinação.

Uma vez estabelecida a hierarquia social, continuou-se o acompanhamento de tais relações entre os indivíduos a fim de verificar a estabilidade da posição social de cada fêmea durante 10 horas. Após esse período, a fêmea caracterizada como poedeira funcional e mais dominante foi artificialmente retirada, através de manipulação experimental. Após 24 horas foram determinados os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas restantes. Por fim, durante o período de observação, também foram coletados dados sobre outros quatro comportamentos das fêmeas:

- tempo de permanência no favo: foi considerado todo o tempo que as fêmeas permaneceram paradas ou realizando tarefas sobre o favo do ninho.
- construção de células: nos comportamentos observados o ato de construir células, também implica na saída da fêmea para coletar o material utilizado para construir o favo.

- trofaláxis larva-adulto: foi considerada a frequência com que as fêmeas introduziram a cabeça no interior da célula e instigou a larva para doação da saliva.

- comportamento no ninho: as fêmeas foram separadas em três categorias:

- dominante: ocupa a região frontal do ninho.

- oportunista: ocupa a região posterior do favo e só realiza atividades de coleta de alimento para benefício próprio.

- forrageadora: não ocupa região específica e realiza atividades de coleta de alimento líquido e sólido para benefício da colônia.

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Diferenciação das fases e subfases do ciclo colonial.

Dentre todas as colônias estudadas de *Mischocyttarus cerberus styx* (total de 6), somente uma colônia com fêmeas associadas, foi observada durante a fase de pré-emergência, subfase pupa (M52) (Tabela 1). A dificuldade em estudar colônias com mais de uma fêmea nesta fase, mostra o modo de nidificação predominante da espécie, ou seja, que a grande maioria das colônias de *M. cerberus styx* é fundada haplometroticamente (por uma única fêmea). Durante o período do estudo foram encontradas 60 colônias nesta fase; apenas uma apresentou mais de uma fêmea em associação.

Nas colônias apresentadas neste trabalho, inicialmente, foram consideradas as fases clássicas de desenvolvimento (pré-emergência – subfase pupa e pós-emergência – subfases pré-macho e subfase pós-macho). Entretanto, em todas as colônias na fase de pós-emergência, foram observadas a emergência de machos (tabela1) assim como STRASSMANN, 1981 verificou a presença de “early males” em *Polistes exclamans*. Ainda GIANNOTTI, 1998 discute a possibilidade da influência do ambiente no ciclo colonial de *M. cerberus styx*.

A colônia M40 foi acompanhada desde a fase de pré-emergência e após a emergência da 4ª fêmea houve a emergência de 2 machos. Em *Mischocyttarus drewseni*, (JEANNE, 1972) o ciclo de vida das vespas sociais foi

dividido em duas fases distintas: pré e pós-emergência. A emergência da primeira fêmea inicia uma nova fase na colônia que entrará em declínio com a produção de machos (subfase pós-macho), diminuição do número de ovos e larvas. Entretanto, em todas as colônias observadas, de *Mischocyttarus cerberus styx*, houve a emergência de machos. Esse macho, “fora de época”, pode ter papel social importante na colônia se forem investigadas as possibilidades de qual fêmea está botando esse ovo. Mais tarde, no capítulo 2, esse assunto será mais bem explicado neste trabalho. Estudos sobre o comportamento dos machos em vespas sociais sobre o ninho são relativamente escassos (GIANNOTTI, 2004). Algumas pesquisas mais recentes têm investigado sobre o comportamento social dos machos e sua participação na colônia. Segundo O'DONNELL (1999), as interações agressivas entre os sexos (fêmea e macho) são indistinguíveis das interações de dominância entre as fêmeas, através do ponto de vista comportamental. Em *M. mastigophorus*, mesmo não considerados na hierarquia de dominância na colônia, os machos são dominantes sobre as fêmeas companheiras de um mesmo ninho, ou seja, se comportam agressivamente em direção às fêmeas, enquanto estas raramente mordem ou perseguem os mesmos. PREZOTO et al. (2004) consideraram os machos dentro da hierarquia de *M. cassununga*, apesar do fato dos machos não participarem na hierarquia de dominância (não demonstram competitividade reprodutiva direta). O resultado deste estudo revelou que alguns machos mostram alguma agressividade contra as fêmeas, através da obtenção de alimento e da tentativa de cópula.

A presença do macho não era esperada, mas ele não descaracteriza o desenvolvimento colonial. É possível observar através do número de células, número de imaturos (frequência de ovos, larvas e pupas) e principalmente do padrão comportamental das fêmeas, que ocorrem três subfases distintas dentro da fase de pós-emergência. Portanto, são sugeridos os termos: recente, intermediária e avançada para caracterizar as subfases da pós-emergência dentro do ciclo colonial. Para cada subfase, foi possível estabelecer características específicas na dinâmica comportamental da colônia. Sendo assim, cada item discutido no trabalho será apresentado comparativamente

levando-se em consideração as três subfases propostas, permitindo que as mesmas sejam melhores caracterizadas.

#### **4.2. Relação de dominância e subordinação entre as fêmeas nas colônias.**

De modo geral, os resultados mostram que, independente das fases em que se encontra a colônia, a maioria das agressões físicas sempre ocorre no sentido da fêmea de maior posto hierárquico (dominante) para uma de posição hierárquica menor (subordinada) conforme observado por PARDI, 1948. Por exemplo, na única colônia estudada durante a pré-emergência (M52), a tabela 2 mostra que a fêmea mais dominante (X101) agrediu a maioria das outras fêmeas e não foi agredida por nenhuma fêmea, portanto ocupou a primeira posição no ranking. O número de comportamentos agonísticos é relativamente baixo nesta fase. Este fato poderá ser melhor compreendido mais adiante neste capítulo.

Após a emergência da primeira fêmea a colônia inicia uma nova fase (pós-emergência, subfase recente). Este momento se caracteriza pela presença de poucas fêmeas que assumem papéis comportamentais característicos. Visualmente, são colônias relativamente pequenas que são comumente encontradas com apenas duas fêmeas posicionadas na frente e na parte posterior da estrutura do ninho respectivamente.

A colônia M40 tem 21 células, 5 fêmeas (tabela 1) e confirmado, através de observações, o indivíduo X410 como poedeira funcional (tabela 3). Segundo a tabela 3, a poedeira funcional apresentou maior número de comportamentos de dominância (9), dos quais 66,67% foram direcionados contra a fêmea X49, que por sua vez, investiu 5 vezes contra a X410. A fêmea X41 só realizou um comportamento de dominância enquanto a fêmea X43 não teve esse tipo de comportamento.

Ainda, de acordo com a tabela 3 e a figura 2, fica claro que a X410 era a fêmea mais dominante na colônia e que a X49 era a única tentando ameaçar sua posição sob o aspecto comportamental. Durante a coleta de dados o posicionamento da X410 na frente do ninho e X49 na parte posterior é

constante. As interações agonísticas entre as duas são resultantes dos momentos em que as duas se encontram. Após a retirada artificial da X410, a X49 assume a posição de fêmea mais dominante, e investe sobre as outras duas fêmeas que não exercem nenhum comportamento de dominância (tabela 4).

As colônias classificadas como subfase intermediária não apresentam diferenças significativas no número de comportamentos agonísticos com relação às outras subfases, mas os comportamentos de dominância são mais distribuídos entre as fêmeas. Provavelmente decorrente do aumento na quantidade de fêmeas convivendo na colônia e da idade mais avançada da fêmea poedeira funcional. Ao observar as colônias é possível perceber que mais de uma fêmea permanece na parte posterior do ninho (comportamento oportunista) ameaçando a fêmea dominante. Apenas o ranking dos comportamentos agressivos já não parece ser suficiente para determinar a dominante/poedeira funcional.

Através de observações foi constatado, na colônia M1, que a fêmea poedeira funcional não é a mesma a exercer maior número de comportamentos de dominância ocupando o segundo lugar na escala linear (tabela 5). A poedeira funcional X24 exerceu 6 comportamentos de dominância contra 3 das fêmeas X23 e X22, entretanto foi subordinada 3 vezes enquanto a X23 não apresentou comportamento de subordinação. A fêmea X22 foi subordinada 7 vezes. As outras fêmeas não apresentaram comportamentos agonísticos durante o período de observação. Após a retirada da fêmea X24, as duas fêmeas que permaneciam atrás do ninho disputam entre si a dominância. A fêmea que realizou mais investidas foi a X22 seguida pela X23 (tabela 6).

Na colônia M3 o indivíduo X83 foi observado realizando postura e ocupou a primeira posição no ranking com 10 comportamentos de dominância e nenhum de subordinação. De acordo com a tabela 7 esses comportamentos foram bem distribuídos contra as outras fêmeas da colônia por parte da dominante. A fêmea X84 foi a única, além da X83, que apresentou comportamentos de dominância (2) e apenas um de subordinação. Após a

retirada da fêmea dominante era previsível, apenas com base nos comportamentos agonísticos, que a X84 assumisse o primeiro lugar na hierarquia, mas não foi o ocorreu. Em seu lugar, a fêmea X82 apresentou cinco comportamentos de dominância e não foi subordinada assumindo o primeiro lugar no ranking, seguida pela X88 com apenas um comportamento de dominância (tabela 8).

Analisando-se as figuras 3 e 4 pode-se perceber que na fase intermediária (pós-emergência) mais de um indivíduo tem condições de ameaçar o lugar da poedeira funcional e que na sua ausência ocorre comportamentos agonísticos entre duas ou mais fêmeas. Assim como ocorre em *P. chinensis* (SUZUKI, 1986), fêmeas dominantes apresentam maiores dificuldades em manter a dominância à medida que a colônia cresce em número de indivíduos e em número de células. Esse fato também é comum em *M. montei* como visto por Oliveira (2007).

Ainda, é importante salientar que as fêmeas que disputam a dominância são as mesmas que ocupavam a parte posterior do ninho exercendo comportamento de oportunistas (esse comportamento será mais bem explicado ainda neste capítulo). Como por exemplo, as fêmeas X22 e X23 da colônia M1 (tabela 6). Ainda, é importante ressaltar o que ocorreu com a fêmea X88 (colônia M3), também oportunista, que não tinha comportamentos agonísticos expressivos na presença da poedeira funcional (tabela 7). Entretanto, após a manipulação experimental assume o segundo lugar no ranking da colônia (tabela 8). A observação da hierarquia estabelecida com base nos comportamentos agonísticos não parece ser seguro para *Mischocyttarus cerberus styx*, dependendo da fase do ciclo de vida estudada. Ao contrário do encontrado em *M. cassununga* (MURAKAMI e SHIMA, 2006 e MURAKAMI, 2007), *M. drewseni* (NODA, 2005) e em *M. montei* (OLIVEIRA, 2007), quando a fêmea dominante é a que exerce o maior número de comportamentos agonísticos e se retirada é substituída pela fêmea que ocupa a segunda posição no ranking.

As colônias M40, M1 e M3 apresentam algumas características em comum. As fêmeas poedeiras funcionais permanecem isoladas na frente da

colônia acompanhadas de fêmeas oportunistas localizadas na parte posterior do favo, ou seja, onde a dominante não tem visualização. Em *M. cassununga* (MURAKAMI, 2007) verificou que a fêmea dominante monopoliza a região frontal do favo, permanecendo quase que exclusivamente neste local. Tal comportamento é bastante adaptativo, pois permite que a poedeira tenha controle de toda atividade social que ocorre na colônia.

Na ausência da fêmea poedeira funcional, as oportunistas disputam pela dominância dentro da colônia. CHANDRASHEKARA e GADAGKAR (1990 e 1992) verificaram que em *Ropalidia marginata* e *R. cyathiformis* as forrageadoras típicas, que deixam o ninho para realizar as tarefas mais arriscadas, tem a menor chance de se tornarem dominantes. No entanto, os indivíduos que passam a maior parte do tempo no ninho apresentam ovários significativamente mais desenvolvidos do que as forrageadoras.

Outro padrão que se repete, é que no momento das disputas essas fêmeas são muito agressivas, praticamente impedindo a permanência de outras fêmeas no ninho. Em colônias de *Ropalidia marginata* tanto a frequência quanto a intensidade dos comportamentos de dominância são significativamente maiores quando dominantes em potencial desafiam a dominante e imediatamente após a substituição desta (PREMNATH et al., 1996; SUMANA e GADAGKAR, 2001).

Comparando-se proporcionalmente, em 30 horas de observação as poedeiras funcionais das colônias M40, M1 e M3 somadas, realizaram 22 comportamentos de dominância. Já suas substitutas em apenas 6 horas de observação realizaram 16 comportamentos agressivos (figura 7). Em decorrência do alto número de comportamentos agressivos, as fêmeas não envolvidas nas disputas pela dominância, permanecem cada vez menos tempo na colônia. Em fim, a fêmea que substitui a dominante começa um novo ciclo na colônia solitariamente.

Além disso, a presença do macho desde o início do ciclo colonial, pode ser um fator que colabora para que as fêmeas oportunistas desenvolvam condições de usurpar a colônia. Esse fato pode justificar a presença de apenas uma fêmea em colônias de favos desenvolvidos e o alto tempo de durabilidade

de uma colônia de *M. cerberus styx* que pode chegar até cerca de 2 anos com fase intercalada de fêmeas solitárias num favo relativamente grande em número de células (S.N.S, observação pessoal e Silva, 2002).

Com o passar do tempo o número de fêmeas presentes na colônia não sofre muita variação, mas aumentam o de emergência de machos e o número de pupas. Em contraponto, o número de ovos começa a declinar (tabela 1). Visualmente, durante as observações, pode-se perceber que as fêmeas passam a conviver na frente da colônia. Ainda nota-se que não há uma única fêmea tipicamente localizada na parte posterior do favo (oportunista) como nas fases anteriormente explicadas. Soma-se a isso, o fato de que com a retirada da dominante não há disputa pela dominância da colônia. Essas características definem o que é chamada de subfase avançada neste trabalho.

Na colônia M10 (tabela 9), a fêmea que mais dominou foi a X18 com 14 investidas e foi subordinada 2 vezes. Outras duas fêmeas exerceram comportamentos de dominância a X15 e X11. Todas as fêmeas foram subordinadas pelo menos 1 vez, com exceção da X15 apenas. Não foi possível, durante o período de observação, visualizar a postura de ovos. Também, não houve padrão de posicionamento das fêmeas sobre o favo. Na manipulação experimental foi retirada a fêmea com maior número de comportamentos de dominância (X18), porém, com sua ausência os indivíduos restantes não permanecem na colônia no momento da observação.

Na colônia M2 (tabela 10) a fêmea que apresentou o maior número de comportamentos de dominância foi a X53 com apenas 3, além de ser um número baixo de investidas, ela ainda apresentou um comportamento de subordinação. Somente uma fêmea desta colônia não apresentou comportamentos de dominância (X58). Como na colônia M10, com a retirada da dominante X53 os outros indivíduos não permanecem na colônia no momento da observação.

Observando-se as figuras 5 e 6 pode-se perceber que nesta fase avançada a maior parte das fêmeas presentes na colônia apresentam interações comportamentais agonísticas diferentemente das fases anteriores. Além disso, com a retirada das fêmeas que mais dominaram não há disputa

para sua substituição. NODA et al.,(2001) registraram a presença de indivíduos neutros em fase de declínio em *M. cerberus styx*. Esses indivíduos seriam prováveis reprodutores e não apresentam comportamentos agonísticos no sentido de disputar a dominância na colônia.

Há ainda a possibilidade de que a vida útil da estrutura física do ninho já esteja comprometida. Ou ainda, não valha a pena para uma única fêmea usurpar essa colônia, pois é uma estrutura grande para ser protegida e mantida. De qualquer maneira são necessários mais estudos para compreender melhor a fase de final de ciclo de *M.cerberus styx*.

#### **4.3. Comportamentos executados pelas fêmeas que podem ter relação com a determinação das castas.**

Alguns estudos sugerem a possibilidade de que alguns comportamentos executados pelas fêmeas na rotina de cuidados com os ninhos influenciem na determinação das fêmeas dominantes. Ou seja, a fêmea dominante tende a evitar gastos de energia em tarefas (MARKIEWICZ e O`DONNELL 2001). Entretanto, em *Polistes chinensis*, KUDO (2000) relata que as fêmeas fundadoras dividem seu estoque de proteínas entre alimentação e a construção do ninho. Ainda segundo HUNT e AMDAM (2005), em vespas sociais, as fêmeas que ficam muito tempo no ninho e constroem células são fêmeas que vão ter comportamento de dominantes. Portanto, as fêmeas dominantes parecem ter que buscar um equilíbrio entre gasto energético e cuidado com a colônia.

De acordo com as tabelas 11 a 16, pode-se perceber que de um modo geral, as fêmeas mais dominantes apresentam maior tempo de permanência na colônia, maior número de trofaláxis larva-adulto e estão mais envolvidas com a construção do ninho em todas as fases do ciclo e independentemente do número de fêmeas na colônia. Em contrapartida aos dados obtidos por GIANNOTTI (1999) que verificou que o repertório comportamental da rainha é equivalente ao das operárias dependendo do número de fêmeas e do desenvolvimento da colônia.

Na colônia M52 (fase de pré-emergência) a fêmea que permanece mais tempo na colônia é a X101. As outras fêmeas praticamente não ficam na colônia (v.tabela11). Com exceção do indivíduo X104, todas constroem células. As fêmeas X101 e X1010 apresentam os maiores números de trofaláxis. Pode-se perceber que as fêmeas X107 e X108 ficam pouco tempo na colônia, mas constroem células e praticam trofaláxis. Há ainda, a fêmea X104 que não fica na colônia e também não exerce nenhum dos comportamentos investigados. Em contraponto, a fêmea X1010 fica 60 minutos na colônia, constrói células e realiza 4 vezes trofaláxis. Comparando a tabela 11 com a figura 1, apesar das fêmeas X107 e X108 não permanecerem muito tempo na colônia, foram agredidas pela dominante tanto quanto a fêmea X1010 que passou mais tempo. Nesta fase o repertório comportamental ainda não está totalmente estabelecido, as fêmeas não adotam comportamentos específicos individuais e o número de comportamentos agonísticos observados é baixo. Provavelmente, em parte, pela baixa convivência entre as fêmeas, ou ainda, por ser mais comum na espécie a haplometrose.

Na fase de pós-emergência, subfase recente (colônia M40) são duas as fêmeas que permanecem mais tempo na colônia X410 e X49, as outras duas praticamente não ficam no ninho. Somente a fêmea dominante constrói células e as X410, X41 e X49 realizam trofaláxis (tabela 12). Nesta fase os comportamentos já estão mais estabelecidos inclusive envolvendo o espaço físico do ninho e as fêmeas assumem comportamentos bem definidos. Observando-se a tabela 12 e a figura 2, pode-se perceber duas categorias de respostas das fêmeas a essa dominância: as fêmeas que permanecem pouco tempo na colônia não colaboram para construção do favo, são forrageadoras típicas e também são pouco agredidas pela dominante (X43 e X41); a fêmea que permanece na colônia (oportunista), que agride e é agredida pela dominante e se mantém energeticamente através da trofaláxis (X49).

Na fase de pós-emergência, subfase intermediária (colônias M1 e M3), comparando-se as tabelas 13 e 14 com figuras 3 e 4 foi possível perceber que o mesmo padrão anteriormente colocado se repete. Na colônia M1 tanto a fêmea dominante como as que disputaram a dominância na sua ausência

(X24, X23 e X22) apresentam alto tempo de permanência na colônia, constroem células e realizam trofaláxis. Na colônia M3 as fêmeas X83, X82 e X88 apresentam as mesmas características.

Portanto, pode-se perceber três tipos de categorias de fêmeas no modo de responder à dominância: as oportunistas que podem permanecer na colônia, construindo células e se mantendo através da trofaláxis (Colônia M1: X23 e X22; na colônia M3: X82 e X88) ou permanecem na colônia, mas não se envolvem com atividade nenhuma (Colônia M3: X87); as forrageadoras típicas (Colônia M1: X21 e X26 e Colônia M3: X84, X85 e X81) e as que não permanecem na colônia ( Colônia M1: X27 e X25). É interessante acrescentar que a fêmea X87 abandona a colônia com a retirada da dominante. Ainda é possível perceber que as fêmeas que permanecem mais tempo na colônia apresentam mais comportamentos agonísticos. Nesta fase, de modo geral, com a retirada da fêmea dominante as fêmeas com mais tempo de permanência na colônia disputam a dominância.

Na fase de pós-emergência subfase avançada (colônias M10 e M2), segundo as tabelas 15 e 16, as fêmeas já apresentam mais uniformidade nos comportamentos analisados. Todas apresentam relativamente tempo de permanência na colônia parecidos e a maioria constrói células no ninho. Nesta fase o ciclo colonial está no fim, as fêmeas, mesmo as mais dominantes, dividem seu tempo entre a colônia e o campo, o número de trofaláxis diminui, pois provavelmente enquanto estão em campo se alimentam. Nesta fase as fêmeas não adotam comportamentos específicos na colônia. Muito provavelmente também, o favo já não comporta outro ciclo de vida então não vale a pena investir nele. Como na espécie o modo mais comum de fundação e a haplometrose, é possível que nesta fase as fêmeas dividam seu tempo entre a colônia de origem e a fundação de uma outra colônia própria. MURAKAMI (2005) e OLIVEIRA (2005, 2007) verificaram em *M. cassununga* e *M. montei*, respectivamente, que uma fêmea pode sair do seu ninho natal, fundar a sua própria colônia, e, por um determinado tempo, conviver nos 2 ninhos, alternadamente. Entretanto, para melhor estruturação dessa hipótese são necessários mais estudos sobre esta fase.

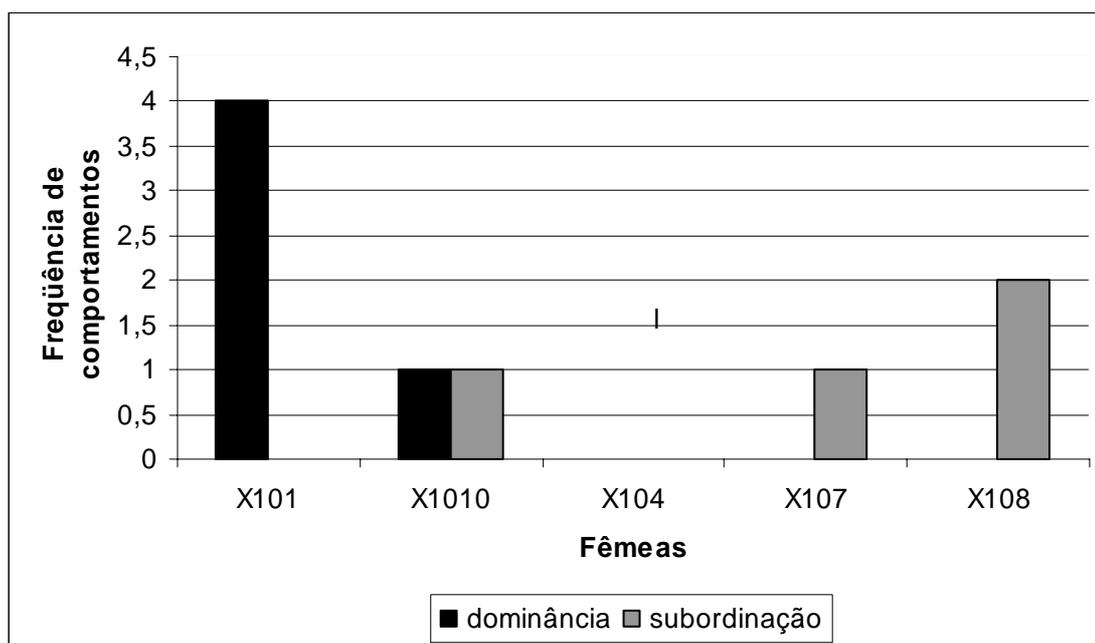
Por fim, pode-se perceber que fêmeas mais propensas a dominância tendem a permanecer mais tempo na colônia e só gastam energia para ajudar na construção do favo. Essa estratégia parece ser o fator que regula positivamente para produção de ovos. Já que essas fêmeas não saem da colônia, ou somente para se alimentarem, a solicitação da saliva larval parece se importante para aquisição energética. Ainda foi possível definir alguns padrões de comportamentos das fêmeas em resposta a dominância. Existem as fêmeas que realmente se subordinam a dominante e se tornam forrageadoras, existem as que aparentemente não se subordinam e permanecem atrás do favo. Dentro desse último grupo, ou elas saem da colônia ou elas passam a exercer comportamentos agonísticos contra a dominante. Com base nos comportamentos observados pode-se sugerir um etograma como apresentado na figura 8.

**Tabela 1:** Duração relativa da colônia, fase do ciclo biológico, número de células, ovos, larvas, pupas, fêmeas e machos no momento da coleta, das colônias de *Mischocyttarus cerberus styx* estudadas no presente trabalho.

Colônia	Duração relativa da colônia	Nº. de células	Nº. de ovos	Nº. de larvas	pupas	fêmeas	machos	fase	Subfase
M52	Nov/04 a fev/05	9	7	2	1	5	0	Pré-emergência	pupa
M40	Nov/04 a mar/05	21	9	8	2	5	2	Pós-emergência	recente
M3	dez/05 a abr/07	32	6	8	4	8	2	Pós-emergência	intermediária
M1	dez/05 a abr/07	31	9	11	2	7	2	Pós-emergência	intermediária
M10	dez/05 a abr/07	63	14	12	8	9	4	Pós-emergência	avançada
M2	dez/05 a abr/07	69	9	7	10	6	5	Pós-emergência	avançada

**Tabela 2:** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pré-emergência (Colônia M 52).

		DOMINÂNCIA					
SUBORDINAÇÃO	POSIÇÃO	X101	X1010	X104	X107	X108	Total
	X101	-	0	0	0	0	0
	X1010	1	-	0	0	0	1
	X104	0	0	-	0	0	0
	X107	1	0	0	-	0	1
	X108	2	1	0	0	-	3
	TOTAL	4	1	0	0	0	5



**Figura 1.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pré-emergência (Colônia M 52).

**Tabela 3.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pós-emergência, subfase recente (Colônia M40).

SUBORDINAÇÃO	DOMINÂNCIA					
	POSIÇÃO	X410	X49	X41	X43	Total
	X410	-	4	1	0	5
	X49	6	-	0	0	6
	X41	1	1	-	0	2
	X43	2	1	0	-	3
	TOTAL	9	6	1	0	16

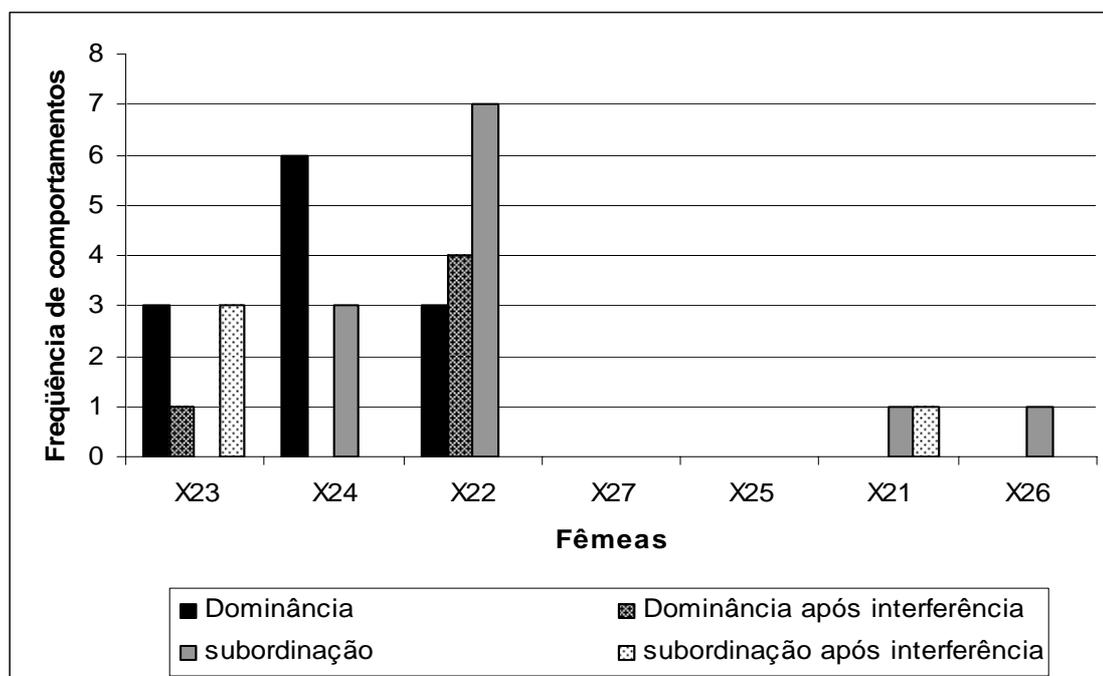
**Tabela 4.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, após a retirada da fêmea X410, na fase de pós-emergência, subfase recente (Colônia M40).

SUBORDINAÇÃO	DOMINÂNCIA				
	POSIÇÃO	X49	X41	X43	Total
	X49	-	0	0	0
	X41	4	-	0	4
	X43	3	0	-	3
	TOTAL	7	0	0	7



**Tabela 6.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, após a retirada da fêmea X24, na fase de pós-emergência, subfase intermediária (Colônia M1).

SUBORDINAÇÃO	DOMINÂNCIA					
	POSIÇÃO	X22	X23	X26	X21	TOTAL
	X22	-	0	0	0	0
	X23	3	-	0	0	3
	X26	0	0	-	0	0
	X21	1	1	0	-	2
	<b>TOTAL</b>	4	1	0	0	5



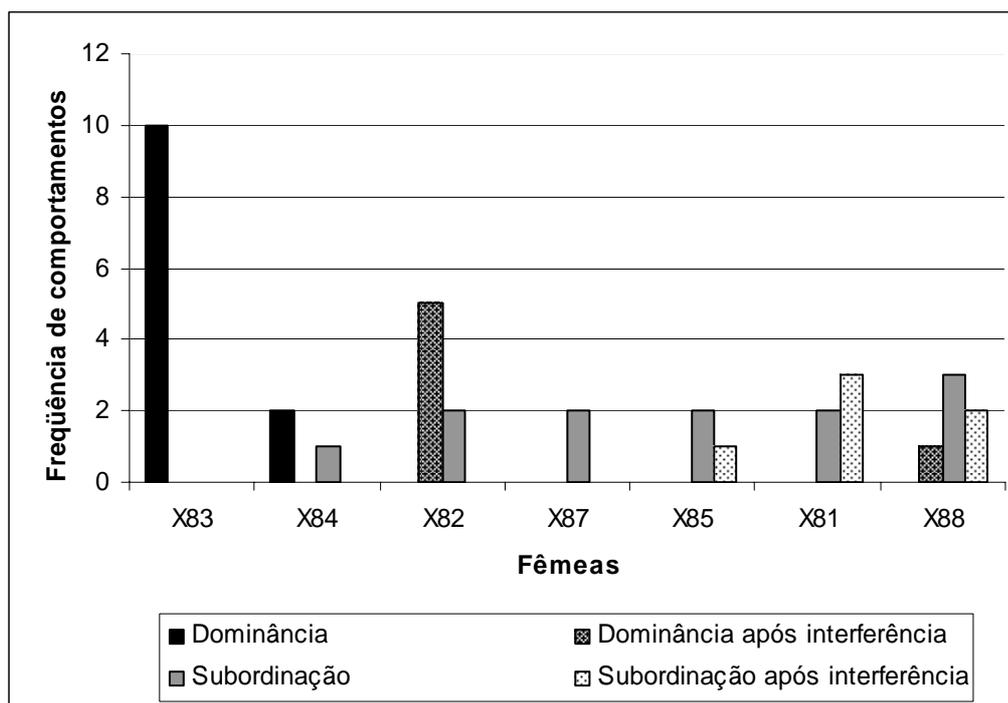
**Figura 3.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, antes e depois da manipulação experimental (interferência), na fase de pós-emergência, subfase intermediária (Colônia M1).

**Tabela 7.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, na fase de pós-emergência, subfase intermediária (Colônia M3).

SUBORDINAÇÃO	DOMINÂNCIA								
	POSIÇÃO	X83	X84	X82	X87	X85	X81	X88	TOTAL
X83	-	0	0	0	0	0	0	0	0
X84	1	-	0	0	0	0	0	0	1
X82	2	0	-	0	0	0	0	0	2
X87	2	0	0	-	0	0	0	0	2
X85	0	2	0	0	-	0	0	0	2
X81	2	0	0	0	0	-	0	0	2
X88	3	0	0	0	0	0	-	0	3
<b>TOTAL</b>	10	2	0	0	0	0	0	0	12

**Tabela 8.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, após a retirada da fêmea X83, na fase de pós-emergência, subfase intermediária (Colônia M3).

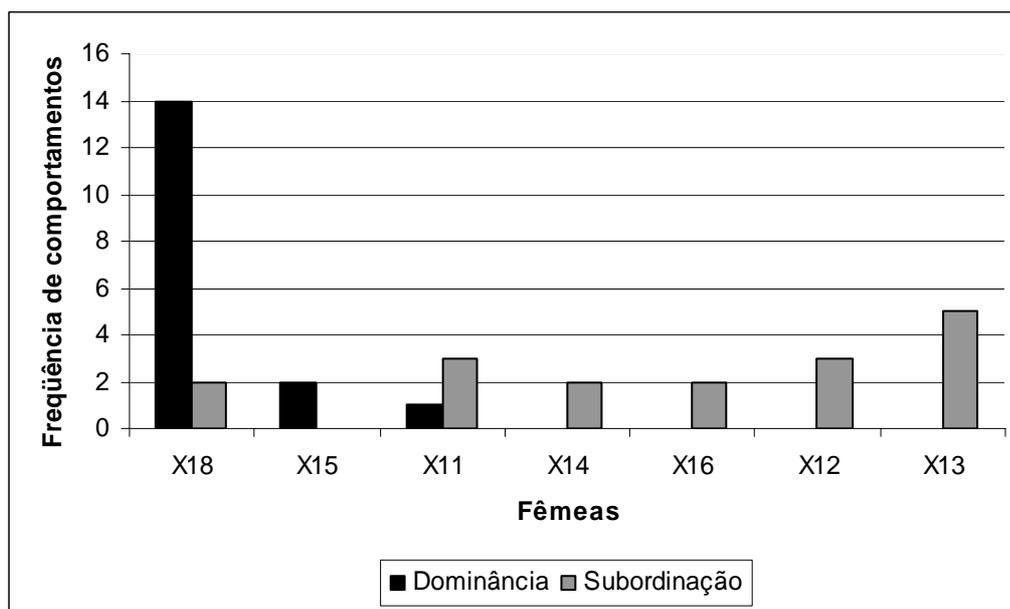
SUBORDINAÇÃO	DOMINÂNCIA						
	POSIÇÃO	X82	X88	X87	X85	X81	TOTAL
X82	-	0	0	0	0	0	0
X88	2	-	0	0	0	0	2
X87	0	0	-	0	0	0	0
X85	1	0	0	-	0	0	1
X81	2	1	0	0	-	0	3
<b>TOTAL</b>	5	1	0	0	0	0	6



**Figura 4.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischoctytarus cerberus styx*, na fase de pós-emergência, antes e depois da manipulação experimental (interferência), subfase intermediária (Colônia M3).

**Tabela 9.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischoctytarus cerberus styx*, na fase de pós-emergência, subfase avançada (Colônia M10).

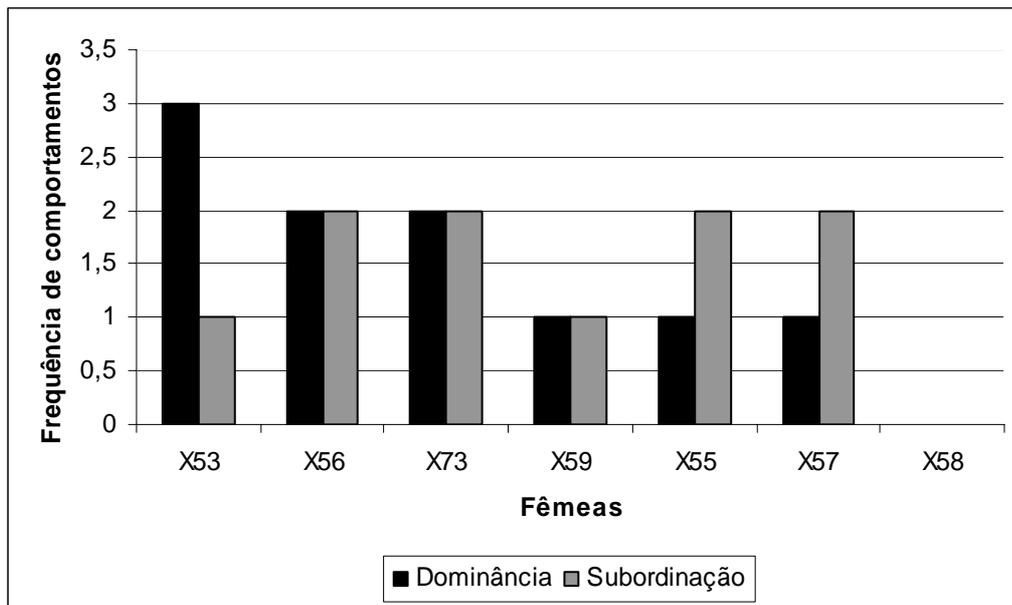
		DOMINÂNCIA								
SUBORDINAÇÃO		POSICÃO	X18	X15	X11	X14	X16	X12	X13	TOTAL
SUBORDINAÇÃO	X18	-	1	1	0	0	0	0	0	2
	X15	0	-	0	0	0	0	0	0	0
	X11	3	0	-	0	0	0	0	0	3
	X14	2	0	0	-	0	0	0	0	2
	X16	2	0	0	0	-	0	0	0	2
	X12	2	1	0	0	0	-	0	0	3
	X13	5	0	0	0	0	0	-	0	5
	TOTAL	14	2	1	0	0	0	0	0	17



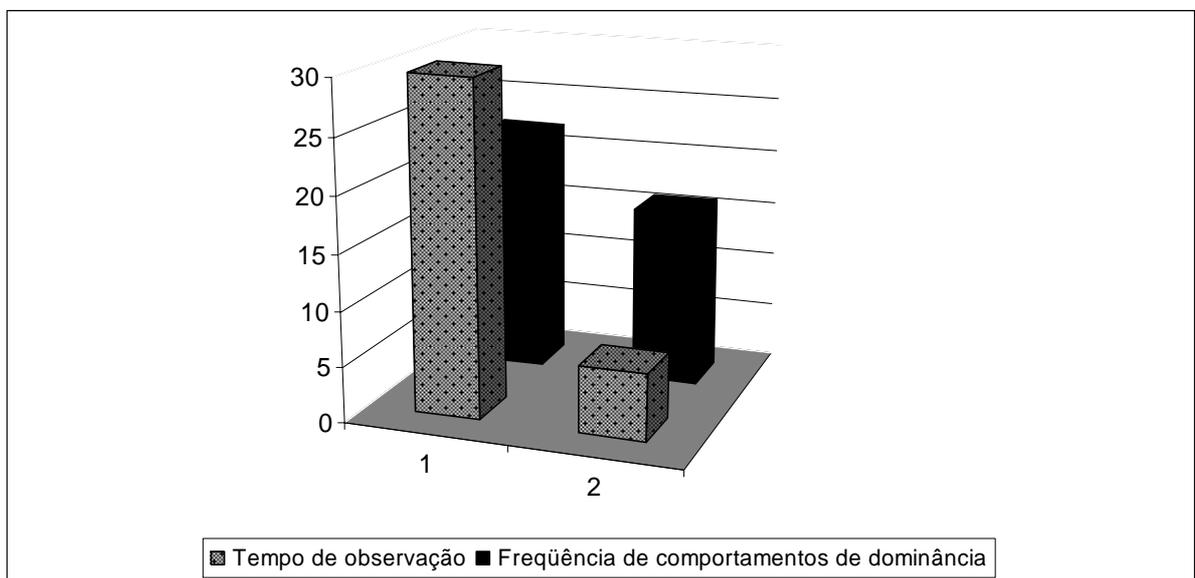
**Figura 5.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, na fase de pós-emergência, subfase avançada (Colônia M10).

**Tabela 10.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, na fase de pós-emergência, subfase avançada (Colônia M2).

SUBORDINAÇÃO	POSIÇÃO	DOMINÂNCIA						TOTAL	
		X53	X56	X73	X59	X55	X57		X58
	<b>X53</b>	-	0	0	0	1	0	0	1
	<b>X56</b>	1	-	1	0	0	0	0	2
	<b>X73</b>	0	1	-	0	0	1	0	2
	<b>X59</b>	1	0	0	-	0	0	0	1
	<b>X55</b>	1	0	0	1	-	0	0	2
	<b>X57</b>	0	1	1	0	0	-	0	2
	<b>X58</b>	0	0	0	0	0	0	-	0
	<b>TOTAL</b>	3	2	2	1	1	1	0	10



**Figura 6.** Relação entre os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, na fase de pós-emergência, subfase avançada (Colônia M2).



**Figura 7.** Relação entre o tempo de observação das colônias M40, M1 e M3 e a freqüência de comportamentos de dominância realizados pelas fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx*, mais dominantes antes e depois da manipulação experimental.

**Tabela 11.** Duração e/ou freqüência de comportamentos exercidos pelas fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pré-emergência.

<b>COLÔNIA M52</b>					
	<b>X101</b>	<b>X1010</b>	<b>X104</b>	<b>X107</b>	<b>X108</b>
<b>Tempo de permanência na colônia (min).</b>	620	60	0.5	0.75	0.17
<b>Construção de células</b>	1	1	0	1	3
<b>Trofaláxis larva - adulto</b>	6	4	0	0	2

**Tabela 12.** Caracterização, duração e/ou freqüência de comportamentos exercidos pelas fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pós-emergência subfase recente.

<b>COLÔNIA M40</b>				
	<b>X410</b>	<b>X49</b>	<b>X41</b>	<b>X43</b>
<b>Tempo de permanência na colônia (min.)</b>	550	475	0.67	0.17
<b>Construção de células</b>	2	0	0	0
<b>Trofaláxis larva - adulto</b>	11	8	2	0
<b>Comportamento na colônia</b>	Dominante	Oportunista	Forageadora	Forageadora

**Tabela 13.** Caracterização, duração e/ou freqüência de comportamentos exercidos pelas fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pós-emergência subfase intermediária.

<b>COLÔNIA M1</b>					
	<b>X23</b>	<b>X24</b>	<b>X22</b>	<b>X21</b>	<b>X26</b>
<b>Tempo de permanência na colônia (min)</b>	316	530	500	41	150
<b>Construção de células</b>	3	2	0	0	0
<b>Trofaláxis larva - adulto</b>	3	5	1	0	0
<b>Comportamento na colônia</b>	Oportunista	Dominante	Oportunista	Forageadora	Forageadora

**Tabela 14.** Caracterização, duração e/ou freqüência de comportamentos exercidos pelas fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pós-emergência subfase intermediária.

COLÔNIA M3							
	X83	X84	X82	X87	X85	X81	X88
<b>Tempo de permanência na colônia em minutos</b>	570	62	127	200	30	5	407
<b>Construção de células</b>	1	0	0	0	0	0	2
<b>Trofaláxis larva -adulto</b>	3	0	2	0	1	0	2
<b>Comportamento na colônia</b>	Dominante	Oportunista	Oportunista	Forageadora	Forageadora	Forageadora	Oportunista

**Tabela 15.** Duração e/ou freqüência de comportamentos exercidos pelas fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pós-emergência, subfase avançada.

COLÔNIA M10							
	X18	X15	X11	X14	X16	X12	X13
<b>Tempo de permanência na colônia (min)</b>	449	50	206	90	156	165	312
<b>Construção de células</b>	2	0	2	2	1	1	2
<b>Trofaláxis larva -adulto</b>	1	0	0	0	0	0	0

**Tabela 16.** Duração e/ou frequência de comportamentos exercidos pelas fêmeas de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pós-emergência, subfase avançada.

	COLÔNIA M2						
	X53	X56	X73	X59	X55	X57	X58
<b>Tempo de permanência na colônia (min)</b>	250	60	155	102	266	240	78
<b>Construção de células</b>	1	0	2	1	0	1	1
<b>Trofaláxis larva -adulto</b>	1	1	1	1	0	0	0

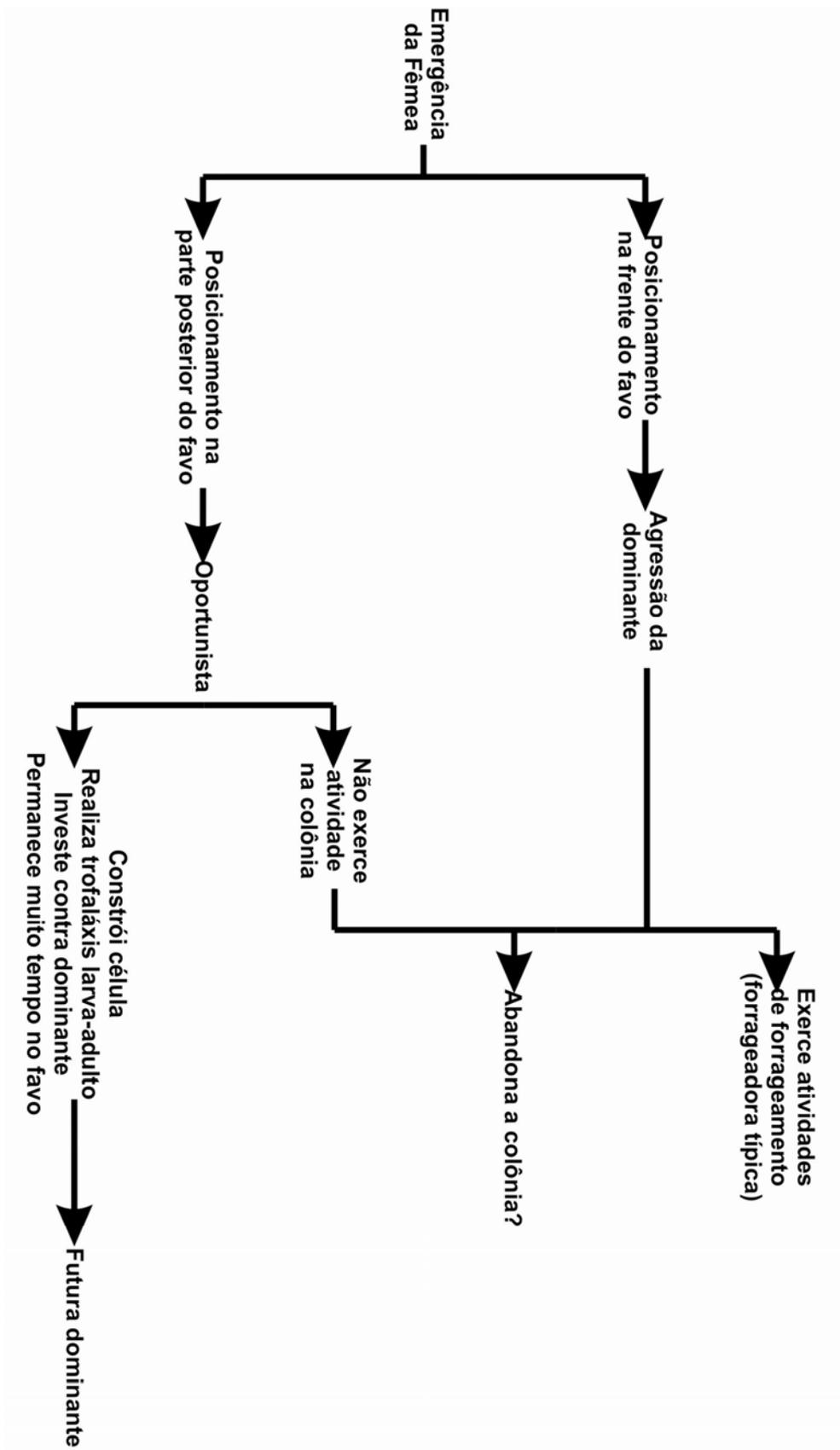


Fig. 8: Análise dos possíveis comportamentos assumidos pelas fêmeas de *Mischoctytarus cerberus styx* na fase de pós emergência

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BONABEAU, E., THERAULAZ, G. e DENEUBOURG, J. L. Dominance orders in animal societies: the self-organization hypothesis revisited. **Bull. Math. Biol.**, Elmsford, v. 61, p. 727-757. 1999.

CHANDRASHEKARA, K. & GADAGKAR, R. Evolution of eusociality: lessons from social organization in *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). In **Social Insects and the environment**. G.K Veeresh, B. Mallik, and C. A. Viraktamath (eds.), Oxford & IBH, new Delphi. Pp. 73-74. 1990.

CHANDRASHEKARA, K. & GADAGKAR, R. Queen succession in the primitively eusocial tropical wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera, Vespidae). **J. Ins. Behav.** 5(2): 193-209, 1992.

COWAN, D. P. The solitary and presocial Vespidae. In: ROSS, K. G. e MATTHEWS, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 2, p. 36-69.

GAMBOA, G. J.; HEACOCK, B. D.; WILTJER, S. L. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** 51: 343-352, 1978.

-

GIANNOTTI, E. & MACHADO, V.L.L. Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* Frabicius (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. Bras. Ent.** 43(3/4):185-190, 1999.

GIANNOTTI, E. Male Behavior in Colonies of the Social wasp *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 43, n. 3, p 551-555. 2004.

- GOBBI, N. Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). 1977., 229f. **Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas)** – Universidade de São Paulo, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, 1977.
- HUNT, J. H. & AMDAM G. V. Bivoltinism as an antecedent to eusociality in the paper wasp genus *Polistes*. **Science**, v. 308, p. 264-267. 2005
- ITO, Y. Social behaviour and social structure of neotropical paper wasp *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basimacula* (Cameron). **J. Ethol.** v.2, n.1. Pp. 17-29. 1984.
- JEANNE, R.L. Social biology of Neotropical wasps *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, **144** (3):63-150. 1972.
- KUDO, K. 2000. Variable investments in nests and worker production by the foundresses of *Polistes chinensis* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Ethology**, 18, 37- 41.
- LITTE, M. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. **Behav. Ecol. Sociobiol.** Vol.2, Pp. 229-312, 1977.
- LITTE, M. *Mischocyttarus flavitarsus* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. **Z. Tierpsychol.**, Berlin e Hamburg, v. 50, p. 282-312. 1979.
- LITTE, M. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombia rain forest. **Contr. Zool.**, Washington, v. 317, p. 1-26. 1981.
- MARKIEWICZ , D.A , O`DONNELL,S. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocialwasps. **J. Comp.Physiol.A** .v.187, p.327-333 ,2001.

- MURAKAMI, A. S. N. e SHIMA, S. N. Nutritional and Social Hierarchy Establishment of the Primitively Eusocial Wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and Related Aspects. **Sociobiology**, Chico, v. 48, n. 1, p 183-207. 2006.
- MURAKAMI A. S. N. Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *mischocyttarus (monocyttarus) cassununga* von ihering, 1903 (hymenoptera,vespidae,mischocyttarini), com especial referência às fêmeas hierarquicamente superiores. **Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da UNESP**, campus Rio Claro, SP, Brasil. 2007. 210pp.
- NODA, S. C. M.; SILVA, E. R.; GIANNOTTI, E. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**. 38(3b): 603-614, 2001.
- NODA, S. C. M. *Determinação e diferenciação de castas em Mischocyttarus (Mischocyttarus) drewseni Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados*. 2005. 110f., **Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”**, Campus de Rio Claro, 2005.
- O'DONNELL, S. The function of male dominance in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Ethology**, Berlin, v. 105, p. 273-282. 1999.
- OLIVEIRA, V. C. *Comportamentos de dominância e subordinação da vespa eussocial primitiva, Mischocyttarus (Monogynoecus) montei ZIKÁN, 1949 (Hymenoptera,Vespidae,Mischocyttarini)*. 2003. 73f., **Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista**, Rio Claro, 2003.

- OLIVEIRA, V. C. Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus* (monogynoecus) *montei*, ZIKÁN, 1903 (hymenoptera, vespidae, mischocyttarini), com especial referência à regulação social das colônias. **Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da UNESP**, campus Rio Claro, SP, Brasil. 2007.
- PARDI, L. & PICCIOLI, M.T.M. Studi sulla biologia di *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 2. Differenziamento castale incipiente in *B. griseus* (Fab) [sic]. **Monitore Zoológico Italiano (NS) Suppl.**, 3:131-146. 1970.
- PARDI, L. & PICCIOLI, M.T.M. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera, Vespidae). 4. On caste differences on *Belonogaster griseus* (Fab) and the position of this genus among social wasp. **Monitore Zoológico Italiano (NS) Suppl.**, 16(9):131-146. 1981.
- PARDI, L. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol. Zool.** 21: 1-13, 1948.
- PREMNATH, S.; SINHA, A.; GADAGKAR, R. Dominance relationship in the establishment of reproductive division of labour in a primitively eusocial wasp (*Ropalidia marginata*). **J. Behav. Ecol. Sociobiol.** 39(2): 125-132, 1996.
- PREZOTO, F., VILELA, A. P. P., LIMA, M. A. P., D'AVILA, S., SINZATO, D. M. S., ANDRADE, F. R., SANTOS-PREZOTO, H. H. & GIANNOTTI, E. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, 44(2):379-390. 2004
- RICHARDS, O. W. The biology of the social wasp (Hymenoptera, Vespidae). **Biol. Ver.** v. 46, p. 483-528. 1971.

- RÖSELER, P. F. Reproduction competition during colony establishment. In Ross, G. K. & Matthews, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Comstock Publ. Associates. A division of Cornell Univ. Press. Ithaca and London, 309-333 pp. 1991.
- RÖSELER, P. F. RÖSELER, I. and STRAMBI, A. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasp, *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). **Monit. Zool. Ital.** (N.S.) 20:283-290. 1986.
- SILVA, I. M. Determinação de castas em *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) sob a perspectiva nutricional. 2002. 36f., **Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista**, Rio Claro, 2002.
- SPRADBERRY, J. P. Evolution of queen number and queen control. In Ross, G. K. & Matthews, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Comstock Publ. Associates. A division of Cornell Univ. Press. Ithaca and London, 333-388 pp. 1991.
- SUMANA, A. & GADAGKAR, R. The structure of dominance hierarchies in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*. **Ethol. Ecol. Evol.** 13(3): 273-281, 2001.
- SUZUKI, T. Production schedules of males and reproductive females, investments sex ratios, and worker-queen conflict in paper wasps. **Amer. Nat.** 128:366-378. 1986.
- WEST-EBERHARD, M.J. The social biology of polistine wasp. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan.** 140:1-101, 1969.

**CAPÍTULO 2: ANÁLISE MORFOFISIOLÓGICA DOS INDIVÍDUOS DE ACORDO COM AS FASES ONTOGENÉTICAS DO DESENVOLVIMENTO COLONIAL DA VESPA EUSSOCIAL PRIMITIVA *MISCHOCYTTARUS CERBERUS STYX* RICHARDS, 1940 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI) E ASPECTOS NUTRICIONAIS RELACIONADOS.**

**RESUMO**

Uma vez que aparentemente não existem diferenças morfológicas entre dominantes e subordinados em vespas eussociais, todos os indivíduos podem potencialmente desenvolver sua capacidade reprodutiva e atingir o status de poedeira principal. Sendo assim, a determinação de castas é pouco compreendida. Na tentativa de identificar os padrões de desenvolvimento ovariano e verificar quais são os aspectos relacionados à diferenciação entre as castas de acordo com o desenvolvimento colonial, foram coletadas 6 colônias de *Mischocyttarus cerberus styx*, em diferentes fases e subfases do ciclo para análise da morfofisiologia dos indivíduos comparando com dados sobre alimentação e comportamentais previamente coletados. Os resultados mostraram que as fêmeas apresentaram diferentes graus de desenvolvimento ovariano, além da presença de mais de uma fêmea inseminada por colônia em todas as fases analisadas. Entretanto, os testes estatísticos aplicados não mostraram diferenças significativas em tamanho corpóreo. As fêmeas também

apresentaram diferenças com relação à seu repertório comportamental e com relação a distribuição do alimento na colônia.

## **ABSTRACT**

A time that apparently morphologic differences between and subordinate in eusociais wasps do not exist dominant, all the individuals can potentially develop its reproductive capacity and reach the status of main laying wasp. Thus, the determination of chaste is not complete understood. In the attempt to identify the ovarian development and to verify which they are the aspects related to the differentiation enters cast the colonial development in accordance with, had been collected 6 colonies of *Mischocyttarus cerberus styx*, in different phases and subfases of the cycle for analysis of the morfophysiology of the individuals comparing with behavior data on feeding and previously collected. The results had more than shown that the females had presented different degrees of ovarian development, beyond the presence of a female inseminated for colony in all the analyzed phases. However, the applied statistical tests had not shown significant differences in corporeal size. The females had also presented differences with regard to its behavior repertoire and distribution of the food in the colony.

## **1. INTRODUÇÃO**

### **1.1. Morfofisiologia**

Nos Hymenoptera, as fêmeas compõem quase a totalidade da sociedade. Esta, por sua vez, é estruturada pelas diferenças entre seus membros fêmeas, as quais podem ser sutis, envolvendo somente a fisiologia, ou profundas, envolvendo diferenças no tamanho e muitas características morfológicas (WHEELER, 1986).

As vespas eussociais primitivas têm sido um importante objeto de estudo para analisar o relacionamento do comportamento social com a fisiologia (MARKIEWICZ e O'DONNELL, 2001), uma vez que a diferenciação morfológica de castas não ocorre, ou seja, essa distinção se dá a nível

comportamental, de forma que os indivíduos mais dominantes se especializam em determinadas tarefas, enquanto que os subordinados em outras (GIANNOTTI, 1992; JEANNE, 1986; KEEPING, 2000).

Portanto, nestes vespídeos, a posição social da fêmea depende freqüentemente e fortemente da sua fisiologia reprodutiva (PARDI, 1948; RÖSELER; RÖSELER e STRAMBI, 1985), ou seja, o estado de dominância do indivíduo aparentemente inicia uma resposta fisiológica direta que afeta o desenvolvimento do ovário (WHEELER, 1986). O desempenho da hierarquia de tarefas acompanha a hierarquia de dominância (JEANNE, 1991).

Conseqüentemente, a rainha é a fêmea com mais elevado grau de desenvolvimento ovariano nas vespas eussociais primitivas, e tipicamente domina todas as outras fêmeas, em grande parte monopolizando a reprodução enquanto evita tarefas de alto custo energético tais como a atividade forrageira (JEANNE, 1972; O'DONNELL, 1998a,; PARDI, 1948 e STRASSMANN e MEYER, 1983). Entretanto, de acordo com GOBBI (1977), em *Polistes versicolor*, apesar das diferenças no repertório comportamental entre rainhas e operárias, cada fêmea é uma rainha em potencial, tendo condições de desenvolvimento ovariano. Dessa forma, é muito comum ocorrer a inibição ovariana das subordinadas pelas rainhas funcionais ou dominantes (GOBBI, 1977; PARDI, 1948; RICHARDS e RICHARDS, 1951).

Em particular, nas vespas eussociais primitivas, as chamadas “gynes” (rainhas em potencial) e as operárias são geralmente similares, de forma que diferem freqüentemente no tamanho médio. TURILLAZZI e PARDI (1976), estudando associações poligínicas de *Polistes dominulus (=gallicus)*, mostraram que existe uma relação entre o tamanho do corpo e a dominância (posição ocupada na hierarquia). Esta diferença no tamanho, segundo WHEELER (1986), foi uma das primeiras divergências evolucionárias entre rainhas e operárias. Na espécie *Ropalidia romandi*, o tamanho do corpo (medida da célula mediana da asa) das fêmeas inseminadas com ovários desenvolvidos (poedeiras) tende a ser maior do que das fêmeas não poedeiras (TSUCHIDA et al, 2000). Estudos mais recentes relatam que a função reprodutiva ou não dos indivíduos pode ser associada com a variação no

tamanho do corpo e/ou diferenças fisiológicas em muitas vespas eussociais primitivas (TANNURE-NASCIMENTO et al, 2005). Segundo KEEPING (2000), o tamanho do corpo pode contribuir para a dominância social e reprodutiva, porém provavelmente apresentam uma importância secundária quando comparada com os fatores hormonal e nutricional.

O'DONNELL (1998) aponta para a necessidade de estudos empregando análises morfométricas nas três principais porções do corpo (cabeça, mesossoma e metassoma), e comparações destas medições entre rainhas e operárias. Conforme BLACKITH (1958), as diferenças de castas alométricas, em vespas eussociais, quando existem estão mais pronunciadas em estruturas do gáster. Outra característica, como a ausência de inseminação, tem sido freqüentemente usada como um critério para a distinção das rainhas e operárias em vespas sociais (O'DONNELL, 1998a). O Corpo gorduroso (CG), tido como o principal tecido de reserva de nutrientes e de substâncias energéticas, também tem ajudado no entendimento sobre a distinção entre as castas, rainha e operária (PAES DE OLIVEIRA, 2005).

Segundo MARKIEWICZ e O'DONNELL (2001), a variação da fisiologia nutricional (corpo gorduroso= precursor do desenvolvimento do oócito, o qual apresenta intensa atividade metabólica, especialmente na produção de vitelogenina durante a postura das fêmeas) e do desenvolvimento ovariano podem ser determinados pela diferença na realização da tarefa. Da mesma forma, WHEELER (1996) descreve que em um contexto social, a ovogênese pode ser influenciada por vários fatores importantes para sua regulação tais como: nutrição, atividade forrageira, acasalamento, clima e outros indivíduos da mesma espécie.

## **1.2. Cenário nutricional das castas de vespas sociais**

A diferenciação morfológica de castas em vespas deve resultar de variações na qualidade e quantidade do alimento ingerido durante o estágio larval e, que hábitos alimentares diferentes entre operárias e rainhas adultas podem reforçar o polimorfismo existente (SPRADBERY, 1973).

De acordo com MARCHAL (1896; 1897 apud WILSON, 1971) a divergência entre as castas nos Vespinae é baseada na discriminação nutricional durante o crescimento das larvas. O autor considera as operárias “vítimas” da castração nutricional durante o período larval e conseqüentemente, tornam-se adultos com ovários não desenvolvidos. Esta hipótese de acordo com Wilson (1971) ajusta-se ao sistema de castas em *Polistes*, cujas operárias são indivíduos subordinados os quais devem investir grande parte do tempo e energia em viagens de forrageamento. Quando retornam ao ninho o alimento coletado é transferido inicialmente para as fêmeas dominantes que usam a energia para produzir mais ovos.

Segundo HUNT (1991) as operárias de espécies eussociais primitivas são inicialmente castradas em seu papel, em virtude da nutrição deficiente durante o período de crescimento larval. O autor propõe os termos, operárias ontogenéticas para aquelas determinadas por nutrição larval diferencial, e operárias subordinadas para as determinadas por nutrição diferencial do adulto. O mesmo relata ainda alguns elementos do cenário nutricional os quais considera vitais para a evolução da eussocialidade. O provisionamento fracionado foi acompanhado de mastigação onde parte da hemolinfa era ingerida pela vespa, servindo como complemento nutricional o qual aumenta a longevidade e fecundidade (HUNT, 1984). O canibalismo é outro elemento considerado como a maior força seletiva na origem e elaboração da trofaláxis larva-adulto (HUNT, 1988). A saliva larval aceita pelos adultos como nutriente semelhante ao néctar floral teria sido primeiramente expressada para prevenir o canibalismo (HUNT et al., 1982).

## 2. OBJETIVOS

Estudar se há diferenciação morfofisiológica em castas de *Mischocyttarus cerberus styx*, bem como a relação entre desenvolvimento ovariano e os aspectos nutricionais de cada indivíduo.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

Foram observadas seis colônias de *Mischocyttarus cerberus styx* no período de 2004 a 2007, durante as fases de pré-emergência (1 colônia: M52) e pós-emergência (5 colônias: M40, M3, M1, M10 e M2) no campus da Unesp, Rio Claro, SP (22°24'26"S, 47°33'36"W).

As fases e as subfases do desenvolvimento colonial, consideradas no projeto foram: Pré-emergência (subfase pupa) e Pós-emergência (subfases recente, intermediária e avançada), as quais foram identificadas a partir da caracterização da colônia como proposto no capítulo 1 deste trabalho. Sendo assim, foi permitido acompanhar o número de imaturos e maturos presentes. Tais mapeamentos foram feitos em dias intercalados, periodicamente e, dependendo da condição biológica apresentada pela colônia, os mapeamentos foram realizados diariamente.

As observações foram feitas em indivíduos previamente marcados com tinta acrílica, atóxica e de rápida secagem. A coleta de dados foi "ad libitum", utilizando-se de observações diretas a olho nu, e respeitando os dois períodos (manhã e de tarde).

A escala da hierarquia social foi determinada, por meio da frequência de comportamentos de dominância e subordinação apresentada por cada uma das fêmeas pertencentes na colônia. Foram considerados, como comportamentos de dominância, a ação de uma fêmea investir fisicamente contra outra por meio de empurrões e o uso da mandíbula para intimidação. A resposta da fêmea que sofre o comportamento de dominância pode ser outra investida, o que também foi considerado como dominância. Para cada comportamento de dominância foi contado um de subordinação para fêmea dominada.

Uma vez estabelecida a hierarquia social, continuou-se o acompanhamento de tais relações entre os indivíduos a fim de verificar a estabilidade da posição social de cada fêmea durante 10 horas. Após esse período, a fêmea caracterizada como poedeira funcional e mais dominante foi artificialmente retirada, através de manipulação experimental. Após 24 horas

foram determinados os comportamentos de dominância e subordinação das fêmeas restantes. Por fim, durante o período de observação, também foram coletados dados sobre outros dois comportamentos das fêmeas:

- tempo de permanência na colônia: foi considerado todo o tempo que as fêmeas permaneceram paradas ou realizando tarefas sobre o favo do ninho.

- trofaláxis larva-adulto: foi considerada a frequência com que as fêmeas introduziram a cabeça no interior da célula e instigou a larva para doação da saliva.

Com relação ao aspecto nutricional, foram anotadas as frequências das atividades de coleta de alimento líquido e sólido, bem como os indivíduos que as realizam. Ainda foi cronometrado o tempo que as fêmeas levaram para macerar o alimento antes de repassá-lo, devido à possibilidade das mesmas ingerirem algum nutriente durante este processo. HUNT (1991) demonstrou esta possibilidade experimentalmente.

A discriminação do tipo de alimento foi realizada utilizando critérios comumente usados por vários autores. A metodologia aplicada foi baseada no trabalho de SILVA e NODA (2000). Quando a substância ingerida tinha o aspecto de uma massa compacta, brilhante e geralmente de cor clara considerou-se esta como alimento sólido de origem animal, o qual pode ser carregado pelas mandíbulas ou pelas pernas dianteiras, dependendo do tamanho. O material, em forma de gotícula (líquido), passado via glossa de um adulto para outro e deste para as larvas, foi considerado como néctar ou água (alimento líquido). Quando após a trofaláxis, o indivíduo que recebeu líquido realizou atividade relacionada à construção de células, tal material foi designado como sendo água.

#### **a) Análises morfofisiológicas**

Após realizadas as observações etológicas em cada uma das três subfases, as colônias foram coletadas e fixadas em Dietrich por 72 horas e conservadas em álcool 70%. As seguintes medidas (figura 1) da cabeça,

mesossoma, metassoma e asa foram obtidas sob estereomicroscópio de todos os indivíduos pertencentes às colônias.

### **Cabeça**

1- LC (largura da cabeça): largura máxima obtida frontalmente

2- Dml (distância mínima interorbital): distância máxima medida frontalmente

### **Mesosoma.**

3- CM (comprimento do mesoscuto): medido dorsalmente

4- LM (largura máxima do mesoscuto): medida dorsalmente

5- CME (comprimento do mesossoma): medido de perfil e da extremidade do pronoto até a base final do propódeo, excluindo o lóbulo propodeal.

### **Metassoma.**

6- ABT1 (altura basal do primeiro tergito): altura máxima medida de perfil

7- AAT1 (altura apical do primeiro tergito): altura máxima medida de perfil

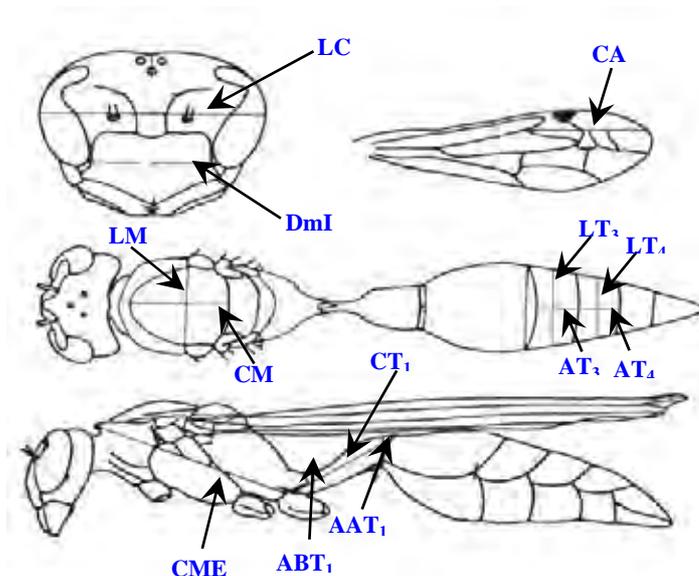
8- CT1 (comprimento do primeiro tergito): comprimento máximo medido de perfil.

9- LT3 (largura) e 10- AT3 (altura) do terceiro tergito: a largura e a altura máximas foram mensuradas após a retirada da estrutura do gáster e pressionada sobre duas lâminas.

11- LT4 (largura) e 12- AT4 (altura) do quarto tergito: idem ao procedimento anterior.

### **Asa.**

13- CA (comprimento da asa): da extremidade anterior da primeira célula submarginal (SM1) até à margem final da célula marginal (CM) da asa posterior direita.



**Figura 1.** Caracteres morfológicos mensurados: LC, DmI, CM, LM, CME, AME, ABT<sub>1</sub>, AAT<sub>1</sub>, CT<sub>1</sub>, LT<sub>3</sub>, AT<sub>3</sub>, LT<sub>4</sub>, AT<sub>4</sub> e CA (Adaptado de Shima et al.1994, ).

Após a coleta dos caracteres mensurados os indivíduos foram dissecados e submetidos às seguintes análises:

**Desenvolvimento ovariano:** Foi verificada a condição do desenvolvimento ovariano de *M. cerberus styx* de acordo com a ontogenia da colônia, ou seja, nas fases de pré e pós-emergência conforme as subfases já mencionadas. O número de ovos, oócitos em fase final e inicial de vitelogênese foram contados.

**Presença de espermatozoides armazenados na espermateca:** O conteúdo foi verificado pela opacidade apresentada e, também, pela presença de uma massa compacta arredondada, a qual pode ser perfeitamente visualizada através da película transparente da estrutura. Em caso de dúvida, uma lâmina foi preparada e a espermateca foi levemente pressionada por uma lamínula e observada ao microscópio. Esse método há muito vem mostrando ser eficiente para discriminar fêmeas inseminadas das não inseminadas (SHIMA-MACHADO, 1983, SHIMA 1991, SHIMA et al. 1994, 1996 a e b, 1998, 2000a e b, 2003; NODA et al. 2003 e outros).

**Quantidade relativa de tecido gorduroso:** Esta análise foi feita usando parâmetros relativos tais como, bastante (B), médio(M) e pouco(P).

Essa análise, aliada às duas anteriores permitiu a comparação do estado fisiológico com as atividades executadas pelas fêmeas conforme a sua idade.

### **b) Análise Estatística**

Posterior às mensurações das três principais regiões do corpo (cabeça, mesossoma e metassoma), foram utilizados o teste não paramétrico, Mann-Whitney, e o teste paramétrico, teste t, para amostras independentes. A escolha do teste mais adequado foi feita com base no teste de normalidade e homogeneidade de variância (ZAR, 1999). Esta análise busca verificar diferenças morfológicas significantes entre fêmeas inseminadas (I) e não-inseminadas (NI). Para tanto, foram comparadas fêmeas inseminadas com não-inseminadas em colônias de mesma fase.

Em seguida agrupou-se fêmeas I de diferentes fases e aplicou o teste ANOVA para verificar a existência de diferenças morfológicas externas ao longo do ciclo colonial. O mesmo foi feito para as fêmeas NI.

## **4. RESULTADOS E DISCUSSÃO**

### **4.1. Padrões de desenvolvimento ovariano de acordo com as fases e subfases do desenvolvimento colonial relacionado à posição hierárquica para fêmeas inseminadas e não inseminadas de *Mischocyttarus cerberus styx*.**

Três padrões de desenvolvimento ovariano foram detectados (figura 2): o tipo B, apresentando apenas oócitos em fase inicial de vitelogenese; o tipo C subdividido em C1 (mais próximo do B, com poucos oócitos em fase final e vários em fase inicial), C2 (alguns oócitos em fase inicial, pouco ou nenhum oócito em fase final e um ovo) e o tipo D, com a presença de oócitos em fase inicial e final e de ovos maduros. Iguamente aos resultados obtidos para *M. cassununga* (MURAKAMI e SHIMA, 2006; MURAKAMI, 2007), nas colônias de *M. cerberus styx* não foi encontrado nenhum ovário do tipo A, de aparência filamentosa e que não possui nem mesmo oócitos em fase inicial. A ausência deste tipo de ovário pode ter

relação com um aspecto típico de vespas eussociais primitivas, que é apresentar flexibilidade nos papéis sociais dos adultos (GADAGKAR, 1991). Uma vez que o status social e reprodutivo dos indivíduos não é fixo, é necessário que estes sejam capazes de desenvolver seu potencial e de assumir prontamente qualquer papel de acordo com as necessidades da colônia (ROSELER, 1991). No capítulo 1, já apresentado neste trabalho, em colônias de *M. cerberus styx* pode ocorrer substituições da dominante, portanto é preciso a presença de fêmeas com ovários com certo grau de desenvolvimento e não completamente atrofiados, como é o caso do ovário tipo A.

Em *Liostenogaster flavolineata*, das 22 fêmeas subordinadas deixadas sozinhas em seus respectivos ninhos, dos quais todos os demais adultos (incluindo a dominante) foram retirados, 19 permaneceram na colônia, e dessas, 18 apresentaram desenvolvimento ovariano e status de inseminação característicos de fêmeas dominantes, sendo que a maioria provavelmente botou ovos. Estas características diferiram drasticamente das demais subordinadas retiradas das colônias no início do experimento, indicando que as fêmeas não se subordinam simplesmente por causa de alguma restrição fisiológica incondicional e que seu status reprodutivo pode ser modificado mediante as necessidades da colônia (FIELD e FOSTER, 1999). Seguindo o mesmo padrão, ao se retirar experimentalmente a fêmea dominante de 14 colônias de *Polistes snelleni*, foi verificado que de 23 forrageadoras com ovários desenvolvidos 4 estavam inseminadas e se tornaram poedeiras em quatro colônias (SUZUKI, 2005). *M. cerberus styx* parece assemelhar-se a estas espécies, uma vez que, após a retirada de fêmeas dominantes, ocorre disputa pela posição hierárquica entre fêmeas dentro da própria colônia.

As tabelas 1,2,3 e 4 apresentam o potencial reprodutivo dos indivíduos das colônias estudadas de acordo com as fases e subfases do ciclo colonial. É possível perceber que há, em todas as colônias analisadas mais de uma fêmea com ovários desenvolvidos e que em 5 dessas, mais de uma está inseminada.

Na fase de pré-emergência, a presença de mais de uma fêmea inseminada deve-se à fundação por associação entre fundadoras (pleometrose), apesar de parecer ser incomum na espécie (capítulo 1). Em *Parischnogaster alternata* (TURILLAZZI, 1985) e em colônias de *M. cassununga* durante a fase de pós-emergência (MURAKAMI e SHIMA, 2006; MURAKAMI, 2007; OLIVEIRA, 2007), resultados semelhantes foram observados.

A presença de mais de uma fêmea inseminada juntamente com o que já foi colocado quanto ao desenvolvimento ovariano explica a disputa pela posição de poedeira funcional após a sua retirada (capítulo 1).

Em colônias de *P. dominulus* que perderam a fêmea dominante, várias subordinadas desenvolveram seus ovários (DAPPORTO et al., 2005). Essa é uma estratégia extremamente vantajosa para este grupo de vespas, já que o baixo número de indivíduos por colônia aliado à fragilidade do ninho, que por não apresentar envelope fica mais exposto a predação e ao parasitismo, faz com que cada membro da colônia tenha um papel crucial na sua viabilidade, podendo assumir diferentes funções quando necessário, caso outro indivíduo se perca (OLIVEIRA, 2003).

Característica semelhante foi observada em colônias de *B. peziolata*, nas quais a maioria (96%) das fêmeas fundadoras possuía ovários bem desenvolvidos ou em desenvolvimento, indicando que grande parte delas tem o potencial de botar ovos desde o início da fundação (KEEPING, 2000). Também foi verificado que cerca de 80% das colônias de *M. angulatus* e metade das de *M. basimacula* foram fundadas por várias fêmeas com ovos maduros, e que todas as colônias de fundação solitária falharam antes da emergência das primeiras filhas (ITÔ, 1984), mostrando a importância da presença de mais de uma poedeira em potencial para a viabilidade da colônia nestas espécies.

Esse grande número de fêmeas com ovários desenvolvidos ou em desenvolvimento pode ser o resultado da quantidade e do tipo de alimento ingerido aliados à frequência e ao tipo de tarefas realizadas na colônia. Tal relação será melhor discutida ainda neste capítulo.

Ainda, ao se comparar às colônias estudadas de acordo com a fase de desenvolvimento colonial, nota-se que não há uma variação expressiva do número de fêmeas inseminadas por colônia. Durante a fase de pré-emergência, obteve-se 3 fêmeas inseminadas, enquanto que na subfase recente esse número cai para 2. Na subfase intermediária a colônia M1 apresenta 2 fêmeas inseminadas enquanto a colônia M3 apresenta apenas 1. Já na subfase avançada as colônias M10 e M2 apresentam igualmente 4 fêmeas inseminadas.

A presença de fêmeas inseminadas em todas as fases estudadas explica as substituições na colônia que também podem ocorrer em todas as fases. Isso significa que o aumento do número de indivíduos inseminados de uma fase para outra não pode ser atribuído somente às fêmeas fundadoras, mas também às fêmeas que emergem posteriormente e que estão encontrando machos. Em *M. cerberus styx*, os mesmos foram observados nas colônias estudadas em todas as fases de pós-emergência do ciclo colonial. Além do mais, como todas as vespas eussociais que habitam os trópicos, é possível encontrar colônias de *M. cerberus styx* em diferentes fases do ciclo colonial na mesma época do ano, permitindo que fêmeas encontrem machos independentemente da fase do ciclo em que está sua colônia. De maneira similar, em colônias de *Parischnogaster nigricans serrei*, o desenvolvimento ovariano das fêmeas de *P. nigricans serrei* ocorre à medida que elas envelhecem (TURILLAZZI, 1991).

Há ainda um aspecto interessante que merece ser discutido, com relação a ocorrência de fases alternadas entre monoginia e/ou oligoginia em *M. cerberus styx*. A colônia se inicia com algumas fêmeas inseminadas e à medida que vai se desenvolvendo tal número diminui podendo atingir uma só fêmea, que finalmente irá produzir um número maior de fêmeas inseminadas que, por sua vez, vão dispersar e fundar novas colônias.

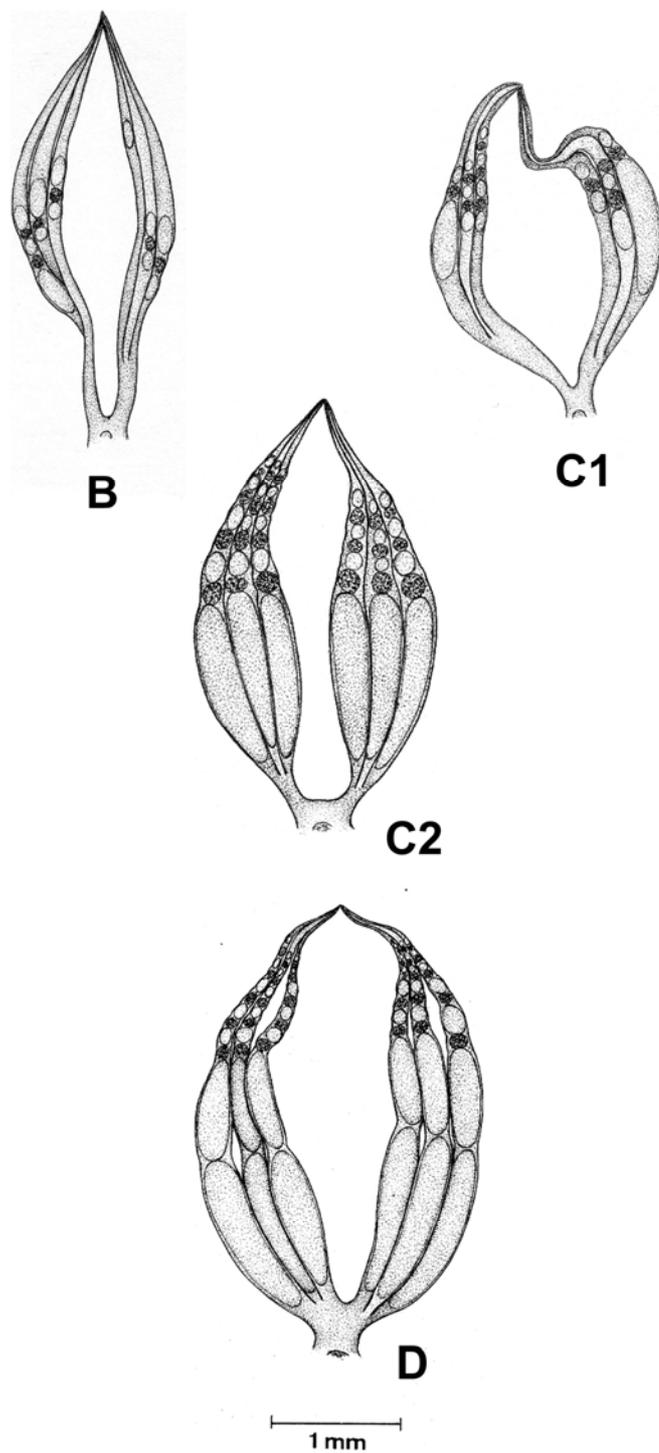
Pode-se sugerir que esse processo é semelhante do que ocorre em grande número de espécies de Epiponini (SHIMA et al. 1994,1996 a,b,1998,2000a e b; NOLL et al. 1996, 2000), porém, neste caso, o número de rainhas é bem maior, caracterizando poliginia típica ( muitas rainhas). Este

fato, muito provavelmente não ocorrerá no gênero *Mischocyttarus*, já que é característico do grupo apresentar baixa densidade populacional.

Como o gênero *Michocyttarus*, aproxima-se muito dos Epiponini do ponto de vista filogenético, as características aqui apresentadas, especialmente no que se refere ao número de rainhas inseminadas, e a variação desse ao longo do ciclo, faz com esse táxon seja extremamente importante para se compreender a origem da poliginia e oligoginia cíclica em vespas derivadas enxameantes dos Epiponini.

Na fase avançada o número de fêmeas inseminadas aumenta o que pode ser explicado pelas características de final de ciclo.

Até o momento, a real contribuição dessas fêmeas com ovários desenvolvidos para a produção de ovos e adultos é ainda desconhecida para qualquer espécie de Stenogastrinae. Em *Eustenogaster fraterna*, as características comportamentais e o desenvolvimento ovariano dessas fêmeas indicam que estas são apenas ajudantes temporárias e que elas esperam para iniciar a produção da própria prole na esperança de herdar o ninho (FRANCESCATO et al., 2002).



**Figura 2.** Padrões de desenvolvimento ovariano de *M. cerberus styx*.

**Tabela 1.** Posição hierárquica, inseminação (Ins.), tipo de ovário (TO), oócitos em fase inicial (OI), oócitos em fase final (OF), ovos (O) e quantidade de gordura (CG) apresentados pelos indivíduos de colônias de *M. cerberus styx* na fase de pré-emergência (subfase pupa).

Colônia	Rank	Ins.	TO	OI	OF	O	CG
M52	X101 (1 <sup>a</sup> )	Sim	D	12	3	4	B
	X1010 (2 <sup>a</sup> )	Sim	C	10	2	-	M
	X104 (3 <sup>a</sup> )	Não	B	-	-	-	M
	X108 (5 <sup>a</sup> )	Sim	D	5	2	1	P

**Tabela 2.** Posição hierárquica, inseminação (Ins.), tipo de ovário (TO), oócitos em fase inicial (OI), oócitos em fase final (OF), ovos (O) e quantidade de gordura (CG) apresentados pelos indivíduos de colônias de *M. cerberus styx* na fase de pós-emergência (subfase recente).

Colônia	Rank	Ins.	TO	OI	OF	O	CG
M40	X410 (1 <sup>a</sup> )	Sim	D	30	6	5	M
	X49 (2 <sup>a</sup> )	Não	C	11	3	-	P
	X41 (3 <sup>a</sup> )	Sim	C	11	2	-	P
	X43 (4 <sup>a</sup> )	Não	C	8	4	-	M

**Tabela 3.** Posição hierárquica, inseminação (Ins.), tipo de ovário (TO), oócitos em fase inicial (OI), oócitos em fase final (OF), ovos (O) e quantidade de gordura (CG) apresentados pelos indivíduos de colônias de *M. cerberus styx* na fase de pós-emergência (subfase intermediária).

Colônia	Rank	Ins.	TO	OI	OF	O	CG
M1	X23 (1 <sup>a</sup> )	Não	C	20	3	-	M
	X24 (2 <sup>a</sup> )	Sim	D	42	6	6	B
	X22 (3 <sup>a</sup> )	Não	C	27	3	-	M
	X27 (4 <sup>a</sup> )	Não	C	15	4	-	M
	X25 (5 <sup>a</sup> )	Não	C	21	6	-	M
	X21 (6 <sup>a</sup> )	Não	C	15	2	-	M
	X26 (7 <sup>a</sup> )	Sim	C	8	1	1	M
M3	X83 (1 <sup>a</sup> )	Sim	D	32	6	6	B
	X84 (2 <sup>a</sup> )	Não	C	8	2	-	M
	X82 (3 <sup>a</sup> )	Não	C	11	2	-	M
	X87 (4 <sup>a</sup> )	Não	C	13	1	-	M
	X85 (5 <sup>a</sup> )	Não	C	9	2	-	M
	X81 (6 <sup>a</sup> )	Não	B	12	-	-	P
	X88 (7 <sup>a</sup> )	Não	C	13	2	-	M

**Tabela 4.** Posição hierárquica, inseminação (Ins.), tipo de ovário (TO), oócitos em fase inicial (OI), oócitos em fase final (OF), ovos (O) e quantidade de gordura (CG) apresentados pelos indivíduos de colônias de *M. cerberus styx* na fase de pós-emergência (subfase avançada).

Colônia	Rank	Ins.	TO	OI	OF	O	CG
M10	X18 (1 <sup>a</sup> )	Sim	D	15	6	5	M
	X15 (2 <sup>a</sup> )	Sim	C	6	3	1	M
	X11 (3 <sup>a</sup> )	Sim	C	10	3	1	M
	X14 (4 <sup>a</sup> )	Não	C	7	4	-	M
	X12 (6 <sup>a</sup> )	Não	C	5	4	-	M
	X13 (7 <sup>a</sup> )	Sim	C	8	3	1	M
M2	X53 (1 <sup>a</sup> )	Não	C	7	3	-	P
	X56 (2 <sup>a</sup> )	Não	C	9	4	-	M
	X73 (3 <sup>a</sup> )	Sim	C	10	1	1	M
	X55 (5 <sup>a</sup> )	Sim	D	28	6	6	M
	X57 (6 <sup>a</sup> )	Sim	C	11	4	-	M
	X58 (7 <sup>a</sup> )	Sim	D	25	4	2	M

#### 4.2. Análise estatística dos caracteres morfométricos investigados considerando as fases e subfases estudadas do ciclo colonial de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Não foram aplicados testes para fase de pré-emergência devido ao baixo número amostral, impossibilitando qualquer análise. Como já foi explicado no capítulo anterior, a maior parte das colônias desta espécie são fundadas por haplometrose.

Nas tabelas 5,6 e 7 é possível notar que os valores obtidos por meio dos testes t e de Mann-Whiney mostram que não houve diferenças significativas ( $p \leq 0,05$ ) para os caracteres medidos entre a fêmeas inseminadas (I) e não-inseminadas (NI), dentro de uma mesma subfase. Diferentemente de MURAKAMI e SHIMA, (2006) que encontraram diferenças significativas nas medidas de LT3, LT4 e CA para uma colônia, enquanto que para outra os caracteres que diferiram foram CT1 e AT3, o que poderia indicar uma adaptação da estrutura do gáster para permitir que o ovário se desenvolva em *M. cassununga*.

Do mesmo modo o teste ANOVA mostra que ao se comparar as fases e subfases do ciclo colonial para cada tipo de fêmea (I e NI), também não apresentaram diferenças significativas (tabelas 8 e 9).

Sendo assim, não há diferenças morfológicas significativas entre fêmeas I e NI dentro da mesma fase e nem entre as fases, sugerindo que a determinação das dominantes, para *Mischocyttarus cerberus styx*, pode ocorrer no período pós-imaginal.

Muitos trabalhos investigaram diferenças morfológicas. GOBBI et al. encontraram para fêmeas de *P. versicolor* que fêmeas analisadas em agregados eram maiores do que as presentes nas associações de fundadoras, mostrando que o tamanho corpóreo aumenta à medida que uma estação desfavorável se aproxima (GOBBI et al., 2006). TANURE NASCIMENTO et al., (2005) determinaram que as diferenças morfológicas existentes entre fêmeas de *Polistes satan* reprodutivas e não reprodutivas podem ser devido às estações do ano. Este fator pode explicar o que foi encontrado para *M. cerberus styx*, pois todas as colônias analisadas foram acompanhadas na mesma estação quente e úmida.

Já em *Belonogaster petiolata*, verificou-se que há uma diferenciação morfofisiológica entre os indivíduos reprodutivos e forrageadores, uma vez que as primeiras apresentaram um tamanho significativamente maior do que as últimas, numa proporção semelhante à encontrada entre dominantes e operárias de Polistines enxameantes, embora o tamanho seja de importância secundária, comparado a fatores nutricionais e hormonais. Além disso, as forrageadoras apresentaram cabeças mais largas enquanto as fundadoras e fêmeas reprodutivas tinham tórax e gáster maiores, além de ovários mais desenvolvidos e maior quantidade de gordura, dando indícios de que a determinação de castas ocorre na fase pré-imaginal, embora fatores imaginiais também estejam envolvidos (KEEPING, 2000, 2002). Evidências indiretas sugerem a existência de um sistema de determinação de castas similar em *B. grisea*, na qual foram encontradas duas classes distintas de fêmeas: (1) fêmeas potencialmente dominantes maiores, que foram mais freqüentemente fertilizadas, ingeriram mais ovos e foram as principais fundadoras da colônia e

(2) fêmeas potencialmente subordinadas que tinham características opostas as primeiras e forrageavam mais, sugerindo que fatores tróficos na fase pré-imaginal são os determinantes das duas condições “morfofisiológicas” (PARDI e MARINO PICCIOLI, 1970, 1981).

Por outro lado, alguns autores não observaram diferenças morfológicas muito significativas entre reprodutoras e não reprodutoras como NODA, (2005) para *M. drewseni* e FUKUDA, et al. (2003) em *Ropalidia plebeina*. Sendo assim, os resultados encontrados para *M. cerberus styx*, assim, como os encontrados para *M. montei* por OLIVEIRA, (2007) reforçam uma das principais características do grupo de vespas eussociais primitivas, que é a ausência de diferenciação morfológica entre as castas (GADAGKAR, 1991). Essa característica aliada aos padrões de desenvolvimento ovariano e inseminação das fêmeas colocados no item anterior reforça a hipótese de que dentro da colônia, independente da fase, é possível encontrar fêmeas fisiologicamente capaz de substituir a poedeira funcional. Dessa forma os aspectos nutricionais e comportamentais pós imaginal parecem ser de extrema importância na determinação das castas reprodutivas.

**Tabela 5.** Análise dos caracteres morfométricos comparando fêmeas inseminadas (I) e não inseminadas (NI) das colônias de *M.cerberus styx* estudadas na fase de pós-emergência subfase recente, com base nos resultados obtidos através do teste de Mann-Whitney.

	Média+dp		Mann-Whitney	
	I(n=2)	NI(n=3)	U	P
<b>LC</b>	2,61±0,03	2,64±0,07	2,00	0,56
<b>Dml</b>	1,11±0,03	1,10±0,07	2,50	0,77
<b>CM</b>	1,77±0,09	1,82±0,15	2,50	0,77
<b>LM</b>	1,74±0,00	1,76±0,06	2,00	0,56
<b>CME</b>	3,84±0,12	3,98±0,20	1,50	0,39
<b>ABT<sub>1</sub></b>	0,33±0,03	0,38±0,03	1,00	0,25
<b>AAT<sub>1</sub></b>	0,54±0,00	0,62±0,07	1,00	0,25
<b>CT<sub>1</sub></b>	2,25±0,09	2,28±0,17	2,00	0,56
<b>LT<sub>3</sub></b>	3,75±0,15	3,92±0,12	1,50	0,39
<b>AT<sub>3</sub></b>	1,47±0,03	1,52±0,12	2,50	0,77
<b>LT<sub>4</sub></b>	3,72±0,12	3,86±0,12	1,50	0,39
<b>AT<sub>4</sub></b>	1,32±0,06	1,36±0,07	2,00	0,56
<b>CA</b>	4,46±0,09	4,46±0,16	2,00	0,56

**Tabela 6.** Análise dos caracteres morfométricos comparando fêmeas inseminadas (I) e não inseminadas (NI) das colônias de *M.cerberus styx* estudadas na fase de pós-emergência subfase intermediária, com base nos resultados obtidos através do Teste t e do teste de Mann-Whitney.

	Média+dp		Teste t		Mann-Whitney	
	I(n=3)	NI(n=12)	T	p	U	p
LC	2,62±0,07	2,61±0,06	0,22	0,83	-	-
Dml	1,06±0,03	1,03±0,05	0,87	0,40	-	-
CM	1,84±0,03	1,75±0,21	-	-	11,5	0,35
LM	1,78±0,10	1,73±0,05	1,15	0,27	-	-
CME	3,90±0,15	3,92±0,11	-0,24	0,81	-	-
ABT <sub>1</sub>	0,34±0,03	0,34±0,04	0,00	1,00	-	-
AAT <sub>1</sub>	0,58±0,06	0,60±0,07	-0,41	0,69	-	-
CT <sub>1</sub>	2,18±0,11	2,35±0,12	-2,02	0,06	-	-
LT <sub>3</sub>	4,04±0,10	3,93±0,19	0,92	0,37	-	-
AT <sub>3</sub>	1,54±0,03	1,50±0,07	0,86	0,40	-	-
LT <sub>4</sub>	4,00±0,07	3,89±0,15	1,12	0,28	-	-
AT <sub>4</sub>	1,38±0,00	1,34±0,05	-	-	9	0,19
CA	4,46±0,11	4,41±0,14	0,59	0,57	-	-

**Tabela 7.** Análise dos caracteres morfométricos comparando fêmeas inseminadas (I) e não inseminadas (NI) das colônias de *M.cerberus styx* estudadas na fase de pós-emergência subfase avançada, com base nos resultados obtidos através do Teste t e do teste de Mann-Whitney.

	Média+dp		Teste t		Mann-Whitney	
	I(n=9)	NI(n=5)	T	p	U	p
LC	2,59±0,05	2,56±0,09	0,89	0,39	-	-
Dml	1,05±0,03	1,01±0,04	1,79	0,10	-	-
CM	1,76±0,08	1,75±0,14	0,13	0,90	-	-
LM	1,73±0,06	1,75±0,06	-0,52	0,61	-	-
CME	3,83±0,15	3,90±0,29	-0,57	0,58	-	-
ABT <sub>1</sub>	0,37±0,04	0,38±0,03	-0,51	0,62	-	-
AAT <sub>1</sub>	0,60±0,05	0,58±0,06	0,74	0,47	-	-
CT <sub>1</sub>	2,19±0,13	2,28±0,19	-0,96	0,36	-	-
LT <sub>3</sub>	3,85±0,13	3,91±0,26	-0,53	0,61	-	-
AT <sub>3</sub>	1,49±0,05	1,48±0,12	-	-	22	0,95
LT <sub>4</sub>	3,91±0,13	3,91±0,28	-0,04	0,97	-	-
AT <sub>4</sub>	1,34±0,06	1,31±0,09	0,76	0,46	-	-
CA	4,29±0,09	4,28±0,15	0,04	0,97	-	-

**Tabela 8.** Análise dos caracteres morfométricos comparando fêmeas inseminadas (I) nas subfase recente, intermediária e avançada das colônias de *M.cerberus styx* estudadas, com base nos resultados obtidos através da ANOVA.

	Média+dp			ANOVA	
	Inicial(n=2)	Intemediaria(n=3)	Avançada(n=9)	F	p
<b>LC</b>	2,61±0,03	2,62±0,07	2,59±0,05	0,21	0,81
<b>Dml</b>	1,11±0,03	1,06±0,03	1,05±0,03	2,96	0,09
<b>CM</b>	1,77±0,09	1,84±0,03	1,76±0,08	1,05	0,38
<b>LM</b>	1,74±0,00	1,78±0,10	1,73±0,06	0,43	0,66
<b>CME</b>	3,84±0,12	3,90±0,15	3,83±0,15	0,22	0,80
<b>ABT<sub>1</sub></b>	0,33±0,03	0,34±0,03	0,37±0,04	1,49	0,27
<b>AAT<sub>1</sub></b>	0,54±0,00	0,58±0,06	0,60±0,05	1,07	0,38
<b>CT<sub>1</sub></b>	2,25±0,09	2,18±0,11	2,19±0,13	0,18	0,84
<b>LT<sub>3</sub></b>	3,75±0,15	4,04±0,10	3,85±0,13	2,85	0,10
<b>AT<sub>3</sub></b>	1,47±0,03	1,54±0,03	1,49±0,05	1,33	0,30
<b>LT<sub>4</sub></b>	3,72±0,12	4,00±0,07	3,91±0,13	2,62	0,12
<b>AT<sub>4</sub></b>	1,32±0,06	1,38±0,00	1,34±0,06	0,79	0,48
<b>CA</b>	4,46±0,09	4,46±0,11	4,29±0,09	3,12	0,08

**Tabela 9.** Análise dos caracteres morfométricos comparando fêmeas não inseminadas (NI) nas subfases recente, intermediária e avançada das colônias de *M.cerberus styx* estudadas, com base nos resultados obtidos através da ANOVA.

	Média+dp			ANOVA	
	Inicial(n=3)	Intemediaria(n=12)	Avançada(n=5)	F	p
<b>LC</b>	2,64±0,07	2,61±0,06	2,56±0,09	1,41	0,27
<b>Dml</b>	1,10±0,07	1,03±0,05	1,01±0,04	2,29	0,13
<b>CM</b>	1,82±0,15	1,75±0,21	1,75±0,14	0,17	0,85
<b>LM</b>	1,76±0,06	1,73±0,05	1,75±0,06	0,49	0,62
<b>CME</b>	3,98±0,20	3,92±0,11	3,90±0,29	0,15	0,86
<b>ABT<sub>1</sub></b>	0,38±0,03	0,34±0,04	0,38±0,03	2,41	0,12
<b>AAT<sub>1</sub></b>	0,62±0,07	0,60±0,07	0,58±0,06	0,33	0,72
<b>CT<sub>1</sub></b>	2,28±0,17	2,35±0,12	2,28±0,19	0,40	0,67
<b>LT<sub>3</sub></b>	3,92±0,12	3,93±0,19	3,91±0,26	0,01	0,99
<b>AT<sub>3</sub></b>	1,52±0,12	1,50±0,07	1,48±0,12	0,18	0,84
<b>LT<sub>4</sub></b>	3,86±0,12	3,89±0,15	3,91±0,28	0,06	0,94
<b>AT<sub>4</sub></b>	1,36±0,07	1,34±0,05	1,31±0,09	0,57	0,58
<b>CA</b>	4,46±0,16	4,41±0,14	4,28±0,15	1,47	0,26

#### **4.3. Trofaláxis larva-adulto, coleta e distribuição do alimento nas colônias de *Mischocyttarus cerberus styx* em diferentes fases do ciclo colonial.**

Analisando as tabelas de 10 a 15, pode-se perceber que o número de atividades de forrageamento foi maior na fase de pós-emergência com média de 19 do que na fase de pré-emergência com apenas 8 atividades. De acordo com a tabela 10 a colônia M52 na fase de pré-emergência apresentou apenas atividades de forrageamento para alimento líquido e nenhuma para alimento sólido. Todas as fêmeas, apenas com exceção da fêmea X101, realizaram pelo menos uma atividade de forrageamento. A fêmea mais dominante recebeu alimento líquido 1 vez na própria colônia. Comparando o tempo de manipulação do alimento das fêmeas com a frequência de trofaláxis não fica claro, alguma variação que determine vantagem ou desvantagem nutricional para alguma fêmea. É importante lembrar que esta colônia é uma exceção na espécie que funda seus ninhos predominantemente por haplometrose.

As colônias analisadas na fase de pós-emergência, não apresentaram variação significativa quanto à quantidade de atividades de forrageamento. Na colônia M40 subfase recente (tabela 11), foram realizadas 19 atividades de forrageamento por apenas 2 fêmeas em sua maioria. É possível perceber, no entanto, que a fêmea dominante passa mais tempo em contato com alimento, pois esse é repassado para a mais dominante pelas forrageadoras. Por outro lado, a fêmea que ocupou a segunda posição na hierarquia não realizou atividade de forrageamento e nem recebeu alimento de outra forrageadora, mas solicitou 8 vezes a saliva larval; esse comportamento pode representar vantagem energética para esta fêmea. Como visto no capítulo 1, esta fêmea assume a dominância na colônia. HUNT (1991) sugere que o balanço energético pode ser um mecanismo geral que conecta status de variação de dominância com a capacidade reprodutiva. Em *Polistes metricus*, SEAL e HUNT (2004) trabalharam com suplementação de alimento nas colônias para investigar a hipótese nutricional. As colônias suplementadas produziram mais

fêmeas reprodutivas ao serem comparadas com colônias em condições naturais.

As fêmeas mais dominantes apresentam a tendência de realizarem poucas ou nenhuma atividade de forrageamento, mas recebem alimento na colônia, permanecem bastante tempo macerando o alimento e exercem mais trofaláxis larva-adulto. Em contraponto as fêmeas forrageadoras típicas realizam a maior parte das atividades de forrageamento, ficam pouco tempo com alimento e exercem poucas ou nenhuma trofaláxis.

Nas duas colônias, de fase intermediária (M1 e M3), as fêmeas que disputaram a dominância (M1: X23 e X22; M3: X82 e X88) após a retirada da poedeira funcional (M1: X24; M3: X83) apresentam um balanço energético semelhante. É interessante observar que esse fator parece não estar necessariamente relacionada à posição hierárquica superior. Por exemplo, a fêmea X88 da colônia M3, posicionada no último nível na presença da dominante, mas na sua ausência disputa a dominância com a X82. Desta forma, o baixo número de comportamentos agonísticos, que determinam a posição hierárquica, pode ser uma tentativa de economizar gastos energéticos. Sendo assim, uma estratégia para facilitar o desenvolvimento do ovário e assim disputar a dominância num momento mais oportuno.

Co-fundadoras e fêmeas descendentes de vespas papel também exibem considerável plasticidade comportamental e fisiológica. Diferenças do tamanho do ovário aumentam após o estabelecimento da hierarquia de dominância (West-Eberhard 1969; Röseler et al. 1986; Dropkin e Gamboa 1981). Além disso, a maioria das co-fundadoras dominantes ou operárias descendentes é propensa a ascender para a posição de reprodutoras seguindo mudanças na estrutura social, tais como a morte da rainha (O'DONNELL, 1996).

Segundo as tabelas 14 e 15, as colônias M10 e M2, subfase avançada, pode-se perceber que nesta fase o número de atividades de coleta aumenta, mas já não há diferenças no balanço energético evidente entre as fêmeas. Todas elas, inclusive as dominantes, realizam atividades de forrageamento e permanecem algum tempo macerando este alimento antes de distribuí-lo. Em

contraponto, há um declínio na quantidade de alimento repassado na colônia e uma uniformidade maior na taxa de trofaláxis larva-adulto. Como já colocado no capítulo 1 desse trabalho, com a retirada da fêmea dominante, as fêmeas restantes dispersam, portanto o comportamento de coleta e distribuição do alimento pode refletir a necessidade das fêmeas em apresentar um balanço energético positivo para uma futura dispersão, pois a colônia está próxima a fase final.

Em todas as fases estudadas houve predominantemente coleta de carboidrato (alimento líquido) do que proteínas (alimento sólido). Como já documentado por SPRADBERRY (1973), fatores como a temperatura, umidade e intensidade luminosa podem controlar certas atividades de forrageamento, tendo em vista que todas as colônias foram analisadas nas mesmas condições de clima essa uniformidade pode ser explicada.

Ainda analisando as tabelas é possível notar a grande variação com relação aos números referentes ao alimento de um modo geral dentro da colônia, principalmente nas fases iniciais. Estes dados sugerem que a coleta de alimento e sua distribuição posterior podem ser extremamente importantes na regulação das castas em *M. cerberus styx*.

**Tabela 10.** Quantificação do número de atividades de forrageamento, da frequência de aquisição de alimento sem atividade de coleta, tempo de maceração do alimento sólido e líquido, trofaláxis larva-adulto relacionada a posição ocupada pelo indivíduo na hierarquia social na fase de pré-emergência (subfase pupa) da colônia M52 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Fêmeas	Posição Hierárquica	Atividade de forrageamento		Aquisição de alimento sem atividade de coleta		Alimento (tempo)		Total	Trofaláxis larva-adulto
		Líquido	sólido	líquido	sólido	líquido	sólido		
<b>X101</b>	1 <sup>a</sup>	0	0	1	0	16s	0	16s	6
<b>X1010</b>	2 <sup>a</sup>	3	0	0	0	0	0	0	4
<b>X104</b>	3 <sup>a</sup>	1	0	0	0	10s	0	10s	0
<b>X107</b>	4 <sup>a</sup>	1	0	0	0	0	0	0	0
<b>X108</b>	5 <sup>a</sup>	3	0	0	0	0	0	0	2
<b>Total</b>		8	0	1	0	26s	0	26s	12

**Tabela 11.** Quantificação do número de atividades de forrageamento, da frequência de aquisição de alimento sem atividade de coleta, tempo de maceração do alimento sólido e líquido, trofaláxis larva-adulto relacionada a posição ocupada pelo indivíduo na hierarquia social na fase de pós-emergência (sub-fase recente) da colônia M40 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Fêmeas	Posição Hierárquica	Atividade de forrageamento		Aquisição de alimento sem atividade de coleta		Alimento (tempo)		Total	Trofaláxis larva-adulto
		líquido	sólido	líquido	sólido	líquido	sólido		
<b>X410</b>	1 <sup>a</sup>	1	0	6	2	49s	325s	374s	11
<b>X49</b>	2 <sup>a</sup>	0	0	0	0	0	0	0	8
<b>X41</b>	3 <sup>a</sup>	5	2	0	0	0	20s	20s	2
<b>X43</b>	4 <sup>a</sup>	9	1	0	0	0	15s	15s	0
<b>Total</b>		15	3	6	2	49s	360s	409s	21

**Tabela 12.** Quantificação do número de atividades de forrageamento, da frequência de aquisição de alimento sem atividade de coleta, tempo de maceração do alimento sólido e líquido, trofaláxis larva-adulto relacionada a posição ocupada pelo indivíduo na hierarquia social na fase de pós-emergência (sub-fase intermediária) da colônia M1 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Fêmeas	Posição Hierárquica	Atividade de forrageamento		Aquisição de alimento sem atividade de coleta		Alimento (tempo)		Total	Trofaláxis larva-adulto
		líquido	sólido	líquido	sólido	líquido	sólido		
<b>X23</b>	1	0	1	0	2	0	155s	155s	3
<b>X24</b>	2	0	0	1	3	20s	648s	668s	5
<b>X22</b>	3	0	0	4	0	39s	0	39s	1
<b>X27</b>	4	1	1	0	1	0	4s	4s	0
<b>X21</b>	6	5	2	0	0	0	0	0	0
<b>X26</b>	7	2	0	0	0	0	0	0	0
<b>Total</b>		8	4	5	6	59s	807s	866s	9

**Tabela 13.** Quantificação do número de atividades de forrageamento, da frequência de aquisição de alimento sem atividade de coleta, tempo de maceração do alimento sólido e líquido, trofaláxis larva-adulto relacionada a posição ocupada pelo indivíduo na hierarquia social na fase de pós-emergência (sub-fase intermediária) da colônia M3 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Fêmeas	Posição Hierárquica	Atividade de forrageamento		Aquisição de alimento sem atividade de coleta		Alimento (tempo)		Total	Trofaláxis larva-adulto
		líquido	sólido	líquido	sólido	líquido	sólido		
<b>X83</b>	1	0	0	3	4	10s	333s	343s	3
<b>X84</b>	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>X82</b>	3	4	2	1	0	25s	0	25s	2
<b>X87</b>	4	1	1	0	0	0	0	0	0
<b>X85</b>	5	2	1	0	0	0	0	0	1
<b>X81</b>	6	1	1	0	0	0	0	0	0
<b>X88</b>	7	0	3	0	2	0	273s	273s	2
<b>Total</b>		8	8	4	6	35s	606s	641s	8

**Tabela 14.** Quantificação do número de atividades de forrageamento, da frequência de aquisição de alimento sem atividade de coleta, tempo de maceração do alimento sólido e líquido, trofaláxis larva-adulto relacionada a posição ocupada pelo indivíduo na hierarquia social na fase de pós-emergência (sub-fase avançada) da colônia M10 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Fêmeas	Posição Hierárquica	Atividade de forrageamento		Aquisição de alimento sem atividade de coleta		Alimento (tempo)		Total	Trofaláxis larva-adulto
		líquido	sólido	líquido	sólido	líquido	sólido		
<b>X18</b>	1	1	1	7	5	39s	336s	375s	1
<b>X15</b>	2	5	2	0	0	30s	30s	60s	0
<b>X11</b>	3	4	2	1	0	30s	30s	33s	0
<b>X14</b>	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>X16</b>	5	1	3	1	0	120s	120s	127s	0
<b>X12</b>	6	8	1	0	0	0	0	5s	0
<b>X13</b>	7	1	1	0	0	20s	20s	20s	0
<b>Total</b>		20	10	9	5	239s	536	620s	1

**Tabela 15.** Quantificação do número de atividades de forrageamento, da frequência de aquisição de alimento sem atividade de coleta, tempo de maceração do alimento sólido e líquido, trofaláxis larva-adulto relacionada a posição ocupada pelo indivíduo na hierarquia social na fase de pós-emergência (sub-fase avançada) da colônia M2 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Fêmeas	Posição Hierárquica	Atividade de forrageamento		Aquisição de alimento sem atividade de coleta		Alimento (tempo)		Total	Trofaláxis larva-adulto
		líquido	sólido	líquido	sólido	líquido	sólido		
X53	1	1	0	2	2	37s	45s	82s	1
X56	2	2	2	0	0	2s	115s	117s	1
X73	3	1	0	0	0	5s	0	5s	1
X59	4	3	2	0	0	0	20s	20s	1
X55	5	2	0	0	0	30s	0	30s	0
X57	6	1	1	0	0	0	0	0	0
X58	7	3	0	0	0	15s	0	15s	0
<b>Total</b>		13	5	2	2	89s	180s	269s	4

#### 4.4 Fatores que podem influenciar na determinação das castas reprodutivas de *Mischocyttarus cerberus styx*.

As figuras 3 a 8 e a tabela 16 apresentadas, relacionam dados já apresentados neste trabalho. O objetivo de compilar estes dados é salientar os principais aspectos que se mostraram preponderantes na determinação das fêmeas dominantes em todas as colônias apresentadas neste trabalho.

Observando os gráficos, em todas as colônias analisadas, havia a presença de mais de uma fêmea com ovários desenvolvidos, ainda, com exceção da colônia M3, todas apresentaram mais de uma fêmea inseminada. Sendo assim, pode-se inferir que, em todas as fases do ciclo colonial existem fêmeas com capacidade reprodutiva para substituir a poedeira funcional. Portanto, a chave para tornar uma fêmea capaz de botar ovos e desta maneira tentar substituir a dominante parece ser o balanço energético positivo.

O balanço energético é determinado pela relação entre a disponibilidade de alimento, que aqui foi medido pelo tempo em segundos, que o adulto permanece macerando e a energia que ele gasta para conseguir este alimento.

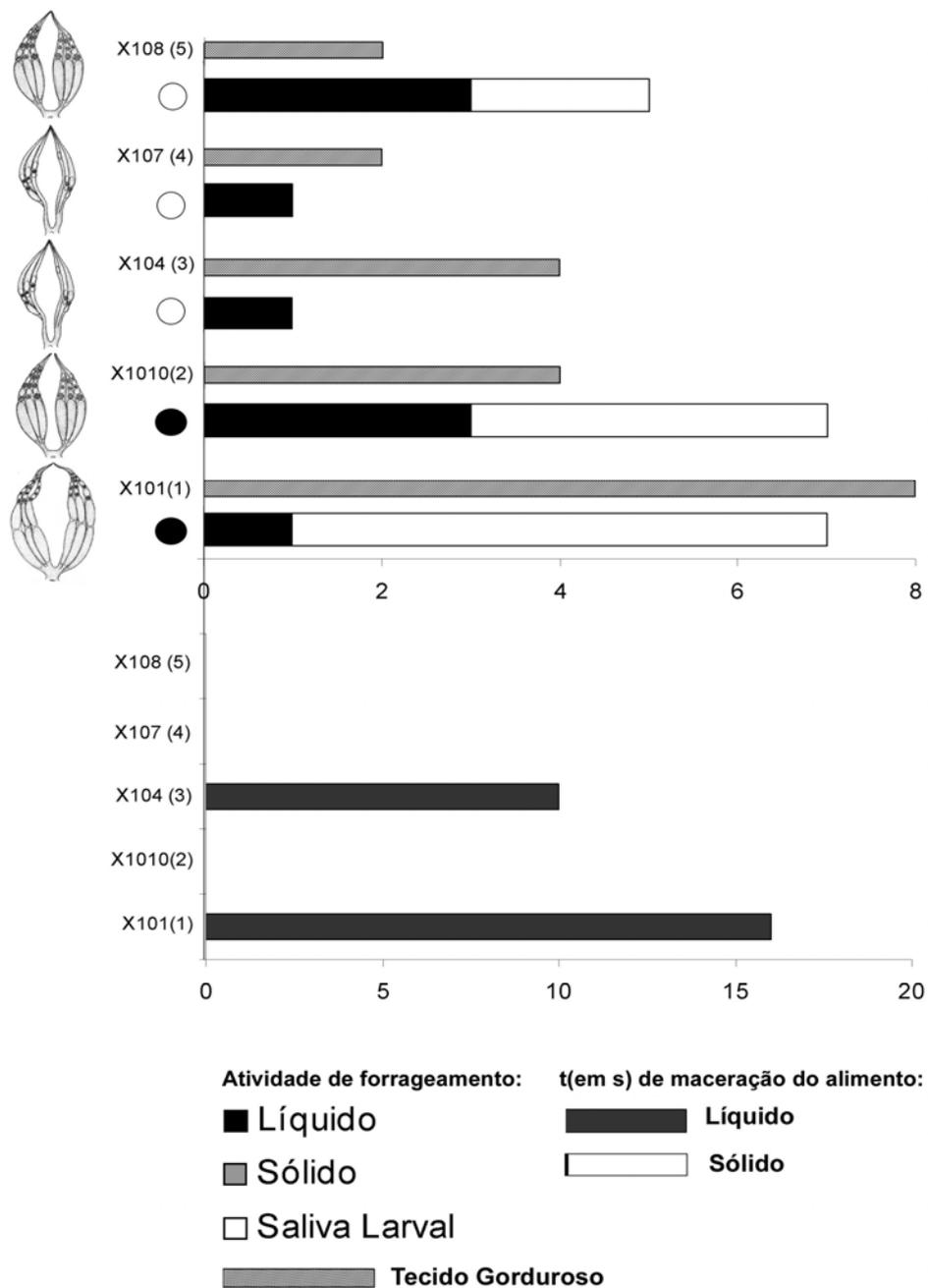
Sendo assim, é mais favorável receber o alimento na colônia de uma forrageadora ou solicitar saliva larval. Por outro lado, também é mais favorável permanecer na colônia por longo tempo e evitar gastos energéticos, inclusive para realizar comportamento agonísticos.

Analisando comparativamente os dados relativos às fêmeas, pode-se perceber que nas colônias apresentadas, as dominantes ou aquelas que disputaram a dominância demonstraram o mesmo repertório comportamental: baixo número de atividades de forrageamento, alto número de atividades de trofaláxis, alto tempo de maceração do alimento e alto tempo de permanência na colônia.

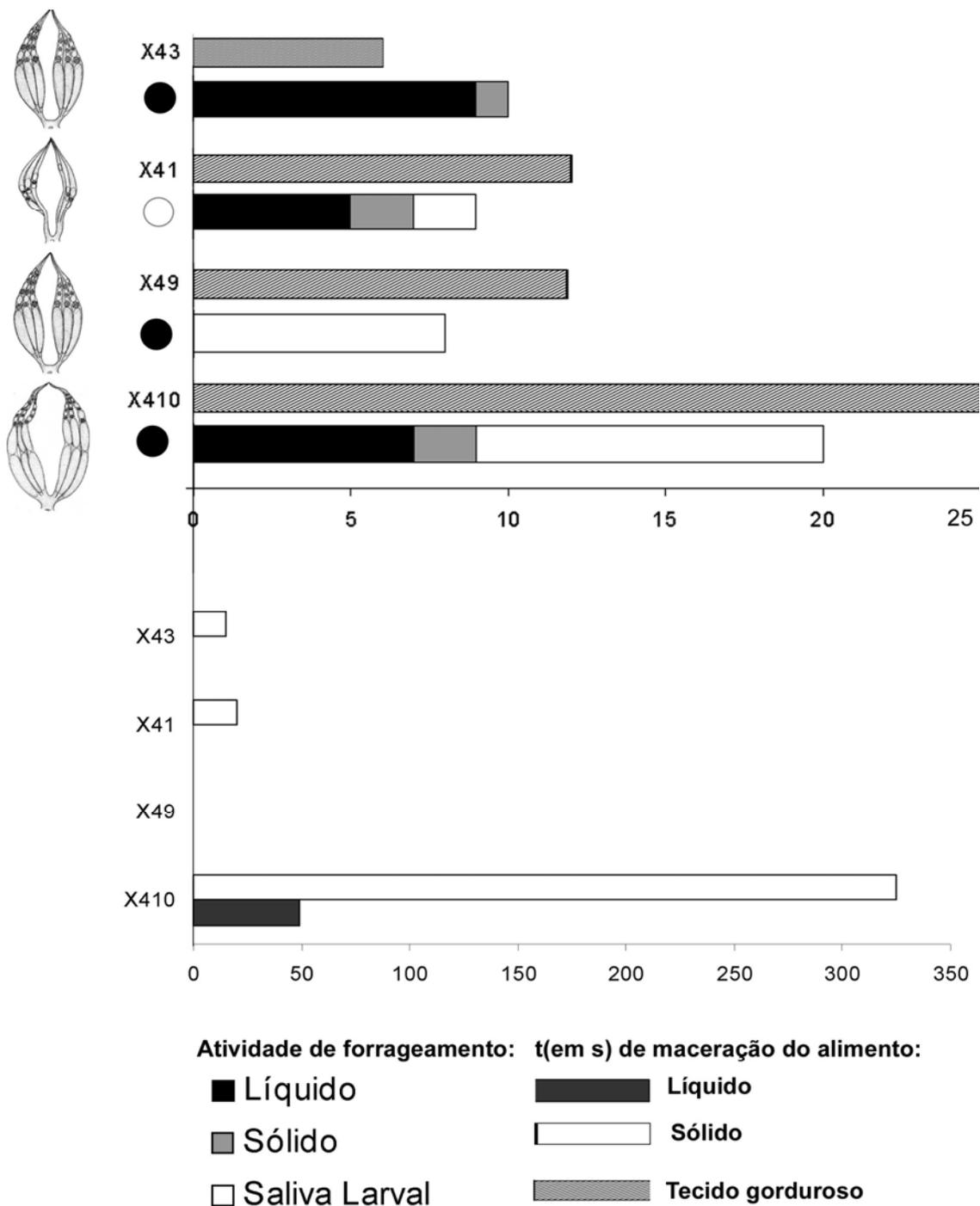
Em *M. cerberus styx*, a presença de fêmeas convivendo junto a poedeira funcional, com condições fisiológicas para reprodução, resulta numa constante disputa pela dominância. Num mesmo favo, várias fêmeas se sucedem iniciando e fechando seu ciclo colonial como foi colocado no capítulo 1. Ou seja, uma fêmea poedeira funcional tem que defender sua posição hierárquica, pois assim que não tiver mais condições para tal será agredida e substituída por uma de suas descendentes. Ainda de acordo com o capítulo 1, essa descendente se torna tão agressiva que inviabiliza a permanência de outras fêmeas na colônia, dando início a um outro ciclo colonial no mesmo favo.

Os ciclos de substituições parecem se repetir até a inviabilidade do favo que provavelmente se deve pelo aumento e deterioração do mesmo. Essa inviabilidade pode vir a causar uma fase caracterizada por fêmeas que não permanecem na colônia e não investem em cuidados com o ninho, mas que são fisiologicamente semelhantes. Este momento foi denominado subfase avançada nos capítulos 1 e 2. Sendo assim, é possível que estas fêmeas possam estar iniciando suas próprias colônias, mesmo ainda tendo vínculo com a colônia natal. Isto explicaria por que a fundação por haplometrose é tão bem sucedida na espécie. Também explica os dados encontrados para única colônia de pré-emergência encontrada, na qual não foi possível estabelecer uma hierarquia entre as fêmeas que por sua vez apresentaram um repertório comportamental muito semelhante, assim como as fêmeas da fase avançada.

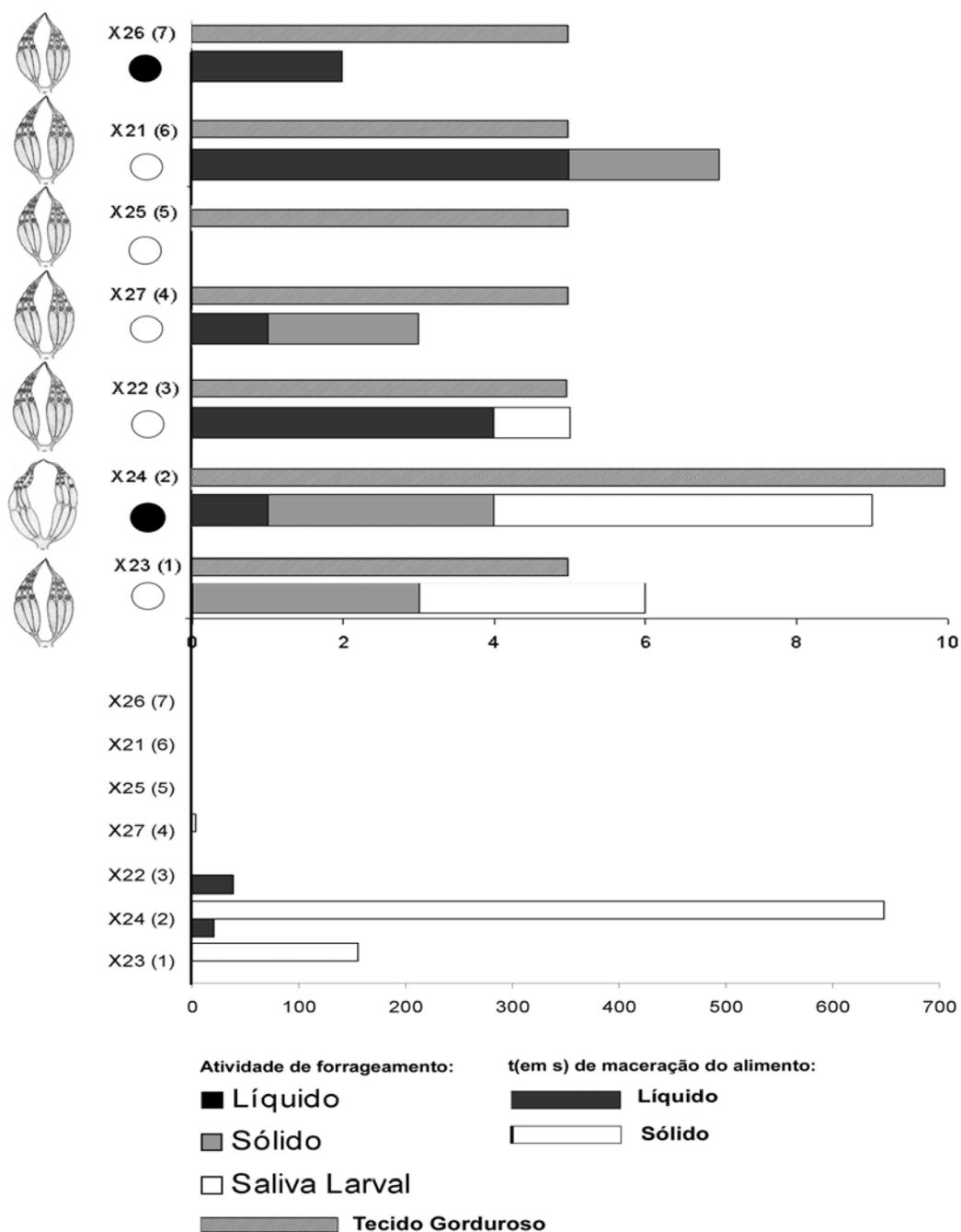
Ou seja, muito provavelmente, essa associação incomum foi resultado de algum imprevisto com o favo da colônia natal destas fêmeas.



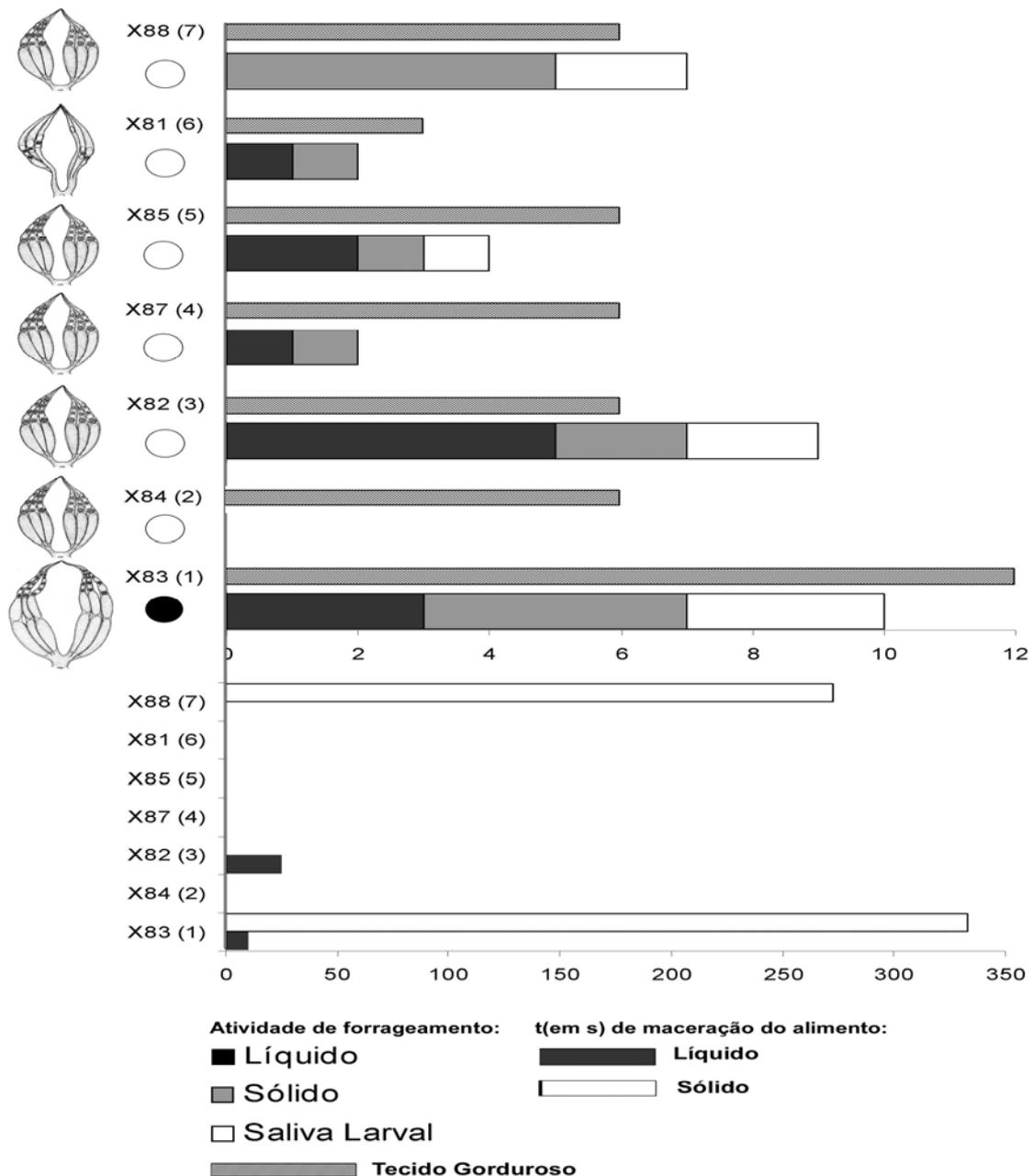
**Figura 3.** Relação da quantidade e qualidade de atividades de forrageamento, tempo em segundos de maceração do alimento líquido e sólido, frequência de trofaláxis larva-adulto com o grau de desenvolvimento ovariano e a quantidade relativa de tecido gorduroso apresentados pelos indivíduos da colônia M52 durante a fase de pré-emergência (subfase pupa), de acordo com a sua posição no rank. Os círculos preenchidos representam indivíduos inseminados e os vazios, não-inseminados.



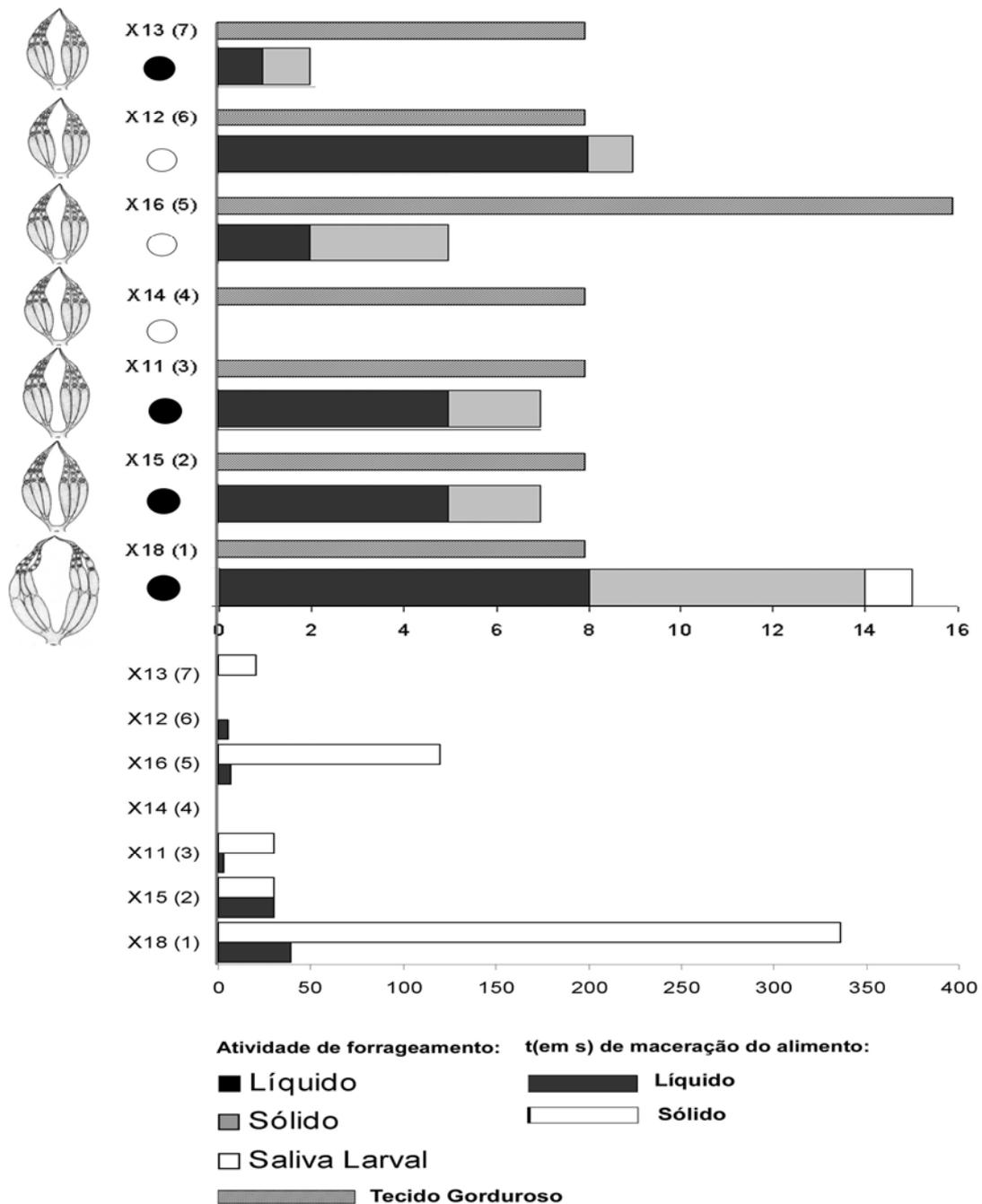
**Figura 4.** Relação da quantidade e qualidade de atividades de forrageamento, tempo em segundos de maceração do alimento líquido e sólido, freqüência de trofaláxis larva-adulto com o grau de desenvolvimento ovariano e a quantidade relativa de tecido gorduroso apresentados pelos indivíduos da colônia M40 durante a fase de pós-emergência (subfase recente), de acordo com a sua posição no rank. Os círculos preenchidos representam indivíduos inseminados e os vazios, não-inseminados.



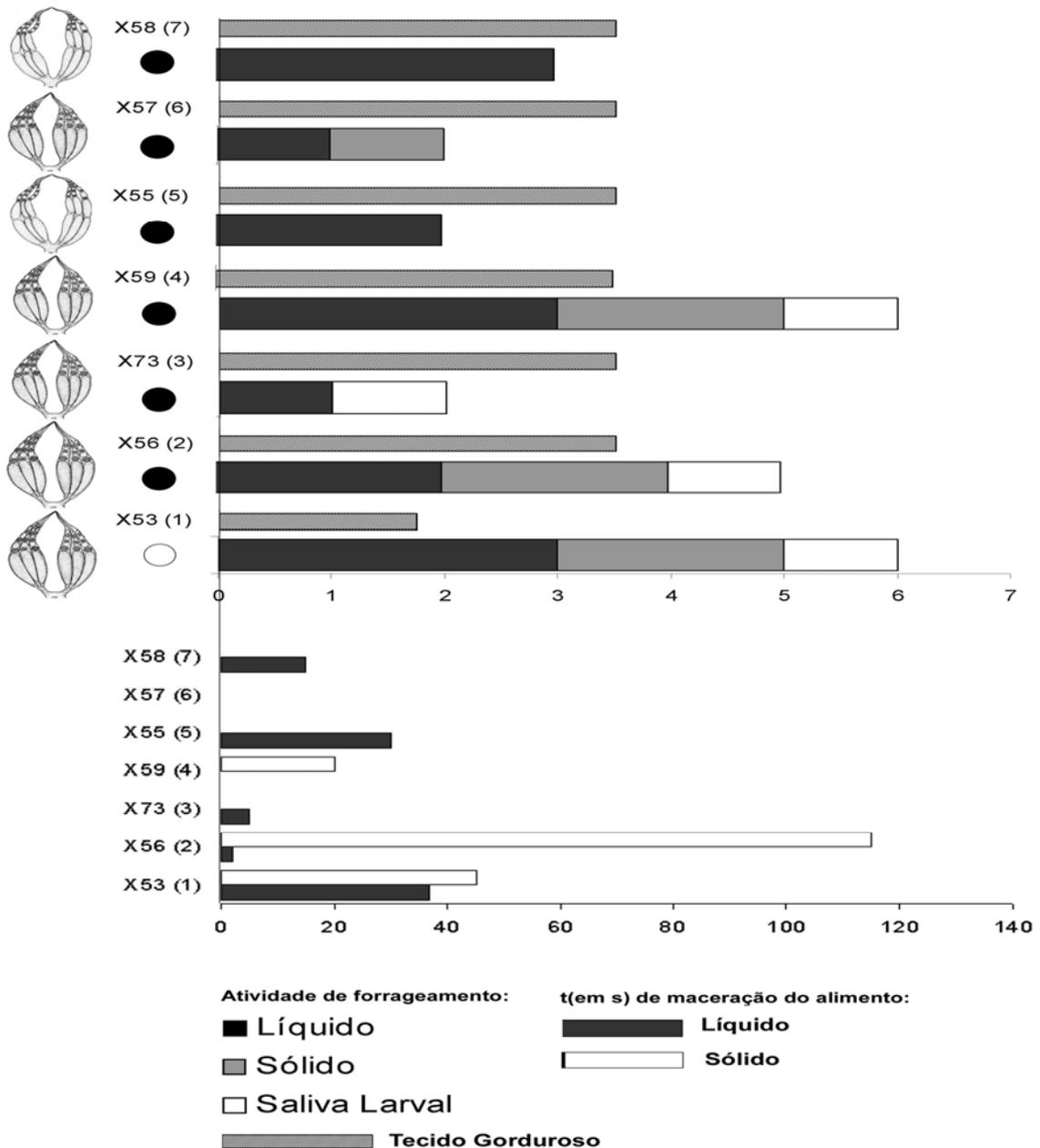
**Figura 5.** Relação da quantidade e qualidade de atividades de forrageamento, tempo em segundos de maceração do alimento líquido e sólido, freqüência de trofaláxis larva-adulto com o grau de desenvolvimento ovariano e a quantidade relativa de tecido gorduroso apresentados pelos indivíduos da colônia M1 durante a fase de pós-emergência (subfase intermediária), de acordo com a sua posição no rank. Os círculos preenchidos representam indivíduos inseminados e os vazios, não-inseminado.



**Figura 6.** Relação da quantidade e qualidade de atividades de forrageamento, tempo em segundos de maceração do alimento líquido e sólido, freqüência de trofaláxis larva-adulto com o grau de desenvolvimento ovariano e a quantidade relativa de tecido gorduroso apresentados pelos indivíduos da colônia M3 durante a fase de pós-emergência (subfase intermediária), de acordo com a sua posição no rank. Os círculos preenchidos representam indivíduos inseminados e os vazios, não-inseminado.



**Figura 7.** Relação da quantidade e qualidade de atividades de forrageamento, tempo em segundos de maceração do alimento líquido e sólido, freqüência de trofaláxis larva-adulto com o grau de desenvolvimento ovariano e a quantidade relativa de tecido gorduroso apresentados pelos indivíduos da colônia M10 durante a fase de pós-emergência (subfase avançada), de acordo com a sua posição no rank. Os círculos preenchidos representam indivíduos inseminados e os vazios, não-inseminado.



**Figura 8.** Relação da quantidade e qualidade de atividades de forrageamento, tempo em segundos de maceração do alimento líquido e sólido, frequência de trofaláxis larva-adulto com o grau de desenvolvimento ovariano e a quantidade relativa de tecido gorduroso apresentados pelos indivíduos da colônia M2 durante a fase de pós-emergência (subfase avançada), de acordo com a sua posição no rank. Os círculos preenchidos representam indivíduos inseminados e os vazios, não-inseminado.

**Tabela 16.** Tempo de permanência (em minutos) e posição hierárquica ocupada pelas fêmeas de *Michocytarus cerberus styx* nas colônias estudadas relacionando suas respectivas fases no ciclo colonial.

Fêmeas	Tempo de permanência na colônia em minutos
<b>Fase de pré-emergência</b>	
<b>Colônia M52</b>	
X101(1)	620
X1010(2)	60
X104 (3)	0.5
X107 (4)	0.75
X108 (5)	0.17
<b>Fase de pós-emergência (subfase recente)</b>	
<b>Colônia M40</b>	
X410 (1)	550
X49 (2)	475
X41 (3)	0.67
X43(4)	0.17
<b>Fase de pós-emergência (subfase intermediária)</b>	
<b>Colônia M1</b>	
X23 (1)	316
X24 (2)	530
X22 (3)	500
X27 (4)	0
X25 (5)	0
X21 (6)	41
X26 (7)	150
<b>Colônia M3</b>	
X83 (1)	570
X84 (2)	62
X82 (3)	127
X87 (4)	200
X85 (5)	30
X81 (6)	5
X88 (7)	407

<b>Fase de pós-emergência (subfase avançada)</b>	
<b>Colônia M10</b>	
X18 (1)	449
X15 (2)	50
X11 (3)	206
X14 (4)	90
X16 (5)	156
X12 (6)	165
X13 (7)	312
<b>Colônia M2</b>	
X53 (1)	250
X56 (2)	60
X73 (3)	155
X59 (4)	102
X55 (5)	266
X57 (6)	240
X58 (7)	78

## 5. Referências bibliográficas

- BLACKITH, R. E. An analysis of polymorphism in social wasps. **Insectes Soc.**, Paris, v. 5, p. 263-272. 1958.
- DAPPORTO, L.; SLEDGE, F. M.; TURILLAZZI, S. Dynamics of cuticular chemical profiles of *Polistes dominulus* workers in orphaned nests (Hymenoptera, Vespidae). **J. Insect Physiol.** 51: 969-973, 2005.
- DROPKIN, JA; GAMBOA, GJ. Physical comparisons of foundresses of the paper wasp, *Polistes metricus* ( Hymenoptera, Vespidae). **Canadian Entomologist**, 113 (6): 457-461 1981.
- FIELD, J. & FOSTER, W. Helping behavior in facultatively eusocial hover wasps: an experimental test of the subfertility hypothesis. **Anim. Behav.** (57): 633-636, 1999.
- FRANDESCATO, E.; MASSOLO, A.; LANDI, M.; GERACE, L.; HASHIM, R.; TURILLAZZI, S. Colony membership, division of labor, and genetic relatedness among females of colonies of *Eustenogaster fraternal* (Hymenoptera, Vespidae, Stenogastrinae). **J. Ins. Behav.** 15 (2): 153-170, 2002.
- FUKUDA, H., KOJIMA, J-I, TSUCHIDA, K., SAITO, F. Size-dependent reproductive dominance in foundresses of *Ropalidia plebeiana*, an Australian paper wasp forming nest aggregations (Hymenoptera, Vespidae). **Entomological Science**, 2003.
- GADAGKAR, R. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia* In: ROSS, K. G. e MATTHEWS, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 5, p. 149-190.

- GIANNOTTI, E. Estudos biológicos e etológicos da vespa social Neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (FABRICIUS, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). 1992. 212f., **Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”**, Campus de Rio Claro, 1992.
- GOBBI, N. Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). 1977. 229f., **Dissertação (Tese de Doutorado) – Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto**, USP, Ribeirão Preto, 1977.
- GOBBI, Nivar ; NOLL, F. B. ; HARADA, Marcelo Penna . Winter aggregations, colony cycle and seasonal phenotypic change in *Polistes versicolor* in subtropical Brazil.. **Naturwissenschaften**, v. 93, p. 487-494, 2006.
- HUNT, J. H.; BAKER, I. e BAKER, H. G. Similarity of amino acids in nectar and larval saliva: the nutritional basis for trophallaxis in social wasps. **Evolution**, Lawrence, v. 36, n. 6, p. 1318-1322. 1982.
- HUNT, J. H. Adult nourishment during larval provisioning in a primitively eusocial wasp, *Polistes metricus* Say. **Insectes Soc.**, Paris, v. 31, p. 452-460. 1984.
- HUNT, J. H. Lobe behavior and its possible social role in larvae of *Mischocyttarus* paper wasps. **J. Insect Behav.**, New York, v. 1, p. 379-386. 1988.
- HUNT, 1991. Nourishment and the evolution of the social Vespidae. In: ROSS, K.G., MATTHEWS, R.W. **The social Biology of Wasps**. Ithaca, Coenell University, 1991. cap.12. p. 426-450.

- ITÔ, Y. Social behaviour and social structure of neotropical paper wasp *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basimacula* (Cameron). **J. Ethol.** v.2, n.1. Pp. 17-29. 1984.
- JEANNE, R. L. Social biology of neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, Cambridge, v. 144, n. 3. p. 63-150, 1972.
- JEANNE, R. L. The evolution of the organization of work in social insects. **Monit. Zool. Ital.**, Firenze, v. 20, p. 119-133. 1986.
- JEANNE, R. L. The swarm-founding Polistinae In: ROSS, K. G. e MATTHEWS, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell University, Cap. 6, p. 191-231. 1991.
- KEEPING, M. G. Morpho-physiological variability and differentiation of reproductive roles among foundresses of the primitively eusocial wasp, *Belonogaster petiolata* (Deeger) (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Soc.**, Paris, v. 47, p.147-154. 2000.
- KEEPING, M. G. Reproductive and worker castes in the primitively eusocial wasp *Belonogaster petiolata* (DeGeer) (Hymenoptera, Vespidae): evidence for pre-imaginal differentiation. **J. Ins. Physiol.** 48: 867-879, 2002.
- MARKIEWICZ , D.A , O`DONNELL,S. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocialwasps. **J. Comp.Physiol.A** .v.187, p.327-333 ,2001.
- MURAKAMI, A. S. N. e SHIMA, S. N. Nutritional and Social Hierarchy Establishment of the Primitively Eusocial Wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and Related Aspects. **Sociobiology**, Chico, v. 48, n. 1, p 183-207. 2006.

MURAKAMI A. S. N. Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *mischocyttarus (monocyttarus) cassununga* von ihering, 1903 (hymenoptera, vespidae, mischocyttarini), com especial referência às fêmeas hierarquicamente superiores. **Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da UNESP**, campus Rio Claro, SP, Brasil. 2007. 210pp.

NODA, S. C. M., SHIMA, S. N. e NOLL, F. B. Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenetic development of colonies. **Sociobiology**, Chico, v. 41, n. 3, p. 547-569, 2003.

NODA, S.C.M. ,Determinação e diferenciação de castas em *Mischocyttarus (Monocyttarus) drewseni* Saussune, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados. **Tese de Doutorado Apresentada ao Instituto de Biociências- UNESP**, 2005.

NOLL, F. B., Mateus S. e ZUCCHI, R. Morphological caste differences in neotropical swarm-founding polistinae wasp. V- *Protopolybia exigua exigua* (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of New York Entomological Society** 104(1):61-68. 1996.

NOLL, F. B. e ZUCCHI, R. Increasing caste differences related to life cycle progression in some neotropical swarm-founding polygynic wasp (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Ecol, Ethol & Evol** 12 (1):43-65. 2000.

O'DONNELL, S. Reproductive potential and division of labor in wasps: are queen and worker behavior alternative strategies? **Ethol. Ecol. Evol.**, Firenze, v. 8, p. 305-308. 1996.

- O'DONNELL, S. Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Ann. Rev. Entomol.**, Stanford, v. 43, p. 323-346. 1998a.
- OLIVEIRA, V. C. *Comportamentos de dominância e subordinação da vespa eussocial primitiva, Mischocyttarus (Monogynoecus) montei ZIKÁN, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)*. 2003. 73f., **Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas)** - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.
- OLIVEIRA, V. C. Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus (monogynoecus) montei, ZIKÁN, 1903* (hymenoptera, vespidae, mischocyttarini), com especial referência à regulação social das colônias. **Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da UNESP**, campus Rio Claro, SP, Brasil. 2007.
- PAES DE OLIVEIRA, V. T., Relação entre o corpo gorduroso e a vitelogênese em fêmeas de *Melipona quadrifasciata anthidioides Lep.* 2005. 129f., **Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"**, Campus de Rio Claro, 2005.
- PARDI, P. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol. Zool.**, v. 21, p. 1-13, 1948
- PARDI, L. & PICCIOLI, M.T.M. Studies on the biology of *Belonogaster* (Hymenoptera:Vespidae). 4. On caste differences on *Belonogaster griseus* (Fab.) and the position of this genus among social wasps. **Monitore Zoológico Italiano (NS) Suppl.**, 16(9):131-146.1981.

RICHARDS, O. W. e RICHARDS, M. J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespida). **Trans. R. Ent. Soc. Lond.**, v. 102, p. 1-170. 1951.

RÖSELER, P.-F., RÖSELER, I. e STRAMBI, A. Role of ovaries and ecdysteroids in dominance hierarchy establishment among foundresses of the primitively social wasp, *Polistes gallicus*. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, New York, v. 18, p. 9-13. 1985.

RÖSELER, P. F. Reproduction competition during colony establishment. In Ross, G. K. & Matthews, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Comstock Publ. Associates. A division of Cornell Univ. Press. Ithaca and London, 309-333 pp. 1991.

SEAL, J. N. , HUNT, J. H. Food supplementation affects colony-level life history traits in the annual social wasp *Polistes metricus* ( Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux**, v.51, p.239-242, 2004.

SILVA, E.R. & NODA, S.C.M. Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 ( Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diários e sazonal. **Rev. Bras.de Zociências Juiz de Fora**, v.2 p.7-. 20, 2000

SHIMA-MACHADO, S. N. *Diferenciação de castas em algumas espécies de vespas sociais do Brasil (Hymenoptera, Vespidae, Polybiini)*. 1983. 226f., **Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto**, USP, Ribeirão Preto, 1983.

SHIMA, S.N. *Variabilidade das castas em algumas espécies de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polybiini)*. 1991. 254f., **Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”**, Campus de Rio Claro, 1991.

- SHIMA, S.N., YAMANE, SÔ. e ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding polistine wasps. I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera,Vespidae). **Japanese Journal of Entomology**, Tokyo, v. 62, p. 811-822. 1994.
- SHIMA, S.N., YAMANE, SÔ. e ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding polistine wasps. II. *Polybia dimidiata* (Hymenoptera,Vespidae). **Japanese Journal of Entomology**, Tokyo, v. 64, p. 131-144. 1996 a.
- SHIMA, S.N., YAMANE, SÔ. e ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding polistine wasps. III. *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera,Vespidae). **Bulletin of the Faculty of Education**, Ibaraki University, v. 42, p. 57-67, 1996b.
- SHIMA, S.N., NOLL, F. B., ZUCCHI, R. e YAMANE, S. Morphological caste differences in the Neotropical swarm-founding Polistine wasps IV. *Pseudopolybia vespiceps*, with preliminary considerations on the role of intermediate females in the social organization of the Epiponini (Hymenoptera,Vespidae). **J. Hym. Res.**, Washington, v. 7, n. 2, p. 280-295. 1998.
- SHIMA, S.N., NOLL, F.B. e ZUCCHI, R. Morphological caste difference in the neotropical swarm-founding polistine wasp, *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera,Vespidae,Epiponini). **Sociobiology**, Chico, v. 36, n. 1, p.41-52, 2000.
- SHIMA, S. N, YAMANE, S. e ITO, Y. Morphological Caste Differences in the Australian swarm-founding wasp, *Ropalidia romandi cabeti* (Hymenoptera; Vespidae). **Ent. Sci., Victoria**, v.3, n.2, p.73-79, 2000.

- SHIMA, S.N., NOLL, F.B. e ZUCCHI, R. Influence of the colony cycle on physiological and morphological caste variation in the perennial neotropical swarm-founding social wasp, *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, Chico, v. 42, n. 2, p.449-465, 2003.
- SPRADBERY, J. P. *Wasps: An account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. Seattle, **University of Washington Press**, 1973, 408 p.
- STRASSMANN, J. E. e MEYER, D. C. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. **Anim. Behav.**, London, v. 31, p. 431-438. 1983.
- SUZUKI, T. Production schedules of males and reproductive females, investment sex ratios, and worker-queen conflict in paper wasps. **Amer. Nat.** 128:366-378. 1986.
- SUZUKI, T. Insemination of workers prior to assuming the position of queen in temperate paper wasp *Polistes snelleni* Saussure (Hymenoptera Vespidae). **Ethol. Ecol. & Evol.** 4:335-339. 2005.
- TANNURE-NASCIMENTO, I. C., NASCIMENTO, F. S. e ZUCCHI, R. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera, Vespidae). **Ethol. Ecol. Evol.**, Firenze, v. 17, p. 105-119. 2005.
- TSUCHIDA, K., ITO, Y., KATADA, S. e KOJIMA, J. Genetical and morphological colony structure of the Australian swarm-founding polistine wasp, *Ropalidia romandi* (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Soc.**, Paris, v. 47, p. 113-116. 2000.
- TURILLAZZI, S. e PARDI, L. Body size and hierarchy in polygynic nests of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). **Monit. Zool. Ital.**, Firenze, v. 11, p. 101-112. 1976.

- TURILLAZZI, S. The Stenogastrinae. In: ROSS, K. G., MATTHEWS, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 3, p. 74-95.
- TURILLAZZI, S. Colonial cycle of *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) in West Java (Hymenoptera, Stenogastrinae). **Insectes Soc.** 32: 43-60, 1985.
- WILSON, E. O. *The insect societies*. Cambridge, **Belknap Press of Harvard Univ.** Press, 1971, 548 p.
- WHEELER, D. E. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: Evolutionary implications. **American Naturalist**, Chicago, v. 128, n. 1, p. 13-34. 1986.
- WHEELER, D. The role of nourishment in oogenesis. **Ann. Rev. Entomol.**, Stanford, v. 41, p. 407-431. 1996.
- ZAR, H. J. *Biostatistical Analysis, fourth edition*. New Jersey, Upper Saddle River, Prentice-Hall International, 1999, 931 p.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Através dos resultados obtidos, pode-se concluir que:

a) As interações agonísticas, bem como a frequência de interações agonísticas entre os indivíduos, não representam um fator fundamental na regulação social das colônias de *Mischocyttarus cerberus styx*. A hierarquia estabelecida apenas com base nestas interações pode não revelar seguramente quais fêmeas realmente tem melhores condições de dominar reprodutivamente a colônia.

b) A frequência de interações agonísticas entre os indivíduos tende a aumentar à medida que a fêmea poedeira funcional envelhece e à medida que uma das suas filhas apresenta condições de botar ovos. Porém não necessariamente, a substituição demonstra avanço no ciclo colonial, visto que a nova dominante 'expulsa' as outras fêmeas e inicia sozinha um novo ciclo. Esse padrão se repete até a inviabilidade do favo.

c) As fêmeas podem ser divididas em três categorias quanto ao comportamento: dominantes, oportunista e forrageadora. As dominantes são

as poedeiras funcionais das colônias. As oportunistas são fêmeas filhas das dominantes que não se subordinam e que podem ficar na colônia ameaçando a posição da dominante ou abandona a colônia. As forrageadoras são fêmeas que se subordinam e passam a coletar alimento para colônia (imaturos, dominantes e oportunistas).

d) As fêmeas, que se alimentam mais freqüentemente, realizam tarefas menos desgastantes, permanecem mais tempo na colônia, realizam maior numero de construção de células ocupam as posições mais altas na hierarquia e têm maiores condições de substituir a fêmea dominante. Em contrapartida, indivíduos que se alimentam com menor freqüência e realizam atividades de alto custo energético ocupam posições inferiores e têm pouca probabilidade de atingir a capacidade reprodutiva necessária para atingir o status de poedeira principal.

e) O ciclo colonial apresenta duas fases distintas: pré-emergência e pós-emergência. Na fase de pós-emergência, pode-se identificar 3 subfases distintas: recente, intermediária e avançada. O macho está desde o início do ciclo colonial na subfase recente. A caracterização correta de cada fase depende de estudos mais aprofundados, porém parece está relacionada ao tamanho do favo, ao número de indivíduos na colônia e a estrutura da organização social.

f) A presença de mais de uma fêmea inseminada na maioria das colônias e em todas as fases e subfases de desenvolvimento colonial explica a constante execução de interações agonísticas observada ao longo de todo o ciclo. Em contrapartida, a existência de mais de uma fêmea inseminada num mesmo ninho garante a viabilidade colonial se porventura a poedeira principal for perdida, o que é extremamente adaptativo em espécies cujas colônias possuem poucos indivíduos e são desprovidas da proteção de um envelope.

g) Ainda, o número de fêmeas inseminadas e com ovário desenvolvido tende a aumentar ao longo do ciclo colonial, indicando que os indivíduos jovens, emergidos na colônia, e não somente as fundadoras, podem copular e participar na disputa pelo status de poedeira principal.

h) Não existem diferenças morfológicas significativas entre os indivíduos inseminados e não inseminados das colônias de *Mischocyttarus cerberus styx*, em nenhuma das fases e subfases estudadas. Também, ao se comparar tais fases, observa-se que tanto os indivíduos inseminados como os não-inseminados não apresentam diferenças de tamanho. Isso significa que não há uma diferenciação pré-imaginal entre as castas.

i) Por fim, pode-se relacionar positivamente balanço energético com desenvolvimento ovariano. Mostrando que os papéis sociais que vão desempenhar na colônia dependerão da atuação conjunta, da quantidade de alimento ingerido e das atividades realizadas na colônia. Desse conjunto de fatores, portanto, resultará a sua capacidade reprodutiva e a sua posição na hierarquia de dominância.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAUJO, C. Z. D. Bionomia e comportamento comparado de *Mischocyttarus drewseni* (Saussure, 1857), nas regiões subtropical (Curitiba, PR) e tropical (Belém, PA), do Brasil (Hymenoptera: Vespidae). **Dissertação de Mestrado. Univ. Fed. Paraná**, 110p. 1980.
- CARPENTER, J. M. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Syst. Entomol.** 7: 11-38, 1982.
- CARPENTER, J. M. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In: The social biology of wasps. Ross, K. G. & Matthews, R. W. (eds.). **Comstock Publishing Associates**, Ithaca and London, Pp. 8-29, 1991.
- CARPENTER, J. M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. In: **Biological relationships between Africa and South America**. P. Goldblatt (ed.), Yale University Press, New Haven and London, p. 139-155, 1993.

- CLOUSE, R. Some effects of group size on the output of beginning nests of *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera, Vespidae). **Florida Entomol.** 84(3): 418-425, 2001.
- DIGIAMPETRI-FILHO, E.A., SHIMA, S.N. Ecoetologia de *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini). **Anais III Simpósio de Iniciação Científica**. Unesp, Rio Claro, SP. Pág. 13. 1998.
- GADAGKAR, R. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia* and independent-founding *Ropalidia*. In: **The social biology of wasps**. K. G. Ross & R. W. Matthews (eds.). Comstock Publishing Associates, Ithaca and London, p.149-190, 1991.
- GAMBOA, G. J. Intraspecific defense: advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. **Science**, Washington, v. 199, p. 1463-1465. 1978.
- GIANNOTTI, E. e FIERI, S. R. On the brood of *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Entomol.**, São Paulo, v. 35, n. 2, p. 263-267. 1991.
- GIANNOTTI, E. & MACHADO, V.L.L. Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* Frabicius (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. Bras. Ent.** 43(3/4):185-190, 1999.
- GIANNOTTI, E., SILVA, C.V. *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae): External morphology of the brood during the post-embryonic development. **Revta. Bras. Ent.** 37(2): 309-312. 1993.
- GIANNOTTI, E. Social organization of eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** v.33, n.3. P. 325-337. 1999.

- GIANNOTTI, E. e TREVISOLI, C. Post-embryonic development of *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta**, Cruz das Almas, v. 2, n. 2, p. 41-52. 1993.
- GOBBI, N. ; SIMOES, D. . Contribuicao Ao Entendimento do Ciclo Vespas Basico de Colonias de *Mischocyttarus Cassununga* (Hymenoptera: Vespidae).. AN. SOC. ENT. BRASIL, v. 17, n. 2, p. 421-436, 1988.
- GORTON, J. R.E.Observations on the nesting behavior of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Hymenoptera, Vespidae) in a dry forest in Costa Rica. **Insectes Soc.**, Paris, v. 25, n. 3, p. 197-204. 1978.
- HERMANN, H.R., CHAO, J.T. Nesting biology and defensive behaviour of *Mischocyttarus (Monocyttarus) mexicanus cubicola* (Vespidae, Polistinae). **Psyche**, v.91, p.51-65.1984 a.
- HUNT, J. H. & AMDAM G. V. Bivoltinism as an antecedent to eusociality in the paper wasp genus *Polistes*. **Science**, v. 308, p. 264-267. 2005
- ITÔ, Y. Social behavior and social structure of neotropical paper wasp *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basinacula* (Cameron) **Journal of Ethology**, Tokyo, v.2, n.1, p.17-29, 1984.
- JEANNE, R.L. Chemical defense of brood by the social wasp. **Science**, Washington, v. 168. p. 1465-1466. 1970.
- JEANNE, R. L. Social biology of neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, Cambridge, v. 144, n. 3. p. 63-150, 1972.
- JEANNE, R. L. & CASTELLÓN-BERMUDEZ, E. G. Reproductive behavior of a male neotropical social wasp, *Mischocyttarus drewseni* (Hymenoptera: Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** 53(2):271-276. 1980.

- JEANNE, R. L. The evolution of the organization of work in social insects. **Monitore zool. Ital.**, Firenze, v. 20, p. 119-133. 1986.
- JEANNE, R. L. The swarm-founding Polistinae In: ROSS, K. G. e MATTHEWS, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 6, p. 191-231.
- LITTE, M. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. **Behav. Ecol. Sociobio.**, Ithaca, v. 2, p. 229-312. 1977.
- LITTE, M. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. **Z. Tierpsychology**. v.50, p. 282-312. 1979.
- LITTE, M. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a colombian rain forest. **Smithsonian Contr. Zool.**, v.327, p.1-27. 1981.
- MACHADO, V.L.L., WIENDL, F.M. Aspectos do comportamento de colônias de *Mischocyttarus cassununga* von Ihering, tratadas com alimento marcado praradiofósforo. **Anais. Soc. Ent. Brasil**, v.5, n.1, p.79-85. 1976.
- MARKIEWICZ, D. A. O'DONNELL, S. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproductions in eusocial wasps. **J. Comp. Physiol. A**. 187:327-333. 2001.
- MURAKAMI, A. S. M. Influência da alimentação na determinação de castas da vespa eusocial primitiva *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini). **Trabalho de conclusão de curso de graduação**, UNESP, Rio Claro, SP, 81p. 2003.
- MURAKAMI, A. S. N. & SHIMA, S. N. Nutritional and social hierarchy establishment of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga*

- (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and related aspects. **Sociobiology**. 48(1): 183-207, 2006.
- NODA, S. C. M., SILVA, E. R. & GIANOTTI, E. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v.38, n.3B, p. 603-614. 2001.
- O'DONNELL, S. Dominance and polyethism in the social wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera, Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.**, v.43, p.327-331. 1998.
- OLIVEIRA, V. C. Comportamentos de dominância e subordinação da vespa eussocial primitiva, *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* ZIKÁN, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini). 2003. 73f., **Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.**
- PARDI, P. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol. Zool.** v. 21, p. 1-13, 1948.
- POLTRONIERI, H. S., RODRIGUES, V.M. Vespídeos sociais: estudos de algumas espécies de *Mischocyttarus* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Dusenía**, v.9, n.3, p.99-105. 1976.
- PREZOTO, F., NASCIMENTO, F.S. Nota sobre ocorrência de usurpação de um ninho de *Mischocyttarus cassununga* por *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista de Etologia**, v.1, n.1., p.69-71, 1999.
- RAPOSO-FILHO, J.R. Comportamento de defesa e agregação das colônias de *Mischocyttarus extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae, Vespidae). I. Alimentação protéica. **Naturalia**, v.8, p. 101-104. 1983a.

- RAPOSO-FILHO, J.R., RODRIGUES, V.M. Comportamentos tróficos de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *extinctus* (vespidae, polistinae), II. Alimentação glucídica. **Naturalia**, 8:105-107. 1983b.
- RAPOSO-FILHO, J.R., RODRIGUES, V.M. Habitat e local de nidificação de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *extinctus* Zikán, 1935 (Vespidae, Polistinae). **Na. Soc. Ent. Brasil**, v.13, n.1, p. 19-28. 1984a.
- RAPOSO-FILHO, J.R., RODRIGUES, V.M. Vespídeos sociais: condição dos ovariolos durante o ciclo de desenvolvimento das colônias de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *extinctus* Zikán, 1935 (Vespidae, Polistinae). **Revta. Bras. Ent.**, v. 28, n.3, p.295-300. 1984b.
- RICHARDS, O. W. e RICHARDS, M. J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespida). **Trans. R. Ent. Soc. Lond.**, v. 102, p. 1-170. 1951.
- RICHARDS, O. W. The biology of social wasps. (Hymenoptera, Vespidae). **Bio. Ver.** v.46, p. 483-528. 1971
- RICHARDS, O. W. The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae. **British Museum of Natural History**, London, 1978, 580p.
- SILVA, M.N., OLIVEIRA, S.M.C. Variação no tamanho do corpo e no desenvolvimento de *Mischocyttarus atramentarius* (Hymenoptera, Vespidae), durante o ciclo de desenvolvimento das colônias. **Bol, I. C.B.G.**, v.42, p. 25-36. 1989.
- SILVA, I. M. Determinação de castas em *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) sob a perspectiva nutricional. 2002. 36f., **Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências**

**Biológicas)** - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2002.

SILVEIRA, T. S. Relações filogenéticas dos subgêneros de *Mischocyttarus* Saussure e revisão taxonômica do subgênero KAPPA Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). São Paulo, 2000. **Tese de Doutorado**, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

SIMÕES, D., GOBBI, N., BATARCE, B.R.C. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia**, v.10, p.89-105.1985.

SNELLING, R. R. Notes on the hibernation and nesting of the wasp *Mischocyttarus flavitarsis* Saussure (Hymenoptera, Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.**, v.26, p.143-145. 1953.

STARR, C. K. The nesting association of the social wasp *Mischocyttarus immarginatus* and *Polybia* spp. In Costa Rica. **Biotropica**, v.20, n.2, p.171-173. 1988.

TOGNI, O. C. e GIANNOTTI, E. Male behavior of *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae) during attacks on the nest by ants. **Sociobiology**, Chico, v. 48, n. 2, p. 553-558. 2006.

TURILLAZZI, S. e WEST-EBERHARD, M. J. Natural history and evolution of paper-wasps. **Oxford University Press**, 1996. 400p.

WILSON, E. O. The insect societies. **Harvard University Press**, Cambridge, MA, 1971.

# 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](#)