

**DIFERENCIAÇÃO ETOLÓGICA E MORFOFISIOLÓGICA DAS
CASTAS DE *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei*, ZIKÁN, 1949
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI), COM
ESPECIAL REFERÊNCIA À REGULAÇÃO SOCIAL DAS
COLÔNIAS.**

VANESSA CRISTINA DE OLIVEIRA

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

**Rio Claro
Estado de São Paulo-Brasil
Abril de 2007**

**DIFERENCIAÇÃO ETOLÓGICA E MORFOFISIOLÓGICA DAS
CASTAS DE *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei*, ZIKÁN, 1949
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI), COM
ESPECIAL REFERÊNCIA À REGULAÇÃO SOCIAL DAS
COLÔNIAS.**

VANESSA CRISTINA DE OLIVEIRA

Orientadora: Profa. Dra. SULENE NORIKO SHIMA

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

**Rio Claro
Estado de São Paulo-Brasil
Abril de 2007**

Aos meus amados pais,
avós Rachel e Vita (*in memorium*),
irmã Patrícia e namorado Ivan.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer a todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, em especial à professora Dra. Sulene Noriko Shima pela orientação, amizade e compreensão que me dedicou desde a iniciação científica.

Agradeço também a todo o pessoal do Departamento de Zoologia por tornar este trabalho possível: Cinara, Cris, Fernandão e Jaime, por mais uma vez transformar meus rabiscos em uma obra de arte.

Aos professores Edilberto Giannotti, José Chaud Neto e Nivar Gobbi pelas sugestões e dicas oferecidas durante todo o desenvolvimento deste trabalho e pela amizade.

Aos queridos amigos Akio, Helena, Leonardo e Guilherme Gomes, Iracema, Sunao, Gleiciane e Graziela, pela amizade e companheirismo, dividindo o comigo os prazeres e percalços da profissão, e em especial à Lye, que se tornou uma irmã pra mim. Sua amizade foi o meu maior presente do Mestrado!

Às meninas do salão de beleza, Glorinha, Luciana e Ana, pelos momentos de descontração, e aos queridos amigos da academia: Evelyn, as “Roses”, Líliam, Thiago, Mônica, “Rodrigos”, Marialda, Amanda, Neusa, Cássia, Jam, Ivan e especialmente ao Júnior, pela amizade, pelos conselhos e pela dedicação e paciência com a sua aluna preguiçosa. Você é um exemplo pra mim, obrigada por tudo.

Ao meu querido Ivan, por ser mais que um namorado, mais que um parceiro, enfim, por ser muito mais do que um dia eu poderia ser. Este trabalho também foi se tornando seu, por isso quero dividir essa com você essa conquista. Nem todas as formas possíveis de agradecer estariam à altura do que você sempre fez por mim. Te amo.

Por último, mas não menos importante, gostaria de fazer um agradecimento especial à minha família, a quem devo a oportunidade de ter realizado este trabalho e muito mais. Vocês são o espelho dos meus valores, dos meus ideais e de tudo o acredito. Obrigada por me ensinar a ser uma pessoa melhor a cada dia. Amo muito vocês! Agradeço também aos nossos amados cachorrinhos, Beethoven e Mel, pelo afeto incondicional.

A todos, meu mais sincero abraço.

ÍNDICE

Resumo	1
Abstract	2
Introdução	2
CAPÍTULO 1 – COMPORTAMENTOS DE DOMINÂNCIA E SUBORDINAÇÃO COMO PARTE DA ESTRATÉGIA DE REGULAÇÃO SOCIAL DAS COLÔNIAS DE <i>Mischocyttarus (M.) montei</i> ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI).	
	6
Resumo	6
Abstract	7
1. Introdução	7
2. Material e Métodos	10
2.1. Observações comportamentais na fase de pré-emergência	11
2.2. Observações comportamentais na fase de pós-emergência	11
3. Resultados e discussão	12
3.1. Descrição e esquematização dos comportamentos de dominância e subordinação com e sem o envolvimento de contatos físicos	12
3.2. Distribuição das interações e produção de imaturos entre as fases e subfases do ciclo colonial	17
3.3. Distribuição das interações e produção de imaturos em colônias na fase de pós-emergência	27
4. Referências Bibliográficas	45
CAPÍTULO 2 – O PAPEL DA DIVISÃO DE TRABALHO NA REGULAÇÃO SOCIAL DE COLÔNIAS DA VESPA EUSSOCIAL PRIMITIVA <i>Mischocyttarus (M.) montei</i> ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI).	
	49
Resumo	49
Abstract	50
1. Introdução	50
2. Material e métodos	53
2.1. Categorias comportamentais envolvidas na divisão de trabalho	54
2.2. Outras observações comportamentais	55
2.3. Influência das condições climáticas na divisão de trabalho	57

2.4. Análise dos dados	57
3. Resultados e discussão	58
3.1. Divisão reprodutiva de trabalho em colônias estudadas durante a fase de pré-emergência.....	58
3.2. Divisão reprodutiva de trabalho em colônias estudadas durante a fase de pós-emergência.....	73
3.3. Influências climáticas na distribuição dos comportamentos relativos à divisão de trabalho e na taxa de canibalismo	107
4. Referências Bibliográficas.....	115
CAPÍTULO 3 – ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS ENVOLVIDOS NA REGULAÇÃO SOCIAL DE COLÔNIAS DA VESPA EUSSOCIAL PRIMITIVA <i>Michocytarus (Monogynoecus) montei</i> ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI).	
Resumo	121
Abstract	122
1. Introdução	122
2. Materiais e métodos	125
2.1. Medição dos caracteres morfológicos	126
2.2. Análise da fisiologia reprodutiva das fêmeas	127
2.3. Análise dos dados	128
3. Resultados e discussão	129
3.1. Esquematização e determinação dos padrões de desenvolvimento ovariano	129
3.2. Distribuição dos padrões de desenvolvimento ovariano ao longo das fases e subfases de desenvolvimento colonial.....	131
3.3. Análise dos caracteres morfométricos considerando as fases e subfases estudadas.....	140
4. Referências Bibliográficas	147
Considerações finais	151
Referências Bibliográficas	154

Resumo

As vespas, devido à característica difilética do grupo, 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 (M.) montei*, foram coletadas 9 colônias para a análise da morfofisiologia dos indivíduos, sendo que destas, 6 foram previamente observadas em condições naturais no Campus da Unesp de Rio Claro, SP. Foi verificado que a dinâmica hierárquica desta espécie é regulada através de três estratégias principais: a) interações agonísticas moderadas entre os indivíduos de maneira a permitir que fundadoras se associem, estabelecendo uma hierarquia de dominância mas ao mesmo tempo garantindo a viabilidade da colônia no início do ciclo; b) alimentação e gasto energético diferencial dos adultos, onde os mais dominantes ingerem maiores quantidades de alimento, em especial fontes de proteína, ao mesmo tempo em que realizam tarefas de baixo custo energético e comportamentos relacionados à dominância; e c) utilização da oofagia diferencial como forma indireta de competição e monopolização da postura de ovos. 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 emergem com capacidades reprodutivas similares e não apresentam diferenças morfológicas significativas entre as castas. A determinação de suas funções na colônia dependerá, portanto, das estratégias acima descritas.

Abstract

The wasps, due to their monophyletic characteristics, are an excellent model to explain the evolutionary scenario of the social behavior in the Hymenoptera. The biology and social organization of primitively eusocial wasps, especially of *Mischocyttarus* genera, are relatively poor studied, despite of its marked diversity in Neotropical regions. With the aim of identify the traits involved in social regulation of *M. (Monogynoecus) montei* nine colonies were collected and used in morphological and physiological analysis, from these six were monitored in natural conditions at UNESP, in Rio Claro, SP. The results showed that the hierarchical dynamics of this specie is regulated based on three main strategies: a) moderated agonistics interactions among nestmates, which leads to foundress associations' foundations and assure the establishment of a dominance hierarchy and the success of the colony in initial phases of development; b) different feeding and energetic cost tasking of adults, whereas the dominant females feed on higher quantities of food, especially protein, and perform tasks with low energetic cost, mainly those related to dominance; and c) differential oophagy as an indirect strategy of competition, avoiding the subordinate oviposition. Through these mechanisms the hierarchy is regulated in a dynamical way, in which any female can assume different tasks in the colony, once the adults emerge with similar reproductive potential and a marked morphological caste differentiation is absent. The role of each nestmate, therefore, will depend on the strategies previously described.

Introdução:

As vespas se tornaram importante objeto de estudo nos últimos anos devido à característica difilética do grupo, no qual há 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 se subdivide em seis subfamílias: Euparaginae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae (CARPENTER, 1982). Destas, apenas as três últimas são eussociais. São ditas eussociais as vespas que apresentam sobreposição de gerações, cuidado cooperativo da prole e uma divisão reprodutiva de trabalho dentro da colônia (WILSON, 1971). Polistinae, subfamília na qual se insere a espécie de que trata esse trabalho, 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.

Em vespas eussociais primitivas, os ninhos são em geral feitos de barro, material vegetal ou uma mistura de ambos. Em Stenogastrinae, os ninhos são sésseis (TURILLAZZI, 1991) e o material de construção do ninho é geralmente material vegetal macerado, freqüentemente misturado com terra, mas pode ser de barro e partículas inorgânicas em algumas espécies (WENZEL, 1991), apresentando grande variação em sua morfologia de acordo com a espécie. Na subfamília Polistinae, com exceção de algumas espécies enxameantes da tribo Ropalidiini e do gênero *Apoica* da tribo Epiponini, os ninhos consistem usualmente de um único favo desprovido de envelope feito de fibras vegetais maceradas (JEANNE, 1975a; RICHARDS, 1978a). A arquitetura dos mesmos varia de um simples arranjo serial de células suspensas por um único pecíolo a grandes favos horizontais suportados por vários pecíolos (DOWNING & JEANNE, 1986), sendo que algumas espécies desse grupo ainda constroem vários favos próximos uns dos outros, funcionando como uma única colônia (ITÔ, 1986b). Os pecíolos destes favos são cobertos com uma substância repelente de formigas produzida pela glândula de Van der Vecht localizada na extremidade do gáster dessas vespas, e são com certeza a sua maior defesa contra a predação de formigas (JEANNE, 1970a).

Os ninhos das espécies eussociais primitivas ocorrem naturalmente na vegetação, como sob as folhas ou em troncos de árvores, e também comumente em ambiente antrópico, como debaixo de pontes, telhados, construções e cavidades naturais. O tamanho médio dos ninhos da maioria das espécies é de cerca de 135

células, sendo que o número de habitantes por ninho varia de três a uma centena de indivíduos, dependendo da espécie (GADAGKAR, 1991; SPRADBERRY, 1991). Uma nova colônia pode ser fundada por uma única fêmea inseminada (haplometrose) ou através de uma associação de várias delas (pleometrose) (GADAGKAR, 1991).

Representado pela tribo Mischocyttarini, o gênero *Mischocyttarus* é o maior grupo de vespas sociais, com 235 espécies reconhecidas em 9 subgêneros (SILVEIRA, 2000). Apresenta distribuição quase que exclusivamente sul americana (RICHARDS, 1978), com apenas duas espécies ocorrendo ao sul e oeste da América do Norte (GADAGKAR, 1991). As espécies de Mischocyttarini, bem como aquelas da tribo Polistini e a maioria das de Ropalidiini, fundam ninhos solitariamente (haplometrose) ou por associação de algumas fêmeas (pleometrose) (JEANNE, 1972, 1980; RICHARDS, 1971, 1978; RICHARDS & RICHARDS, 1951; GADAGKAR, 1991; TURILLAZZI & WEST-EBERHARD, 1996).

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 & 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 & RODRIGUES, 1976; MACHADO & WIENDL, 1976; SIMÕES et al., 1985; GOBBI & SIMÕES, 1988; GIANNOTTI & FIERI, 1991; GIANNOTTI & SILVA, 1993; DIGIAMPIETRI-FILHO, 1998; PREZOTO & NASCIMENTO, 1999; MURAKAMI, 2003; PREZOTO et al., 2004; MURAKAMI & SHIMA, 2006); *M. mexicanus* (LITTE, 1977; STARR, 1988; HERMAN & CHAO, 1984 a, b; CLOUSE, 2001); *M. immarginatus* (GORTON, 1978); *M. labiatus* (LITTE, 1981); *M. angulatus* e *basimaculus* (ITÔ, 1984); *M. extinctus* (RAPOSO-FILHO & RODRIGUES, 1983 a, b, 1984 a, b); *M. atramentarius* (SILVA & OLIVEIRA, 1989); *M. mastigophorus* (O'DONNELL, 1998; MARKIEWICZ & 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. (M) montei* (ZIKÁN, 1949), objeto de estudo deste trabalho, com exceção dos relatos sobre a descrição da espécie (RICHARDS, 1978), aspectos gerais do ninho (ZIKÁN, 1949), alguns aspectos comportamentais (ZABOTTO & SHIMA, 1998), estudo detalhado sobre o ciclo de vida (SAKAMOTO, 2000), descrição de comportamentos ao longo do dia (PONCE, 2001), e descrição e quantificação dos comportamentos de dominância e subordinação (OLIVEIRA, 2003) nenhum outro estudo existe na literatura. Estudar a organização social deste grupo considerado primitivamente eussocial contribuiria, juntamente com estudos de outras espécies, para o entendimento da evolução da eussocialidade no grupo. A referida espécie torna-se, portanto, um material de trabalho adequado a tais estudos, pois somado a isso, a ausência de 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 desses fatos, o contraste existente entre diversidade taxonômica do grupo em questão e abundância relativa das colônias com a ausência de conhecimentos de sua biologia básica, comportamento social, ecologia, morfologia e vários outros aspectos, especialmente desta espécie eusocial, tornam-se grandes motivações para aprofundar seu estudo.

CAPÍTULO 1 – COMPORTAMENTOS DE DOMINÂNCIA E SUBORDINAÇÃO COMO PARTE DA ESTRATÉGIA DE REGULAÇÃO SOCIAL DAS COLÔNIAS DE *Mischocyttarus (M.) montei* ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI).

Resumo

Nas vespas eussociais primitivas, a ausência de diferenças morfológicas entre as castas permite que qualquer indivíduo seja potencialmente capaz de assumir qualquer papel dentro da colônia, inclusive o de dominante. Sendo assim, a determinação da hierarquia é mediada através de interações agonísticas entre os indivíduos. Foram observadas 8 colônias de *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* em diferentes fases do desenvolvimento colonial com o intuito de verificar se existem diferenças na frequência e no tipo de comportamentos de dominância realizados (com contato físico – c.c. e sem contato físico – s.c.). Os resultados obtidos mostram que o número de interações agonísticas aumenta à medida que o ciclo colonial avança, com predominância de comportamentos do tipo s.c. em todas as fases, mas com um crescimento dos comportamentos do tipo c.c. de uma fase para outra, devido ao maior número de indivíduos potencialmente dominantes presentes na subfase pré-macho. A baixa agressividade no início do ciclo é explicada pela dependência de associação entre fundadoras para a viabilidade das colônias. Na subfase pós-macho, a hierarquia deixa de ser linear e a agressividade crescente entre os indivíduos culmina no abandono da colônia. A prevalência dos comportamentos do tipo s.c. observada nesta espécie

revela uma estratégia de competição indireta entre os indivíduos.

Abstract

In primitively eusocial wasps, the absence of morphological caste differences implicates in a marked social flexibility, in which each nestmate is potentially able to assume any colonial task, including the reproductive one. Then, the dominance hierarchy is established through agonistic interactions among nestmates. Eight colonies of *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* were observed in different phases of colonial development to verify if there were differences in frequency and kind of dominance behaviour (with contact – c.c. and without contact – s.c.). The results showed that the number of agonistic interactions increases during the colonial cycle, mainly those with no contact. However, the c.c. behaviours also increase through the colonial cycle due to a higher number of potentially dominant individuals in the pre-male substage. The dependence of foundress association to the maintenance of the colony can explain the low rates of aggressive interactions found in the initial phase of the colony cycle. In the post-male substage the aggressiveness among nestmates increases and the hierarchy is no longer linear. In consequence, the individuals leave the colony. The higher frequency of s.c. dominance behaviour observed in this species indicates it could be a strategy for indirect competition among nestmates.

1. Introdução

Diferentemente das espécies de Vespinae, cujas rainhas mantêm a hierarquia através da liberação de feromônios que inibem o desenvolvimento ovariano das operárias (GREENE, 1991), e apresentam notáveis diferenciações morfológicas entre as castas (SPRADBERRY, 1973), nas vespas eussociais primitivas o papel social dos indivíduos de uma colônia é determinado através de interações agonísticas entre os mesmos (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969), os quais são morfológicamente indistintos. Devido a tais características, um indivíduo pode ocupar qualquer posição dentro da colônia e mesmo desenvolver sua capacidade reprodutiva, o que leva a uma flexibilidade nos papéis sociais dos adultos (GADAGKAR, 1991). Muitos trabalhos têm

indicado as interações entre as fêmeas adultas como sendo o mais importante ou o único fator na determinação dos indivíduos que irão se reproduzir (WILSON, 1971; BRIAN, 1979; STRAMBI, 1985; WHEELER, 1986; RÖSELER, 1991), mostrando que as interações de dominância e subordinação representam um importante papel na regulação social das vespas eussociais primitivas (PARDI, 1948).

Um trabalho clássico envolvendo a descrição das interações agonísticas entre as fêmeas de vespas eussociais primitivas, bem como a organização da hierarquia, foi o realizado por Pardi (1948) com *Polistes dominulus*. Quando as fundadoras desta espécie se aproximam pela primeira vez, realizam um comportamento de antenação umas nas outras intensivamente. Após esse contato, começam a se agredir. Este trabalho serviu como ponto de partida para o estudo da organização social dentro deste grupo de vespas, e até hoje é uma referência importante para se entender o funcionamento da hierarquia em vespas eussociais primitivas.

Geralmente, tais interações ocorrem em todas as fundações por associação (pleometrose) e durante a fase de pós-emergência em vespas eussociais primitivas, mas os comportamentos realizados variam consideravelmente entre as espécies (WEST-EBERHARD, 1982). As fêmeas de *Parischnogaster nigricans serrei* e *Parischnogaster jacobsoni* por exemplo formam hierarquias de dominância lineares, identificáveis pelo menos nas posições mais altas do rank, onde os indivíduos mais subordinados dão passagem aos dominantes quando estes se aproximam (TURILLAZZI & PARDI, 1982; TURILLAZZI, 1988). Já em *Parischnogaster mellyi*, a hierarquia de dominância dificilmente é reconhecida devido ao baixo número de interações entre as fêmeas (HANSELL, 1983), embora seja possível reconhecer uma fêmea sênior que se encontra sempre em repouso numa posição superior às demais no ninho. Da mesma forma, em *Parischnogaster alternata* é difícil observar interações sociais (TURILLAZZI, 1986).

As interações de dominância e subordinação de algumas espécies de *Ropalidia*, por exemplo, são geralmente menos violentas do que aquelas de *Polistes*, embora apresentem elementos semelhantes (GADAGKAR, 1991). Em um estudo realizado com *Belonogaster juncea juncea*, o comportamento agonístico que ocorreu com maior frequência foi o de “agarrar”, correspondendo a 69,8% das interações de dominância observadas (TINDO & DEJEAN, 2000). Em *Mischocyttarus mexicanus* somente o comportamento de morder foi observado (LITTE, 1977), ao passo que para *M.*

immarginatus (GORTON, 1978) e *Polistes versicolor* (OLIVEIRA *et al.*, 2006) foi relatada a presença de lutas seguidas de queda do ninho (“falling fights”). As fêmeas subordinadas de *M. immarginatus*, da mesma forma que em *M. montei* (OLIVEIRA, 2003), comportam-se passivamente, evitando a dominante, abaixando-se ou deixando o ninho, enquanto subordinadas de *M. drewseni* abaixam suas cabeças mas levantam o gáster (JEANNE, 1972).

Uma vez estabelecida a hierarquia, as interações entre os indivíduos de uma colônia tornam-se mais amenas, como observado em *Ropalidia marginata* (PREMNATH *et al.*, 1996), o que não significa que ela seja definitiva ao longo de todo o desenvolvimento do ciclo colonial. Podem ocorrer substituições dos indivíduos dominantes, às vezes mais de uma vez em uma mesma colônia (OLIVEIRA, 2003). Em *M. angulatus* e *M. basimacula* a hierarquia de dominância é flexível, uma vez que o status social dos indivíduos muda freqüentemente (ITÔ, 1984). Já em *M. cerberus styx*, na fase de pré-emergência, a hierarquia já está definida e na fase de pós-emergência a freqüência de interações aumenta, mas a hierarquia ainda é mantida pela fêmea que ocupa a primeira posição no rank (NODA *et al.*, 2001). Em *M. cassununga*, por outro lado, as colônias no início da fase de pré-emergência apresentam interações agonísticas mais intensas do que as colônias em fase de pós-emergência (PREZOTO *et al.*, 2004). Em *Belonogaster juncea juncea*, a freqüência de comportamentos de dominância durante o ciclo de desenvolvimento foi maior antes ou imediatamente após o desaparecimento da fêmea dominante (TINDO & DEJEAN, 2000).

Como se pode perceber, apesar de haver características semelhantes entre as espécies no que diz respeito à descrição dos comportamentos agonísticos entre os indivíduos de uma colônia e do seu papel na regulação social, os estudos realizados até hoje sobre o assunto são escassos e há grande variação no tipo e na intensidade das interações. Portanto, estudos mais detalhados de tais comportamentos são necessários e importantes para lançar mais luz ao entendimento desse grupo de vespas que é fundamental para a compreensão da evolução do comportamento social nos Hymenoptera.

O objetivo deste trabalho foi determinar o papel das interações de dominância e subordinação na regulação social das colônias de *Mischocyttarus* (*Monogynoecus*)

montei em conjunto com as características morfofisiológicas dos indivíduos e a divisão de trabalho, que serão abordadas nos capítulos seguintes.

2. Material e Métodos

Foram observadas diretamente 8 colônias em condições naturais no Campus da UNESP de Rio Claro, SP (tabela 1). Os indivíduos foram marcados com tinta atóxica e de secagem rápida, para sua identificação. As observações etológicas foram realizadas nas seguintes fases do ciclo colonial, de acordo com a classificação de Jeanne (1972): a) pré-emergência; b) pós-emergência (subfase pré-macho); c) pós-emergência (subfase pós-macho), com o intuito de observar se há diferenças entre elas quanto ao tipo e a frequência de interações agonísticas realizadas. Tais fases foram determinadas através de mapeamentos do conteúdo do ninho, realizados diariamente.

Os comportamentos de dominância e subordinação foram divididos em dois grupos: a) comportamentos com o envolvimento de contatos físicos (c.c.) e b) sem o envolvimento de contatos físicos (s.c.). Esses comportamentos foram subsequentemente esquematizados e descritos. Após a obtenção dos dados de comportamento, as colônias foram coletadas para a análise de morfofisiologia, cuja metodologia é descrita no capítulo 3.

Tabela 1. Colônias de *Mischocyttarus montei* observadas no Campus da Unesp de Rio Claro: data, tempo de observação e a fase de desenvolvimento em que cada colônia se encontrava.

Colônias	Data das observações	Período observado (horas)	Estágio colonial
18A	12/02/05 a 12/03/05	10	Pré-emergência
18B	12/02/05 a 09/03/05	17	Pré-emergência
47	18/03/06 a 18/04/06	19	Pré-emergência
48	21/03/06 a 26/05/06	20	Pré-emergência
15	22/01/05 a 27/02/05	28	Pós-emergência (pré-macho)
23	21/01/05 a 12/02/05	18	Pós-emergência (pré-macho)
11	27/05/04 a 14/06/04	10	Pós-emergência (pós-macho)
12	10/06/04 a 09/09/04	36	Pós-emergência (pós-macho)

2.1. Observações comportamentais na fase de pré-emergência:

Considera-se fase de pré-emergência o período do ciclo colonial que vai desde a fundação do ninho até a subfase de pupa, antes da emergência do primeiro adulto. Para se determinar a regulação social das colônias nessa fase, foram realizadas as seguintes observações:

- a) Verificou-se o tipo de fundação realizado (haplometrose ou pleometrose) mais freqüentemente;
- b) Nas fundações pleométricas, observou-se a competição entre as fêmeas, considerando o tipo e a freqüência de interações agonísticas, verificando se existem diferenças entre as fases na execução desses comportamentos;
- c) Verificou-se, sempre que possível, as relações de parentesco entre as co-fundadoras, e se as mesmas permaneciam na colônia, subordinando-se, ou se abandonavam o ninho na tentativa de fundar o seu ou usurpar outro.

2.2. Observações comportamentais na fase de pós-emergência:

A fase de pós-emergência tem início a partir da emergência do primeiro adulto e termina no declínio colonial. Esta fase, como a de pré-emergência, foi determinada através de mapeamentos diários do conteúdo do ninho. Nesta fase foram observados os seguintes comportamentos:

- a) Verificou-se a freqüência e o tipo de interações agonísticas realizadas, observando os indivíduos mais dominantes e com potencial de substituição da fêmea α .
- b) Foi observado se a freqüência e o tipo de interações agonísticas variam antes e após a substituição das fêmeas dominantes, bem como seu papel na disputa pela dominância;
- c) Verificou-se quanto tempo uma fêmea se mantém como poedeira e se há modificações na intensidade e no número de comportamentos de dominância exibidos

por ela ao longo do tempo em que é a dominante, indicando se há uma perda na capacidade de controlar os demais indivíduos da colônia antes da sua substituição, quando esta ocorre.

Os gráficos e tabelas apresentados se referem à frequência de interações entre os indivíduos de uma mesma colônia, o número de imaturos, bem como a distribuição das interações agonísticas entre os indivíduos. Nas tabelas referentes à frequência de interações o comportamento de trofaláxis foi considerado interação com envolvimento de contatos físicos, uma vez que o alimento é obtido pelos indivíduos mais dominantes através da subordinação das forrageadoras recém-chegadas à colônia. Considerou-se que um imaturo foi canibalizado quando este havia desaparecido ou, no caso dos ovos, quando se encontravam numa posição diferente daquela do mapeamento anterior. Não foi possível observar o canibalismo de imaturos diretamente.

3. Resultados e discussão:

3.1. Descrição e esquematização dos comportamentos de dominância e subordinação com e sem o envolvimento de contatos físicos:

Alguns dos esquemas de comportamentos de dominância e subordinação com (c.c.) e sem o envolvimento de contatos físicos (s.c.) observados por Oliveira (2003) em colônias de *M. montei* nas diferentes fases do ciclo colonial foram listados a seguir, a fim de ilustrar os comportamentos que foram quantificados neste trabalho.

3.1.1. Comportamentos de dominância e subordinação com o envolvimento de ataques físicos:

Os seguintes comportamentos de dominância e subordinação foram detectados:

3.1.1.1 – Dominante (Am) locomovendo-se lateralmente em direção a uma subordinada (Vrc): (1) dominante aproxima-se de subordinada em repouso, (2 e 3) direciona suas antenas e investe contra ela, atacando-a no tórax. (3 e 4) A outra se

subordina abaixando as antenas, abrindo as asas e girando o corpo, tentando se desvencilhar do ataque. Por fim, se subordina encolhendo as pernas (Figura 1).

3.1.1.2 – Dominante locomovendo-se frontalmente em direção a uma subordinada: (1) a primeira (Am) aproxima-se desta (R) (2) “antenando-a”, enquanto a subordinada abaixa as antenas e encolhe as pernas (Figura 2).

3.1.1.3 – Dominante dirigindo-se a uma forrageadora para solicitar alimento líquido ou sólido recém-forrageado. Trofaláxis simples: (1) À medida que dominante (Vm) se aproxima para solicitar alimento (2 e 3) vibra as antenas para forrageadora (Vrc) que já se subordina abaixando as suas. (4) Durante a transferência de alimento, vibra as antenas na cabeça da forrageadora com as asas abertas e segurando-a pelo primeiro par de pernas, enquanto esta também abre as asas e abaixa as antenas. (5) Dominante afasta-se em linha reta (6) e depois se desvia a 45°, retomando a movimentação. Forrageadora mantém a posição subordinada até que a dominante se afaste. (Figura 3).

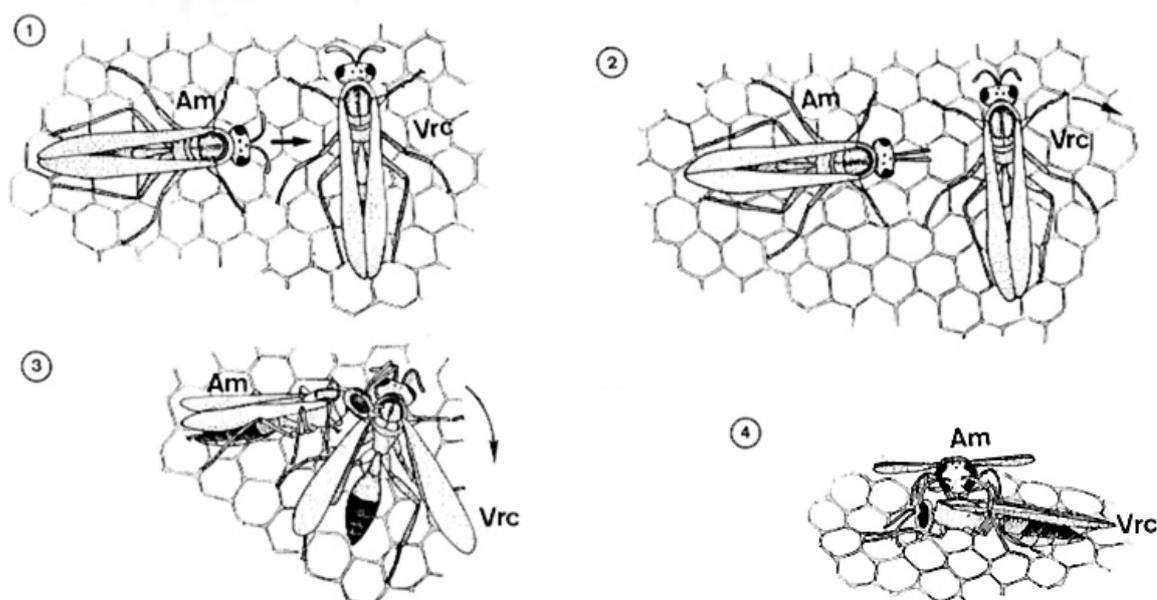


Figura 1. Dominante de *Mischocyttarus (M.) montei* locomovendo-se lateralmente em direção a uma subordinada, atacando-a em seguida. O comportamento é descrito no texto (item 3.1.1.1.).

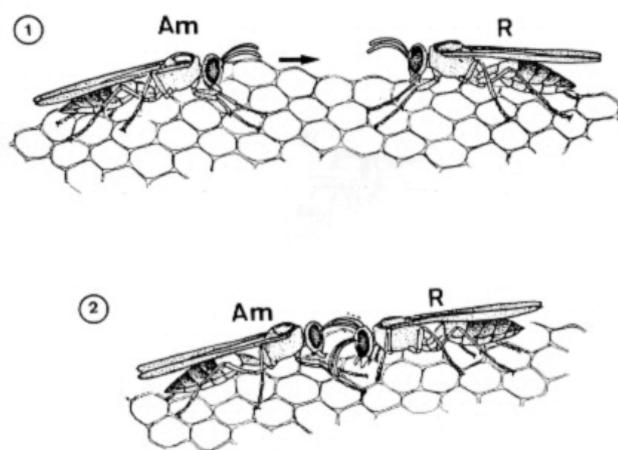


Figura 2. Dominante de *Mischocyttarus (M.) montei* locomovendo-se frontalmente em direção a uma subordinada, atacando-a em seguida. O comportamento é descrito no texto (item 3.1.1.2.).

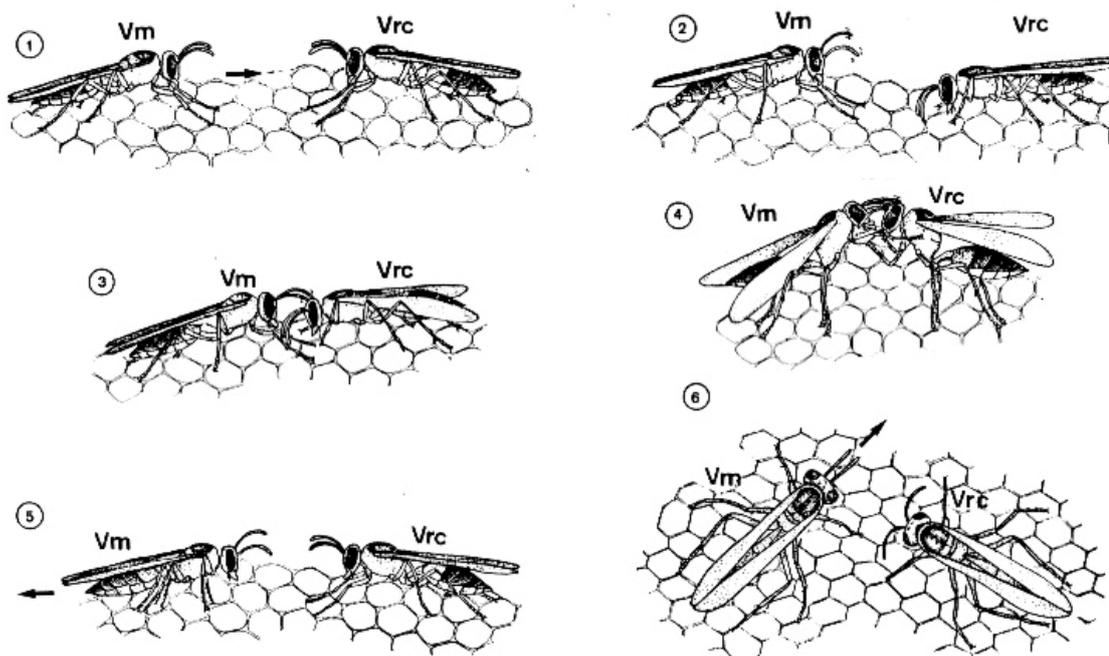


Figura 3. Trofaláxis simples, envolvendo contato físico em *Mischocyttarus (M.) montei*. O comportamento é descrito no texto (item 3.1.1.3.).

3.1.2. Comportamentos de dominância e subordinação sem o envolvimento de contatos físicos:

Os seguintes comportamentos desta categoria foram detectados:

3.1.2.1. Dominante dirigindo-se a subordinada em repouso: (1) dominante (R), ao detectar o repouso de uma subordinada (Am), (2, 3 e 4) sai do ninho sobrevoando-o. (5) Pousa com as asas abertas e antenas levantadas, próxima à subordinada. (5 e 6) Esta abaixa as antenas e desvia seu corpo para a esquerda, afastando a cabeça de um possível ataque (Figura 4).

3.1.2.2. Dominante investindo em recém-emergida: (1) dominante (B) aproxima-se de recém-nascida (RN), (2) direciona as antenas e investe sobre ela. (3) Recém-emergida afasta-se levantando o abdômen e abrindo as asas (Figura 5).

3.1.2.3. Dominante em repouso e subordinada se locomovendo. (1 e 2) Subordinada (Am) aproxima-se de dominante (R), (3) abaixa cabeça e antenas, se locomove para trás, (4) desvia-se a 45° e retoma a movimentação. A dominante pode reagir ou não (Figura 6).

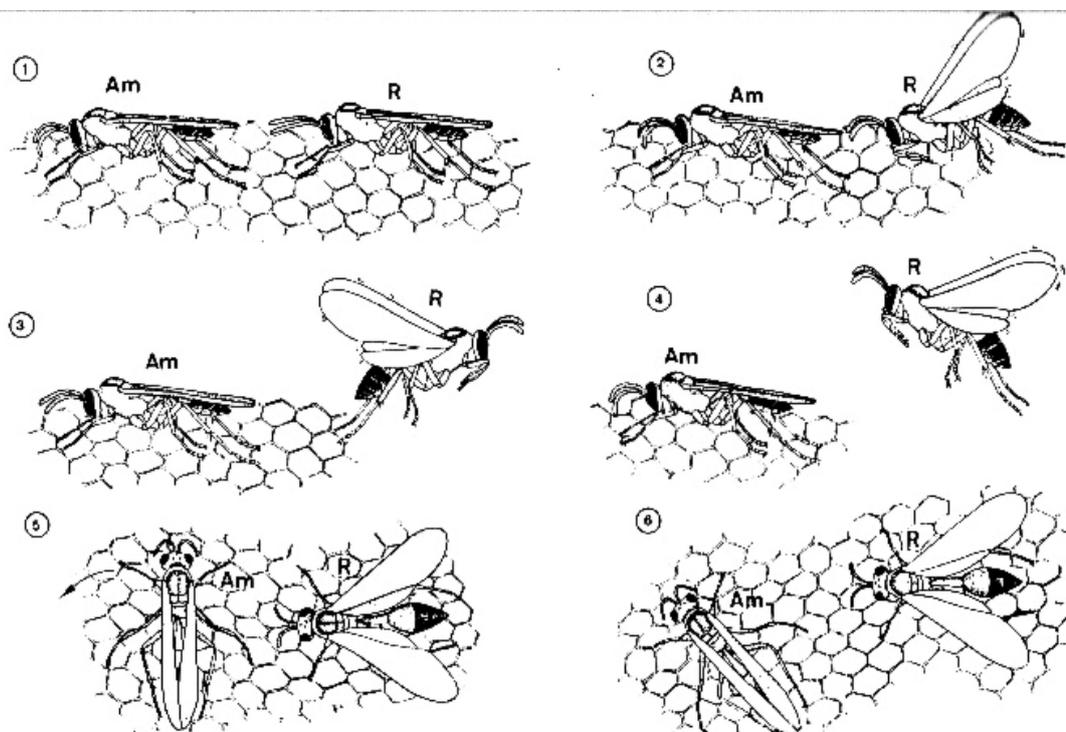


Figura 4. Dominante de *Mischocyttarus (M.) montei* dirigindo-se a uma subordinada em repouso, sem atacá-la. O comportamento é descrito no texto (item 3.1.2.1.).

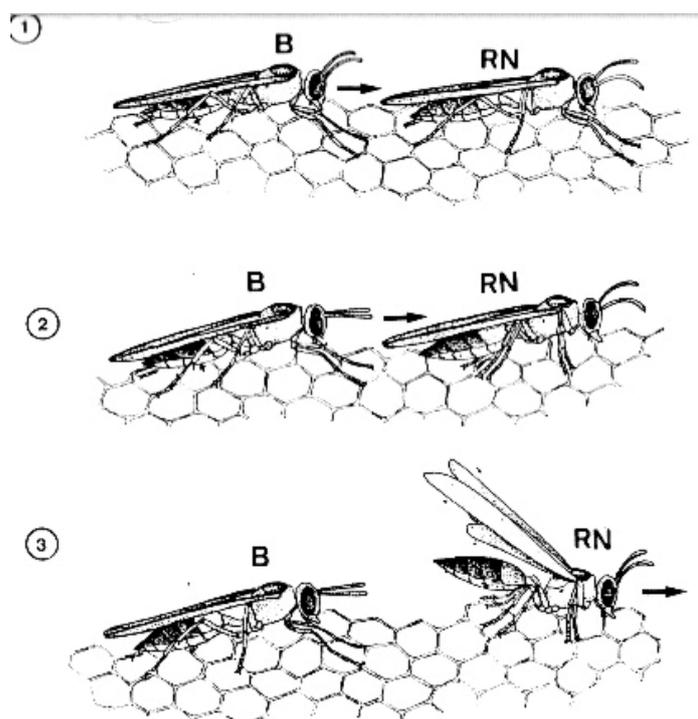


Figura 5. Dominante de *Mischocyttarus (M.) montei* investindo em recém-emergida. O comportamento é descrito no texto (item 3.1.2.2.).

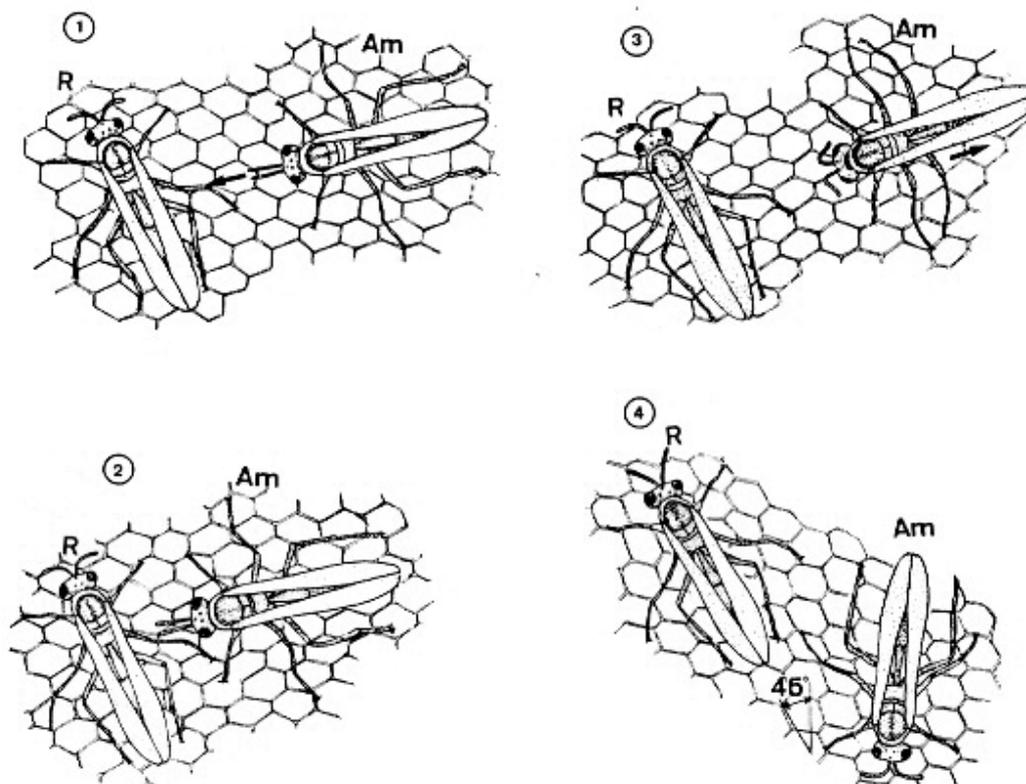


Figura 6. Dominante de *Mischocyttarus (M.) montei* em repouso e subordinada se locomovendo 2. O comportamento é descrito no texto (item 3.1.2.3.).

3.2. Distribuição das interações e produção de imaturos entre as fases e subfases do ciclo colonial:

3.2.1. Colônias estudadas na fase de pré-emergência:

Como pode ser observado nas figuras 7 e 8, a frequência das interações agonísticas entre os indivíduos da colônia 18A aumentou ao longo da fase de pré-emergência, em especial aquelas realizadas sem o envolvimento de contatos físicos (s.c.). A prevalência desse tipo de interação está relacionada à grande capacidade de dominância da primeira fêmea do rank (ver também tabela 2), que manteve sua posição durante todo o período de observações e foi de longe o indivíduo mais agressivo. Grande parte dessas interações aconteceu com a simples aproximação da fêmea dominante de um indivíduo subordinado, que por sua vez se esquivou sem que a dominante o agredisse. Como observado em grande parte das espécies eussociais primitivas, uma vez estabelecida a hierarquia as interações mais agressivas diminuem, ao passo que as subordinadas comportam-se de forma submissa diante de uma fêmea dominante sem que esta as agrida, caracterizando as interações sem o envolvimento de contatos físicos (c.c.) (RÖSELER, 1991). Resultados de estudos com *Polistes dominulus* sugerem que a experiência do primeiro ato de dominação pela fundadora alfa provavelmente é “gravada” pelas subordinadas através de um processo denominado “imprinting”, de forma que estas se subordinarão em todos os próximos encontros com a dominante sem que haja outro confronto (RÖSELER *et al.*, 1986). Em outras espécies, contudo, as dominantes devem continuamente subordinar suas associadas, persistindo com as interações agressivas mesmo durante a fase de pós-emergência (ITÔ, 1985; WEST-EBERHARD, 1986). *M. montei* ocupa uma posição intermediária em relação a tais espécies, uma vez que, como em *P. dominulus*, as interações agonísticas diminuem em intensidade, mas por outro lado persistem ao longo do ciclo colonial.

Essa colônia teve início quando a colônia 18, que se encontrava no final da fase de pós-emergência, pouco antes da subfase pré-macho, caiu devido à chuva forte na noite anterior e deu origem a duas novas colônias (18A e 18B). Como observado por Oliveira (2003), quando os indivíduos de uma colônia no final do ciclo saem para fundar uma nova, a hierarquia tende a se manter. Portanto, quando se iniciou o ciclo

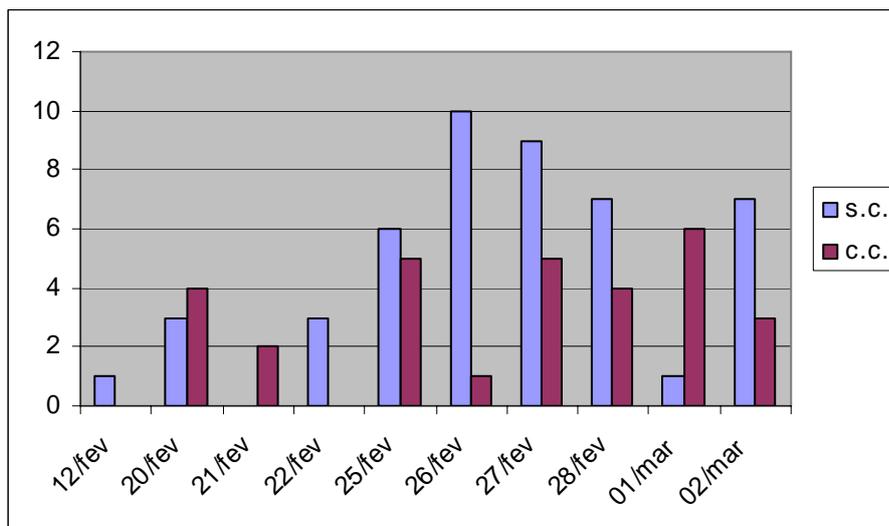


Figura 7. Frequência absoluta dos comportamentos de dominância de *Mischocyttarus (M.) montei* com (c.c.) e sem (s.c.) o envolvimento de contatos físicos da colônia 18A exibidos durante a fase de pré-emergência, de 12/02/05 a 02/03/05 (Tempo de observação: 10h).

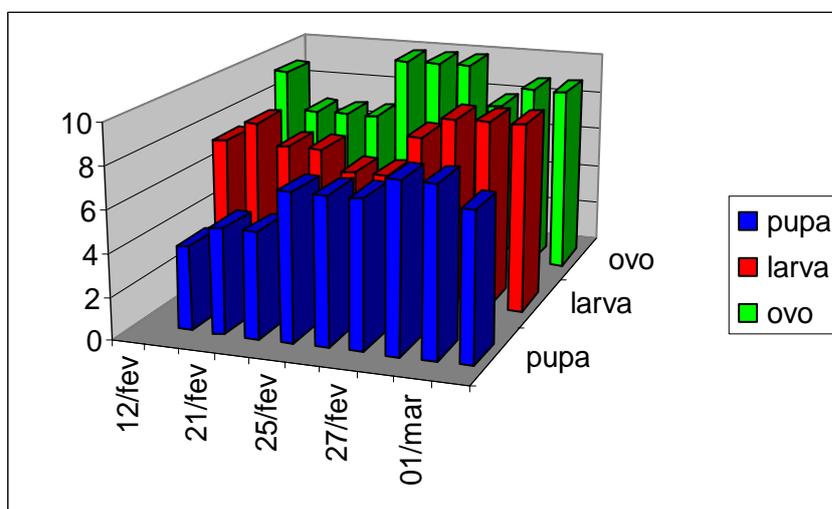


Figura 8. Frequência absoluta do número de imaturos presentes na colônia 18A de *Mischocyttarus (M.) montei* durante a fase de pré-emergência.

Tabela 2. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 18A de *Mischocyttarus (M.) montei* na fase de pré-emergência, de 12/02/05 a 02/03/05 (tempo de observação: 10h).

		Dominância						
Subordinação		Rank	1 ^a (Am)	2 ^a (Vre)	3 ^a (B)	4 ^a (Ae)	5 ^a (RN)	Total
	1 ^a (Am)	-	34	14	4	-	-	52
	2 ^a (Vre)	-	-	15	4	2	-	21
	3 ^a (B)	-	-	-	-	-	-	-
	4 ^a (Ae)	-	-	-	-	-	-	-
	5 ^a (RN)	-	1	-	-	-	-	1
	Total	-	35	29	8	2	-	74

desta colônia a hierarquia já estava estabelecida. O número de imaturos manteve-se estável durante todo o período de observações (figura 8), indicando que a hierarquia estava bem definida. A ausência de competição entre os indivíduos permitiu que a colônia se desenvolvesse plenamente, com a constante reposição dos imaturos (assim que uma larva eclodia, outro ovo era produzido na colônia) e a baixa ocorrência de canibalismo (apenas dois ovos observados em posição diferente em relação ao mapeamento anterior).

A tabela 1 mostra claramente a intensa dominância da primeira fêmea do rank (Am) em relação às demais, tendo realizado 52 das 74 interações agonísticas observadas, o que corresponde a 70% do total. Destas, em 34 (65%) Am subordinou Vre, que ocupava a segunda posição na hierarquia. Esta, por sua vez, foi praticamente responsável por 30% das interações restantes. Como observado em *Polistes*, a frequência dos comportamentos de dominância depende do status social de cada indivíduo, onde o mais dominante realiza o maior número de interações agonísticas (SPRADBERRY, 1991).

Através das figuras 9 e 10, é possível perceber, como foi visto na colônia 18A, um aumento nas interações sem o envolvimento de contatos físicos na colônia 18B. Itô (1984) observou para *Mischocyttarus angulatus* e *M. basimacula* que durante a fase de pré-emergência não ocorreram comportamentos agonísticos mais agressivos como mordidas ou perseguição entre as fêmeas fundadoras de uma colônia. Mais uma vez, a hierarquia já estabelecida desde a colônia-mãe permitiu que a fêmea dominante pudesse controlar as demais sem a necessidade de agredi-las diretamente. No entanto, em

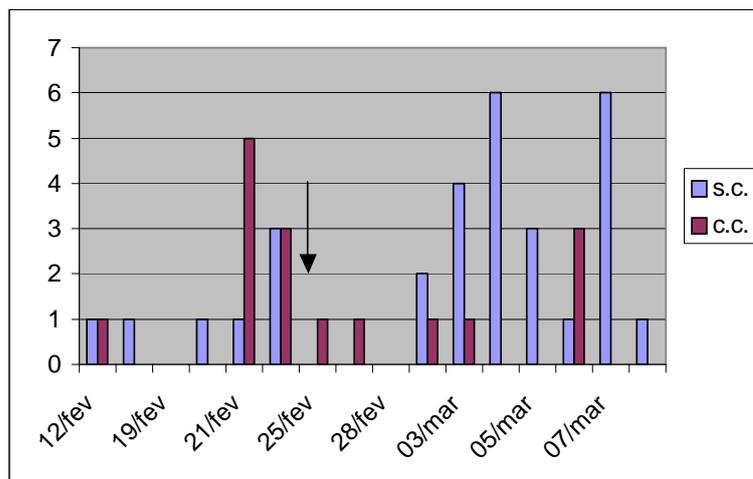


Figura 9. Frequência absoluta dos comportamentos de dominância de *Mischocyttarus (M.) montei* com (c.c.) e sem (s.c.) o envolvimento de contatos físicos da colônia 18B exibidos durante a fase de pré-emergência, de 12/02/05 a 09/03/05. A seta indica a data em que a segunda fêmea do rank (R) desapareceu (tempo de observação: 17h).

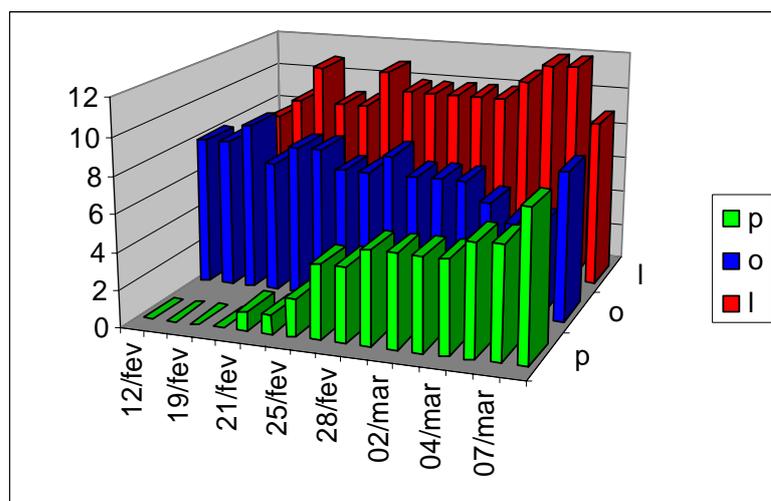


Figura 10. Frequência absoluta do número de imaturos presentes na colônia 18B de *Mischocyttarus (M.) montei* durante a fase de pré-emergência.

colônias de *M. cassununga* no início da fase de pré-emergência, as interações de dominância são mais frequentes do que na fase de pós-emergência (PREZOTO *et al.*, 2004). Muitas vezes, a própria fêmea subordinada exibe um comportamento de esquiva diante da dominante, sem que esta precise ameaçá-la. Em um estudo realizado com *Mischocyttarus cerberus styx*, colônias na fase de pré-emergência já estavam com a hierarquia estabelecida (NODA *et al.*, 2001). De acordo com Röseler (1991), as interações de dominância tornam-se mais ritualizadas após o estabelecimento da hierarquia. As interações entre as fundadoras resumem-se a comportamentos que evitam o confronto entre elas quando se encontram no ninho: a subordinada se retrai enquanto a dominante avança. Às vezes, a dominante realiza corridas curtas e rápidas em direção à subordinada, mas sem o contato entre elas.

O número de imaturos, como na colônia 18A, manteve-se estável. À medida que as larvas iam eclodindo, novos ovos eram produzidos, o que manteve seu número praticamente constante ao longo dos mapeamentos. A seta na figura 9 indica a data em que a fêmea que ocupava a segunda posição no rank (R) desapareceu. É interessante observar que dias antes do seu sumiço, houve um pico de interações com envolvimento de contatos físicos (5 no dia 21 e 3 no dia 22/02), sendo que a maioria delas foi realizada pela fêmea dominante (Ae) contra R. Esta então pode ter abandonado a colônia por ter sido intensamente agredida, ou mesmo ter sido expulsa por Ae. Depois disso, a frequência de interações diminuiu e volta a crescer, com predominância dos comportamentos sem envolvimento de contatos físicos. Em *P. canadensis canadensis*, a frequência dos comportamentos diminuiu após o estabelecimento da hierarquia (WEST-EBERHARD, 1986). Em *M. montei*, as agressões também diminuem, porém mesmo aquelas que envolvem contato físico entre os indivíduos perduram durante todo o ciclo.

As tabelas 3a e 3b mostram as frequências de comportamentos de dominância e subordinação exibidos pelos indivíduos da colônia 18B, antes (tabela 3a) e depois (tabela 3b) do desaparecimento de R. A primeira mostra claramente que a segunda fêmea do rank sofreu a maior parte dos ataques da dominante (11 vezes em R e 4 em Vrc), sendo que após o seu sumiço Vrc conseqüentemente assumiu sua posição, recebendo todos os ataques de Ae, de acordo com a tabela 3b. Embora não houvesse outra opção para a substituição da segunda fêmea do rank, esse fato reforça uma característica importante das vespas eussociais primitivas - a grande plasticidade

Tabela 3a. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 18B de *Mischocyttarus (M.) montei* na fase de pré-emergência, antes do desaparecimento da fêmea que ocupava a segunda posição no rank (R), de 12/02/05 a 23/02/05 (tempo de observação: 6h).

		Dominância			
Subordinação	Rank	1 ^a (Ae)	2 ^a (R)	3 ^a (Vrc)	Total
	1 ^a (Ae)	-	11	4	15
	2 ^a (R)	-	-	1	1
	3 ^a (Vrc)	-	-	-	-
	Total	-	11	5	16

Tabela 3b. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 18B de *Mischocyttarus (M.) montei* na fase de pré-emergência, após o desaparecimento da fêmea que ocupava a segunda posição no rank (R), de 25/02/05 a 09/03/05 (tempo de observação: 11h).

		Dominância		
Subordinação	Rank	1 ^a (Ae)	2 ^a (Vrc)	Total
	1 ^a (Ae)	-	27	27
	2 ^a (Vrc)	-	-	-
	Total	-	27	27

comportamental dos indivíduos - que podem prontamente substituir outros hierarquicamente superiores quando há necessidade (WILSON, 1971).

A colônia 47 é outro exemplo de hierarquia estabelecida já no início da fase de pré-emergência, com prevalência de comportamentos sem o envolvimento de contatos físicos (figuras 11 e 12 e tabela 4). Houve até mesmo dias em que nenhum tipo de interação ocorreu. Isso se deve ao fato de que a colônia possuía apenas 2 co-fundadoras, o que levava a segunda fêmea do rank a realizar tarefas extra-coloniais, como o forrageio, restando apenas a fêmea dominante no ninho em muitas observações. Ainda devido em parte ao baixo número de indivíduos, ocorreram poucas interações entre os mesmos. Destas, a maioria foi realizada pela dominante para induzir a subordinada à realização de

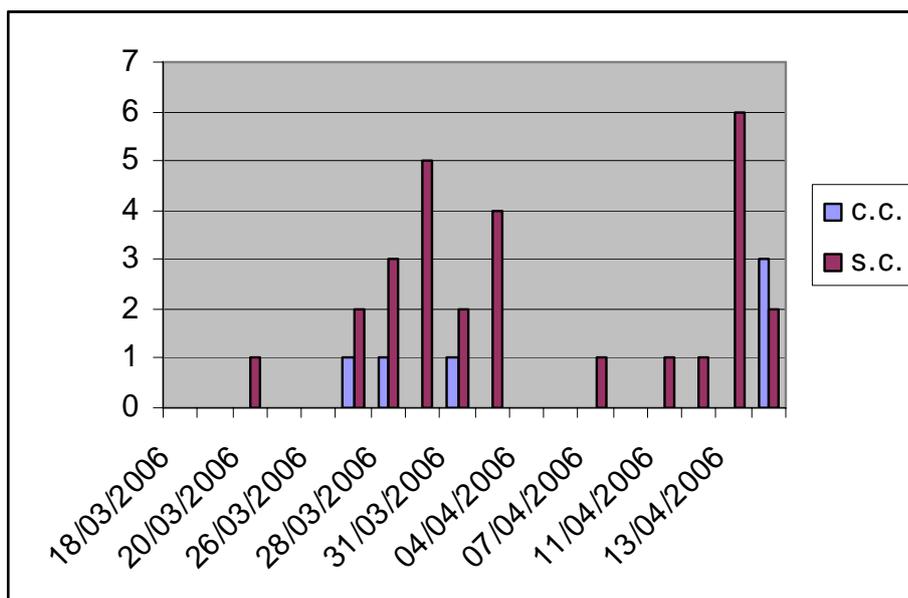


Figura 11. Frequência absoluta dos comportamentos de dominância de *Mischocyttarus (M.) montei* com (c.c.) e sem (s.c.) o envolvimento de contatos físicos da colônia 47 exibidos durante a fase de pré-emergência, de 18/03/06 a 18/04/06 (tempo de observação: 19h).

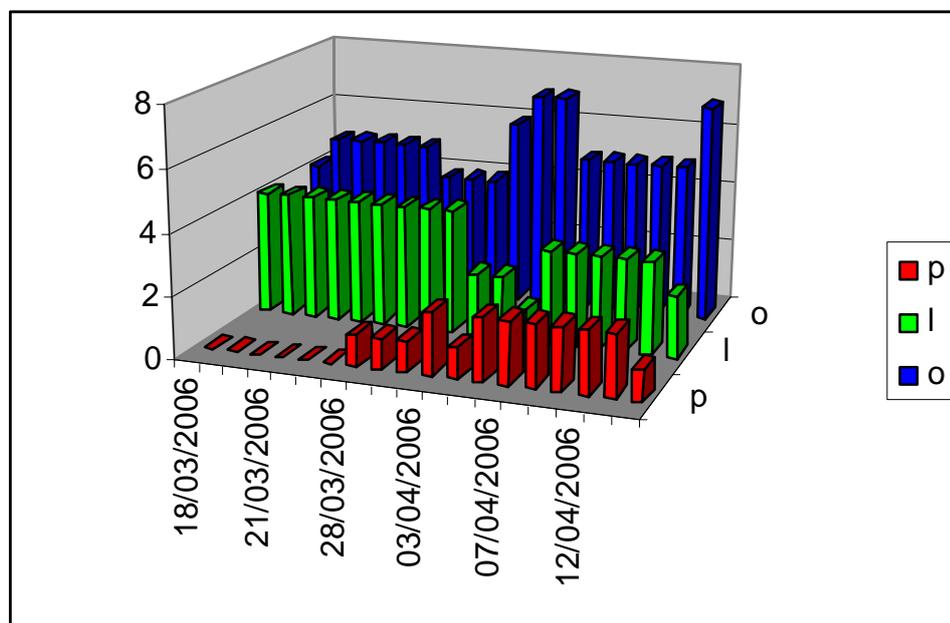


Figura 12. Frequência absoluta do número de imaturos presentes na colônia 47 de *Mischocyttarus (M.) montei* durante a fase de pré-emergência.

Tabela 4. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 47 de *Mischocyttarus (M.) montei* na fase de pré-emergência, de 18/03/06 a 18/04/06 (tempo de observação: 19h).

Subordinação	Dominância			
	Rank	Am (1 ^a)	Vre (2 ^a)	Total
Am (1 ^a)	-	-	33	33
Vre (2 ^a)	-	-	-	0
Total	0	0	33	33

atividades intra e extra-coloniais. Em colônias de *Polistes instabilis* e *P. dominulus* a atividade colonial foi estimulada pelo comportamento das forrageadoras, sendo que as dominantes não incentivaram períodos de atividade a uma frequência maior do que o valor médio encontrado para as forrageadoras (JHA *et al.*, 2006).

Através da figura 12 é possível perceber que o número de imaturos permanece estável ao longo do período de observações, como consequência da estabilidade da hierarquia. A diminuição do número de larvas coincide com o aumento no número de pupas, e por sua vez a diminuição da quantidade de ovos coincide com uma maior quantidade de larvas. Isso mostra a grande viabilidade desses imaturos, que conseguem alcançar todos os estágios de desenvolvimento. Além disso, a manutenção da quantidade de imaturos é um forte indicador da ausência de canibalismo, confirmado através do mapeamento do ninho. Quando a fêmea dominante de uma colônia de *Belonogaster juncea juncea* desaparece, as demais lutam entre si pela dominância, levando a uma queda drástica no número de imaturos (TINDO *et al.*, 2002). Pode-se considerar então que a frequência de imaturos ao longo do ciclo colonial é um excelente indicador da estabilidade da hierarquia, onde a produção constante dos mesmos denota uma hierarquia bem definida e o declínio da prole por sua vez indica que há competição entre as fêmeas adultas.

Na colônia 48, o número de interações com envolvimento de contatos físicos (c.c.) foi equivalente ao de interações sem o envolvimento de contatos físicos (s.c.), ocorrendo 34 e 35 vezes, respectivamente (figura 13). No entanto, a frequência dos dois tipos de interações foi aumentando gradativamente ao longo da fase de pré-emergência. Nesta colônia, ao contrário da colônia 47, o maior número de indivíduos (4 fêmeas

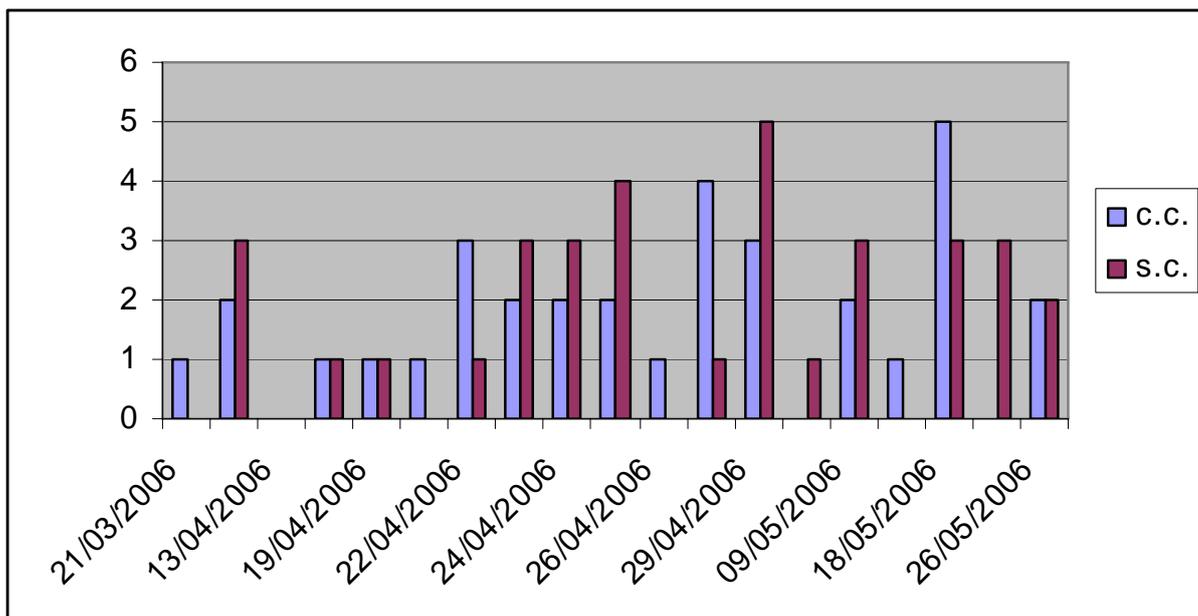


Figura 13. Frequência absoluta dos comportamentos de dominância de *Mischocyttarus (M.) montei* com (c.c.) e sem (s.c.) o envolvimento de contatos físicos da colônia 48 exibidos durante a fase de pré-emergência, de 21/03/06 a 26/05/06 (tempo de observação: 20h).

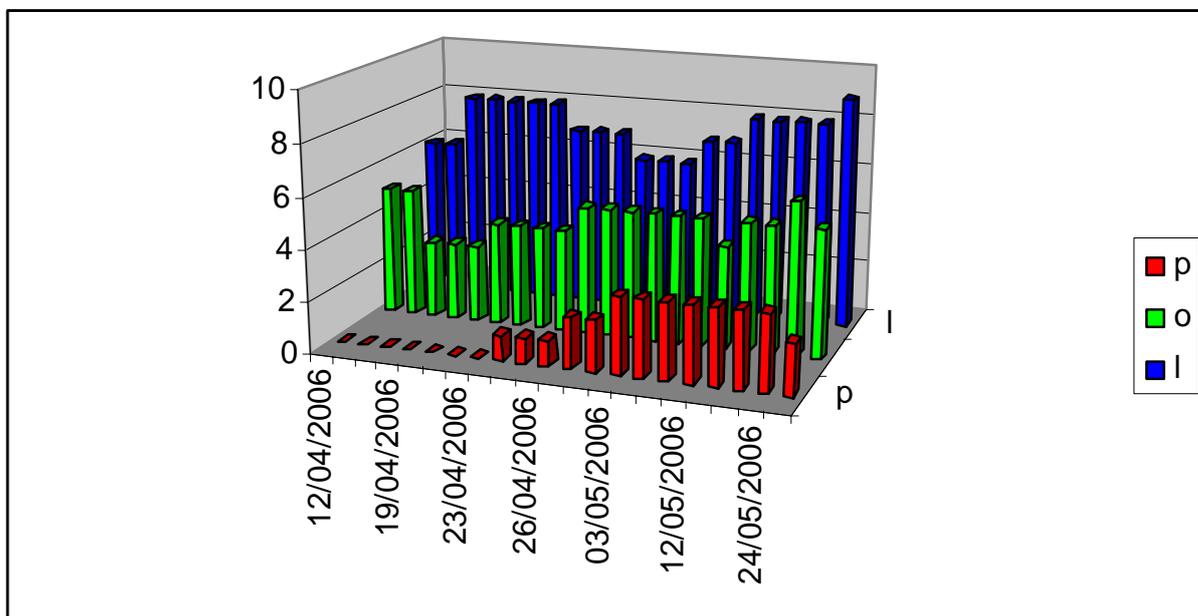


Figura 14. Frequência absoluta do número de imaturos presentes na colônia 48 de *Mischocyttarus (M.) montei* durante a fase de pré-emergência.

fundadoras e um recém-emergido) permitia àqueles mais dominantes permanecerem mais tempo na colônia, uma vez que os demais tornavam-se responsáveis pela execução de várias tarefas dentro e principalmente fora da colônia (ver capítulo 2), o que contribuiu para a ocorrência de um número similar de cada tipo de interação e para uma maior frequência geral destas interações (69 no total).

Nesta colônia o número de imaturos também permaneceu estável (figura 14), com produção constante de ovos, larvas e pupas. A presença de quatro fundadoras propiciou a produção de um maior número de larvas comparado ao valor obtido na colônia 47, o que indica uma maior eficiência no cuidado dos imaturos. Tibbetts & Reeve (2003) verificaram que em *Polistes dominulus* as fundações por pleometrose têm como principal benefício uma maior produtividade da colônia, uma vez que as colônias com múltiplas fundadoras têm maior chance de sobreviver e produzir novos indivíduos do que as de fundação solitária. Dessa forma, pode-se considerar que quanto maior o número de co-fundadoras, maior o sucesso na produção de imaturos.

O indivíduo mais dominante (V_{rm}) foi responsável por 68% das interações de dominância, sendo que destas 40% foram direcionadas à segunda fêmea do rank e 40% à terceira (tabela 5). A segunda fêmea do rank (A_m) foi dominante em 24,6% das interações, subordinando a terceira (A_e) em 82,3% delas. Esta, por sua vez, dominou em apenas 7,4% das interações, subordinando somente a forrageadora (R). A dominância marcadamente linear reforça que a hierarquia nesta colônia está bem definida. Espécies com uma taxa moderada ou alta de comportamento agonístico geralmente exibem uma hierarquia de dominância linear, onde indivíduos dominantes preferencialmente direcionam sua agressividade àqueles logo abaixo de si na hierarquia (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969). *Liostenogaster flavolineata*, pertencente à subfamília Stenogastrinae, que é considerada mais basal do que Polistinae, já exibe um “sistema de dominância parcialmente desenvolvido”, onde três (às vezes mais de 6) posições hierárquicas de fêmeas podem ser reconhecidas, formando hierarquias de dominância como as de *Polistes* e *Mischocyttarus* (SAMUEL, 1987).

De maneira geral, nas colônias estudadas na fase de pré-emergência é possível perceber que existe um padrão quanto à frequência e ao tipo de interações agonísticas realizadas. No início, tais interações ocorrem em menor intensidade e vão aumentando à medida que a fase se aproxima do fim, com predominância das interações sem

Tabela 5. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 48 de *Mischocyttarus (M.) montei* na fase de pré-emergência, de 21/03/06 a 26/05/06 (tempo de observação: 20h) .

		Dominância					Total
		Vrm (1 ^a)	Am (2 ^a)	Ae (3 ^a)	R (F)	RN	
Subordinação	Vrm (1 ^a)	-	19	19	8	1	47
	Am (2 ^a)	-	-	14	3	-	17
	Ae (3 ^a)	-	-	-	5	-	5
	R (F)	-	-	-	-	-	-
	RN	-	-	-	-	-	-
	Total	-	19	33	16	1	69

envolvimento de contatos físicos. De forma similar, vários estudos com diferentes espécies demonstraram que a frequência e a intensidade de agressões dentro da colônia mudam à medida que a fase de pré-emergência progride. As agressões são inicialmente altas, como em *P. annularis* (STRASSMANN, 1981), se atenuam um pouco e então crescem à medida que se aproxima o período de postura de ovos que darão origem aos indivíduos reprodutores, como observado em *P. metricus* e *P. fuscatus* (GAMBOA *et al.*, 1978; GAMBOA & DROPKIM, 1979; NOONAM, 1981). Em *P. dominulus*, a agressão entre co-fundadoras aumentou significativamente ao longo da fase de pré-emergência, enquanto a proporção de agressões iniciadas pela dominante diminuiu ao longo desse período (TIBBETTS & REEVE, 2000). Isso mostra que os demais indivíduos da colônia participam cada vez mais ativamente das interações de dominância ao longo do ciclo colonial, o que indica que há um aumento na competição pelo status reprodutivo já nessa fase. No entanto, substituições de fêmeas dominantes só foram observadas na fase de pós-emergência, discutida a seguir.

3.3. Distribuição das interações e produção de imaturos em colônias na fase de pós-emergência:

3.3.1. Colônias estudadas na subfase pré-macho:

Como pode ser observado nas figuras 15 e 16 e nas tabelas 6a, 6b e 6c, as frequências dos comportamentos com e sem contatos físicos aumentou drasticamente na colônia 23 após o desaparecimento da dominante (Vre), em especial dos

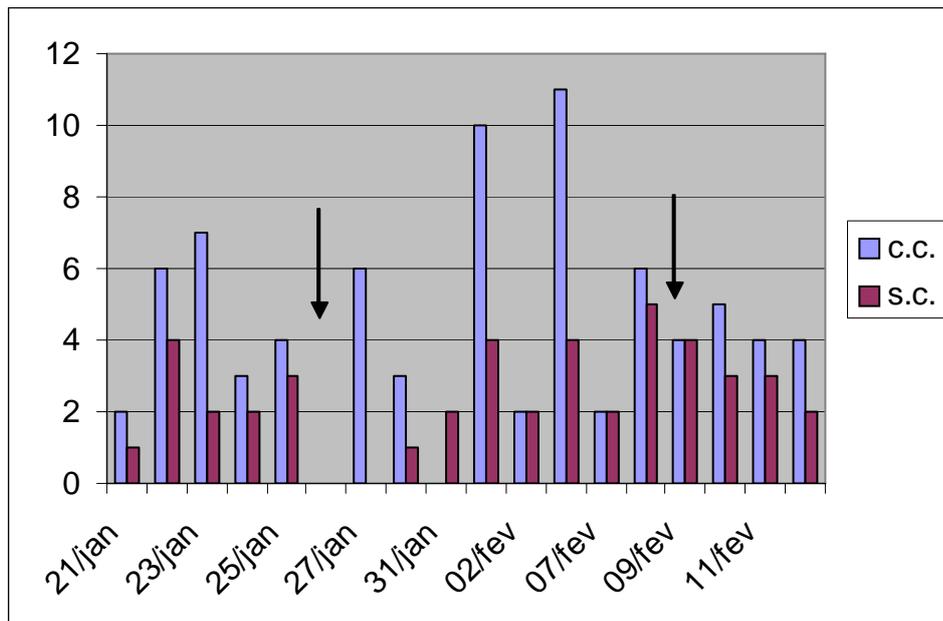


Figura 15. Frequência absoluta dos comportamentos de dominância e subordinação entre indivíduos da colônia 23 de *Mischocyttarus (M.) montei*, classificados em comportamentos com (c.c.) e sem (s.c.) contato físico, na fase de pós-emergência (sub fase pré-macho). As setas indicam as datas da substituição das fêmeas dominantes (tempo de observação: 18h).

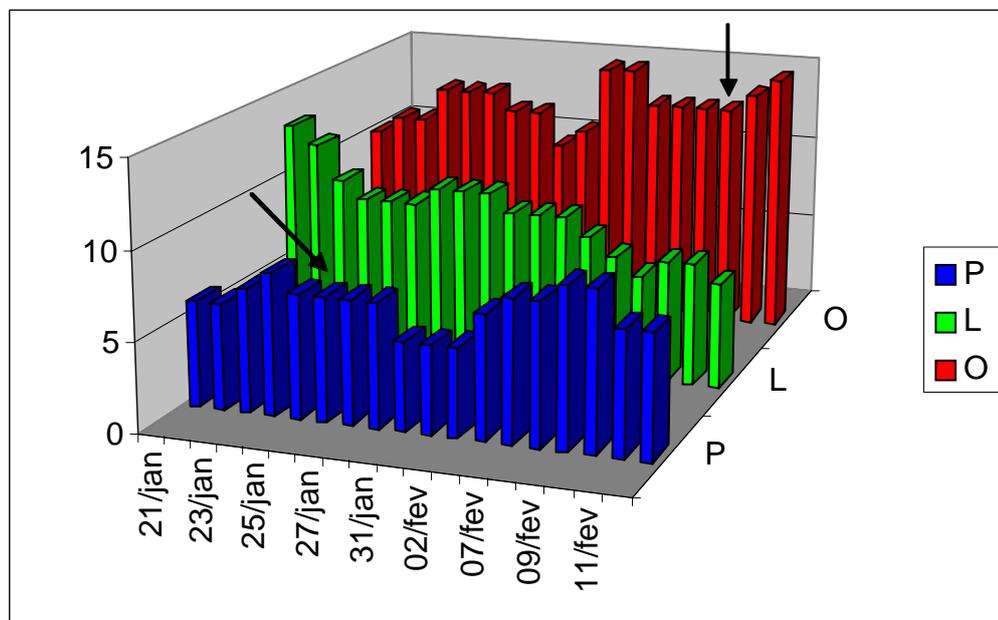


Figura 16. Frequência absoluta do número de imaturos presentes no ninho 23 de *Mischocyttarus (M.) montei* durante a fase de pós-emergência (sub fase pré macho). As setas indicam as datas da substituição de fêmeas dominantes no rank.

Tabela 6a. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 23 de de *Mischocyttarus (M.) montei* na fase de pós-emergência, antes do desaparecimento da dominante (Vre), de 21/01/05 a 25/01/05 (tempo de observação: 5h).

		Dominância					F* (n=5)	Total
Rank		1 ^a (Vre)	2 ^a (Ae)	3 ^a (Am/Vre)	4 ^a (Am/R)	5 ^a (Ae/R)		
Subordinação	1 ^a	-	2	-	-	-	3	5
	2 ^a	-	-	8	1	-	9	18
	3 ^a	-	-	-	-	-	-	-
	4 ^a	1	-	-	-	1	7	9
	5 ^a	-	-	-	-	-	-	-
	F(4)	-	-	-	-	-	2	2
	Total	1	2	8	1	1	21	34

*F – forrageadoras.

Tabela 6b. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 23 de *Mischocyttarus (M.) montei* no estágio de pós-emergência, após a substituição da dominante (Vre), de 26/01/05 a 09/02/05 (tempo de observação: 10h).

		Dominância					F* (n=5)	Total	
Rank		1 ^a (Ae)	2 ^a (Ae/R)	3 ^a (Vre/R)	4 ^a (B/Vre)	5 ^a (Am/Ae)			6 ^a (RN)
Subordinação	1 ^a	-	10	7	2	1	-	8	25
	2 ^a	-	-	5	2	-	4	10	21
	3 ^a	-	-	-	1	1	-	2	4
	4 ^a	-	-	1	-	-	-	10	11
	5 ^a	-	-	-	-	-	-	-	-
	6 ^a	-	-	2	-	-	-	-	2
	F(5)	-	-	-	-	-	-	3	3
Total	-	10	15	5	2	4	30	66	

*F – forrageadoras.

Tabela 6c. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 23 de *Mischocyttarus (M.) montei* no estágio de pós-emergência, após o desaparecimento da dominante (Ae), de 10/02/05 a 12/02/05 (tempo de observação: 3h).

		Dominância						F* (n=5)	Total
Rank		1 ^a (Ae/R)	2 ^a (B/Vre)	3 ^a (Vre/R)	4 ^a (Am/Ae)	5 ^a (B/Ae)	6 ^a (Vrm)		
Subordinação	1 ^a	-	1	2	-	-	-	1	4
	2 ^a	-	-	1	1	2	1	2	7
	3 ^a	-	1	-	7	2	-	-	10
	4 ^a	-	-	-	-	-	-	-	-
	5 ^a	-	-	-	-	-	-	-	-
	6 ^a	-	-	-	1	-	-	-	1
	F(5)	-	-	-	1	-	-	-	1
	Total	-	2	3	10	4	1	3	23

*F – forrageadoras.

comportamentos com envolvimento de contatos físicos. Isto indica que este foi um período de intensa disputa entre os indivíduos nas posições mais altas do rank, com a fêmea substituta apresentando comportamento mais agressivo e estabelecendo contato com as forrageadoras mais frequentemente do que a fêmea substituída (tabelas 6a e 6b). Com a hierarquia estabelecida, o número de interações diminuiu, bem como a discrepância entre as interações com e sem o envolvimento de contatos físicos. Em muitas espécies, as associações de fundadoras tendem a se romper próximo ou durante a emergência dos primeiros indivíduos, sendo que as fundadoras subordinadas desaparecem a taxas relativamente altas (PARDI, 1948; NOONAM, 1981). Contudo, este padrão não é universal entre as espécies (HUGHES & STRASSMANN, 1988), como no caso desta colônia de *M. montei*, onde foi o indivíduo mais dominante que desapareceu do ninho.

É interessante notar que, tanto durante o período em que Vre dominou a colônia 23 como aqueles em que Ae e Ae/R foram dominantes, a fêmea que ocupava a segunda posição no rank interagiu mais com as forrageadoras do que aquela que ocupava a primeira posição (tabela 6a Vre 3 vezes contra 9 de Ae, tabela 6b Ae 8 vezes contra 10 de Ae/R e tabela 6c Ae/r 1 vez contra 2 de B/Vre), indicando que as fêmeas substitutas

receberam maior quantidade de alimento do que as fêmeas dominantes, até o momento da substituição.

Além disso, como observado para *Polistes lanio*, as substituições de fêmeas dominantes ocorreram após o desaparecimento das mesmas, e nenhum comportamento agressivo das substitutas ocorreu na tentativa de expulsá-las, justificando o sumiço (GIANNOTTI & MACHADO, 1997). Notavelmente, a produção de imaturos desta colônia não sofreu nenhuma queda ou interrupção apesar das freqüentes substituições de dominantes. A diminuição no número de ovos ao longo das observações é acompanhada por um aumento no número de larvas e a diminuição destas por sua vez é acompanhada por um aumento no número de pupas, evidenciando que tais imaturos alcançaram os estágios de desenvolvimento seguintes e que houve um baixo índice de canibalismo (apenas 9 ocorrências de oofagia e 1 larvifagia durante todo o período observado). A produção constante de imaturos é uma forte evidência de que possivelmente havia mais de uma fêmea inseminada na colônia e que provavelmente tais fêmeas botaram ovos antes mesmo da substituição da fêmea dominante, o que compensaria posteriormente a ausência da poedeira principal. Tal fato foi confirmado através de análise da fisiologia dos ovários dessas fêmeas, discutida no capítulo 2. No entanto, não foi possível observar diretamente qual (ou quais) das fêmeas canibalizou os imaturos, nem quantos e quais ovos pertenciam às diferentes fêmeas que potencialmente teriam ovários desenvolvidos e inseminados. De maneira semelhante a *M. montei*, em colônias de *P. dominulus* nas quais as dominantes foram removidas, os níveis de atividade colonial não diferiram significativamente daqueles de colônias cujas dominantes estavam presentes (JHA *et al.*, 2006).

Outro fator que poderia explicar as freqüentes substituições de fêmeas dominantes na colônia 23 é a relação de parentesco entre os indivíduos. De maneira geral, em vespas eussociais primitivas as taxas de substituição da dominante aumentam à medida que a relação de parentesco entre esta e as demais fêmeas diminui. De acordo com essa hipótese, Klahn (1988) demonstrou que as taxas de substituição foram maiores em colônias nas quais as fêmeas dominantes eram usurpadoras destes ninhos, cujas subordinadas não eram suas filhas, do que em colônias nas quais a fêmea dominante era a original. No caso da colônia 23, não houve usurpação durante o período de observações, mas a relação de parentesco entre as fêmeas é desconhecida, uma vez que

as observações tiveram início já na fase de pós-emergência. Além disso, como existiam grandes possibilidades de que mais de uma fêmea fosse responsável pela postura de ovos, as filhas de poedeiras distintas poderiam apresentar um parentesco muito reduzido ou mesmo nenhum, o que aumentaria a chance de competição entre elas ou mesmo entre suas mães pela dominância da colônia. Em *Mischocyttarus cassununga*, ao contrário, as substituições ocorrem raramente. As colônias são fundadas por uma única fêmea e, portanto, as prováveis e eventuais substitutas são as filhas dessa fundadora. Essa maior relação de parentesco entre os indivíduos de uma colônia provavelmente é a responsável pela baixa ocorrência de substituição nesta espécie (MURAKAMI, 2007).

A viabilidade das colônias de *M. montei*, por sua vez, depende da fundação pleométrica, já que as colônias fundadas por uma única fêmea sequer atingem a fase de pós-emergência (OLIVEIRA, 2003). Sendo assim, uma fêmea fundadora pode se associar a outras que tanto podem vir da mesma colônia parental (ver a discussão da colônia 12 no item 3.2.2.) ou de colônias diferentes, criando a possibilidade de que haja uma maior heterogeneidade genética entre as fundadoras e portanto maiores chances de disputa pela dominância da colônia. Tibbetts & Reeve (2003), buscando compreender os possíveis benefícios da fundação por associação, verificaram em *Polistes dominulus* que as fundações por pleometrose têm como principal benefício uma maior produtividade da colônia, uma vez que as colônias com múltiplas fundadoras têm maior chance de sobreviver e produzir novos indivíduos do que as de fundação solitária. Além disso, cada fundadora de uma associação tem menor chance de desaparecer antes da emergência dos primeiros indivíduos do que as fundadoras solitárias. *Polistes carolina* mostrou ter altas restrições quanto à nidificação solitária, com uma minoria de fêmeas tentando nidificar sozinhas, e nenhuma com sucesso (SEPPÄ *et al.*, 2002).

A probabilidade de substituição de uma fêmea dominante por uma subordinada varia entre as populações e pode estar relacionada ao tamanho da colônia. Em colônias grandes de *P. annularis*, 35% das fundadoras dominantes foram substituídas por subordinadas (STRASSMANN, 1981), em comparação com valores muito menores para as colônias pequenas de *P. metricus* (6%: GAMBOA *et al.*, 1978) e *P. fuscatus* (3%; NOONAM, 1981). Esta relação pode ser claramente observada na colônia 23, já que chegou a ter 11 indivíduos, quando a média para a espécie é de 6 indivíduos por

colônia. Em colônias maiores, torna-se mais difícil para a dominante subordinar um grande número de indivíduos.

Ao contrário do que ocorreu na colônia 23, durante todo o período em que a colônia 15 foi observada, R manteve-se como a dominante. À medida que os indivíduos emergiam, ocupavam posições de dominância em relação aos indivíduos já presentes no ninho, como ocorre em *Parapolybia indica* (SUZUKI, 2003). Excetua-se apenas o segundo indivíduo do rank, Am/R, que já ocupava esta posição no início das observações e a manteve até a coleta da colônia. Ae e SM passavam mais tempo na colônia e após o nascimento de B começaram a realizar mais tarefas típicas de forrageadora. Posteriormente, o mesmo aconteceu com B, com a emergência de B/Am e Vre. Isso mostra a flexibilidade dos indivíduos da colônia para a realização de tarefas, permitindo uma constante regulação social da colônia de acordo com suas necessidades, que variam ao longo do tempo (GADAGKAR, 1991). A divisão de trabalho desta e de outras colônias é discutida com maior detalhe no capítulo 3.

Observando a figura 17, é possível notar um grande aumento no número de interações no final das observações, principalmente aquelas realizadas sem o envolvimento de contatos físicos. Esse fato mostra o aumento do número de agressões de R em outros indivíduos da colônia para manter sua posição, tarefa cada vez mais difícil com o crescimento populacional da colônia, assim como ocorre em *P. chinensis* (SUZUKI, 1986), cujas fêmeas dominantes apresentam maiores dificuldades em manter a dominância à medida que a colônia cresce em número de indivíduos e em tamanho. O menor gasto energético das interações sem contato (s.c.) quando comparadas àquelas realizadas com contato (c.c.) muito provavelmente explica também a execução de um maior número de interações desse tipo, embora muitas vezes algumas interações do tipo c.c. tenham ocorrido de maneira muito agressiva, com R atacando B/Am com as mandíbulas e as antenas em seu tórax e cabeça, e rolando com ela até caírem do ninho, o que é raro para esta espécie, considerada portadora de agressividade moderada (OLIVEIRA, 2003). Isso mostra que a intensidade com que as interações agonísticas são praticadas varia de acordo com a necessidade da fêmea dominante de impor sua posição na colônia. Além disso, a intensidade e a frequência de tais interações também variam grandemente entre as espécies. Em um estudo realizado com *Belonogaster juncea juncea*, o comportamento agonístico mais frequente foi o de agarrar, que

representou 69,8% das interações observadas (TINDO & DEJEAN, 2000). Em colônias de *Ropalidia marginata*, as fêmeas utilizam interações altamente agressivas para estabelecer seu status reprodutivo (PREMNATH *et al.*, 1996).

A figura 18 mostra o número de imaturos produzidos na colônia 15 durante a coleta de dados comportamentais. É possível observar um aumento gradativo na produção de imaturos, principalmente de ovos, com baixo índice de canibalismo (3 ovos e 4 larvas sumiram e foram substituídos por outros). A marcante dominância de R durante todo o período deve ter contribuído para este fato, uma vez que quando comparada à colônia 23, que apresentou duas substituições, a produção de ovos, larvas e pupas foi maior e a taxa de canibalismo de ovos, menor (9 ocorrências na colônia 23 contra 3 na colônia 15).

Em colônias de *B. juncea juncea*, quando há conflito entre as fêmeas, há uma queda drástica na produção de imaturos (TINDO *et al.*, 2002). A tabela 7 vem reforçar ainda mais as evidências da dominância de R na manutenção da hierarquia. Do total de interações agonísticas realizadas, R foi responsável por 71,2% delas. Am/R, na segunda posição do rank, apenas por 13,6%. Assim como na colônia 23, os indivíduos que ocuparam as posições mais altas no rank foram os que apresentaram maior número de interações com as forrageadoras, recebendo portanto maior quantidade de alimento. R dominou em 63 vezes das 99 interações agonísticas realizadas com as forrageadoras, enquanto Am/R dominou em apenas 18 e as demais não chegaram a 10 interações com as forrageadoras. Da mesma forma, em *P. dominulus* a taxa média de agressão entre os indivíduos de uma colônia e a probabilidade média de distribuição de alimento estão negativamente associadas, o que significa dizer que quanto maior a dominância de um indivíduo, menor é a divisão de alimento com os demais (TIBBETS & REEVE, 2000).

Através da análise dos dados de campo obtidos para as colônias 23 e 15, e de outras colônias anteriormente observadas por Oliveira (2003), nota-se que a manutenção da hierarquia e a regulação social das colônias na subfase pré-macho possivelmente se dão através de duas estratégias, sendo uma mais direta, por meio de interações agonísticas cuja frequência é maior quando há disputa pela dominância, e uma indireta, por meio da castração nutricional de indivíduos em posições inferiores na hierarquia, que recebem alimento em uma quantidade substancialmente menor do que indivíduos

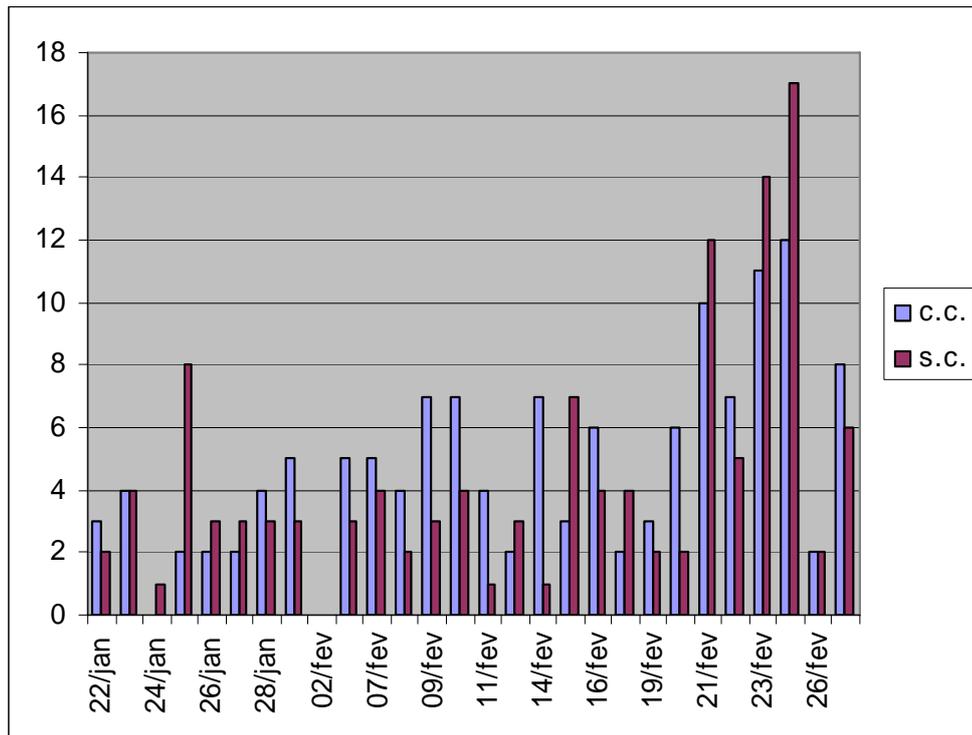


Figura 17. Frequência absoluta dos comportamentos de dominância e subordinação entre indivíduos da colônia 15 de *Mischocyttarus (M.) montei*, classificados em comportamentos com (c.c.) e sem (s.c.) contato físico, na fase de pós-emergência (sub fase pré-macho) (tempo de observação: 28h).

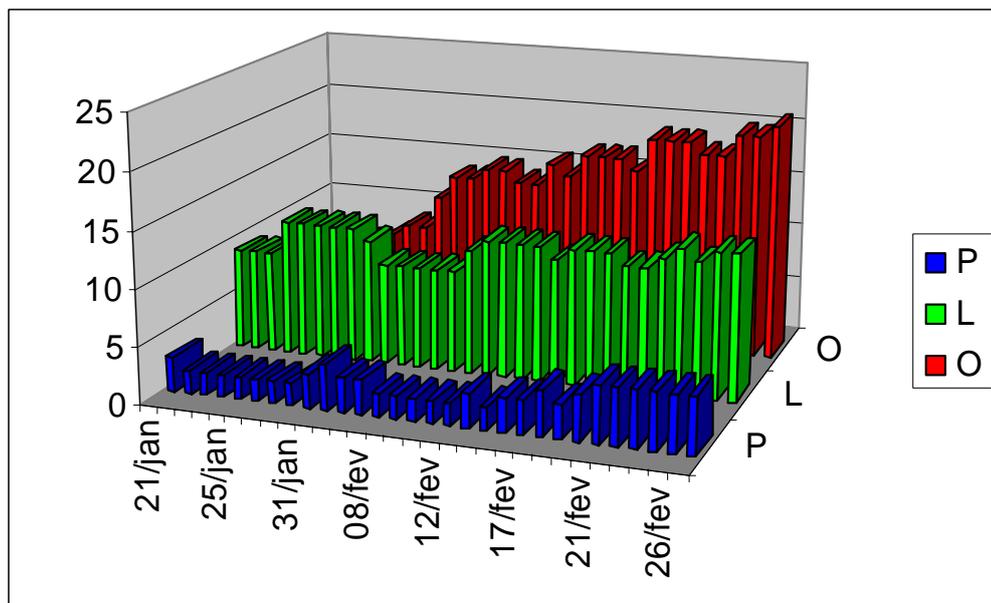


Figura 18. Frequência absoluta do número de imaturos presentes no ninho 15 de *Mischocyttarus (M.) montei* durante a fase de pós-emergência (subfase pré macho).

Tabela 7. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 15 de *Mischocyttarus (M.) montei* no estágio de pós-emergência, de 22/01/05 a 27/02/05 (tempo de observação: 28h).

		Dominância						
Subordinação		Rank	1 ^a (R)	2 ^a (Am/R)	3 ^a (B/Am)	4 ^a (Vre)	F(3)	Total
Subordinação	1 ^a (R)	-	57	27	36	63	183	
	2 ^a (Am/R)	-	-	5	12	18	35	
	3 ^a (B/Am)	-	-	-	6	4	10	
	4 ^a (Vre)	-	3	-	-	6	9	
	F (3)	-	6	3	3	8	20	
	Total	-	66	35	57	99	257	

mais dominantes. Os indivíduos que têm maiores condições de disputar a dominância da colônia são aqueles que evitam o confronto direto com a dominante e conseguem solicitar alimento das forrageadoras mais freqüentemente. Essa hipótese é evidenciada de forma mais clara através dos dados de morfofisiologia e divisão de trabalho, discutidos nos capítulos 2 e 3, respectivamente.

3.3.2. Colônias estudadas na subfase pós-macho:

Como pode ser observado na figura 19, a freqüência de interações agonísticas na colônia 11 foi pequena no início das observações comportamentais. Em seguida, apresentou um pico de interações nos dias 08 e 10 de junho e reduziu novamente, culminando no abandono da colônia pelos indivíduos subordinados no dia 14 de junho. Quanto ao tipo de interação, o número de ambas foi praticamente equivalente (30 ocorrências com contato físico e 33 sem contato). Nos dias de pico, a grande maioria das interações foi realizada pela dominante (Vre) subordinando a segunda fêmea do rank (Am). Tais interações consistiram de avanços curtos de Vre em direção a Am no dia 08 e de antenadas e mordidas em Am no dia 10 na tentativa de ameaçá-la e/ou forçá-la a sair para forragear e evitar que solicitasse saliva larval. Poucos dias depois, os indivíduos subordinados abandonaram a colônia, restando somente Vre. De maneira similar, em colônias de *Ropalidia marginata* tanto a freqüência quanto a intensidade dos

comportamentos de dominância são significativamente maiores quando dominantes em

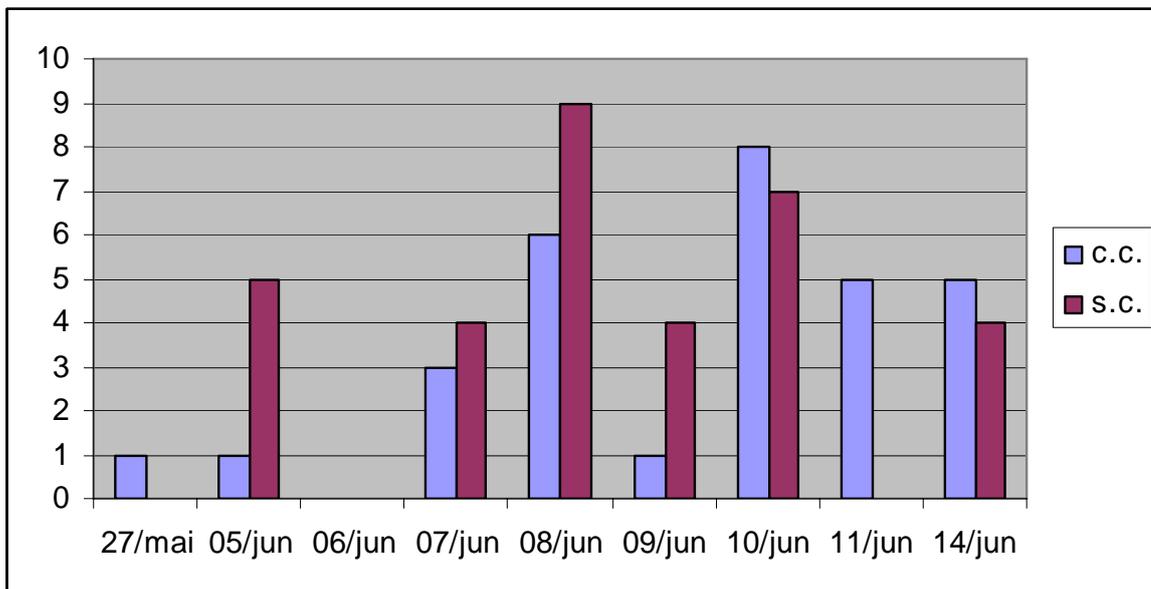


Figura 19. Frequência absoluta dos comportamentos de dominância e subordinação entre indivíduos da colônia 11 de *Mischoctytarus (M.) montei*, classificados em comportamentos com (c.c.) e sem (s.c.) contato físico, na sub-fase de pós-macho (tempo de observação: 10h).

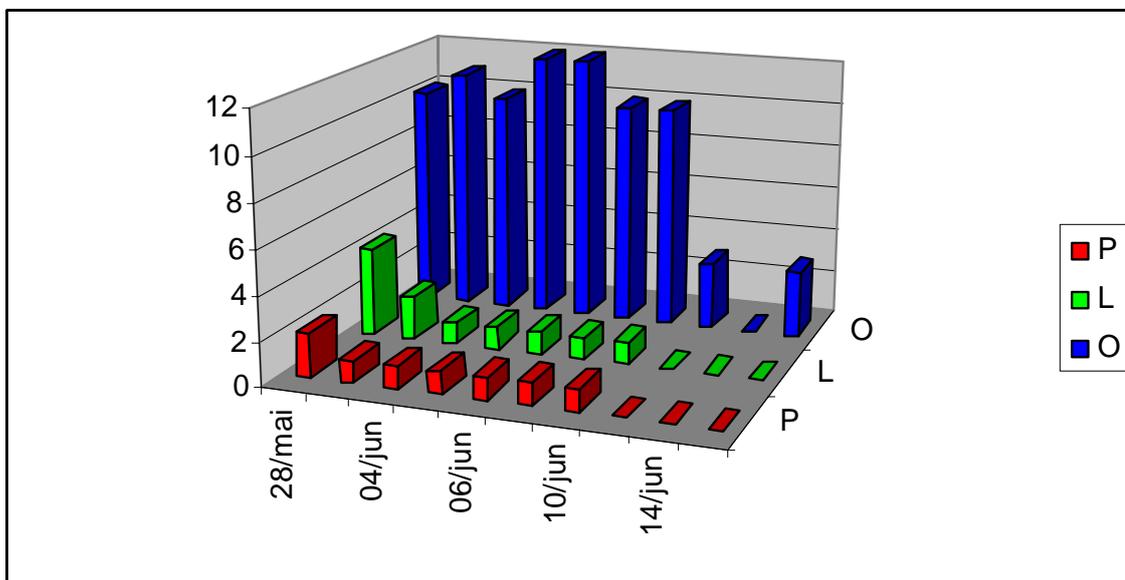


Figura 20. Frequência absoluta do número de imaturos presentes no ninho 11 de *Mischoctytarus (M.) montei* durante a fase de pós-emergência (subfase pós macho).

potencial desafiam a dominante e imediatamente após a substituição desta (PREMNATH *et al.*, 1996; SUMANA & GADAGKAR, 2001). A grande agressividade da dominante no final do ciclo colonial pode ter sido uma das principais causas desse abandono. Em virtude desse acontecimento, a coleta de dados comportamentais foi inviabilizada e portanto encerrada no dia 14 de junho. A colônia foi acompanhada até o dia 10 de setembro, quando Vre e o ninho sumiram repentinamente, por causas desconhecidas.

Após o pico de agressividade, grande parte dos imaturos foi canibalizada (figura 20), restando apenas 2 ovos no final da coleta de dados. Infelizmente, não foi possível observar quais fêmeas realizaram este comportamento diretamente. Ao longo das observações, 18 ovos, 4 larvas e 1 pupa não foram mais encontrados no ninho, e desses, 7 ovos, 1 larva e a pupa sumiram após o pico de interações. Como discutido anteriormente para a colônia 23 e como observado por Tindo *et al.* (2002), quando há conflito entre as fêmeas, há uma queda drástica na produção de imaturos, o que culminou com o abandono da colônia por todos os indivíduos exceto a dominante. De 14 de junho a 10 de setembro, Vre permaneceu sozinha na colônia, quando finalmente desapareceu.

A tabela 8 mostra um número razoável de interações agonísticas entre os indivíduos da colônia 11 apesar do pouco tempo de observações que puderam ser realizadas (cerca de 15 dias antes do abandono). Na grande maioria delas (90,5%) Vre foi a dominante, enquanto a segunda fêmea do rank (Am) dominou em apenas 4,7% das vezes. Ae e Vm dominaram apenas 1 e 2 vezes, respectivamente, enquanto B não foi dominante e sofreu subordinação uma única vez. Tal configuração leva a crer que a posição dominante de Vre estava bem definida, enquanto parecia haver um leve conflito entre as demais fêmeas, uma vez que as fêmeas que ocupavam a terceira e a quarta posição no rank assumiram, ainda que apenas uma vez, uma postura dominante e agrediram Am, que ocupava a segunda posição até o abandono do ninho. Essa possível competição entre tais fêmeas talvez explique a dispersão das mesmas da colônia 11. No entanto, não há dados conclusivos a esse respeito. De maneira similar, em colônias de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pós-emergência a frequência de interações de dominância é alta, e ainda assim a hierarquia é mantida pela mesma fêmea dominante. No entanto, quando colônias dessa espécie atingem o declínio é possível distinguir

Tabela 8. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 11 de *Mischocyttarus (M.) montei* na subfase de pós-macho, de 27/05/04 a 14/06/04 (tempo de observação: 10h).

		Dominância					Total
		Vre (1 ^a)	Am (2 ^a)	Ae (3 ^a)	Vm (4 ^a)	B(F)	
Subordinação	Vre (1 ^a)	-	39	12	6	-	57
	Am (2 ^a)	-	-	3	-	-	3
	Ae (3 ^a)	-	1	-	-	-	1
	Vm (4 ^a)	-	1	-	-	1	2
	B(F)	-	-	-	-	-	-
	Total	-	41	15	6	1	63

indivíduos neutros na hierarquia, que não se comportam de forma dominante nem submissa, indicando serem os prováveis reprodutores (NODA *et al.*, 2001).

Na colônia 12, ao contrário do que aconteceu na colônia anterior, os indivíduos não só não abandonaram o ninho original como fundaram um novo favo, revezando-se entre os dois e mantendo a mesma hierarquia em ambos, até o desaparecimento repentino da colônia 12 no dia 10 de setembro. A partir desse dia restou somente o novo favo, que foi considerado como uma nova colônia na fase de pré-emergência (ninho 14).

A figura 21 mostra a frequência absoluta das interações entre os indivíduos antes e depois da fundação do novo favo. A linha longitudinal no gráfico divide esses dois períodos, que são notavelmente diferentes. Antes da fundação do novo favo, as interações de dominância e subordinação foram bastante frequentes e intensas, enquanto que após a divisão da colônia em dois favos tais interações diminuíram sensivelmente (média de 9,1 interações por dia antes da divisão e de 3,86 interações depois). Em contrapartida, o número de imaturos, em especial o número de ovos, era relativamente baixo antes da fundação do ninho 14 e após a fundação esse número cresce acentuadamente (figura 22). Vale ressaltar que no gráfico foram considerados apenas os imaturos presentes no ninho 12, e não nos dois favos somados, o que indica que após a fundação do ninho 14 a hierarquia como um todo recupera a estabilidade perdida no final da fase de pós-emergência na colônia 12, propiciando a recuperação dos imaturos neste favo. É possível fazer um paralelo com colônias de *Mischocyttarus angulatus* e *M. basimacula*, que não apresentam comportamento agonístico na fase de

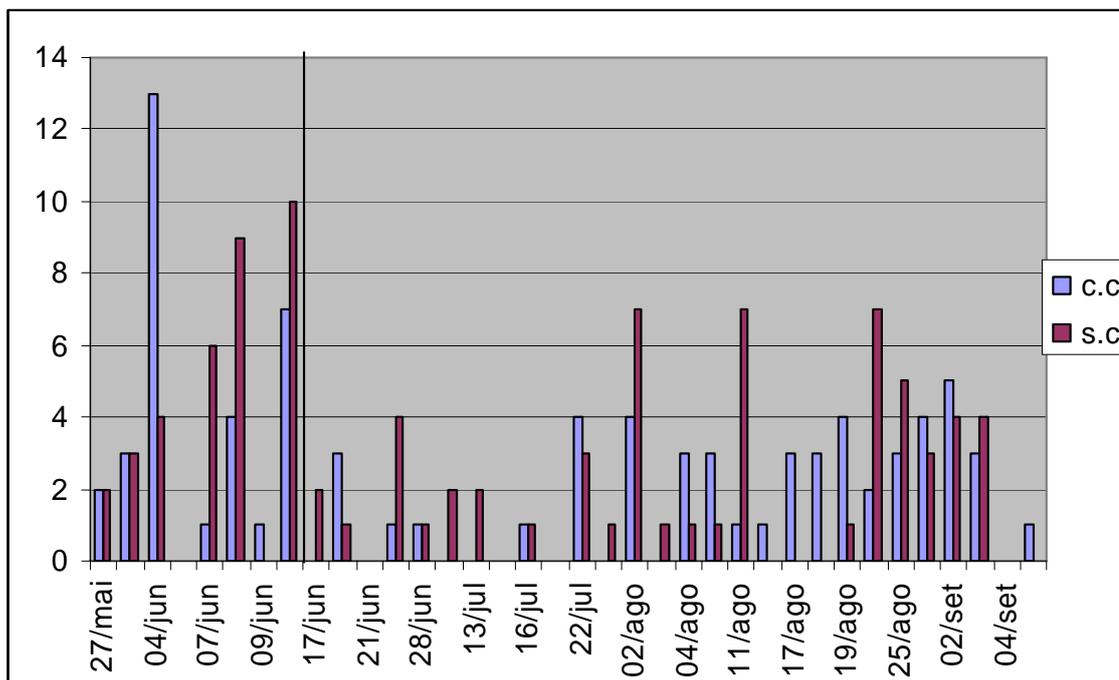


Figura 21. Frequência absoluta dos comportamentos de dominância e subordinação entre os indivíduos da colônia 12 de *Mischocyttarus (M.) montei*, classificados em comportamentos com (c.c.) e sem (s.c.) contato físico, na sub-fase de pós-macho. A linha longitudinal que divide o gráfico separa o período antes (de 27/05 a 10/06/04) e após a fundação do ninho 14 (de 10/06 a 09/09/04), antes do desaparecimento do ninho 12 (tempo de observação: 36h).

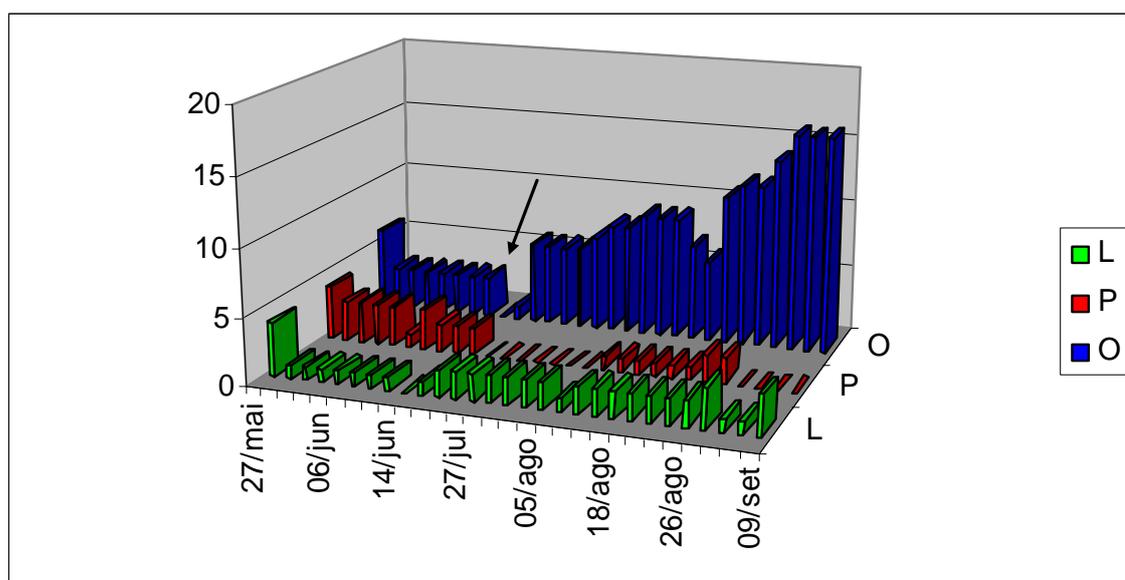


Figura 22. Frequência absoluta do número de imaturos presentes no ninho 12 de *Mischocyttarus (M.) montei* durante a fase de pós-emergência (subfase pós macho). A seta indica o dia em que ocorreu a fundação do ninho 14.

pré-emergência. No entanto, na fase de pós-emergência são observadas agressões freqüentes entre as fêmeas (ITÔ, 1984). A partir do padrão exibido por essas espécies pode-se pensar nessa diferença na freqüência de interações e no número de imaturos antes e depois da divisão em dois favos como sendo devida a uma maior competição entre os indivíduos no final do ciclo, evidenciada por alterações no padrão de hierarquia linear apresentadas na tabela 9a. Nela é possível observar que indivíduos de posições inferiores conseguem, ainda que poucas vezes, exibir um comportamento dominante sobre indivíduos superiores a eles, como no caso de Am, que ocupava a segunda posição no rank e dominou Ae por duas vezes, e Vre, que na terceira posição subordinou a primeira (Ae) e a segunda (Am) fêmea do rank.. Mais notável ainda foi a dominância de Vrc, que subordinou somente indivíduos de posição superior na hierarquia e a uma freqüência relativamente alta (dominou a primeira 1 vez, a segunda 6 e a terceira 12 vezes). Esse resultado foge do padrão apresentado pelas colônias discutidas anteriormente, que apresentavam uma hierarquia marcadamente linear. Aqui, o que se observa é uma hierarquia ainda linear, onde a primeira fêmea do rank é dominante sobre todas as outras, a segunda sobre as demais exceto a primeira e assim por diante (RÖSELER, 1991), mas fragilizada, onde os indivíduos ora subordinados passam a exibir um comportamento de “revide”, respondendo agressivamente às ameaças e agressões que sofreram de outros. As posições hierárquicas vão se tornando cada vez menos determinadas e se diluindo na colônia, caracterizando a disputa entre os indivíduos.

Outro fator que certamente contribuiu para uma menor freqüência de interações após a fundação de um novo ninho foi a distribuição dos indivíduos entre os dois favos, diminuindo a possibilidade de encontro e contato entre os mesmos. Embora todas as fêmeas transitassem livremente entre os favos, aquelas hierarquicamente superiores ficavam predominantemente no novo favo (ninho 14), enquanto as mais subordinadas permaneciam mais tempo no favo antigo (ninho 12). De todas, a fêmea dominante era a que mais se revezava entre as colônias, agredindo os indivíduos que permaneciam a maior parte do tempo em repouso nos dois favos. Esse revezamento fez com que o número de agressões sofridas pelos demais indivíduos fosse praticamente equivalente, como pode ser observado na tabela 9b. Através dela também é possível perceber que, com a fundação do ninho 14, a hierarquia fica mais fortemente linear, onde o indivíduo

Tabela 9a. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 12 de *Mischocyttarus (M.) montei* na subfase de pós-macho antes da fundação do ninho 14, de 27/05/04 a 10/06/04 (tempo de observação: 4h).

		Dominância						
		Ae (1 ^a)	Am (2 ^a)	Vre (3 ^a)	Vrc (4 ^a)	Vm (F)	Ac (F)	Total
Subordinação	Ae (1 ^a)	-	14	11	-	-	1	26
	Am (2 ^a)	2	-	16	2	-	-	20
	Vre (3 ^a)	1	2	-	1	1	-	5
	Vrc (4 ^a)	1	6	12	-	-	-	19
	Vm (F)	-	-	3	-	-	-	3
	Ac (F)	-	-	-	-	-	-	-
	Total	4	22	42	3	1	1	73

Tabela 9b. Número de comportamentos de dominância (linhas) e subordinação (colunas) entre os indivíduos da colônia 12 de *Mischocyttarus (M.) montei* na subfase de pós-macho após a fundação do ninho 14 e antes do desaparecimento do ninho 12, de 17/06/04 a 09/09/04 (tempo de observação: 29h).

		Dominância				
		Ae (1 ^a)	Am (2 ^a)	Ac (3 ^a)	Vre (4 ^a)	Total
Subordinação	Ae (1 ^a)	-	29	31	28	88
	Am (2 ^a)	-	-	7	13	20
	Ac (3 ^a)	-	-	-	-	-
	Vre (4 ^a)	-	-	-	-	-
	Total	-	29	38	41	108

que ocupa a primeira posição no rank é dominante sobre todos os outros, o que ocupa a segunda posição é dominante sobre todos menos o primeiro e assim por diante (SPRADBERRY, 1991). Além disso, ao se comparar as tabelas 9a e 9b, nota-se que a fêmea dominante, antes com baixa participação no total de interações de dominância realizadas (35,6%), volta a realizar a maior parte das agressões com a fundação do novo favo (81,5%), acrescentando ainda mais evidências de que, na subfase de pós-macho na colônia 12, Ae estava perdendo a dominância e a estratégia adotada por ela foi fundar uma nova colônia, iniciando um novo ciclo mas ao mesmo tempo tentando manter a dominância no antigo favo. Prova disso é que a hierarquia se manteve mesmo quando

restou somente o favo da colônia 14, embora alguns indivíduos a tenham abandonado antes mesmo do desaparecimento do ninho 12. O ninho 14 continuou a ser acompanhado, considerado então como uma colônia na fase de pré-emergência, mas infelizmente não foi possível coletá-lo com dados suficientes de comportamento.

Sendo assim, com base nos dados de todos os ninhos acima discutidos e das colônias observadas por Oliveira (2003), pode-se concluir que, durante a fundação de uma nova colônia, a hierarquia já está determinada na maioria das vezes, muito provavelmente porque os indivíduos fundadores vêm da mesma colônia parental, mantendo a mesma relação de dominância e subordinação entre eles. Aqueles que fundam os ninhos solitariamente geralmente não conseguem atingir a fase de pós-emergência, indicando que a fundação por pleometrose é fundamental para o sucesso e desenvolvimento da colônia, característica já observada em várias espécies, tais como *Mischocyttarus aungulatus* e *M. basimacula* (ITÔ, 1984), *Polistes carolina* (SEPPÄ *et al.*, 2002), *Belonogaster juncea juncea* (TINDO *et al.*, 2002) e *Polistes dominulus* (TIBBETTS & REEVE, 2003). Dessa forma, é necessário que a hierarquia já esteja bem definida logo no início do ciclo, evitando que haja uma disputa entre co-fundadoras ou que as mesmas abandonem o ninho, o que prejudicaria o desenvolvimento e a produtividade da colônia. Como consequência, as interações na fase de pré-emergência são moderadas, com prevalência de comportamentos sem o envolvimento de contatos físicos e com baixa frequência.

À medida que o ciclo colonial avança, as interações tornam-se cada vez mais frequentes e agressivas, o que pode ser um reflexo do aumento do número de indivíduos na colônia e portanto da competitividade entre os mesmos. Além do mais, quanto maior a quantidade de fêmeas na colônia, maior a dificuldade da dominante em subordiná-las. Essa maior agressividade culmina na subfase de pós-macho, onde a hierarquia já não está mais tão bem determinada, principalmente pela emergência dos prováveis indivíduos reprodutores, e por causa dos conflitos constantes, o que acarreta na baixa produtividade de imaturos. Esse cenário levará ao abandono da colônia e ao início de um novo ciclo, o que pode acontecer de maneira gradual (como na colônia 12). Em colônias na subfase de pós-macho de *M. cassununga*, a hierarquia ainda é mantida pela primeira fêmea do rank, mas por causa da presença de machos e futuras fundadoras na

colônia estas as interações de dominância e subordinação não estão bem definidas em um padrão linear (PREZOTO *et al.*, 2004).

O padrão de organização social em *M. montei* é portanto regulado no padrão geral acima descrito através das interações agonísticas discutidas nesse capítulo e da fisiologia e da divisão de trabalho entre os indivíduos da colônia, que são objeto de discussão dos capítulos seguintes.

4. Referências Bibliográficas

- BRIAN, M.V. Caste differentiation and division of labor. Pp. 121-222 in H. R. Hermann (ed.), **Social Insects**, vol. 1. Academic Press, New York. 1979.
- 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.
- 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. & DROPKIN, J. A. Comparisons of behaviors in early vs. late foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). **Can. Entomol.** 111: 919-926, 1979.
- 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. Queen replacement in post-emergent colonies of the social wasp *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. Bras. Ent.** 41(1): 9-11, 1997.
- GORTON, R. E. Observation on the nesting behavior of *Mischocyttarus marginatus* (Rich.) (Vespidae:Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. **Insectes Sociaux**, 25:197-204. 1978.
- GREENE, A. *Dolichovespula* and *Vespula*. In: **The social biology of wasps**. K. G. Ross & R. W. Matthews (eds.). Comstock Publishing Associates, Ithaca and London, p. 263-305, 1991.
- HANSELL, M. H. Social behavior and colony size in the wasp *Parischnogaster mellyi* (Saussure), Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae). **Proc. K. Nederl. Akad. Wetens. (Ser. C)**. 86: 167-178, 1983.
- HUGHES, C. R., & STRASSMANN, J. Foundress mortality after worker emergence in social wasps (*Polistes*). **Ethology** 79:265-280. 1988.

- ITÔ, Y. A comparison of frequency of intra-colony aggressive behaviours among five species of polistine wasps (Hymenoptera:Vespidae). **Z. Tierpsychol.** 68:152-167. 1985.
- 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 wasps *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, 144(3):63-150. 1972.
- JHA, S.; CASEY-FORD, R. G.; PEDERSEN, J. S.; PLATT, T. G.; CERVO, R.; QUELLER, D. C.; STRASSMANN, J. E. The queen is not a pacemaker in the small-colony wasps *Polistes instabilis* e *Polistes dominulus*. **Anim. Behav.** 1-7, 2006.
- KLAHN, J. E. Intraspecific comb usurpation in the social wasp *Polistes fuscatus*. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 23: 1-8, 1988.
- LITTE, M. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus*. **Behav. Ecol. Sociobiol.** Vol.2, Pp. 229-312, 1977.
- 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.
- NOONAM, K. M. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses. In: **Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory.** R. D. Alexander & D. W. Tinkle (eds.). Chiron, New York, p.18-44, 1981.
- OLIVEIRA, V. C. **Comportamentos de dominância e subordinação da vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini).** Trabalho de conclusão de curso, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.
- OLIVEIRA, S. A.; LOPES, J. F. S.; PREZOTO, F. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the Neotropical paper wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology.** 48 (2): 515-526, 2006.

- 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
- 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.
- SAMUEL, C. T. **Factors affecting colony size in the Stenogastrinae wasp *Liostenogaster flavolineata***. Tese de Doutorado, University of Malaya, Kuala Lumpur, 1987.
- SEPPÄ, P.; QUELLER, D. C.; STRASSMANN, J. E. Reproduction in foundress associations of the social wasp, *Polistes carolina*: conventions, competition and skew. **Behav. Ecol.** 13(4): 531-542, 2002.
- SPRADBERY, 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.
- SPRADBERY, J. P. **Wasps; an account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. University of Washington Press, Seattle, 408p., 1973.
- STRAMBI, A. Physiological aspects of caste differentiation in social wasps. Pp. 371-384 in J. A. L. Watson, B. M. Okot-Kotber, and C. Noirot (Eds.), **Caste Differentiation in Social Insects**. Pergamon, Oxford. 1985.
- STRASSMANN, J. E. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. **Florida Entomol.** 64: 74-88, 1981.
- 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.
- SUZUKI, T. Queen replacement without gerontocracy in the paper wasp *Parapolybia indica* in temperate Japan. **Ethol. Ecol. Evol.** 15(2): 191-196, 2003.
- TIBBETTS, E. A. & REEVE, H. K. Agression and resource sharing among foundresses in the social wasp *Polistes dominulus*: testing transactional theories of conflict. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 48: 344-352, 2000.
- TIBBETTS, E. A. & REEVE, H. K. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. **Behav. Ecol.** 14: 510-514, 2003.
- TINDO, M. & DEJEAN, A. Dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae, Polistinae). **Insectes Soc.** 47: 158-163, 2000.
- TINDO, M.; MONY, R.; DEJEAN, A. Colony development and serial polygyny in the primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea*. **J. Ins. Behav.** 15(2): 243-252, 2002.
- TURILLAZZI, S. Colony composition and social behavior of *Parischnogaster alternata* Sakagami (Hymenoptera, Stenogastrinae). **Monit. Zool. Ital. (N. S.)** 20: 333-347, 1986.
- TURILLAZZI, S. Social Biology of *Parischnogaster jacobsoni* (Du Buysoon) (Hymenoptera, Stenogastrinae). **Insectes Sociaux** 35:133-143. 1988.
- TURILLAZZI, S., & PARDI, L. Social behavior of *Parischnogaster nigricans serrei* (Hymenoptera, Vespoidea) in Java. **Ann. Entomol. Soc. Amer.** 75: 657-664, 1982.
- WEST-EBERHARD, M. J. Communication in social wasps: predicted and observed patterns, qith a note on significance of behavioral and ontogenetic flexibility for theories of worker "altruism". Pp. 13-36 in A. de Haro and X. Espalader (eds.), **La communication chez les sociétés d'insectes**. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra. 1982.
- WEST-EBERHARD, M. J. Dominance relations in *Polistes canadensis* (L.), a tropical social wasp. **Monit. Zool. Ital. (N. S.)**. 20: 263-281, 1986.
- WEST-EBERHARD, M. J. The social biology of polistine wasps. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan.** 140: 1-101, 1969.
- WHELER, D.E. Developmental and physiological determinants of caste in social Hymenoptera: evolutionary implications. **Amer. Nat.** 128:13-34. 1986.
- WILSON, E. O. **The insect societies**. Harvard University Press, Cambridge, MA, 1971.

CAPÍTULO 2 – O PAPEL DA DIVISÃO DE TRABALHO NA REGULAÇÃO SOCIAL DE COLÔNIAS DA VESPA EUSSOCIAL PRIMITIVA *Mischocyttarus (M) montei* ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI).

Resumo

Com o intuito de tentar compreender os mecanismos envolvidos na regulação da divisão de trabalho, foram observadas 8 colônias de *Mischocyttarus (M.) montei* em diferentes fases do ciclo colonial. Os resultados obtidos mostram que os indivíduos mais jovens, que se alimentam mais, em especial de presas e regurgitado larval (fontes de proteína), e realizam mais frequentemente tarefas relacionadas à dominância e com menor gasto energético, são os que ocupam as posições mais altas na hierarquia e têm maiores chances de substituir a fêmea dominante. Em contrapartida, indivíduos que se alimentam menos e realizam atividades com alto custo de energia, como o forrageio, ocupam posições inferiores na hierarquia. A subfase pós-macho é caracterizada por uma drástica diminuição dos comportamentos envolvidos no cuidado com os imaturos e na manutenção do ninho, acompanhada de um aumento dos comportamentos relacionados à dominância, dando os primeiros indícios de declínio e abandono da colônia. As condições climáticas podem influenciar a frequência dos comportamentos envolvidos com a obtenção de alimento e com o canibalismo.

Abstract

The aim of this study was to understand better the mechanism involved in the regulatory traits of reproductive division of labor monitoring 8 colonies of *Mischocyttarus (M.) montei* in different stages of colonial cycle. The results showed that younger females, which obtained more quantity of food, specially protein sources (prey and larval saliva), and have performed more frequently tasks related to dominance behaviour and with low energetic costs assumed higher position in the hierarchy, becoming into potential egg-layers. Instead, females which obtained less quantity of food and have performed tasks with high energetic costs, such as foraging, assumed subordinate positions in the hierarchy. The post-male subfase is characterized by lower frequencies of tasks related to brood care and nest maintenance, with higher rates of dominance behavior, indicating the approach of decline stage and the abandon of the nest. The weather conditions can be related to the higher frequency of behaviours involved in obtaining food and in cannibalism.

1. Introdução

Uma das características mais marcantes de uma colônia de insetos que vivem em sociedades é a existência de diferenças comportamentais extremas entre seus membros. Não só há a divergência fundamental entre indivíduos dominantes e subordinados, como mesmo os subordinados podem se especializar de acordo com a idade ou diferenciações morfológicas, dependendo do grupo de insetos eussociais estudados (JEANNE, 1991). Nas vespas eussociais, em especial as vespas eussociais primitivas, muito pouco é conhecido a respeito da divisão de trabalho entre os indivíduos de uma colônia. Ainda mais escassos são os trabalhos que tratam de gêneros tropicais, como *Mischocyttarus* e algumas espécies de *Polistes*, por exemplo. Epiponini, embora seja um grupo que compreende espécies altamente eussociais, é outro exemplo de vespas tropicais que carece de maiores estudos a respeito das diferenças comportamentais entre as castas.

De maneira geral, nas vespas a divisão reprodutiva de trabalho varia desde uma separação incompleta de funções entre fêmeas que são morfológicamente semelhantes a

uma divisão bem definida de funções reprodutivas e operárias em duas castas que desenvolveram especializações morfofisiológicas substanciais (JEANNE, 1980a). As vespas eussociais primitivas por definição apresentam castas indiferenciadas externamente, o que conseqüentemente leva a uma flexibilidade nos papéis sociais dos adultos (GADAGKAR, 1991). No entanto, entre as espécies há grande variação na forma como a divisão de tarefas é regulada, ocorrendo muitas vezes diferenças dentro de um mesmo gênero.

A organização social das colônias de Stenogastrinae, por exemplo, parece diferir entre as espécies. Williams (1928) concluiu que a distribuição de alimento é a única interação social entre fêmeas de uma colônia de *Liostenogaster varipicta*. Pagden (1962) encontrou uma situação similar para *Metischnogaster cilipennis*. Em *Parischnogaster jacobsoni* e *P. nigricans serrei* foram relatados comportamentos de cooperação e divisão de trabalho entre duas fundadoras (TURILLAZZI, 1988). Nessas duas espécies, enquanto os indivíduos dominantes andam pelo ninho, os subordinados desviam do caminho ou, se solicitados, oferecem gotas de líquido regurgitado. Há uma clara divisão de trabalho: a fêmea dominante quase sempre permanece na colônia, defendendo-a, enquanto as subordinadas estão freqüentemente forrageando e coletando material de construção do ninho. Em *P. alternata*, as fêmeas de idade intermediária são as principais forrageadoras (HANSELL, 1986a). No gênero *Eustenogaster*, Krombein (1976) observou que pelo menos a primeira fêmea de *E. eximia* a emergir “auxilia sua mãe na busca por comida e no cuidado com a prole em desenvolvimento”. Hansell (1987b) encontrou elementos de eussocialidade em *E. calyptodoma* e observou uma divisão de trabalho entre fêmeas velhas e recém-emergidas em colônias tipicamente compostas por somente duas fêmeas.

Em *Polistes*, a rainha, além de botar a maioria dos ovos, domina as outras fêmeas através de ataques físicos, passa mais tempo no ninho, forrageia material para a construção e manutenção do ninho, e inicia todas ou a maioria das células. Em contrapartida, forrageia alimento e água menos freqüentemente do que suas subordinadas em fundações por associação (WEST-EBERHARD, 1969; GAMBOA *et al.*, 1978 *apud* GIANNOTTI & MACHADO, 1999). Em colônias na fase de pós-emergência, a dominante está firmemente estabelecida como a única a botar, mas

continua a iniciar células, forragear polpa e água e a alimentar as larvas (PARDI, 1941; WEST-EBERHARD, 1969).

O gênero *Mischocyttarus* apresenta um padrão de divisão de trabalho semelhante ao de *Polistes*. Em colônias com uma única fundadora, esta forrageia buscando material para a manutenção do ninho e comida para as larvas, constrói o favo, bota ovos e defende o ninho até que os primeiros indivíduos de sua prole se tornem adultos. Em *Mischocyttarus cerberus styx*, as fundadoras solitárias são significativamente mais ativas do que as dominantes de colônias na fase de pós-emergência porque elas têm que realizar todas as tarefas de manutenção do ninho (GIANNOTTI, 1999). Nas fundações por associação, o forrageio de alimento, o cuidado com a prole e demais tarefas da colônia são realizadas por uma ou mais fundadoras subordinadas. Estas geralmente começam a desaparecer do ninho no mesmo período da emergência dos primeiros adultos, que quase sempre são fêmeas. As recém-emergidas passam então a forragear, construir novas células, alimentar as larvas, além de outras tarefas envolvendo a defesa e manutenção do ninho.

O repertório comportamental da dominante varia consideravelmente de espécie para espécie. Em um extremo está a dominante de *R. marginata*, que não faz quase nada a não ser botar ovos (PREMNATH *et al.*, 1996). Por outro lado, as dominantes de *M. drewseni* são muito ativas, já que maceram as cápsulas de seda de células vagas e as prepara para receber ovos; iniciam novas células; aumentam as paredes das células; solicitam comida, material para a construção do ninho e néctar das forrageadoras, distribuem alimento para as larvas e os adultos e podem mesmo deixar o ninho para forragear (JEANNE, 1972).

A divisão reprodutiva de trabalho, aliada à quantidade e ao tipo de alimento ingerido, contribuem para a regulação do status social dos indivíduos de uma colônia. Nesse sentido, as fontes alimentares protéicas, juntamente com um baixo gasto energético, são fundamentais para a manutenção da posição hierárquica da fêmea dominante. O estoque de proteínas encontrado nos adultos pode ter três origens diferentes: resíduos de proteínas provenientes da alimentação ainda no estágio imaturo; através da síntese de aminoácidos realizada pelo próprio indivíduo; e proveniente da ingestão de fontes protéicas trazidas pelas forrageadoras, através do comportamento de trofaláxis (HUNT *et al.*, 2003).

HUNT (1991) sugere que o balanço energético pode ser um mecanismo geral que conecta o status de variação de dominância com a capacidade reprodutiva. As fêmeas dominantes apresentam um balanço positivo de energia e acumulam grande quantidade de nutrientes, o que leva ao aumento do seu potencial reprodutivo e do seu status social. Por sua vez, fêmeas subordinadas realizam comportamentos de alto custo energético, reduzindo desta forma a sua capacidade de reprodução, bem como sua longevidade. Aliado a isso, as fêmeas dominantes são menos propensas a transferir alimento para as companheiras da colônia (PARDI, 1948; JEANNE 1972).

Sendo assim, é de extrema importância identificar os padrões que determinam a divisão de trabalho nas vespas eussociais primitivas, afim de tentar compreender os mecanismos que regulam a dinâmica da organização social nesse grupo, o qual é uma peça fundamental para o entendimento da evolução do comportamento social nos Hymenoptera.

O objetivo deste trabalho foi identificar e quantificar os diferentes comportamentos relativos à divisão de trabalho nas colônias de *Mischocyttarus montei* de acordo com o status social dos indivíduos, na tentativa de compreender o papel de tais comportamentos na regulação social desta espécie.

2. Material e métodos

Foram observadas 8 colônias em condições naturais no Campus da UNESP de Rio Claro, SP (tabela 1). Os indivíduos foram marcados com tinta acrílica, atóxica e de secagem rápida para sua identificação. Com o intuito de verificar possíveis diferenças na execução e distribuição dos comportamentos ao longo do ciclo colonial, foram acompanhadas colônias em diferentes fases de desenvolvimento, consideradas a seguir conforme a classificação de Jeanne (1972): a) pré-emergência, que tem início na fundação da colônia e vai até a emergência do primeiro indivíduo adulto; b) pós-emergência (subfase pré-macho), que começa após a emergência do primeiro adulto e termina com a emergência do primeiro macho adulto; e c) pós-emergência (subfase pós-macho), que inicia após a emergência do primeiro macho e culmina com o declínio e abandono da colônia. Tais fases, bem como a produção e o canibalismo de imaturos, foram determinados através do mapeamento regular do conteúdo dos ninhos.

Tabela 1. Colônias de *Mischocyttarus montei* observadas no Campus da Unesp de Rio Claro: data, tempo de observação e a fase de desenvolvimento em que cada colônia se encontrava.

Colônias	Data das observações	Período observado (horas)	Estágio colonial
18A	12/02/05 a 12/03/05	10	Pré-emergência
18B	12/02/05 a 09/03/05	17	Pré-emergência
47	18/03/06 a 18/04/06	19	Pré-emergência
48	21/03/06 a 26/05/06	20	Pré-emergência
15	22/01/05 a 27/02/05	28	Pós-emergência (pré-macho)
23	21/01/05 a 12/02/05	18	Pós-emergência (pré-macho)
11	27/05/04 a 14/06/04	10	Pós-emergência (pós-macho)
12	10/06/04 a 09/09/04	36	Pós-emergência (pós-macho)

2.1. Categorias comportamentais envolvidas na divisão de trabalho:

Foram quantificados todos os comportamentos observados relativos à divisão de trabalho. Esses comportamentos foram agrupados nas seguintes categorias comportamentais:

2.1.1. Alimentação - reúne todos os comportamentos de obtenção de alimento líquido ou sólido pelos indivíduos da colônia: solicitação de alimento sólido (fonte de proteína) trazido por um adulto (s.s.), solicitação de alimento líquido (fonte de carboidrato) trazido por um adulto (s.l.), forragear pelo alimento e ingerí-lo na colônia (t.e.c.) e solicitação de regurgitado larval (s.ls.). O canibalismo de imaturos não foi inserido nesta categoria porque não foi possível observar a execução desse comportamento diretamente, sendo então estimado através do mapeamento diário do conteúdo dos ninhos. Além disso, o canibalismo também pode ser considerado como um comportamento de dominância, uma vez que muito provavelmente uma fêmea vai ingerir imaturos produzidos por outros indivíduos.

2.1.2. Manutenção do ninho – reúne todos os comportamentos relativos à construção e proteção do favo: esfregar o gáster atrás do favo (e.g.t.), esfregar o gáster nas células (e.g.c.), esfregar o gáster nas pupas (e.g.p.), aumentar o comprimento das células (a.c.), iniciar novas células (i.c.), ventilar o ninho batendo as asas (v.), coletar água e distribuí-

la entre as células (a.), lambar atrás do favo (l.t.), lambar as células (l.c.) e defender o ninho de parasitóides ou intrusos (d.).

2.1.3. Cuidado com os imaturos – reúne todos os comportamentos que envolvem a alimentação e a proteção de ovos, larvas e pupas: alimentar as larvas com fontes protéicas (a.l.s.), alimentar as larvas com fontes glicídicas (a.l.l.), verificar o conteúdo das células (v.c.) e cobrir a pupa com polpa (c.p.).

2.1.4. Comportamentos de dominância – reúne todos os comportamentos que demonstrem o status de dominância do indivíduo: dominar em interações agonísticas com o envolvimento de contatos físicos (c.c.), dominar em interações agonísticas sem o envolvimento de contatos físicos (s.c.), botar ovos (b.o.), sobrevoar próximo ao ninho e pousar subitamente (s.) e vibrar o abdômen contra o ninho, ameaçando outros indivíduos da colônia (v.ab.).

As figuras e tabelas apresentadas a seguir referem-se às frequências absolutas das categorias comportamentais anteriormente descritas (materiais e métodos) e à idade relativa (estimada a partir da contagem dos dias em que as colônias foram acompanhadas) para cada indivíduo das colônias estudadas, de acordo com a sua posição na hierarquia. As figuras representam as quatro principais categorias desses comportamentos (alimentação, manutenção do ninho, cuidado com os imaturos e comportamentos de dominância), enquanto as tabelas subdividem essas categorias nos comportamentos inseridos em cada uma delas, para uma análise mais detalhada. Não foi possível observar diretamente o canibalismo e a produção de imaturos e por essa razão foram estimados através do mapeamento do conteúdo dos ninhos. Foram considerados canibalizados os imaturos que não estavam presentes nos mapeamentos seguintes ou, no caso dos ovos, quando se encontravam em posições diferentes daquelas do mapeamento anterior.

2.2. Outras observações comportamentais:

2.2.1. Fase de pré-emergência:

Os seguintes aspectos comportamentais foram analisados:

a) O tipo de fundação realizado com maior frequência (haplometrose ou pleometrose);

b) A quantidade e o tipo de alimento (líquido ou sólido) ingerido pela fêmea dominante e pelas eventuais fêmeas que permanecem a maior parte do tempo no ninho, bem como sua relação com a manutenção do indivíduo no posto mais elevado da hierarquia, e conseqüentemente com a sua capacidade reprodutiva (discutida no capítulo 3).

c) Ocorrência de oofagia e sua relação com a preservação do status de indivíduo dominante.

d) Quais os indivíduos responsáveis pelo cuidado com os imaturos e a manutenção da colônia (coleta de materiais, construção do ninho, defesa e outros).

2.2.2. Fase de pós-emergência:

Os seguintes aspectos foram analisados:

a) Quais foram os indivíduos responsáveis pelo cuidado com os imaturos e a manutenção da colônia (coleta de materiais, construção do ninho, defesa e outros).

b) A relação da quantidade e do tipo de alimento ingerido com a preservação do status social dos indivíduos, bem como a sua capacidade reprodutiva (discutida no capítulo 3).

c) Quais as prováveis substitutas da fêmea dominante e se tais fêmeas apresentaram comportamentos característicos que levaram à sua ascensão como poedeira principal.

d) A relação do canibalismo de imaturos com o controle social da colônia e a disputa pela dominância.

2.3. Influência das condições climáticas na divisão de trabalho:

A fim de verificar possíveis influências das condições climáticas na regulação da divisão reprodutiva de trabalho, dados como temperatura, umidade relativa e precipitação médias, referentes ao período de estudo em campo, foram obtidos através do Centro de Estudos Ambientais e Planejamento (CEAPLA) da Unesp de Rio Claro e comparados aos dados de comportamentos relativos à divisão de trabalho para as colônias estudadas nos anos de 2004 e 2005.

2.4. Análise dos dados:

Para verificar a distribuição das frequências das categorias comportamentais de acordo com o status de dominância dos indivíduos foi utilizada a Análise de Componentes Principais (PCA), que consiste numa técnica multivariada exploratória de ordenação com o principal objetivo de identificar gradientes de variação em grande conjunto de dados. Para tal, eixos são determinados através de uma matriz de covariância. A principal fonte de variação sempre será atribuída ao primeiro eixo, enquanto o restante da variabilidade será distribuído entre os demais. Em geral 2 ou 3 eixos são analisados, porém, é matematicamente possível a análise de n eixos. Cada eixo é ortogonal, sendo assim independente um do outro. Para o local onde se encontra a média multivariada é atribuído o valor zero, o que significa dizer que quanto mais distante um ponto localizar-se do centro do gráfico, mais distante estará da média geral. A utilização da PCA permite a observação dos pesos de cada variável, facilitando a explicação dos resultados obtidos. Os autovalores representam o total de variância encontrada em determinado eixo, enquanto os autovetores a correlação entre as variáveis utilizadas no eixo em questão. Em geral, são analisados os autovalores maiores que 1, indicando que o eixo tem grande importância na variabilidade encontrada (ZAR, 1999). Para o cálculo da PCA, foi utilizado o software Statistica 7.0.

3. Resultados e discussão:

3.1. Divisão reprodutiva de trabalho em colônias estudadas durante a fase de pré-emergência:

Analisando as frequências de categorias comportamentais exibidas pelos indivíduos da colônia 18A (figura 1 e a tabela 2), é possível observar que a quantidade de alimento ingerido foi similar entre a fêmea dominante (Am) e a fêmea que ocupava a segunda posição (Vre): Am solicitou saliva larval, alimento líquido e alimento sólido 18, 6 e 2 vezes, respectivamente, enquanto Vre solicitou saliva larval, alimento líquido e alimento sólido 19, 5 e 3 vezes. Do total de interações realizadas, levando em consideração os comportamentos agonísticos (c.c. e s.c.) e de solicitação de alimento (s.s. e s.l.), o número de interações de Am e Vre com as forrageadoras (B e Ae) também foi similar: Am participou de 18 interações e Vre, de 19. Provavelmente, se o ciclo colonial tivesse prosseguido, Vre poderia ter desenvolvido seu ovário de maneira a criar condições de disputar a dominância com Am. De fato, com os dados de morfometria e análise do desenvolvimento ovariano, que são apresentados no capítulo 3, foi verificado que Am e Vre mostraram um desenvolvimento ovariano muito próximo (Am com ovário tipo D e Vre com ovário em transição do tipo C para o tipo D), indicando que pode haver influência ingestão similar de alimento de Am e Vre no desenvolvimento ovariano de ambas (ver capítulo 3). Em *M. cassununga*, foi observado que quanto maior a quantidade de alimento sólido consumida, mais alta é a posição hierárquica do indivíduo (MURAKAMI & SHIMA, 2006).

As fêmeas forrageadoras solicitaram apenas saliva larval (B 3 vezes e Ae 2) e foram os indivíduos responsáveis por fornecer alimento líquido para as larvas. Já a alimentação das larvas com fontes protéicas (a.l.s.) foi realizada principalmente por Am (tabela 2), uma vez que na maioria das vezes quando uma forrageadora chegava com alimento sólido Am o solicitava imediatamente, alimentava-se e dividia o restante com as larvas, provavelmente tentando evitar que outras fêmeas se alimentassem. Markiewicz & O'Donnell (2001), em seu trabalho com *Mischocyttarus mastigophorus*, concluíram que o desenvolvimento ovariano está positivamente relacionado a altos níveis de estoque de nutrientes e altas taxas de comportamento dominante. Sendo assim,

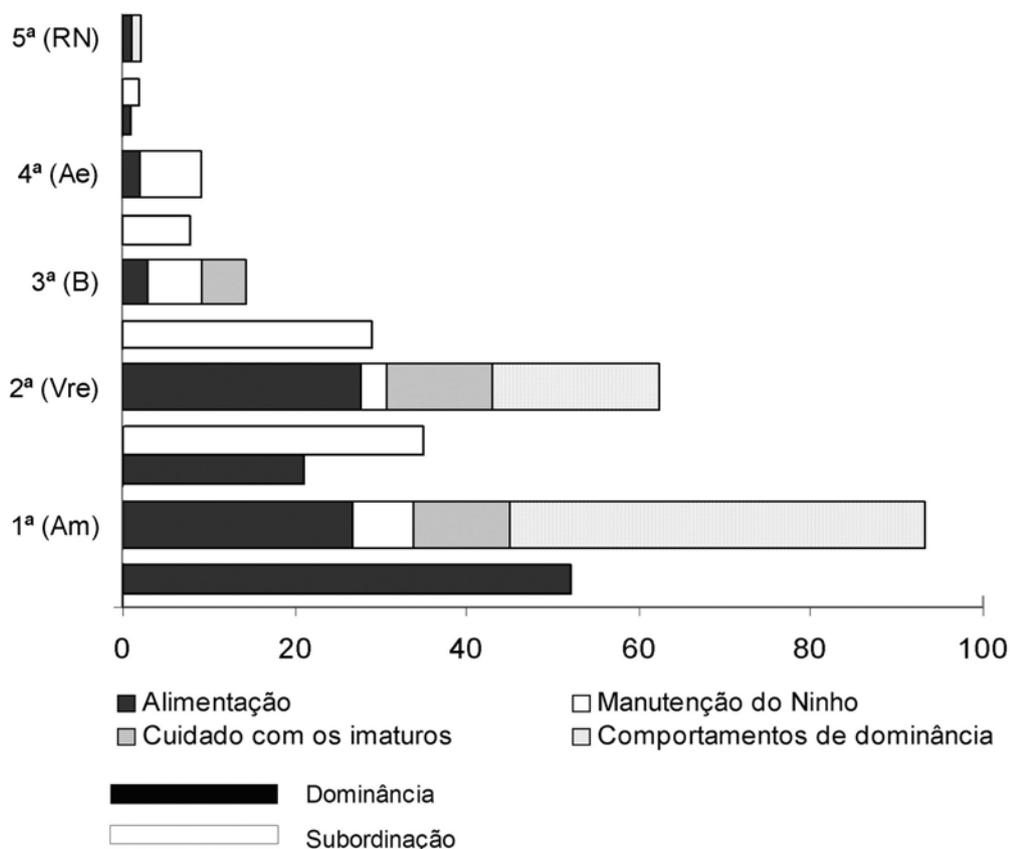


Figura 1. Frequência absoluta das categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho na colônia 18A de *Mischocyttarus (M.) montei* exibidas por cada indivíduo de 12/02/05 a 02/03/05, durante a fase de pré-emergência. (RN = indivíduo recém-emergido).

Tabela 2. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 18A da vespa eussocial primitiva *M. montei*, de 12/02/05 a 02/03/05, durante a fase de pré-emergência.

Indivíduos	Comportamentos												
	a.l.s.	a.l.l.	v.c.	s.l.s.	s.l.	s.s.	c.c.	s.c.	v.	e.g.t.	a.c.	s.	e.g.c.
1ª (Am)	4	-	3	18	6	2	11	36	-	9	-	-	2
2ª (Vre)	1	1	1	19	5	3	5	11	-	11	1	3	-
3ª (B)	1	5	-	3	-	-	-	-	1	4	-	-	-
4ª (Ae)	2	5	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5ª (RN)	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-

uma das formas de evitar o desenvolvimento dos ovários de outras fêmeas pela dominante é restringir ao máximo a possibilidade de que elas se alimentem e ao mesmo tempo aumentar os seus próprios estoques energéticos.

Os comportamentos de esfregar o gáster atrás do favo (e.g.t.) e nas células (e.g.c.), inseridos na categoria manutenção do ninho (figura 1) foram exibidos principalmente pelos indivíduos mais dominantes (Am 9 vezes e Vre 11), pois são aqueles que passam a maior parte do tempo no ninho e por isso essa categoria aparece com maior frequência para esses indivíduos do que para os subordinados na figura 1. Além disso, é possível que haja alguma relação com a liberação de uma substância odorífera que sinalize o status de dominância dos indivíduos. Evidências experimentais sugerem que o reconhecimento da posição dos indivíduos na hierarquia é mediado por sinais químicos das glândulas cefálicas e dos ovários em *Polistes* (DOWNING & JEANNE, 1985). Em *Polistes dominulus*, verificou-se que há diferenças qualitativas e quantitativas entre os hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas alfa e beta das colônias estudadas (DAPPORTO *et al.*, 2004a). No caso de *M. montei*, para confirmar essa hipótese seria necessário fazer uma análise bioquímica das substâncias presentes no favo, bem como da produção das glândulas dos indivíduos dessa colônia para tentar responder essa questão.

Evidentemente, Am e Vre foram os indivíduos que dominaram na maioria das interações agonísticas com e sem o envolvimento de contatos físicos (c.c. e s.c.). Ainda assim, Vre foi subordinada várias vezes por Am, que não sofreu subordinações nenhuma vez (figura 1). Isso mostra que, apesar de apresentarem um desenvolvimento ovariano similar (ver capítulo 3), Am conseguia ainda assim manter seu status de dominância na colônia. Em *P. dominulus* fundadoras ovarioectomizadas mantêm sua dominância (embora percam a capacidade de inibir a reprodução das subordinadas) indicando que a presença dos ovários não é necessária para o reconhecimento de indivíduos dominantes (RÖSELER & RÖSELER, 1989; TIBBETTS & DALE, 2004). Provavelmente em *M. montei* a dominância de um indivíduo, como em *P. dominulus*, pode não depender somente do grau de desenvolvimento ovariano.

Outra evidência da dominância de Am na colônia 18A foi o baixo índice de canibalismo observado, registrando apenas duas ocorrências indiretas de oofagia (tabela 3). Somado a isso, a colônia apresentou uma produtividade razoável de imaturos,

Tabela 3. Número de adultos, produção e canibalismo de imaturos observados nas colônias de *M. montei* acompanhadas durante a fase de pré-emergência.

Colônias	A. I.	A. F.	I. I.	I. F.	O.	L.	P.
18A	4 fêmeas	5 fêmeas	9 ovos 7 larvas	9 ovos 9 larvas 7 pupas	2	-	-
18B	3 fêmeas	2 fêmeas	8 ovos 7 larvas	8 ovos 9 larvas 8 pupas	5 (3 antes e 2 depois R sumir)	2 (1 antes e 1 depois R sumir)	-
47	2 fêmeas	3 fêmeas	4 ovos 4 larvas	7 ovos 2 larvas 1 pupa	4	2	1
48	4 fêmeas	5 fêmeas	5 ovos 6 larvas	5 ovos 9 larvas 2 pupas	-	-	-

Adultos I. – número de adultos presentes no início das observações.

Adultos F. – número de adultos presentes no final das observações.

Imaturos I. - número de imaturos presentes no início das observações.

Imaturos F. - número de imaturos presentes no final das observações.

O. – ocorrência de oofagia.

L. – ocorrência de larvifagia.

P. – ocorrência de pupofagia.

indicando que a hierarquia estava estabilizada e que muito provavelmente não estava ocorrendo uma disputa pela dominância. Em *Belonogaster juncea juncea* essa disputa leva a uma queda drástica no número de imaturos (TINDO *et al.*, 2002).

A tabela 4 apresenta a idade relativa de cada indivíduo da colônia. Todos os indivíduos estavam na colônia desde o início das observações, exceto aquele que emergiu no dia em que a colônia foi coletada (RN). Sendo assim, para todos os demais foi estimada e mesma idade relativa. Embora seguramente a idade real dos indivíduos seja maior, não há dados da colônia 18, que originou a colônia aqui discutida, pois o ninho caiu antes que pudesse ser acompanhado. Dessa forma, nesta colônia não foi possível verificar a influência da idade na posição hierárquica dos indivíduos, nem na divisão de trabalho.

A colônia 18B, resultado da divisão da colônia 18 em outras duas devido à sua queda, teve início com três fundadoras. Ae e R tornaram-se os indivíduos mais dominantes e Vrc assumiu o papel de forrageadora. Depois de aproximadamente duas

Tabela 4. Idade relativa (em dias) dos indivíduos da colônia 18A, de 12/02/05 a 02/03/05, durante a fase de pré-emergência.

Indivíduo	Idade Relativa
1 ^a (Am)	+22
2 ^a (Vre)	+22
3 ^a (B)	+22
4 ^a (Ae)	+22
5 ^a (RN)	1

semanas, R desaparece do ninho e Vrc prontamente assume sua posição. Através da figura 2 e das tabelas 5a e 5b é possível perceber diferenças no tipo e na frequência de tarefas realizadas nesses dois momentos da colônia. Antes do desaparecimento de R, as duas primeiras fêmeas do rank obtiveram alimento tanto através de solicitação de regurgitado larval (Ae 6 e R 2 vezes) como de solicitação de alimento líquido da forrageadora (Ae 4 e R 1 vez). Enquanto R realizou mais frequentemente o cuidado com a prole (a.l.s., a.l.l. e v.c.), Vrc, além do forrageio, juntamente com Ae executaram tarefas de manutenção do ninho (a.c., e.g.t. e v.). Ae foi a única fêmea a dominar nas interações agonísticas observadas (c.c. e s.c.). Após o desaparecimento de R, até mesmo as tarefas que anteriormente só eram realizadas por ela, como o fornecimento de alimento líquido para as larvas, passaram a ser executadas por Vrc, além da solicitação de saliva larval (tabelas 5a e 5b). Ae, por sua vez, continua a executar mais frequentemente comportamentos de dominância (c.c. e s.c.) e de manutenção do ninho os quais, como discutido anteriormente para a colônia 18A, de certa forma podem também estar ligados à manutenção da dominância da colônia, como e.g.t., v.c., s., a.c., i.c. e l.t. Embora a distribuição de tarefas dependa em parte do status social dos indivíduos, ela é flexível de maneira a permitir que, quando um dos indivíduos tenha por qualquer motivo deixado a colônia, outro esteja em condições de prontamente ocupar o seu lugar, garantindo o desenvolvimento e a produtividade da colônia. Em *Polistes lanio lanio*, a ausência de uma divisão de tarefas bem definida resulta em uma plasticidade comportamental que permite a qualquer indivíduo executar todas as tarefas

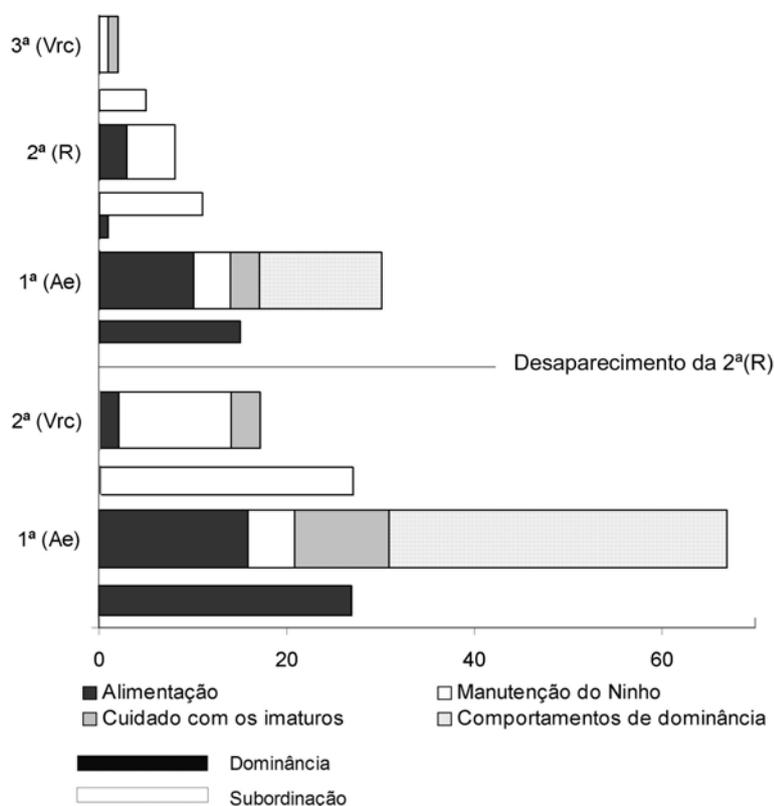


Figura 2. Frequência das categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho na colônia 18B de *Mischocyttarus (M.) montei* exibidas por cada indivíduo durante a fase de pré-emergência, antes (acima) e após o desaparecimento da segunda fêmea do rank (R).

Tabela 5a. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 18B da vespa eussocial primitiva *M. montei*, durante a fase de pré-emergência, antes do desaparecimento da fêmea que ocupava a segunda posição no rank (R), de 12/02/05 a 23/02/05.

Indivíduos	Comportamentos									
	a.l.s.	a.l.l.	s.ls.	s.l.	c.c.	s.c.	v.c.	a.c.	e.g.t.	v.
1ª (Ae)	-	-	6	4	5	8	4	1	1	1
2ª (R)	2	2	2	1	-	-	1	-	-	-
3ª (Vrc)	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-

Tabela 5b. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 18B da vespa eussocial primitiva *M. montei*, durante a fase de pré-emergência, após o desaparecimento da fêmea que ocupava a segunda posição no rank (R), de 25/02/05 a 09/03/05.

Indivíduos	Comportamentos										
	s.l.	s.ls.	a.l.l.	c.c.	s.c.	e.g.t.	v.c.	s.	a.c.	i.c.	l.t.
1ª (Ae)	2	14	-	3	26	8	5	7	2	1	1
2ª (Vrc)	-	2	10	-	-	2	2	-	1	-	-

da colônia dependendo de suas necessidades (GIANNOTTI & MACHADO, 1994). Tindo & Dejean (1998) concluíram que em colônias de *Belonogaster juncea juncea* o perfil comportamental de cada fundadora é determinado pela posição que ela ocupa na escala de dominância.

A plasticidade comportamental dos indivíduos de colônias de vespas eussociais primitivas discutida acima é claramente observada em um estudo realizado com *Ropalidia cyathiformis*. Uma colônia dessa espécie foi dividida de forma que metade de seus membros saiu para formar uma nova colônia a poucos metros da colônia parental. Uma análise comportamental realizada antes e depois da fissão revelou que o segundo indivíduo mais dominante antes da separação tornou-se o primeiro do rank na nova colônia. Este é um claro exemplo de como uma vespa lida com situações adversas para se estabelecer como dominante, ainda evitando o custo de enfrentar a dominante original assim como o risco de fracassar numa tentativa de fundação solitária. O interessante é que, assim como o que ocorreu com a com as colônias 18A e 18B de *M. montei*, os indivíduos “leais” e “rebeldes” se comportaram como grupos internamente coordenados logo após a divisão colonial, sincronizando entre si os tempos de permanência e saída do ninho e evitando membros do outro grupo (GADAGKAR & JOSHI, 1985).

Embora a colônia 18B tenha alcançado um nível razoável de produtividade de imaturos (tabela 3), a ocorrência de canibalismo foi maior do que a da sua colônia irmã (18A). Provavelmente esse fato pouco tem a ver com uma possível disputa pela dominância, uma vez que A exibiu comportamentos de dominância com muito mais frequência do que as demais (figura 1). Além disso, a frequência de oofagia e larvifagia foi similar antes (3 vezes e 1 vez, respectivamente) e depois (2 vezes e 1 vez) do desaparecimento de R, mostrando que a presença ou ausência da segunda fêmea do rank não interferiu na taxa de canibalismo.

A idade relativa dos indivíduos da colônia 18B é apresentada na tabela 6. Todos estavam presentes desde o início das observações, por isso aqueles que permaneceram na colônia até que esta fosse coletada ficaram com a mesma estimativa de idade (29 dias). Já R, que desapareceu durante a coleta de dados, teve sua idade estimada até o dia em que foi vista pela última vez no ninho (15 dias). Como já foi discutido para a colônia

Tabela 6. Idade relativa (em dias) dos indivíduos da colônia 18B durante a fase de pré-emergência.

Indivíduo	Idade Relativa
Ae	+29
R	+15
Vrc	+29

18A, certamente a idade real desses indivíduos é maior, mas como não foi possível iniciar as observações na colônia-mãe, esses dados não puderam ser obtidos.

A figura 3 e a tabela 7 mostram a intensa atividade da fêmea dominante (Am) na colônia 47. Embora a frequência e o tipo de alimento ingerido tenham sido similares entre ela e Vre (Am e Vre solicitaram saliva larval 8 vezes cada uma e Am solicitou alimento sólido 1 vez), Am realizou com bastante frequência todos os comportamentos inseridos na categoria comportamentos de dominância (c.c., s.c. e v.ab.). Desses comportamentos, somente o de vibrar o abdômen contra o favo (v.ab.) foi executado com maior frequência por Vre.. Além de ser uma forma de ameaçar indivíduos subordinados, este comportamento é bastante executado antes da solicitação de regurgitado larval e de oferecer alimento para as larvas, provavelmente funcionando como um sinal para esses imaturos. Talvez isso explique a maior frequência com que Vre executou esse comportamento. A fêmea dominante também foi responsável por um maior número de comportamentos envolvidos na manutenção do ninho. No entanto, realizou mais frequentemente comportamentos relacionados à defesa da colônia (e.g.t. 12 vezes e d. 6 vezes), enquanto Vre, apesar da baixa frequência, executou uma maior variedade de tarefas de manutenção do favo (a.c. 2 vezes, v. e l.t. 1 vez cada um). Cronin & Field (2006) observaram o mesmo padrão de divisão de trabalho em *Liostenogaster flavolineata*, onde as fêmeas que ocupavam as posições mais altas na hierarquia realizavam mais frequentemente comportamentos de defesa da colônia do que as de posição inferior, em oposição ao comportamento de forrageio. Esse resultado pode ser explicado pela maior capacidade de defesa das fêmeas mais dominantes, que sofrem uma maior diminuição dos seus “fitness” quando uma intrusa usurpa sua posição

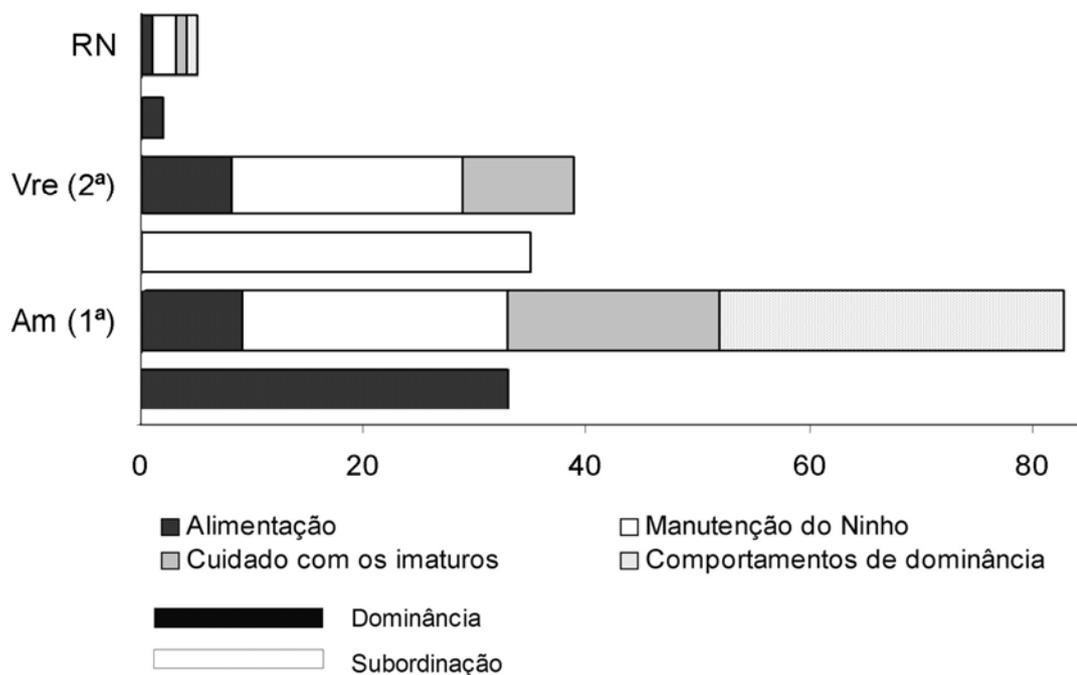


Figura 3. Frequência das categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho na colônia 47 de *Mischocyttarus (M.) montei* exibidas por cada indivíduo, de 18/03/06 a 18/04/06, durante a fase de pré-emergência.

Tabela 7. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 47 da vespa eussocial primitiva *M. montei*, de 18/03/06 a 18/04/06, durante a fase de pré-emergência.

Indivíduos	Comportamentos												
	s.s.	s.l.	s.l.s.	c.c.	s.c.	v.ab.	v.c.	e.g.t.	d.	a.l.l.	a.c.	v.	l.t.
Am (1ª)	1	-	8	2	29	16	24	12	6	-	1	-	-
Vre (2ª)	-	-	8	-	-	25	18	2	4	3	2	1	1
RN	-	1	-	1	-	-	2	-	-	-	-	1	-

na hierarquia.

O número de comportamentos relacionados ao cuidado com a prole também foi similar para Am e Vre (Am 24 vezes e Vre 21). Desses comportamentos, somente Vre alimentou as larvas com néctar (3 vezes), enquanto Am restringiu-se apenas à verificação do conteúdo das células (v.c.). Este comportamento é extremamente importante para a fêmea dominante, pois permite a ela identificar ovos possivelmente produzidos por outros indivíduos e eliminá-los do favo. De fato, o ninho 47, juntamente com a colônia 18B, foram os que apresentaram a maior taxa de canibalismo na fase de pré-emergência (tabela 3). No entanto, através da análise do desenvolvimento ovariano

(discutida no capítulo 3) verificou-se que somente Am tinha condições fisiológicas de botar ovos, não havendo portanto na colônia nenhum imaturo que não tenha sido produzido por ela.

O indivíduo recém-emergido (RN) exibiu comportamentos das quatro categorias comportamentais, embora os tenha realizado poucas vezes (1 vez s.l., 1 vez c.c., 2 vezes v.c. e 1 vez v.). Isso se deve ao pouco tempo de observação de suas atividades, já que no dia em que este indivíduo emergiu, a colônia foi coletada para a análise da morfometria e do desenvolvimento ovariano dos seus membros. Ainda assim é possível perceber que, já nos primeiros dias de vida, as fêmeas são capazes de assumir seu papel na divisão de trabalho, ainda que inicialmente restrito às tarefas intranidais (como discutido no capítulo 1). Em *Parischnogaster alternata*, foi observado que fêmeas velhas e jovens permanecem no ninho, enquanto as de idade intermediária mais frequentemente forrageiam (TURILLAZZI, 1986; HANSELL, 1986a). De maneira similar, em *Eustenogaster calyptodoma* existe uma divisão de trabalho entre fêmeas velhas e recém-emergidas em colônias tipicamente compostas por somente duas fêmeas (HANSELL, 1987b).

Igualmente às colônias anteriormente discutidas, os indivíduos da colônia 47, exceto por RN, apresentaram a mesma idade relativa (tabela 8), pois estavam presentes na colônia desde o início das observações comportamentais. Como não se tem dados a respeito de quando emergiram, a idade foi estimada a partir do momento em que foram vistos pela primeira vez, até a coleta do ninho. Como foi coletada no primeiro dia de vida, para RN foi estimado apenas esse dia.

A colônia 48 exibe um padrão similar às colônias anteriormente discutidas no que diz respeito à realização dos comportamentos inseridos na categoria alimentação (figura 4 e tabela 9). A fêmea dominante (Vrm) e a que ocupa a segunda posição no rank (Am) apresentaram freqüências similares de obtenção de alimento (Vrm 19 vezes e Am 16 vezes), sendo que a maior fonte nutricional solicitada por ambas foi o regurgitado larval (Vrm 11 vezes e Am 10 vezes), seguido de néctar (Vrm 5 e Am 4 vezes) e de presas (Vrm 3 e Am 2 vezes). A solicitou néctar e regurgitado larval 2 e 3 vezes, respectivamente, enquanto R apenas solicitou regurgitado larval 2

Tabela 8. Idade relativa (em dias) dos indivíduos da colônia 47, de 18/03/06 a 18/04/06, durante a fase de pré-emergência.

Indivíduos	Idade relativa
Am	+30
Vre	+30
RN	1

vezes. Da mesma forma que nas colônias 18A e 18B, os indivíduos que ocupavam as primeiras posições no rank e que obtiveram maiores quantidades de alimento apresentaram maior desenvolvimento ovariano (ver capítulo 3). A fêmea dominante utilizaria então as interações agonísticas como estratégia para que Am, com desenvolvimento ovariano semelhante, não participasse da postura de ovos na colônia.

Realmente, analisando a figura 4 e a tabela 9 é possível perceber que Vrm dominou na grande maioria das interações agonísticas (c.c. 14, s.c. 26 e v.ab. 15 vezes) e boa parte delas foi direcionada à segunda fêmea do rank (ver capítulo 1). A variação na frequência e na intensidade de agressões dentro da colônia parece estar aliada à distribuição de reprodução direta entre a dominante e as fundadoras subordinadas. Em espécies que apresentam agressões moderadas ou frequentes, a fundadora dominante parece ter quase um monopólio da reprodução direta (de 67 a 92% do total de indivíduos reprodutores produzidos em *P. metricus*), além de corrigir a postura de ovos de outros indivíduos através de oofagia diferencial, como observado em *P. annularis*, *P. fuscatus*, e *P. exclamans* (METCALF & WHITT, 1977a; STRASSMANN, 1981; NOONAM, 1981; HUGHES & STRASSMANN, 1988a; DOWNING, 1991). Em espécies com interações agressivas relativamente pouco frequentes, as co-fundadoras parecem dividir a participação na reprodução direta mais igualmente (KASUYA, 1981a; MAKINO & AOKI, 1982; HIROSE & YAMASAKI, 1984b).

Ainda na figura 4, nota-se que as fêmeas mais dominantes (Vrm e Am) realizam com maior frequência tarefas de manutenção do ninho do que as subordinadas (Ae, R e RN). Esse fato ocorreu nesta e nas colônias discutidas anteriormente porque são os

indivíduos mais dominantes aqueles que passam a maior parte do tempo no ninho, esfregando o gáster e lambendo atrás do favo (e.g.t. e l.t.), aumentando o comprimento das células (a.c.), dentre outras tarefas intranidais, enquanto os subordinados realizam atividades extra-coloniais, como o forrageio. Também pelo fato de serem responsáveis pela coleta de alimento, foram esses indivíduos os que realizaram o maior número de comportamentos envolvendo o cuidado com a prole, principalmente aqueles relacionados à alimentação das larvas (a.l.l. e a.l.s.). Os mais dominantes executaram mais vezes o comportamento de verificar o conteúdo das células, que, como discutido anteriormente para as outras colônias, permite a identificação e a eliminação de imaturos que não foram produzidos pela poedeira principal. Em *Polistes lanio*, as fêmeas dominantes são responsáveis pela reprodução e por algumas tarefas intranidais, mostrando comportamento agressivo em relação às subordinadas e ocupando mais freqüentemente o centro do favo, enquanto as subordinadas realizam a maioria das atividades de forrageio e tarefas dentro da colônia, e são submissas às dominantes (GIANNOTTI & MACHADO, 1999).

Não foi possível relacionar esses dados com a idade (tabela 10), já que, como nas anteriores, a colônia 48 apresentou a mesma idade relativa para todos os indivíduos, exceto RN, uma vez que os demais estavam presentes na colônia desde o início das observações.

Ao se analisar a distribuição dos indivíduos dominantes e subordinados das colônias 18A, 47 e 48 na PCA (figura 5 e tabelas 11 e 12), de acordo com os comportamentos de divisão de trabalho observados, o que se tem é uma separação bem definida desses indivíduos, onde os mais dominantes realizam mais freqüentemente comportamentos relacionados à obtenção de alimento, às interações agonísticas e atos de dominância e à manutenção do ninho, enquanto os subordinados se restringem ao cuidado com a prole e a tarefas extra-coloniais, como o forrageio. É importante ressaltar que a colônia 18B não foi utilizada nos cálculos da PCA em virtude da ocorrência do desaparecimento da segunda fêmea do rank (R), o que acarretou em mudanças na dinâmica hierárquica, dividindo a colônia em dois períodos distintos e portanto comprometendo o posicionamento dos indivíduos na análise final.

Para os dados das colônias analisadas, foram encontrados 11 autovalores, sendo que destes, apenas três obtiveram valores maiores que 1 e que portanto tiveram maior

Tabela 10. Idade relativa (em dias) dos indivíduos da colônia 48, de 21/03/06 a 26/05/06, durante a fase de pré-emergência.

Indivíduos	Idade relativa
Vrm	+66
Am	+66
Ae	+66
R	+66
RN	1

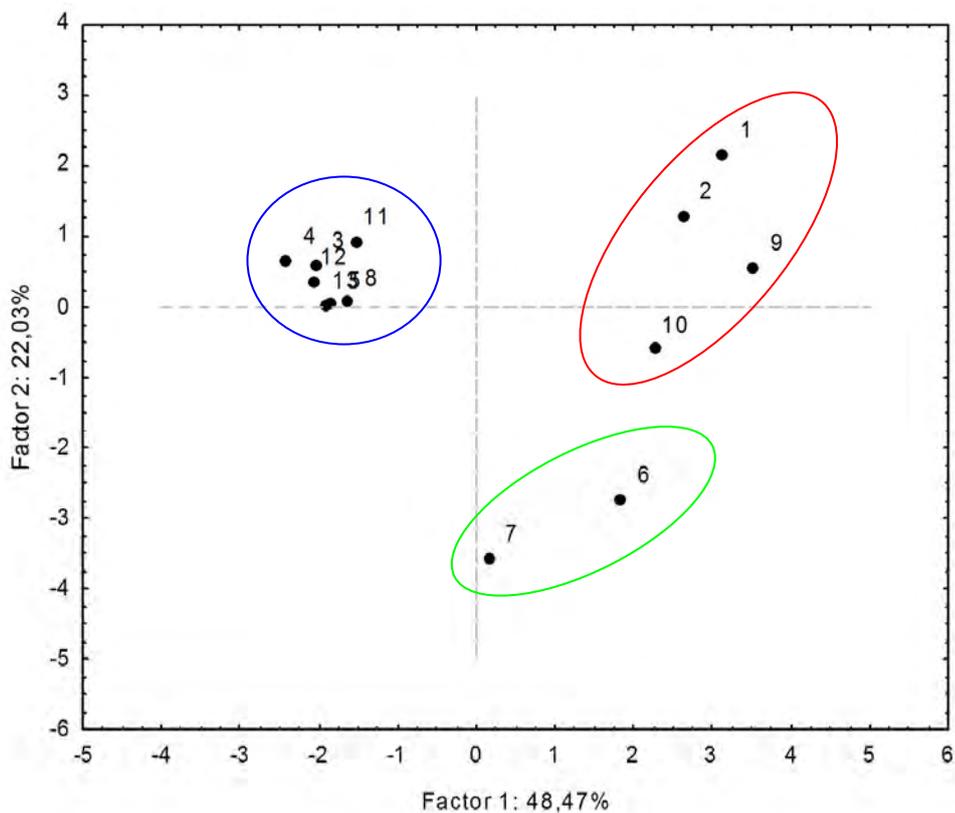


Figura 5. Distribuição dos indivíduos dominantes e subordinados das colônias 18A, 47 e 48, observadas na fase de pré-emergência, nos eixos da análise de componentes principais (PCA), de acordo com as frequências dos comportamentos relacionados à divisão de trabalho.

Tabela 11. Contribuição de cada variável (e seus respectivos autovetores) ao longo dos três eixos mais representativos obtidos na Análise de Componentes Principais (PCA).

Variáveis	Contribuição de cada variável			Autovetores		
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo3	Eixo 1	Eixo 2	Eixo3
SS	0,16	0,03	0,02	0,40	0,17	-0,16
Sli	0,13	0,11	0,00	0,36	0,32	0,06
Sls	0,15	0,01	0,01	0,39	0,11	0,08
EGT	0,14	0,00	0,02	0,37	-0,04	-0,15
AC	0,07	0,16	0,01	0,26	-0,40	-0,10
CC	0,12	0,07	0,03	0,35	0,26	0,18
SC	0,13	0,00	0,02	0,36	0,06	0,14
Vab	0,03	0,26	0,06	0,16	-0,51	0,24
ALS	0,01	0,02	0,78	-0,10	0,15	0,88
ALL	0,04	0,03	0,00	-0,21	0,19	0,02
VC	0,03	0,30	0,04	0,16	-0,55	0,21

Tabela 12. Contribuição de cada indivíduo ao longo dos três eixos mais representativos, sua posição no gráfico e o rank dos membros das colônias de pré-emergência utilizadas na Análise de Componentes Principais (PCA).

Colônia	Posição no Gráfico	Rank	Contribuição de cada caso		
			Eixo I	Eixo 2	Eixo 3
18A	1	1 ^a (Am)	15,21	16,28	7,52
	2	2 ^a (Vre)	10,74	5,90	4,12
	3	3 ^a (B)	6,62	1,31	3,18
	4	4 ^a (Ae)	9,18	1,55	0,53
	5	5 ^a (RN)	5,36	0,01	5,94
47	6	Am (1 ^a)	5,15	25,53	0,13
	7	Vre (2 ^a)	0,03	43,52	6,98
	8	RN	4,21	0,03	4,56
48	9	Vrm (1 ^a)	19,28	1,14	0,00
	10	Am (2 ^a)	8,11	1,16	10,13
	11	Ae (3 ^a)	3,72	3,09	45,50
	12	R (F)	6,68	0,48	5,28
	13	RN	5,71	0,01	6,11

relevância para a análise (responsáveis por 79,94% da variação). Na tabela 11, pode-se observar que as variáveis que tiveram maior importância para o eixo 1 foram s.s., s.l., s.l.s., e.g.t., c.c. e s.c. Cruzando esses dados com os da tabela 12, é possível perceber que os indivíduos mais dominantes (1, 2, 9 e 10) apresentaram os valores mais representativos em relação ao eixo 1, mostrando que os comportamentos realizados

mais freqüentemente por eles foram os relacionados à obtenção de alimento e à manutenção do status de dominância. Por essa razão, tais indivíduos ficaram mais proximamente agrupados, como mostra a figura 5.

Os indivíduos 6 e 7 (fêmeas que ocuparam a primeira e a segunda posição na hierarquia da colônia 47, respectivamente) foram fortemente influenciados por comportamentos relacionados à dominância, como v.ab. e v.c., ambos mais representativos no eixo 2 (tabela 11). O fato que explica tais comportamentos típicos de dominantes estarem relacionados ao eixo 2 é a não ocorrência (v.ab.) ou a baixa freqüência (v.c.) desses atos nas colônias 18A e 48 (tabelas 5, 7 e 9), o que justifica o posicionamento dos indivíduos 6 e 7 no gráfico. Ainda assim, é notável uma boa separação entre as fêmeas dominantes e as demais.

Comparando-se os resultados da PCA com a distribuição das freqüências das categorias comportamentais previamente discutidas para as colônias na fase de pré-emergência, fica claro que nessa fase a divisão de trabalho nas colônias está muito bem definida, em decorrência de uma hierarquia bem estabelecida desde o início do ciclo colonial, como discutido no capítulo 1.

3.2. Divisão reprodutiva de trabalho em colônias estudadas durante a fase de pós-emergência:

3.2.1. Colônias estudadas na subfase pré-macho:

Na colônia 23, a fase de pós-emergência (subfase pré-macho) foi um período de intensa disputa entre os indivíduos nas posições mais altas do rank, já que as fêmeas substitutas apresentaram comportamento mais agressivo e solicitaram alimento das forrageadoras mais freqüentemente do que a fêmea substituída (figuras 6a, 6b, e 6c e tabelas 13a, 13b e 13c).

É interessante notar que, tanto durante o período em que Vre dominou a colônia 23 como aqueles em que Ae e Ae/R foram dominantes, a fêmea que ocupava a segunda posição no rank interagiu mais com as forrageadoras do que aquela que ocupava a primeira posição, indicando que as fêmeas substitutas receberam maior quantidade de alimento do que as fêmeas dominantes, até o momento da substituição. Isso é

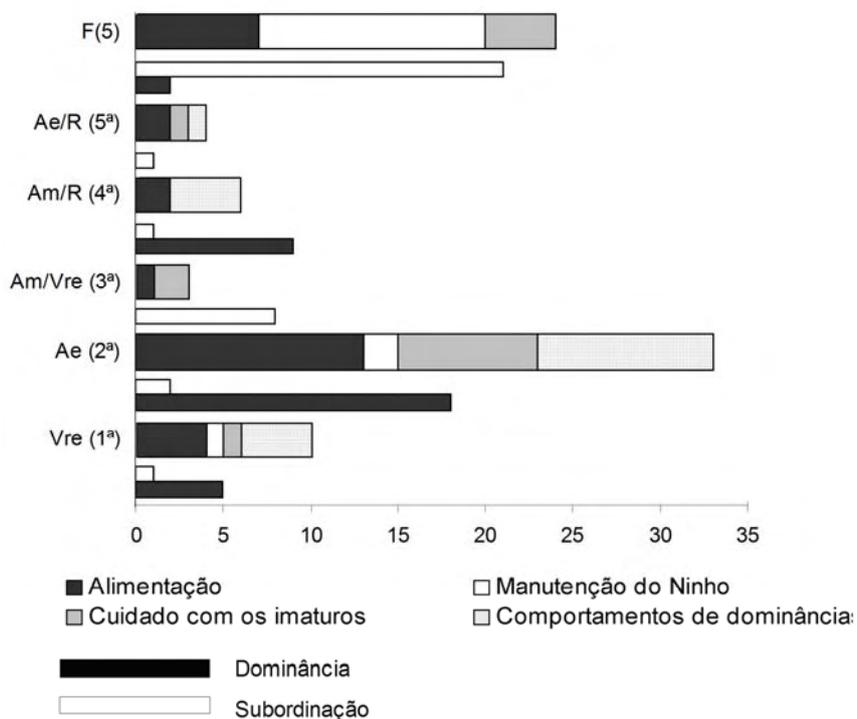


Figura 6a. Frequência das categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho na colônia 23 exibidas por cada indivíduo durante a fase de pós-emergência, antes da substituição da fêmea dominante (Vre). (F(5) = número de forrageadoras).

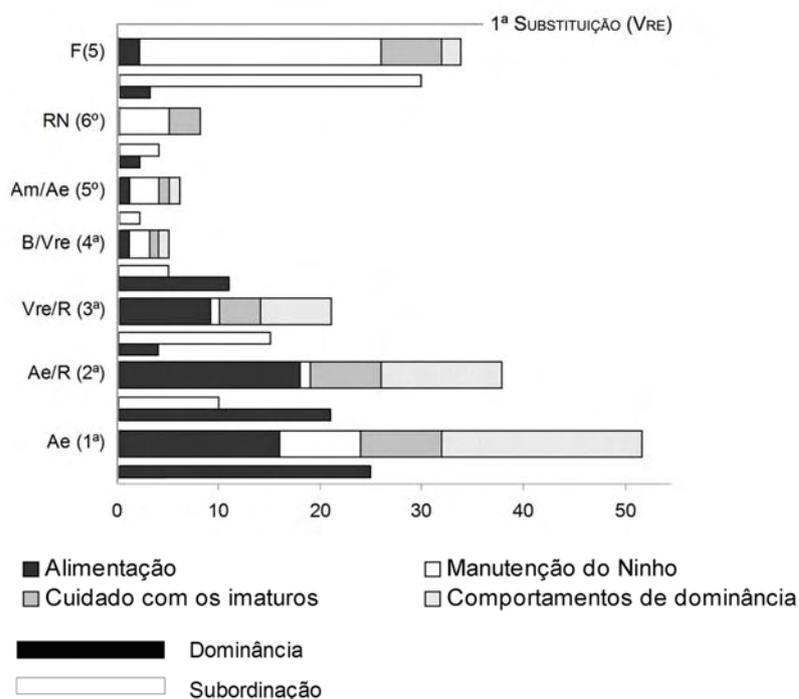


Figura 6b. Frequência das categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho na colônia 23 exibidas durante a fase de pós-emergência, após a substituição da fêmea dominante (Vre) e antes da substituição de sua sucessora (Ae). (F(5) = número de forrageadoras).

Tabela 13b. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 23, após a substituição da primeira dominante (Vre), no período de 26/01/05 a 09/02/05. Os indivíduos estão ordenados de acordo com a hierarquia, começando com a fêmea dominante.

Indivíduos	Comportamentos													
	e.g.t.	p.	v.ab.	a.	s.ls.	s.s.	s.l.	a.l.s.	a.l.l.	c.c.	s.c.	s.	t.e.c.	v.c.
Ae	7	1	-	-	10	1	5	-	1	6	12	2	-	7
Ae/R	6	-	3	1	7	2	9	-	-	4	5	3	-	1
B/Vre	4	-	-	-	3	2	4	1	-	2	4	1	-	-
Vre/R	1	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	1
Am/Ae	1	-	-	-	-	-	1	1	1	-	1	-	-	1
B	2	1	-	-	-	-	-	1	3	-	-	-	-	1
Ae/Vre	1	-	1	-	-	-	2	-	-	1	1	-	-	1
R (F)	-	-	-	-	-	-	-	1	4	-	-	-	-	2
Sm (F)	1	1	-	-	-	-	-	2	4	-	-	-	1	5
Am/R	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabela 13c. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 23 após a substituição da primeira dominante (Ae), no período de 10/02/05 a 12/02/05. Os indivíduos estão ordenados de acordo com a posição na hierarquia, começando com a fêmea dominante.

Indivíduos	Comportamentos												
	e.g.t.	v.ab.	s.	s.ls.	s.s.	s.l.	a.l.s.	a.l.l.	c.c.	s.c.	v.c.	l.t.	
Ae/R	7	-	-	3	-	1	-	-	1	2	3	-	
B/Vre	3	1	-	4	1	3	1	-	1	2	2	-	
Vre/R	7	-	-	2	1	1	1	-	2	4	1	2	
Am/Ae	4	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1	-	
Vrm	-	-	1	-	2	-	-	-	-	1	-	-	
R (F)	1	-	-	-	-	-	1	2	1	-	1	-	
B/Ae (F)	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	
R (F)	-	-	-	-	-	-	4	4	-	-	-	-	

claramente observado através das figuras 6a e 6b, onde os comportamentos envolvidos nas categorias comportamentos de dominância e alimentação foram realizados muito mais frequentemente pelas fêmeas que ocupavam o segundo lugar no rank (Ae e Ae/R) e que mais tarde viriam a substituir as respectivas dominantes (Vre e Ae). Na figura 6c o número de comportamentos da categoria comportamentos de dominância foi similar para as fêmeas que ocupavam a primeira e a segunda posição na hierarquia (Ae/R e B/Vre, respectivamente). No entanto, a quantidade de atos de B/Vre envolvendo a obtenção de alimento foi muito maior do que a de Ae/R, mostrando que a segunda

poderia potencialmente substituir a primeira ou fundar seu próprio ninho posteriormente.

Ao se comparar tais resultados com os das tabelas 13a, 13b e 13c, nota-se que as fêmeas que ocupavam a segunda posição solicitaram mais alimento das forrageadoras (s.s. e s.l.) e regurgitado larval (s.l.s.) do que aquelas que ocupavam a primeira, em especial alimentos sólidos, fonte de proteínas. No gênero *Polistes*, indivíduos dominantes recebem maior quantidade de alimento (presa e néctar) das forrageadoras do que os subordinados (WEST-EBERHARD, 1969). Em *Polistes dominulus*, a taxa média de agressão entre fundadoras e a probabilidade média de distribuição de alimento estão negativamente associadas (TIBBETTS & REEVE, 2000).

De fato, a mesma relação verificada em *P. dominulus* é observada na colônia 23, uma vez que, enquanto a dominante (Vre) subordinou 5 vezes os demais indivíduos da colônia, sendo 1 com envolvimento de contatos físicos (c.c.), Ae subordinou 12 vezes, 6 delas sem contato (s.c.) e 6 com contato (tabela 13a). Vre não solicitou qualquer tipo de alimento das forrageadoras, e apenas quatro vezes alimentou-se do regurgitado larval. Ae solicitou alimento das forrageadoras 6 vezes, sendo cinco de alimento sólido (presa), e das larvas 8 vezes, o dobro de Vre. Na tabela 13b, Ae solicitou alimento 6 vezes das forrageadoras, sendo 1 vez alimento sólido, e das larvas 10 vezes, ao passo que Ae/R solicitou alimento das forrageadoras 11 vezes (2 alimento sólido) e das larvas 7 vezes. Ae dominou 18 vezes, sendo 6 interações com contato e Ae/R dominou 9 vezes, sendo 4 com contato. Embora Ae/R tenha atingido menor frequência para a solicitação de larvas e para as interações agonísticas do que Ae, tais valores são muito próximos daqueles obtidos para a dominante. Além disso, Ae/R emergiu durante as observações, e tais comportamentos de dominância só foram exibidos após a sua maturação fisiológica, quando Ae já era a dominante. O tempo de realização desses comportamentos por Ae/R foi, portanto, menor do que o tempo de Ae. Por fim, na tabela 13c, B/Vre já começa a dar indícios de uma disputa pela dominância com Ae/R, solicitando alimento das forrageadoras 4 vezes (3 alimento sólido) e das larvas 4 vezes, contra Ae/R que solicitou das forrageadoras apenas 1 vez (alimento líquido) e das larvas 3 vezes. Através dos dados de desenvolvimento ovariano (ver capítulo 3), constatou-se que Ae/R, indivíduo dominante quando a colônia foi coletada, e B/Vre, que no mesmo período ocupava a segunda posição, possuíam ovários desenvolvidos, com ovos maduros e

estavam inseminadas. Como nas colônias anteriormente discutidas, é possível observar uma relação direta entre a quantidade e o tipo de alimento ingerido e o desenvolvimento ovariano, e como esses fatores conseqüentemente determinam o status de dominância e o papel dos indivíduos na colônia. Em colônias de *P. dominulus* que perderam a fêmea dominante, várias subordinadas foram capazes de desenvolver seus ovários (DAPPORTO *et al.*, 2005).

Ainda através tabelas 13a, 13b e 13c e das figuras 6a, 6b e 6c é possível notar uma distribuição diferencial de tarefas entre os indivíduos da colônia 23 de acordo com a sua posição na hierarquia. Os comportamentos relacionados ao cuidado com os imaturos (a.l.l. e a.l.s.) foram executados mais freqüentemente pelas forrageadoras, enquanto os indivíduos dominantes realizaram o comportamento de verificar o conteúdo das células (v.c.) um maior número de vezes. Depois de solicitar alimento das forrageadoras, as dominantes podem dividi-lo com as larvas, mas esse comportamento ocorreu pouco. A categoria de comportamentos de cuidado com os imaturos apresentou o mesmo tipo de distribuição nas três fases da colônia 23 (figuras 6a, 6b, e 6c) e em todas as colônias anteriormente discutidas, o que mostra o cuidado das fêmeas mais dominantes em evitar que outros indivíduos canibalizem seus ovos e os substitua por outros, e das forrageadoras a fim de verificar as necessidades dos imaturos da colônia (células que necessitam ter a parede aumentada e larvas que ainda não foram alimentadas, por exemplo).

Já alguns comportamentos que envolvem a manutenção do ninho, como esfregar o gáster atrás do favo (e.g.t.), foram realizados mais freqüentemente pelos indivíduos que ocupam posições mais elevadas na hierarquia, que são aqueles que viriam a substituir as fêmeas dominantes mais tarde, uma vez que passam mais tempo no ninho do que aqueles que saem para forragear. Especialmente entre os indivíduos que ocupam as primeiras posições, parece haver uma forte tendência para a execução desse comportamento (tabela 13a Vre 1 vez Ae 8 vezes, tabela 13b Ae 7 vezes e Ae/R 6 vezes e tabela 13c Ae/R 7 vezes, B/Vre 3 vezes, Vre/R 7 vezes e Am/Ae 4 vezes), indicando a possibilidade, embora não possa ser confirmada até o momento, de que o indivíduo deixe no ninho alguma espécie de odor que o identificaria como dominante, como foi discutido anteriormente. Esse padrão de divisão de trabalho apresentado por *M. montei* é o mesmo de muitas espécies de *Polistes* cuja fundação das colônias é principalmente

por pleometrose, nas quais os indivíduos mais dominantes se especializam em espalhar substâncias no pedicelo e na inspeção de células (KASUYA, 1983a; STRASSMANN & MEYER, 1983; REEVE & GAMBOA, 1987; HUGHES & STRASSMANN, 1988b).

Finalmente, outros comportamentos referentes à categoria de dominância que merecem destaque são o ato de bater o abdômen seguidas vezes contra o ninho, provocando uma espécie de “vibração” (v. ab.), e o ato de sobrevoar as proximidades da colônia, seguido de pouso repentino no favo (s.). Ambos os comportamentos foram executados pelas fêmeas mais dominantes com o intuito de ameaçar indivíduos que estavam escondidos atrás do favo ou simplesmente se encontravam em repouso no ninho, sem realizar nenhuma tarefa. Na maioria das vezes, os indivíduos ameaçados iniciaram alguma tarefa na colônia ou saíram para forragear após o ataque, indicando que tais comportamentos podem ser um sinal emitido pela dominante para exibir o controle social sobre os demais indivíduos da colônia. Esses resultados diferiram daqueles encontrados em *P. instabilis* e *P. dominulus*, nas quais a atividade colonial foi iniciada pelo comportamento das forrageadoras, sendo que as dominantes não incentivaram períodos de atividade a uma frequência maior do que o valor médio encontrado para as forrageadoras (JHA *et al.*, 2006). No caso de *M. montei*, as fêmeas mais dominantes parecem ser as responsáveis pelo estímulo à realização das atividades coloniais.

As tabelas 14a, 14b e 14c referem-se à idade relativa dos indivíduos da colônia 23 nas datas em que ocorreu substituição de fêmeas dominantes. Como a coleta de dados para esta colônia teve início já na fase de pós-emergência, as idades relativas dos indivíduos já presentes no ninho não correspondem à sua idade real, que deve provavelmente ser muito maior que a estimada. Ainda assim, é possível ter uma idéia da relação da idade com a posição ocupada na hierarquia. Os indivíduos nos quais a idade é precedida pelo sinal (+) são aqueles que já se encontravam na colônia no início das observações, indicando que a sua idade real é maior do que a idade relativa estimada. Para alguns indivíduos (B/Ae e B/Am) não foi possível estimar a idade porque estes se associaram à colônia durante a coleta de dados, tornando impossível inferir qualquer valor. Através das tabelas é possível perceber que os indivíduos mais jovens ocuparam posições mais elevadas na hierarquia enquanto os mais velhos foram gradativamente perdendo suas posições. No gênero *Polistes* (PARDI, 1948; YOSHIKAWA, 1956;

Tabela 14a. Idade relativa (em dias) obtida para os indivíduos da colônia 23 até o dia da substituição da primeira dominante (Vre), de 21/01/05 a 25/01/05, ordenados de acordo com a sua posição na hierarquia.

Indivíduo	Idade Relativa
Vre	+5
Ae	+5
Am/Vre	+2
Am/R	5
Ae/R	5
B (F)	+5
Am/Ae (F)	+5
R (F)	+5

Tabela 14b. Idade relativa (em dias) obtida para os indivíduos da colônia 23 até o dia da substituição da primeira dominante (Ae), de 26/01/05 a 09/02/05, ordenados de acordo com a sua posição na hierarquia.

Indivíduo	Idade Relativa
Ae	+20
Ae/R	20
Vre/R	16
B/Vre	11
Am/Ae	+20
Vrm (RN)	2
R (F)	+20
B/Am (F)	-
B/Ae (F)	-
Ae/Vre (F)	8

Tabela 14c. Idade relativa (em dias) obtida para os indivíduos da colônia 23 até o dia da substituição de Ae por Ae/R, de 10/02/05 a 12/02/05, ordenados de acordo com a sua posição na hierarquia.

Indivíduo	Idade Relativa
Ae/R	23
B/Vre	14
Vre/R	19
Am/Ae	+23
B/Ae	-
Vrm (RN)	5
R (F)	+23
B/Am (F)	-

KLAHN, 1981; STRASSMANN & MEYER, 1983; GIANNOTTI & MACHADO, 1997) e em *Mischocyttarus cassununga* (MURAKAMI & SHIMA, 2006; MURAKAMI, 2007), ao contrário do que ocorreu na colônia 23, são as fêmeas mais velhas que tendem a ocupar posições superiores no rank. Ae já estava na colônia no início das observações e por isso não foi possível saber se era mais jovem ou mais velha que Vre quando a substituiu (14a), mas Ae/R, que emergiu no primeiro dia da coleta de dados, era certamente mais jovem que Ae e muitos outros indivíduos que vieram a ocupar posições inferiores na hierarquia (14b). Vre/R, que emergiu posteriormente, passou a ocupar a terceira posição, sendo mais tarde substituída por B/Vre, um indivíduo mais jovem. R foi uma forrageadora típica durante todo o período de observações.

Provavelmente as fêmeas mais velhas começam a realizar atividades fora do ninho para atender à demanda da colônia com maior número de indivíduos, até porque as fêmeas recém-emergidas não participam da execução de tarefas extra-coloniais, como discutido no capítulo 1, permanecendo escondidas atrás do favo e recebendo alimento sem sofrer agressões. Isso permite que seus ovários possam se desenvolver, como o que aconteceu com Ae/R e Vre/R (ver capítulo 3), criando condições para que ocupem posições mais elevadas no rank. Esses resultados são discutidos mais detalhadamente comparados aos resultados da colônia 15. Além disso, os dados de interações agonísticas indicam que as substituições não ocorreram devido à disputa pela dominância através de confronto direto, uma vez que as fêmeas dominantes substituídas foram agredidas poucas ou mesmo nenhuma vez (figuras 6a e 6b), ocorrendo da mesma forma que o observado para *Polistes lanio*. Nessa espécie, as substituições de dominantes ocorreram após o desaparecimento das mesmas, e nenhum comportamento agressivo das substitutas ocorreu na tentativa de expulsá-las, justificando o sumiço (GIANNOTTI & MACHADO, 1997).

O número de imaturos manteve-se relativamente estável durante o período de observações, ocorrendo canibalismo 10 vezes, sendo 9 de ovos e 1 de larva (tabela 15). Desse total, somente 1 ovo e uma larva foram canibalizados antes da substituição da primeira dominante (Vre). Após o desaparecimento de Vre, Ae assume a primeira posição no rank e antes de ser também substituída ocorrem 6 oofagias. As duas oofagias restantes ocorrem depois de Ae ser substituída por Ae/R. Este resultado se deve em

Tabela 15. Número de adultos, imaturos e ocorrência de oofagia, larvifagia e pupofagia observados durante o período de estudo nas colônias 23 e 15 durante a fase de pós-emergência (subfase pré-macho).

	Adultos		Imaturos		Oofagia	Larvifagia	Pupofagia
	I.	F.	I.	F.			
Colônia 23	7	10 (2 machos)	10 ovos 13 larvas 6 pupas	15 ovos 6 larvas 7 pupas	9 (1, 6 e 2)	1 (antes)	-
Colônia 15	4	6	6 ovos 9 larvas 3 pupas	21 ovos 13 larvas 5 pupas	3	4	-

Adultos I. – número de adultos presentes no início das observações.

Adultos F. – número de adultos presentes no final das observações.

Imaturos I. - número de imaturos presentes no início das observações.

Imaturos F. - número de imaturos presentes no final das observações.

parte por uma disputa indireta entre as fêmeas pelo domínio da colônia após o desaparecimento de Vre e em parte pela fase em que Ae dominou ter sido o período com maior número de observações. Ainda assim, ao calcular as médias da ocorrência de canibalismo por dia para os três períodos (dominância de Vre, dominância de Ae e dominância de Ae/R, respectivamente), verifica-se que o primeiro período apresentou uma média de 0,33 canibalismos por dia, o segundo 0,6 e o terceiro 0,66, indicando forte influência da disputa pela dominância sobre o canibalismo dos imaturos.

Os dados de canibalismo, aliados à baixa agressividade observada entre as fêmeas substitutas e substituídas e ao desaparecimento destas últimas, sugere que a disputa pela dominância em *M. montei* se dá maneira indireta, como observado anteriormente em outras colônias da mesma espécie (OLIVEIRA, 2003). Na competição indireta, o indivíduo substituído é mais agressivo em relação aos indivíduos subordinados e se alimenta em maior quantidade e com maior frequência de fontes protéticas do que o indivíduo substituído. A disputa se daria então através do canibalismo diferencial dos imaturos, uma forma extremamente adaptativa de evitar o gasto energético e possíveis injúrias decorrentes das interações agonísticas, ao mesmo tempo se nutrindo com uma fonte de proteína, e da quantidade e o tipo de alimento consumido, propiciando condições à substituta de exercer o papel de dominância da substituída. A fêmea

“perdedora” então simplesmente deixaria o ninho, na tentativa de aumentar seu status reprodutivo ao fundar uma nova colônia ou se associar e usurpar ninhos com indivíduos de menor capacidade reprodutiva, embora não se saiba o que ocorre de fato com as fêmeas que desaparecem da colônia. West-Eberhard (1986) registrou uma distinção entre associações de fundadoras com interações predominantemente de inibição da postura de ovos através de confronto direto (*P. canadensis* e *P. erythrocephalus*) e associações com interações predominantemente através de confronto indireto (oofagia diferencial, como em *P. dominulus*, *P. metricus* e *P. fuscatus*). *M. montei* parece estar numa posição intermediária entre esses dois grupos, uma vez que apresenta um número razoável de interações de agressividade entre os indivíduos, mas tem grande participação de mecanismos indiretos, como a oofagia diferencial, na regulação da dinâmica hierárquica.

Na colônia 15, ao contrário do que ocorreu na colônia 23, a fêmea dominante (R) manteve sua posição na hierarquia até o final das observações. A dominância de R é evidenciada através dos comportamentos exibidos por ela em relação aos demais indivíduos da colônia. Pela figura 7 e pela tabela 16 é possível verificar que R executou comportamentos relacionados às quatro principais categorias comportamentais mais frequentemente do que as outras fêmeas, em especial as envolvidas na obtenção de alimento, na dominância e na manutenção do ninho.

Considerando os comportamentos relacionados à alimentação, R solicitou alimento sólido (s.s. 8 vezes), alimento líquido (s.l. 20 vezes) e regurgitado larval (s.ls. 27 vezes) a uma frequência muito maior do que as outras fêmeas. Esse tipo de comportamento contribui para a manutenção da hierarquia, já que a fêmea dominante melhor nutrida consegue manter o seu desenvolvimento ovariano enquanto as demais podem ter seus ovários atrofiados devido à baixa quantidade de alimento ingerido aliada a um maior gasto energético, como uma forma de castração nutricional (WILSON, 1971; HUNT, 1991). A solicitação de regurgitado larval também é considerada uma forma de castração nutricional de indivíduos que se encontram ainda em estágio imaturo. A larva daria origem a um adulto com os ovários já atrofiados (HUNT, 1991).

Na colônia 15, os indivíduos que ocupavam as 4 primeiras posições na hierarquia, que foram os que passavam a maior parte do tempo na colônia e se alimentaram mais, apresentaram ovários com desenvolvimento similar e estavam

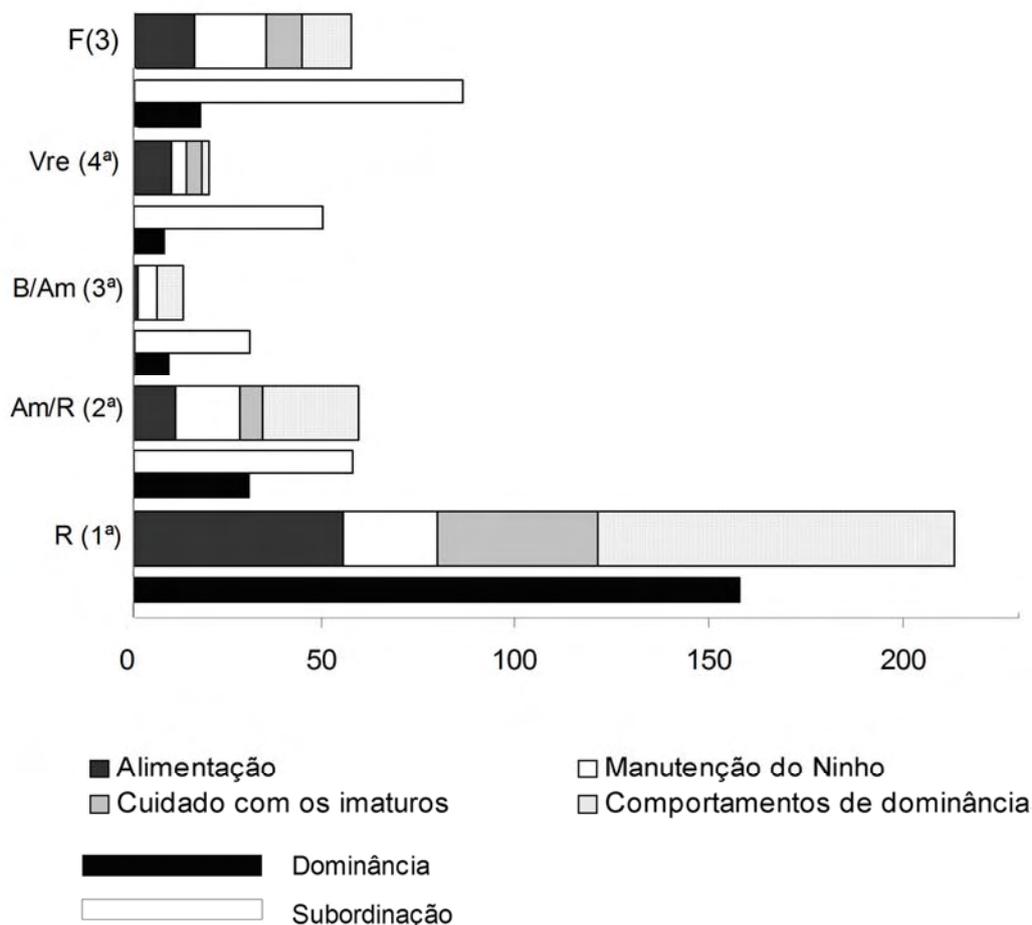


Figura 7. Frequência das categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho na colônia 15 de *Mischocyttarus (M.) montei* exibidas por cada indivíduo durante a fase de pós-emergência (subfase pré-macho).

Tabela 16. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 15, de 22/01/05 a 27/02/05, durante a fase de pós-emergência (subfase pré-macho) . Os indivíduos estão ordenados de acordo com sua posição na hierarquia.

Indivíduos	Comportamentos															
	s.l.	e.g.t.	a.c.	v.ab.	s.ls.	s.s.	a.l.s.	a.l.l.	c.c.	v.c.	s.c.	s.	lt.	i.c.	b.o.	t.e.c.
R	20	35	4	1	27	8	5	6	59	9	83	1	1	1	1	-
R/Am	4	6	-	-	6	1	3	9	12	2	23	-	-	-	-	-
B/Am	-	-	-	-	1	-	-	5	3	-	7	-	-	-	-	-
Vre	5	4	-	-	3	2	1	-	2	2	-	-	-	-	-	-
Ae (F)	2	1	-	-	3	-	-	1	3	2	1	-	-	-	-	1
B (F)	3	4	-	-	5	-	-	2	1	1	1	-	-	-	-	-
Sm (F)	-	3	1	-	1	-	1	8	3	4	4	-	-	-	-	1

inseminadas, como verificado nas colônias anteriormente discutidas (ver capítulo 3). Itô (1984b) observou que cerca de 80% das colônias de *M. angulatus* e metade das de *M. basimacula* foram fundadas por várias fêmeas com ovos maduros. Isso significa que apesar de terem ingerido menor quantidade de alimento do que a dominante, as demais fêmeas da colônia 15 com características dominantes (Am/R, B/Am e Vre) atingiram, provavelmente num período anterior ao da coleta de dados comportamentais, um nível nutricional suficiente para o desenvolvimento de seus ovários e a sua manutenção. Segundo Markiewicz & O'Donnell (2001), o desenvolvimento ovariano está positivamente relacionado com altos níveis de armazenamento de nutrientes, que por sua vez estão positivamente relacionados com a capacidade de obter alimento com o mínimo gasto energético em *Mischocyttarus mastigophorus*. Resultado semelhante ocorreu em uma colônia de *M. drewseni* (Noda, com. pessoal).

Ter várias fêmeas inseminadas e com desenvolvimento ovariano semelhante na mesma colônia muito provavelmente explica o grande número de comportamentos relacionados à dominância realizados por R, na tentativa de impedir a reprodução das demais e manter sua posição na hierarquia. Esta fêmea dominou em 59 interações do tipo c.c. e em 83 do tipo s.c., além de realizar outros comportamentos dessa categoria pelo menos uma vez (v.ab., s., b.o. e l.t.). A variação na frequência e na intensidade de agressões dentro da colônia parece estar aliada à distribuição de reprodução direta entre a dominante e as fundadoras subordinadas. Em espécies que apresentam agressões moderadas ou frequentes, a fundadora dominante parece ter quase um monopólio da reprodução direta (de 67 a 92% do total de indivíduos reprodutores produzidos em *P. metricus*), além de corrigir a postura de ovos de outros indivíduos através de oofagia diferencial, como observado em *P. annularis*, *P. fuscatus*, e *P. exclamans* (METCALF & WHITT, 1977a; STRASSMANN, 1981a; NOONAM, 1981; HUGHES & STRASSMANN, 1988^a; DOWNING, 1991). Na colônia 15, com exceção das interações agonísticas (c.c. e s.c.) os demais comportamentos que demonstram dominância foram realizados exclusivamente por R, evidenciando ainda mais seu status superior na hierarquia.

Como já mencionado, R foi responsável pela execução de um número muito maior de comportamentos envolvidos na manutenção do ninho que as demais. Esse fato se deve à grande frequência com que R realizou o comportamento de esfregar o gáster

atrás do favo (e.g.t. 35 vezes) que, como discutido para as colônias anteriores, pode estar relacionado à secreção de uma substância que sinalize o status de dominância do primeiro indivíduo do rank, embora isto não tenha sido comprovado até o momento. A segunda fêmea do rank (Am/R) realizou este comportamento apenas 6 vezes e as demais mal chegaram a 4 vezes, apontando ainda mais para a possibilidade de que este seja um comportamento típico de indivíduos dominantes. Da mesma forma, o ato de trazer polpa para aumentar as paredes de células previamente construídas (a.c.) foi realizado predominantemente por R (4 vezes) e 1 vez por SM, diferindo do padrão existente para este grupo, onde a dominante só coletaria polpa para construir a base de uma nova célula e as subordinadas seriam responsáveis pelo aumento das paredes de células já iniciadas. O'Donnell (1998) observou o mesmo padrão de comportamento para *Mischocyttarus mastigophorus*, no qual a coleta de alimento era realizada pelas forrageadoras enquanto a coleta de polpa era quase exclusivamente realizada pelas dominantes. À primeira vista, pode-se pressupor que, ao sair para a coleta de polpa, a fêmea dominante estaria deixando o ninho mais propenso ao ataque de predadores e ao canibalismo de imaturos da sua prole por outros indivíduos da colônia. No entanto, os indivíduos que permaneceram no ninho enquanto a dominante realizava a coleta ou haviam emergido há pouco tempo, não oferecendo qualquer ameaça à sua posição, ou foram dominados por R antes e logo após a coleta, reforçando seu status de dominante. Esse comportamento ocorreu regularmente ao longo de toda a coleta de dados (dias 27/01, 10/02, 20/02 e 27/02) e não somente no final das observações, descartando a hipótese de que R estaria aos poucos perdendo a dominância e exercendo atividades típicas de forrageadora. A execução dessa tarefa pela dominante, ocorrência pouco comum nesse gênero de vespas, pode ser então mais uma forma de evitar que sua prole seja canibalizada, permitindo que acompanhe o desenvolvimento das larvas.

Com os ovos esse controle é ainda maior, uma vez que são os indivíduos dominantes os responsáveis pela construção de novas células. Assim que termina a célula nova, a fêmea dominante coloca seu ovo, obtendo assim um maior controle sobre a reprodução dos demais indivíduos e o conteúdo das células. Este comportamento (i.c.) foi observado uma única vez nesta colônia, e foi realizado por R. De fato, assim que célula ficou pronta, R colocou seu ovo (b.o.) garantindo sua vantagem reprodutiva em relação às suas companheiras.

Com esse controle da fêmea dominante sobre o conteúdo do favo, já era de se esperar que ela fosse a principal responsável pela maior frequência de comportamentos envolvendo o cuidado com os imaturos (figura 7 e tabela 16), alimentando as larvas com material sólido (a.l.s.) 5 vezes e com material líquido (a.l.l.) 6 vezes, além de verificar o conteúdo das células (v.c.) 9 vezes. As fêmeas mais dominantes (em especial R), depois de receberem o alimento das forrageadoras, alimentavam-se e com o restante alimentavam as larvas juntamente com as forrageadoras. Esta provavelmente é mais uma estratégia da fêmea dominante para controlar o desenvolvimento da sua prole e evitar o canibalismo de imaturos e/ou postura de ovos por outros indivíduos.

Outro dado interessante da colônia 15 é a relação da distribuição das tarefas coloniais com a idade dos indivíduos. Através da comparação da tabela 17 com os dados apresentados pela figura 7 e pela tabela 16, fica claro que, à medida em que emergiam, novos indivíduos ocupavam posições de dominância em relação àqueles já presentes no ninho (exceto pelo segundo indivíduo do rank, Am/R, que já ocupava esta posição no início das observações e a manteve até a coleta da colônia). Ae e SM, que passavam mais tempo na colônia, após o nascimento de B começaram a realizar mais tarefas típicas de forrageadora. Posteriormente, o mesmo aconteceu com B, com a emergência de B/Am e Vre2, as quais mais tarde passaram a ocupar a terceira e a quarta posições na hierarquia, respectivamente. Isso mostra a flexibilidade dos indivíduos da colônia para a realização de tarefas, permitindo uma constante regulação social da colônia de acordo com suas necessidades, que variam ao longo do tempo. Em *R. marginata*, a distribuição dessas atividades entre os indivíduos tem relação direta com a idade dos mesmos (NAUG & GADAGKAR, 1998). Em *M. cerberus styx*, ao contrário, não há uma clara divisão de tarefas entre as forrageadoras levando em consideração a idade (GIANNOTTI, 1999).

Ainda comparando a figura 7 e as tabelas 16 e 17, os indivíduos Ae, Vre1 e B – indivíduos presentes há mais tempo no ninho – dominaram indivíduos de posição superior e apresentaram, às vezes, maior frequência de determinados comportamentos tipicamente dominantes (solicitação de alimento, por exemplo) do que alguns indivíduos de posto mais elevado na hierarquia, porém mais novos, como B/Am. Isso provavelmente ocorreu porque os indivíduos recém-emergidos estiveram menos tempo na colônia em relação aos que já estavam presentes desde o início das observações,

Tabela 17. Idade relativa (em dias) obtida para os indivíduos da colônia 15 de *M. montei* durante a fase de pós-emergência, ordenados de acordo com a sua posição na hierarquia.

Indivíduo	Idade Relativa
R	+38
Am/R	+38
B/Am	+9
Vre2	9
Ae (F)	37
B (F)	20
Vre1 (F)	+8

além de passarem os primeiros dias de vida na colônia sem exercer nenhuma tarefa, apenas recebendo alimento e praticamente sem sofrer nenhuma agressão. As fêmeas mais antigas, que ficavam mais tempo na colônia, passam então a realizar atividades de forrageio cada vez mais frequentemente para atender à demanda da colônia com um número maior de indivíduos, perdendo sua posição no rank para as mais jovens. Em *Parapolybia indica* as dominantes em potencial são frequentemente indivíduos jovens e agressivos que evitam forragear ou realizar qualquer outro trabalho (SUZUKI, 2003). Já em *Polistes lanio lanio* ocorre o contrário: as fêmeas mais jovens são as responsáveis pelas atividades de forrageio, enquanto as mais velhas tendem a realizar tarefas dentro da colônia (GIANNOTTI & MACHADO, 1994).

Quando comparada à colônia 23, que apresentou duas substituições, a produção de ovos, larvas e pupas da colônia 15 foi maior e a taxa de canibalismo, menor (tabela 15). Na colônia 23, o número de larvas encontradas no final das observações foi menor do que no início (de 13 para 6), e o número de ovos e pupas aumentou pouco (de 10 para 15 ovos e de 6 para 7 pupas). Já na colônia 15 a quantidade final de imaturos aumentou bastante em relação à quantidade inicial (de 6 para 21 ovos, de 9 para 13 larvas e de 3 para 5 pupas). O canibalismo de ovos foi menor na colônia 15 (3 ocorrências contra 9), ao passo que o de larvas foi maior (4 ocorrências contra apenas 1). Como discutido anteriormente para outras colônias, a disputa pela dominância leva a uma queda na produção de imaturos, fato observado também em colônias de *Belonogaster juncea juncea* (TINDO *et al.*, 2002), acompanhada de um aumento na taxa de canibalismo, como o que ocorreu na colônia 23. Essa taxa de canibalismo aumentada, em especial a de ovos, provavelmente é parte da estratégia de disputa pela

dominância, uma vez que indivíduos potencialmente dominantes são capazes de reconhecer e eliminar ovos que não sejam os produzidos por si mesmos. Na colônia 15, provavelmente por não ter havido uma disputa pela dominância, a taxa de canibalismo de ovos foi menor.

Ao se observar o gráfico gerado pela PCA para a colônia 15 (figura 8), fica evidente que a fêmea dominante (indivíduo 1 no gráfico) assumiu um posicionamento bastante diferenciado das demais. Para esta análise não foi incluída a colônia 23, uma vez que as freqüentes substituições, que acarretaram constantes mudanças na hierarquia, comprometeriam seus resultados. Foram obtidos 6 autovalores, sendo os três primeiros responsáveis por 98,13% da variação encontrada. Por essa razão, somente esses três eixos foram incluídos na análise. Através da tabela 18, percebe-se que a maioria das variáveis (s.l., e.g.t., c.p., v., s.l.s., s.s., a.l.s., c.c., v.c., s.c., s., l.t., i.c. e b.o.) foram responsáveis pela variação encontrada no eixo 1. Comparando estes dados com os da tabela 19, percebe-se que a fêmea dominante foi fortemente influenciada pelo eixo 1. Portanto, foi o indivíduo que mais realizou comportamentos referentes à obtenção de alimento, ao cuidado com os imaturos, à preservação do status de dominância e à manutenção do ninho, sendo que nesta última categoria os comportamentos mais freqüentes tinham relação com a sua posição de dominância (e.g.t., l.t., i.c. e b.o.).

As demais fêmeas ocuparam posições intermediárias entre os três eixos, sendo que os indivíduos 2 (R/Am), 5 (Ae) e 7 (SM) foram fortemente influenciados por tarefas como a.l.l. e t.e.c., que foram as variáveis mais representativas nos eixos 2 e 3. Essa proximidade de tais fêmeas no gráfico pode ser explicada pelo comportamento característico dos primeiros indivíduos do rank de tomar a fonte de alimento da forrageadora que chega, alimentar-se e com o restante alimentar os imaturos, juntamente com as forrageadoras, como pode ser constatado ao se analisar a tabela 16.

Sendo assim, ao se comparar os resultados obtidos para as colônias 23 e 15, percebe-se claramente que a disputa pela dominância é regulada através de um balanço entre a energia obtida pela alimentação e a energia gasta na execução de tarefas intra e extra-coloniais, sendo que os indivíduos que se alimentam mais, em especial de fontes de proteína, e permanecem mais tempo na colônia são os que têm maiores chances de substituir a fêmea dominante. Cabe então a esta fêmea tentar evitar a sua substituição,

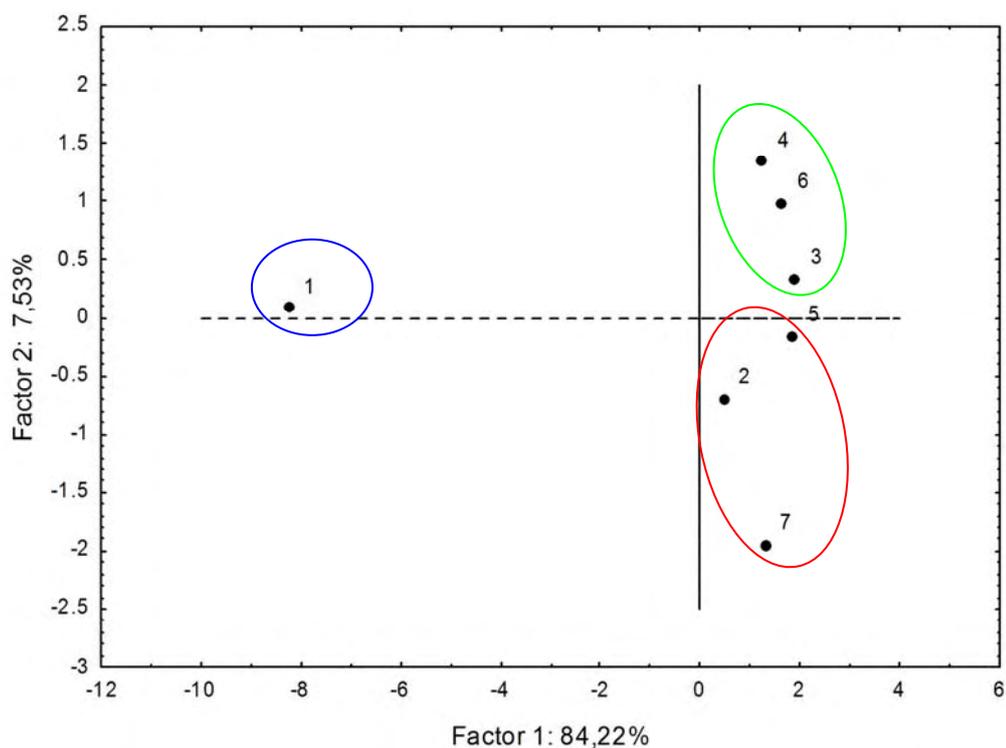


Figura 8. Distribuição dos indivíduos dominantes e subordinados da colônia 15, observada na fase de pós-emergência (subfase pré-macho), nos eixos da análise de componentes principais (PCA), de acordo com as frequências dos comportamentos relacionados à divisão de trabalho.

Tabela 18. Contribuição de cada variável (e seus respectivos autovetores) ao longo dos três eixos mais representativos obtidos na Análise de Componentes Principais (PCA) para a colônia 15, na fase de pós-emergência (subfase pré-macho) .

Variáveis	Contribuição de cada variável			Autovetores		
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Sli	0,07	0,03	0,00	-0,26	0,17	-0,02
EGT	0,07	0,00	0,00	-0,27	0,03	0,00
P	0,07	0,02	0,02	-0,26	-0,14	-0,14
V	0,07	0,00	0,01	-0,27	0,04	-0,09
SLs	0,07	0,01	0,00	-0,27	0,08	0,00
SS	0,07	0,02	0,00	-0,27	0,13	-0,01
ALS	0,06	0,02	0,09	-0,24	-0,16	0,30
ALL	0,01	0,48	0,33	-0,07	-0,70	0,57
CC	0,07	0,00	0,00	-0,27	-0,03	0,03
VC	0,06	0,05	0,04	-0,25	-0,23	-0,20
SC	0,07	0,00	0,02	-0,27	-0,06	0,13
SN	0,07	0,00	0,01	-0,27	0,04	-0,09
Lbt	0,07	0,00	0,01	-0,27	0,04	-0,09
NC	0,07	0,00	0,01	-0,27	0,04	-0,09
BO	0,07	0,00	0,01	-0,27	0,04	-0,09
TEC	0,01	0,35	0,47	0,08	-0,59	-0,68

Tabela 19. Contribuição de cada indivíduo ao longo dos três eixos mais representativos, sua posição no gráfico e o rank dos membros da colônia 15 (subfase pré-macho) na Análise de Componentes Principais (PCA).

Colônia	Posição no Gráfico	Rank	Contribuição de cada caso		
			Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Colônia 15	1	R(1 ^a)	84,23	0,13	0,64
	2	R/Am (2 ^a)	0,25	6,59	47,81
	3	B/Am (3 ^a)	4,30	1,62	7,13
	4	Vre (4 ^a)	1,86	25,37	0,62
	5	Ae (F) (5 ^a)	4,17	0,33	39,99
	6	B (F) (6 ^a)	3,17	13,68	0,07
	7	Sm (F)	2,02	52,27	3,75

interagindo mais agressivamente com fêmeas potencialmente dominantes e se utilizando de formas indiretas de competição, como a castração nutricional de indivíduos em posições inferiores na hierarquia, e a oofagia diferencial, ao mesmo tempo evitando a reprodução dos demais e nutrindo-se ao ingerir a prole alheia. Essas hipóteses serão ainda melhor exploradas quando comparadas aos dados de morfofisiologia (capítulo 3).

3.2.2. Colônias estudadas na subfase pós-macho:

A figura 9 e a tabela 20 mostram as freqüências dos diferentes comportamentos relacionados à divisão reprodutiva de trabalho exibidos pelos indivíduos da colônia 11 durante a pós-emergência, na subfase de pós-macho. Embora com pouco tempo de observação devido ao abandono da colônia pelos indivíduos, exceto pela fêmea dominante (Vre), é possível notar que o padrão de freqüência das categorias comportamentais em relação à posição hierárquica observado nas fases anteriores aparentemente se mantém, o que será discutido mais adiante. A fêmea que ocupa a primeira posição no rank (Vre) foi o indivíduo que exibiu as maiores freqüências de todas as categorias comportamentais relacionadas à divisão de trabalho, tendo se alimentado, cuidado dos imaturos, realizado tarefas de manutenção do ninho e principalmente interagido agressivamente com os demais indivíduos da colônia. Nas vespas eussociais primitivas, o repertório comportamental da dominante varia consideravelmente de espécie para espécie. Em um extremo está a dominante de *R. marginata*, que não faz quase nada a não ser botar ovos, e em muitas colônias raramente

realiza interações de dominância com suas subordinadas (PREMNATH *et al.*, 1996). A dominante de *R. cyathiformis*, por outro lado, é frequentemente o indivíduo mais ativo e agressivo da colônia (KARDILE & GADAGKAR, 2003). Ainda mais ativas são as dominantes de *M. drewseni*, que maceram as cápsulas de seda de células vagas e as preparam para receber ovos; iniciam novas células; aumentam as paredes das células; solicitam comida, material para a construção do ninho e néctar das forrageadoras, distribuem alimento para as larvas e os adultos e podem mesmo deixar o ninho para forragear (JEANNE, 1972). Na colônia 11, o comportamento da fêmea dominante parece apresentar uma semelhança maior com o de *M. drewseni*.

É interessante observar que, dentre os comportamentos normalmente envolvidos na obtenção de alimento, somente o de solicitar regurgitado larval foi exibido por todos os indivíduos da colônia. Isso se deve ao fato de que nessa fase, os indivíduos mais subordinados não estavam mais realizando atividades de forrageio de presa e néctar, já sinalizando uma perda, comum no final do ciclo colonial, das características tipicamente de fêmeas subordinadas. Ainda assim, Vre foi o indivíduo que solicitou regurgitado larval (s.l.) com maior frequência, seguido da segunda fêmeado rank (Am) e da quarta (Vm), as quais o fizeram apenas uma vez.

De todas as categorias comportamentais realizadas por Vre, sem dúvida a que trata dos comportamentos de dominância é a mais marcante, e talvez ela seja em parte a explicação para o abandono da colônia pelos demais indivíduos. Como discutido no capítulo 1, este abandono em massa foi precedido por altas frequências de comportamento agonístico executados por Vre em relação aos outros membros da colônia, em especial Am (figura 9), que ocupava a posição imediatamente inferior a ela. De fato, ao se observar os dados dessa categoria de comportamentos na tabela 20, nota-se que Vre foi praticamente a única a realizar comportamentos agonísticos do tipo c.c. e s.c. (15 e 30 vezes, respectivamente), além de ter sido o único indivíduo a sobrevoar o ninho e pousar subitamente (s.) para ameaçar os demais. Essa maior agressividade de Vre nos dias anteriores ao abandono pode ser um indício de que Am perdeu a disputa pela dominância da colônia, abandonando o ninho ou sendo expulsa e que possivelmente foi acompanhada pelas outras fêmeas. Pfening & Klahn (1985) demonstraram que fundadoras de *P. fuscatus* desaparecem de acordo com sua posição na hierarquia (as mais dominantes primeiro) sugerindo que aquelas que representavam a

maior ameaça para a fêmea dominante na disputa pela reprodução foram eliminadas antes.

Na categoria de comportamentos relativos ao cuidado com os imaturos também foram obtidos dados interessantes, que levam ainda mais a crer na idéia de que os indivíduos de colônias na subfase de pós-macho vão perdendo gradualmente as características tipicamente subordinadas. De todos os comportamentos envolvidos nessa categoria, na colônia 11 somente os atos de verificar o conteúdo das células (v.c.) e alimentar as larvas com néctar (a.l.l.) foram observados. Ainda assim, Vre realizou o primeiro muito mais freqüentemente que as demais (17 vezes), e o segundo foi executado uma única vez durante toda a coleta de dados por Ae, que ocupava a terceira posição. Como era de se esperar, a coleta de alimento praticamente inexistente, tanto para a alimentação dos adultos como das larvas, levou a uma taxa relativamente alta de canibalismo dos imaturos (tabela 21), como única alternativa de fonte nutricional.

Outro forte indício da diluição dos comportamentos subordinados foi a baixa freqüência observada de comportamentos envolvidos na manutenção do ninho. Mais uma vez, somente a fêmea dominante executou os comportamentos relacionados a essa categoria, e ainda assim restringiu-se apenas àqueles que provavelmente servem como um sinal de seu status de dominância, já discutidos nas colônias anteriores, como os atos de esfregar o gáster atrás do favo, nas células e nas pupas (e.g.t., e.g.c. e e.g.p.).

Aliada às evidências do gradual desaparecimento do comportamento subordinado anteriormente discutidas, outra que merece ser mencionada é o baixo tempo de permanência dos indivíduos “rebeldes” no ninho antes de abandonarem definitivamente a colônia. O pouco tempo que esses indivíduos passaram no ninho também explica a baixa freqüência dos comportamentos de divisão de trabalho realizados por eles. Uma vez que em boa parte do tempo estavam fora da colônia, e quando retornavam não traziam qualquer tipo de alimento ou material para a construção do ninho, pode-se pensar que essas saídas constantes já eram o prenúncio do abandono da colônia 11 e da procura por locais para a nidificação de um novo favo. No entanto, como não foi possível observar diretamente para onde essas fêmeas se deslocaram e qual foi o seu destino, tal hipótese não pode ser afirmada com certeza.

Como em algumas colônias anteriormente discutidas, não foi possível verificar a influência da idade na divisão reprodutiva de trabalho e na posição hierárquica dos

Tabela 21. Número de adultos, imaturos e ocorrência de oofagia, larvifagia e pupofagia observados durante o período de estudo nas colônias 11, 12 e 14 de *M. montei*.

	Adultos		Imaturos		Oofagia	Larvifagia	Pupofagia
	I.	F.	I.	F.			
Colônia 11	7 + 1 macho	1	10 ovos 4 larvas 2 pupas	3 ovos	18	4	1
Colônia 12 (favo parental)	5 + 1 macho	4 + 1 macho	6 ovos 4 larvas 4 pupas	16 ovos 3 larvas	11	5	5
Colônia 12 (favo novo)	4 + 1 macho	4 + 1 macho	3 ovos	7 ovos 7 larvas	5	2	0

Adultos I. – número de adultos presentes no início das observações.

Adultos F. – número de adultos presentes no final das observações.

Imaturos I. - número de imaturos presentes no início das observações.

Imaturos F. - número de imaturos presentes no final das observações.

indivíduos, já que todos estavam presentes desde o primeiro até o último dia da coleta de dados, sendo portanto estimada para todos eles a mesma idade relativa (tabela 22). Esta colônia pode ter seguido um padrão semelhante ao das colônias 23 e 15, onde as fêmeas mais jovens vão ocupando posições superiores no rank enquanto as mais velhas passam a realizar atividades típicas de subordinadas, no entanto não é possível assegurar que isso de fato aconteceu.

Sendo assim, a subfase de pós-macho pode ser entendida como um momento em que as posições hierárquicas, e com elas a divisão de trabalho, vão ficando cada vez menos definidas. Por sua vez, a o status da fêmea dominante vai perdendo a força e o aumento das suas interações de agressividade culmina na substituição da dominante ou no abandono da colônia. Em *M. cerberus styx*, no final do ciclo colonial, há muitas fêmeas neutras, que não se comportam de maneira agressiva e nem submissa. Tais fêmeas não realizam atividades de forrageio, não recebem alimento de outros adultos e nem se envolvem em interações agonísticas, sendo provavelmente fêmeas jovens ou capazes de estabelecer novas colônias (NODA *et al.*, 2001). Os dados da colônia 11 indicam que *M. montei* apresenta o mesmo padrão encontrado em *M. cerberus styx*.

Tabela 22. Idade relativa (em dias) obtida para os indivíduos da colônia 11, de 27/05/04 a 14/06/04, durante a fase de pós-emergência (subfase pós-macho), ordenados de acordo com a sua posição na hierarquia.

Indivíduos	Idade Relativa
Vre	+19
Am	+19
Ae	+19
Vm	+19
B	+19

A colônia 12 foi marcada por um acontecimento inusitado. A fêmea dominante (Ae) fundou um novo favo a menos de um metro de distância do favo antigo e, ao invés de abandonar este último, ficou transitando entre os dois durante todo o período de coleta de dados. O mais interessante é que os indivíduos mais subordinados permaneceram mais freqüentemente na colônia parental e os mais dominantes no novo favo, embora eventualmente também pudessem transitar entre um favo e outro. A divisão da colônia nos dois favos só foi interrompida quando o favo da colônia parental, considerado neste trabalho como sendo a parte física da colônia 12, desapareceu por razões desconhecidas no dia 10 de setembro de 2004. A partir desse dia, todos os indivíduos passaram a habitar o novo favo, que foi considerado desde então como uma nova colônia na fase de pré-emergência (colônia 14).

Sendo assim, o período em que foi realizada a coleta de dados da colônia 12 foi dividido em dois momentos principais: antes (de 27/05/04 a 10/06/04) e depois (de 11/06/04 a 09/09/04) da fundação do novo favo. As figuras 10a e 10b juntamente com as tabelas 23a e 23b mostram as freqüências dos comportamentos relacionados à divisão reprodutiva de trabalho nesses dois momentos, bem como a forma pela qual tais comportamentos se distribuíram de acordo com a posição hierárquica de cada indivíduo.

É interessante observar que, antes da fundação do novo favo, a fêmea dominante (Ae), ao contrário do que foi anteriormente verificado para as outras colônias, não realizou comportamentos relacionados à obtenção de alimento (figura 10a e tabela 23a). Nessa fase, o indivíduo que realizou tais comportamentos com maior freqüência foi a

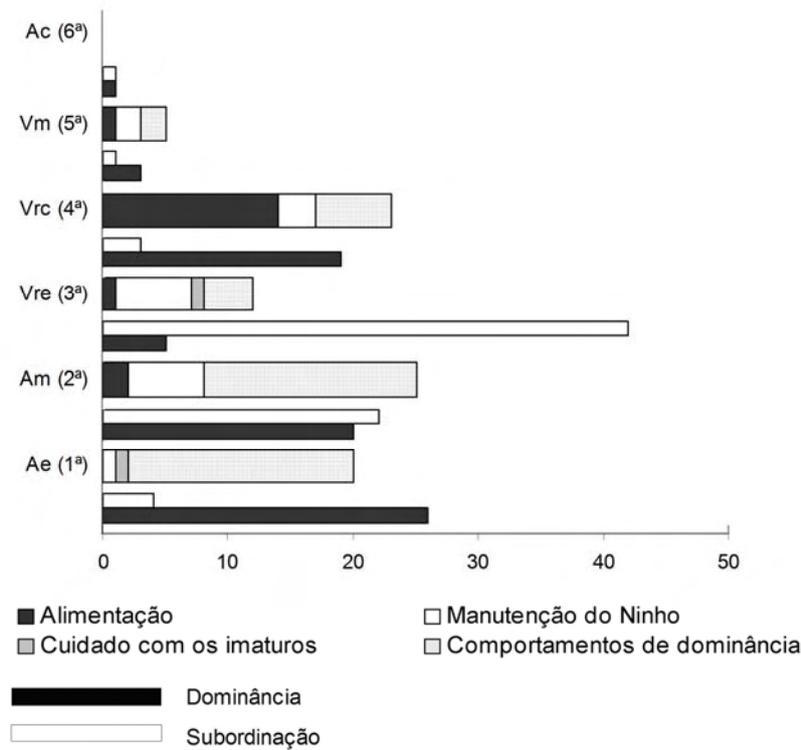


Figura 10a. Frequência absoluta das categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho na colônia 12 exibidas por cada indivíduo durante a fase de pós-emergência (subfase pós-macho), antes da fundação do ninho 14.

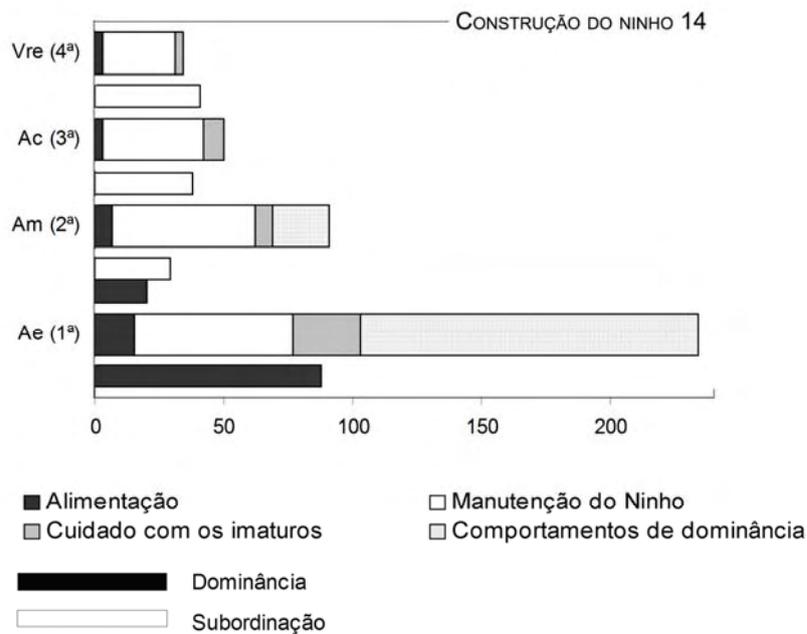


Figura 10b. Frequência absoluta das categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho na colônia 12 exibidas por cada indivíduo durante a fase de pós-emergência, após a fundação do ninho 14 (subfase pós-macho).

Tabela 23a. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 12 de *Mischocyttarus (M.) montei*, no período de 27/05/04 a 10/06/04, antes da fundação do ninho 14. Os indivíduos estão ordenados de acordo com a sua posição na hierarquia.

Indivíduos	Comportamentos						
	c.c.	s.c.	v.c.	s.l.	s.ls.	s.	e.g.t.
Ae	4	14	1	-	-	-	1
Am	10	7	6	2	-	1	-
Vre	1	3	6	1	-	-	1
Vrc	1	5	3	10	4	-	-
Vm	1	1	2	1	-	-	-

Tabela 23b. Distribuição de tarefas entre os indivíduos da colônia 12 da vespa eussocial primitiva *M. montei*, no período de 17/06/04 a 10/09/04, após a fundação do ninho 14. Os indivíduos estão ordenados de acordo com a hierarquia, começando com a fêmea dominante.

Indivíduos	Comportamentos														
	c.c.	s.c.	v.c.	s.s.	s.l.	s.ls.	e.g.t.	e.g.c.	l.t.	a.l.s.	a.l.l.	i.c.	c.a.	a.c.	s.
Ae	31	50	54	7	-	8	25	1	2	4	-	1	-	-	4
Am	6	8	51	4	1	2	5	-	-	2	-	-	-	2	1
Vre	-	-	26	-	-	3	2	1	2	1	-	1	5	-	-
Ac	-	-	34	-	-	3	6	1	3	2	1	-	-	1	-

quarta fêmea do rank (Vrc), que solicitou alimento líquido (s.l.) 10 vezes e regurgitado larval (s.ls.) 4 vezes. Após a fundação do novo favo, no entanto, Ae passa a ser o indivíduo que mais executa comportamentos dessa categoria (figura 10b e tabela 23b), solicitando alimento sólido (s.s.) 7 vezes e regurgitado larval (s.ls.) 8 vezes. Essa mudança na distribuição dos comportamentos de alimentação deve ter ocorrido porque antes da fundação do novo favo Ae passou boa parte do tempo ausente da colônia, o que é um forte indício de que ela já deveria estar procurando um local para a construção do novo favo, podendo até mesmo ter se alimentado no campo. Quando o novo ninho é estabelecido, Ae volta a solicitar alimento das forrageadoras e regurgitado das larvas, em especial alimentos fonte de proteínas. Vrc emergiu antes da fundação do novo favo, e por isso exibiu um grande número de comportamentos de solicitação de alimento nessa fase, já que nos primeiros dias de vida, como em colônias anteriores, as fêmeas recém-emergidas não saem do ninho para forragear. Quando o novo favo foi fundado, Vrc desapareceu.

Apesar de não ter solicitado qualquer tipo de alimento antes da divisão da colônia em dois favos e de ter passado grande parte dessa fase no campo, Ae demonstrou ter exercido uma grande dominância sobre os demais indivíduos, embora tenha sido subordinada algumas vezes (figura 10a e capítulo 1). O seu status superior foi evidenciado pela alta frequência de comportamentos de dominância apresentada por ela, principalmente no que se refere às interações agonísticas. Antes do novo favo, Ae dominou em 4 interações do tipo c.c. e em 14 do tipo s.c. A frequência do primeiro tipo de interações só foi maior para a segunda fêmea do rank porque Ae se ausentou do ninho por bastante tempo, permitindo que Am dominasse os indivíduos de posições inferiores com mais frequência. Após a fundação do novo favo, o que se observa é uma frequência ainda maior das interações agonísticas realizadas por Ae, que domina em 31 interações do tipo c.c. e em 50 do tipo s.c. O comportamento de sobrevoar a colônia e pousar subitamente (s.), que antes foi exibido apenas uma vez por Am, foi realizado por Ae 4 vezes e por Am uma vez novamente, como reflexo de um maior tempo passado na colônia da dominante ora ausente antes da fundação do novo favo. Após a fundação, Ae começou a permanecer mais tempo nos dois favos, transitando frequentemente entre eles. Além disso, como discutido no capítulo 1, Ae não foi mais subordinada (figura 10b) e a hierarquia parece ter ficado mais bem definida.

A mudança no número de comportamentos envolvidos no cuidado com os imaturos antes e após a fundação do novo favo mostra claramente que estava ocorrendo um abandono gradual do favo antigo e, portanto, da fase final do ciclo colonial, concomitante com o início de um novo ciclo, em um novo favo. Antes da fundação do novo favo, a frequência de tais comportamentos foi muito menor do que após a fundação, para todos os indivíduos. Em *P. fuscatus*, foi observado que as fundadoras subordinadas e as forrageadoras tornam-se mais agressivas contra predadores à medida que ficam mais velhas, enquanto as fêmeas emergidas no declínio colonial não participam da defesa do ninho. O nível de agressividade dos indivíduos parece então estar relacionado com o investimento reprodutivo da colônia (JUDD, 2000).

Antes da fundação, o único comportamento observado relacionado ao cuidado dos imaturos foi o de verificar o conteúdo das células (v.c.), o qual foi realizado mais frequentemente pela segunda e terceira fêmeas do rank (Am e Vre). Também devido a uma maior ausência do favo parental, Ae exibiu este comportamento apenas uma vez.

Quando o novo favo é fundado, não só a frequência de v.c. aumenta como outros comportamentos desta categoria passam a ser realizados (a.l.s. e a.l.l.). Esse aumento ocorre em parte devido ao maior número de imaturos, que antes pertenciam a um único favo e a partir de então passam a estar presentes em dois (tabela 15), e em parte porque no final da fase de pós-emergência, que é o caso do período antes da fundação do novo favo, existe uma tendência de redução gradual do cuidado com os imaturos, evidenciada pela ausência de comportamentos de alimentação dos mesmos, que podem até ser canibalizados no declínio colonial. De fato, o número de imaturos passa de 6 ovos, 4 larvas e 4 pupas para 16 ovos e 3 larvas só no favo parental. Somado aos valores dos imaturos do novo favo esse número salta para 23 ovos e 10 larvas, justificando o aumento na frequência de comportamentos de cuidado com os imaturos. Da mesma forma, a taxa de canibalismo foi maior no favo parental (11 oofagias, 5 larvifagias e 5 pupofagias) do que no favo novo (5 oofagias e 2 pupofagias), durante o mesmo período de observação, evidenciando mais ainda as características típicas de colônia em final do ciclo, que culminam no abandono da mesma.

Esse fato fica claro quando se observa que a frequência de v.c., que não passou de 6 vezes antes do novo favo, chega a mais de 50 vezes para as fêmeas mais dominantes, e que a alimentação de larvas anteriormente ausente começa a ocorrer com mais frequência principalmente pela fêmea dominante, que como discutido para outras colônias, ao alimentar as larvas pode controlar o desenvolvimento das mesmas e ao mesmo tempo evitar que outras fêmeas adultas se alimentem mais. É evidente que, devido a um maior tempo de coleta de dados após a fundação do novo favo, esses valores acabam sendo realmente maiores do que o período anterior a este, mas ainda assim não é a única influência dessas diferenças nas frequências dos comportamentos de divisão de trabalho.

Pelas mesmas razões, os comportamentos referentes à manutenção do ninho foram mais frequentes após a fundação do novo favo, principalmente os realizados pela dominante. Mais uma vez, uma ausência maior da dominante para a construção do novo favo, aliada a uma transição da fase final do ciclo colonial para o início de um novo ciclo, ocasionou essa diferenciação nos comportamentos. Dentro dessa categoria a diferença mais marcante foi a do ato de esfregar o abdômen atrás do favo (e.g.t.), que passou a ser executado de uma para 25 vezes por Ae. Além disso, outros

comportamentos dessa categoria anteriormente inexistentes começam a ser exibidos (e.g.c., l.t., i.c., c.a.e a.c.), sendo que e.g.c. e l.t. foram realizados a uma frequência semelhante por todos os indivíduos. O ato de iniciar células (i.c.) foi exibido por Ae e Vre, o de coleta de água (c.a.) somente por Vre e o de aumentar o comprimento das células (a.c.) por Am e Ac. Em colônias de *Belonogaster juncea juncea*, as fêmeas que ocuparam a primeira posição no rank passaram significativamente menos tempo realizando atividades ligadas ao forrageio e mais tempo comportamentos de reprodução do que as fêmeas de posição inferior. As fêmeas que ocuparam a segunda posição também executaram atividades de forrageio com menor frequência e apresentaram uma tendência para realizar comportamentos de manutenção do favo, enquanto as que ocupavam posições inferiores forragearam muito mais frequentemente que as demais (TINDO & DEJEAN, 1998).

As tabelas 24a e 24b referem-se à idade relativa estimada para os indivíduos antes e após a fundação do novo favo. As idades dos indivíduos presentes tanto antes quanto após a fundação do favo (Ae, Am e Vre) foram somadas e por isso a tabela 24b apresenta a idade total dos mesmos. Diferentemente do que foi observado para as colônias 23 e 15 (subfase pré-macho), na colônia 12 os indivíduos mais velhos ocuparam as primeiras posições no rank tanto antes quanto após a fundação do novo favo. Vrc e Vm desapareceram pouco antes da fundação do novo favo e Ac emergiu do favo parental poucos dias após a sua fundação. Provavelmente devido ao fato de que a colônia 12 estava passando por um momento de transição entre o final do seu ciclo e o início de um novo, é possível que os indivíduos mais jovens tenham abandonado a colônia na tentativa de fundar ou usurpar outra, restando somente os indivíduos mais velhos e os que emergiram após a fundação do novo favo. Em um estudo realizado com *M. labiatus*, verificou-se que a maior parte das filhas tornou-se forrageadora no seu ninho natal mas foi no entanto capaz de fundar novas colônias e portanto considerada reprodutora em potencial (LITTE, 1981).

A fêmea Ae, por sua vez, reiniciou sua colônia gradualmente, mantendo os dois favos até o desaparecimento do favo parental. Aos demais indivíduos restou a opção de sair ou permanecer na nova colônia, como subordinadas de Ae. Infelizmente, não foi possível coletar esses indivíduos para a análise do seu desenvolvimento ovariano, mas muito provavelmente devido à idade avançada, a diferença no desenvolvimento

Tabela 24a. Idade relativa (em dias) obtida para os indivíduos da colônia 12, de 27/05/04 a 10/06/04, durante a fase de pós-emergência (subfase pós-macho), antes da fundação de um novo favo, ordenados de acordo com a sua posição na hierarquia.

Indivíduos	Idade Relativa
Ae	+15
Am	+15
Vre	+15
Vrc	3
Vm	+9

Tabela 24b. Idade relativa (em dias) obtida para os indivíduos da colônia 12, de 17/06/04 a 09/09/04, durante a fase de pós-emergência (subfase pós-macho), após a fundação de um novo favo, ordenados de acordo com a sua posição na hierarquia.

Indivíduos	Idade Relativa
Ae	+104
Am	+104
Vre	+104
Ac	75

ovariano entre Ae e as demais fêmeas deveria estar bastante acentuada, restando a esses indivíduos apenas a opção de se subordinar.

Além do mais, substanciais evidências comportamentais indicam que fêmeas co-fundadoras tendem a ser proximamente aparentadas. Em espécies de clima temperado, futuras fundadoras marcadas nos seus ninhos natais no outono são encontradas subsequente em associação nos ninhos fundados na primavera (WEST-EBERHARD, 1969; STRASSMANN, 1979, 1983; GAMBOA, 1988). Em *Polistes carolina*, das colônias estudadas, quase todas as fundadoras subordinadas eram irmãs completas das dominantes (SEPPÄ *et al.*, 2002). Dois mecanismos comportamentais facilitam a associação de fêmeas oriundas da mesma colônia. Primeiro, fundadoras tendem a ser filopátricas, ou seja, retornam às proximidades do seu ninho natal para fundar seus ninhos (WEST-EBERHARD, 1969; STRASSMANN, 1979, 1983; GAMBOA, 1988). O segundo mecanismo é o reconhecimento entre elas. Fundadoras são agressivas com fêmeas de outras colônias e, se têm oportunidade, cooperam

preferencialmente com companheiras do seu ninho natal na construção de uma nova colônia (ROSS & GAMBOA, 1981; POST & JEANNE, 1982a; STRASSMANN, 1983). O mesmo padrão deve acontecer em *M. montei*, como ficou evidenciado pela colônia 12 e por outras colônias dessa espécie cujos indivíduos também abandonaram gradualmente seus ninhos parentais para fundar outros, mas praticamente mantendo a mesma hierarquia (OLIVEIRA, 2003).

No caso das colônias 11 e 12, a PCA foi feita em duas etapas, uma vez que o ninho 12 apresentou dois momentos distintos no seu ciclo de desenvolvimento: antes da fundação do novo favo, com características típicas de uma colônia no final do ciclo, e após a fundação do novo favo, apresentando características de transição para o início de um novo ciclo colonial.

Na figura 11, que trata das colônias 11 e 12 (antes da fundação do novo favo), pode-se perceber que as fêmeas dominantes (indivíduos 1 e 6 no gráfico) se posicionaram de maneira distinta. O indivíduo 1 foi fortemente influenciado pelo eixo 1, cujas variáveis mais representativas foram c.c., s.c., v.c., e.g.t., e.g.c., e.g.p. e s., enquanto o indivíduo 6 (dominante da colônia 12) apresentou um comportamento intermediário, como a maioria das demais fêmeas (tabelas 25 e 26). O posicionamento intermediário da dominante da colônia 12 provavelmente está relacionado com o pouco tempo em que permaneceu no ninho, dando indícios de que já poderia estar procurando um local para a construção do novo favo. Essa baixa permanência no favo antigo acarretou em uma baixa frequência de comportamentos relacionados às atividades de manutenção do favo, obtenção de alimento e preservação do status de dominância. Uma vez que passou boa parte do tempo no campo, pode ter se alimentado fora da colônia, sem precisar portanto exibir comportamentos de solicitação de alimento e/ou regurgitado larval.

O posicionamento do indivíduo 9 (Vrc, quarta fêmea da colônia 12) deve-se à forte influência do eixo 2, cujas variáveis mais representativas foram s.l. e s.ls (tabelas 25 e 26). A posição desse indivíduo no gráfico pode ser explicada pelo fato de se tratar de uma fêmea recém-emergida, que tipicamente não realiza nenhuma tarefa na colônia e não sai para forragear, restringindo-se apenas à solicitação de alimento das forrageadoras e de regurgitado das larvas.

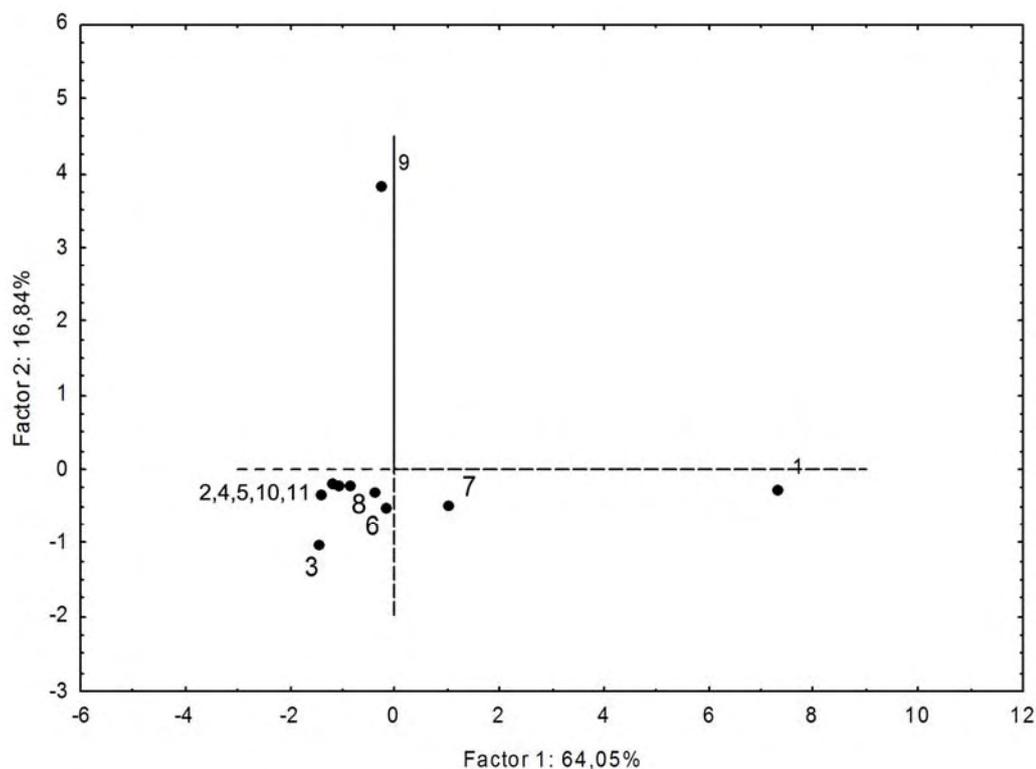


Figura 11. Distribuição dos indivíduos dominantes e subordinados das colônias 11 e 12 (antes da fundação do novo favo), observadas na fase de pós-emergência (subfase pós-macho), nos eixos da análise de componentes principais (PCA), de acordo com as frequências dos comportamentos relacionados à divisão de trabalho.

Tabela 25. Contribuição de cada indivíduo ao longo dos três eixos mais representativos, sua posição no gráfico e o rank dos membros das colônias 11 e 12 (antes da fundação do novo favo), na fase de pós-emergência (subfase pós-macho) na Análise de Componentes Principais (PCA).

Colônia	Posição no Gráfico	Rank	Contribuição de cada caso	
			Eixo 1	Eixo 2
Colônia 11	1	Vre (1 ^a)	83,08	0,39
	2	Am (2 ^a)	1,14	0,27
	3	Ae (3 ^a)	3,44	6,16
	4	Vm (4 ^a)	2,25	0,19
	5	B (5 ^a)	3,17	0,70
Colônia 12	6	Ae (1 ^a)	0,05	1,53
	7	Am (2 ^a)	1,54	1,42
	8	Vre (3 ^a)	0,24	0,52
	9	Vrc (4 ^a)	0,10	87,89
	10	Vm (5 ^a)	1,84	0,24
	11	Ac (6 ^a)	3,17	0,70

Tabela 26. Contribuição de cada variável (e seus respectivos autovetores) ao longo dos três eixos mais representativos obtidos na Análise de Componentes Principais (PCA) para as colônias 11 e 12 (antes da fundação do novo favo), na fase de pós-emergência (subfase pós-macho) .

Variáveis	Contribuição de cada variável		Autovetores	
	Eixo1	Eixo 2	Eixo1	Eixo 2
CC	0.13	0.01	0.37	-0.09
SC	0.14	0.00	0.37	-0.01
VC	0.14	0.00	0.37	-0.02
SL	0.06	0.35	0.25	0.59
SLs	0.00	0.57	-0.01	0.76
EGT	0.14	0.01	0.37	-0.09
EGC	0.14	0.00	0.38	-0.05
EGP	0.14	0.00	0.38	-0.05
ALL	0.01	0.04	-0.08	-0.20
S	0.10	0.01	0.32	-0.11

Na figura 12, a qual representa o posicionamento dos indivíduos da colônia 12 após a fundação do novo favo, observa-se que a fêmea dominante (indivíduo 1 no gráfico) apresenta agora uma posição diferenciada no gráfico da PCA, sendo fortemente influenciada pelo eixo 1, cujas variáveis mais representativas foram c.c., s.c., s.s., e.g.t., a.l.s. e s. (tabelas 27 e 28). Isso indica que a fêmea dominante, que anteriormente ocupava uma posição intermediária devido à sua freqüente ausência do ninho, após a fundação do novo favo volta a executar comportamentos típicos de dominante, solicitando alimento (em especial alimento sólido) com mais freqüência e interagindo mais agressivamente em relação aos demais indivíduos da colônia, além executar mais comportamentos de manutenção do ninho relacionados com o status de dominância (e.g.t.).

A segunda fêmea do rank (indivíduo 2 no gráfico) sofre grande influência do eixo 2, cujas principais variáveis foram: s.l., e.g.c., l.t. e a.c., tarefas basicamente relacionadas à alimentação e à manutenção do ninho. Pode-se então considerar esta fêmea como um indivíduo de posição intermediária na colônia, realizando poucos comportamentos relacionados à dominância, porém mais comportamentos de obtenção de alimento e de manutenção do favo.

A terceira e a quarta fêmea do rank apresentaram uma postura intermediária entre os três eixos, e por isso foram proximamente agrupadas, como pode ser visto na

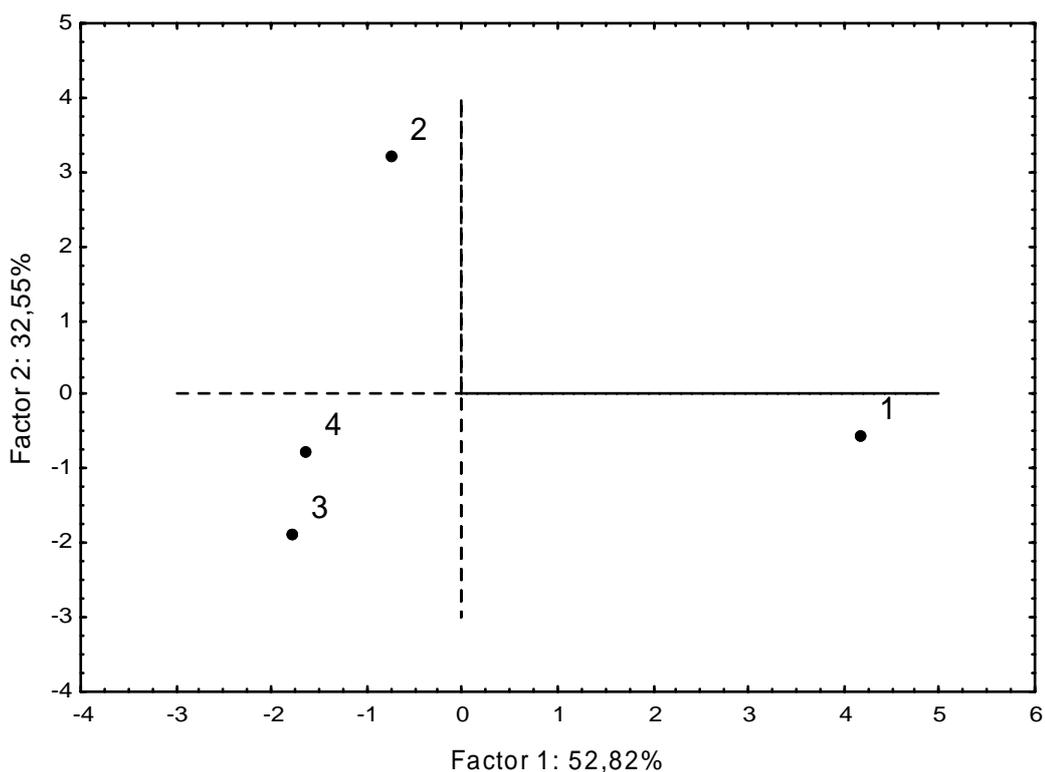


Figura 12. Distribuição dos indivíduos dominantes e subordinados da colônia 12, após a fundação do novo favo, observadas na fase de pós-emergência (subfase pós-macho), nos eixos da análise de componentes principais (PCA), de acordo com as frequências dos comportamentos relacionados à divisão de trabalho.

Tabela 27. Contribuição de cada variável (e seus respectivos autovetores) ao longo dos três eixos mais representativos obtidos na Análise de Componentes Principais (PCA) para a colônia 12, após a fundação do novo favo, na fase de pós-emergência (subfase pós-macho).

Variáveis	Contribuição de cada variável			Autovetores		
	Eixo1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo1	Eixo 2	Eixo 3
CC	0,13	0,00	0,00	0,36	0,01	-0,02
SC	0,13	0,00	0,00	0,36	0,00	-0,01
VC	0,07	0,09	0,00	0,27	0,30	0,07
SS	0,10	0,03	0,00	0,32	0,18	-0,07
SL	0,00	0,19	0,02	-0,06	0,44	-0,13
SLs	0,11	0,02	0,00	0,33	-0,15	0,03
EGT	0,12	0,00	0,01	0,35	-0,04	0,11
EGC	0,00	0,19	0,02	0,06	-0,44	0,13
Lb.ped	0,00	0,15	0,12	-0,01	-0,39	0,34
ALS	0,11	0,00	0,04	0,34	0,04	0,20
ALL	0,02	0,01	0,36	-0,14	-0,11	0,60
IC	0,03	0,08	0,16	0,17	-0,29	-0,41
CA	0,02	0,07	0,23	-0,15	-0,26	-0,48
AC	0,02	0,16	0,03	-0,14	0,40	0,17
S	0,13	0,00	0,00	0,35	0,04	-0,02

Tabela 28. Contribuição de cada indivíduo ao longo dos três eixos mais representativos, sua posição no gráfico e o rank dos membros da colônia 12, após a fundação do novo favo, na fase de pós-emergência (subfase pós-macho) na Análise de Componentes Principais (PCA).

Colônia	Posição no Gráfico	Rank	Contribuição de cada caso		
			Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Colônia 12	1	Ae (1 ^a)	72,97	2,01	0,02
	2	Am (2 ^a)	2,29	69,79	2,92
	3	Vre (3 ^a)	13,33	24,09	37,58
	4	Ac (4 ^a)	11,40	4,11	59,49

figura 12. Tais indivíduos apresentaram portanto características mais típicas de subordinadas.

Ao se comparar os resultados obtidos para a colônia 12, nota-se claramente que há uma diferença entre o período antes e o período após a fundação do novo favo, onde no período anterior a essa fundação, os indivíduos apresentam características típicas de final do ciclo colonial, ao deixar de realizar comportamentos de manutenção do ninho, coleta de alimento e cuidado com os imaturos. Após a fundação, os indivíduos passam a se comportar caracteristicamente como no início de um novo ciclo colonial, aumentando grandemente os comportamentos de cuidado com os imaturos, obtenção de alimento, manutenção do ninho e de dominância.

3.3. Influências climáticas na distribuição dos comportamentos relativos à divisão de trabalho e na taxa de canibalismo:

A discussão a seguir analisa a influência das condições climáticas na divisão de trabalho de acordo com as três fases de desenvolvimento estudadas: pré-emergência, pós-emergência (subfase pré-macho) e pós-emergência (subfase pós-macho).

3.3.1. Colônias estudadas na fase de pré-emergência:

A figura 13 apresenta as frequências médias obtidas para as quatro principais categorias comportamentais relativas à divisão de trabalho (alimentação, cuidado com os imaturos, manutenção do ninho e comportamentos de dominância), além da taxa

média de canibalismo, referentes ao período em que as colônias 18A e 18B foram observadas, em comparação com as médias de temperatura, umidade relativa e pluviosidade registradas para o mesmo período. É interessante observar que, embora as duas colônias estivessem na mesma fase de desenvolvimento e tenham sido acompanhadas na mesma época (sujeitas às mesmas condições climáticas, portanto), apresentaram diferentes frequências médias para as categorias comportamentais estudadas, revelando uma forte influência de fatores intrínsecos a cada colônia, como a dinâmica de regulação da hierarquia de cada uma, por exemplo.

Esse fato fica claro ao se comparar as frequências médias de comportamento obtidas para cada colônia. A colônia 18A, que não apresentou uma disputa acirrada pela dominância e nem indivíduos desaparecidos, obteve as maiores médias de comportamentos relacionados à manutenção do favo, cuidado com os imaturos, e principalmente, de obtenção de alimento. Já para a colônia 18B foi registrada uma maior frequência de comportamentos de dominância e de canibalismo. Essas diferenças entre as duas colônias devem-se principalmente à possibilidade de ter havido uma disputa entre os indivíduos da colônia 18B, justificada pelos maiores valores obtidos para os comportamentos envolvidos na dominância e o canibalismo, que culminou no desaparecimento da fêmea que ocupava a segunda posição no rank (R). Como a dominância estava bem estabelecida na colônia 18A, a dominante não precisou subordinar as outras fêmeas com grande frequência, evidenciando que a estabilidade da hierarquia é fundamental para uma maior produtividade da colônia, como já observado em *Belonogaster juncea juncea* (TINDO *et al.*, 2002). Essa maior produtividade é verificada através de uma maior frequência obtida para os comportamentos envolvidos no cuidado com a prole e com a manutenção do ninho.

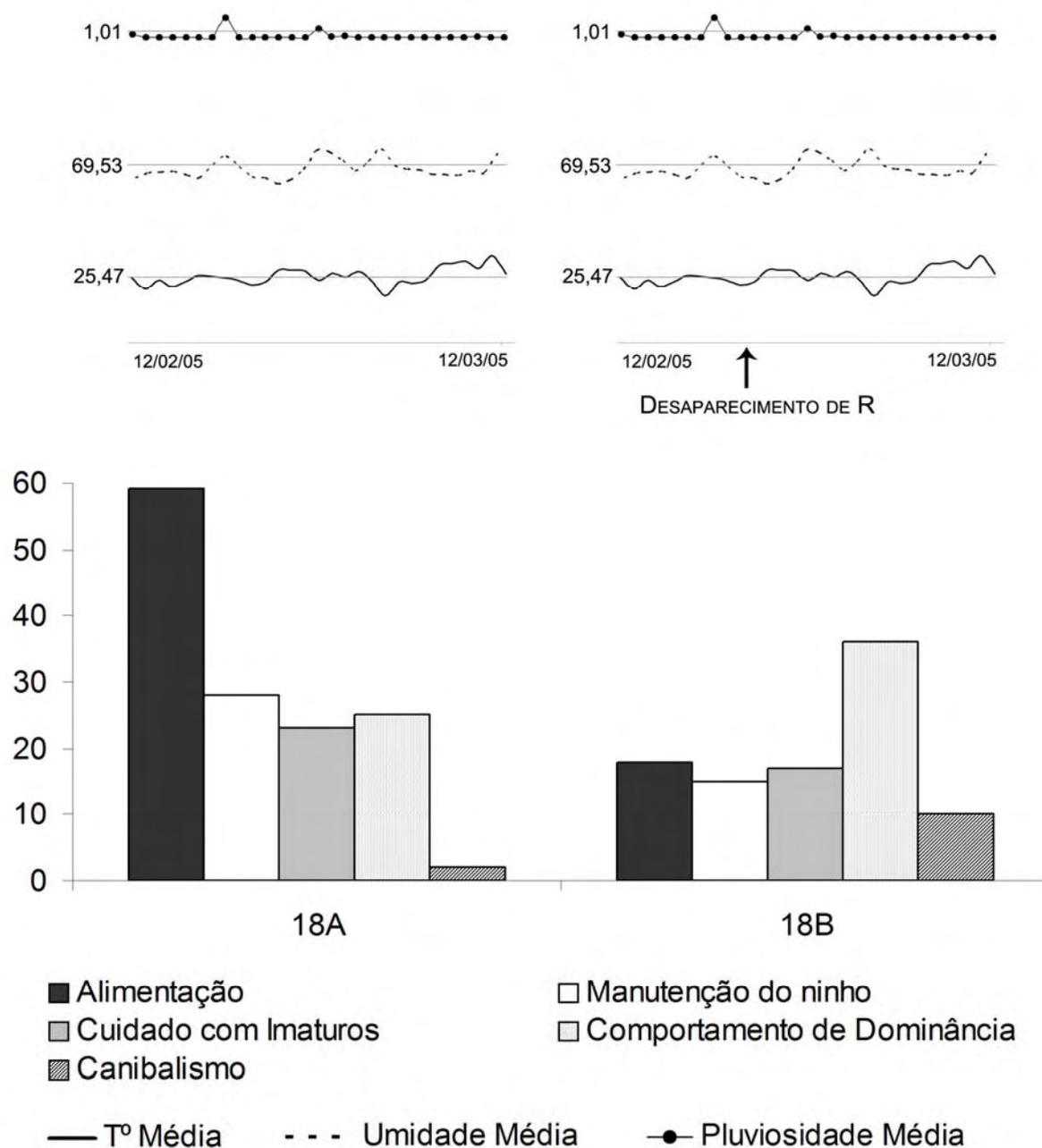


Figura 13. Frequência média das categorias comportamentais relativas à divisão reprodutiva de trabalho e à taxa de canibalismo das colônias 18A e 18B durante a fase de pré-emergência, relacionada aos valores médios de temperatura (°C), umidade (%) e pluviosidade (mm³) registrados no período de estudo.

3.3.2. Colônias estudadas na fase de pós-emergência (subfase pré-macho):

Através da figura 14, é possível perceber, como nas colônias anteriormente discutidas, que há uma diferença entre as médias das categorias comportamentais exibidas pelas colônias 23 e 15, que foram observadas na mesma época do ano e na mesma fase desenvolvimento. Portanto, tais diferenças não tem relação direta com as condições climáticas e só podem ser atribuídas à dinâmica interna de cada colônia, que por sua vez está diretamente ligada à estabilidade da hierarquia.

Embora as duas colônias tenham apresentado valores similares para os comportamentos relacionados à obtenção de alimento e à manutenção do ninho, as frequências médias dos comportamentos de cuidado com os imaturos e de canibalismo foi um pouco maior para a colônia 23, enquanto que os comportamentos relacionados à dominância foram muito maiores na colônia 15, resultado do alto grau de dominância da primeira fêmea do rank (R) neste ninho. Apesar de parecer incongruente que a maior média de comportamentos de dominância tenha sido realizada na colônia com a hierarquia mais estável, esse resultado se deve a algumas razões. Vale lembrar, por exemplo, que na categoria de comportamentos de dominância, além das interações agonísticas propriamente ditas, estão incluídos outros comportamentos, tais como botar ovos (b.o.), sobrevoar o ninho e pousar subitamente (s.) e vibrar o abdômen contra o ninho (v.ab.), alguns dos quais, como discutido anteriormente, foram bastante realizados pela dominante da colônia 15, além das interações agonísticas.

Além disso, comparativamente ao alto grau de dominância desta fêmea, o número de comportamentos de dominância na colônia 23 aparenta ser baixo quando na verdade não é. Além de o número de indivíduos ser maior na colônia 23, dificultando o controle social da dominante, pode-se pensar nas fêmeas que foram substituídas como indivíduos que estavam perdendo a sua dominância e, portanto, a sua capacidade de controlar os demais membros da colônia através de interações agonísticas. Em colônias grandes de *P. annularis*, 35% das fundadoras dominantes foram substituídas por subordinadas (STRASSMANN, 1981a), em comparação com valores muito menores para as colônias pequenas de *P. metricus* (6%: GAMBOA *et al.*, 1978) e *P. fuscatus* (3%: NOONAN, 1981). O maior número de forrageadoras nesta colônia também explica a maior frequência de comportamentos envolvendo o cuidado com os imaturos,

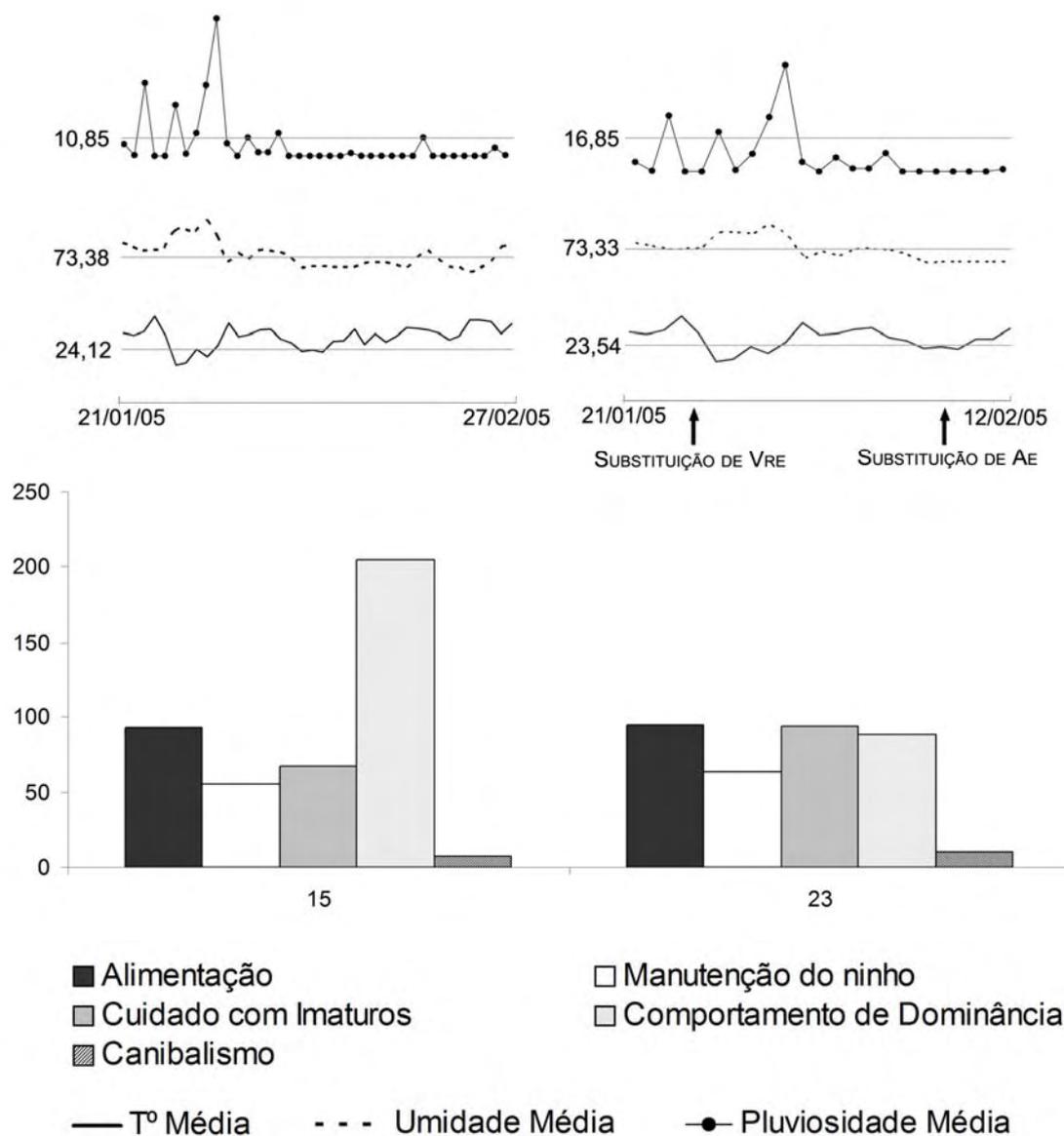


Figura 14. Frequência média das categorias comportamentais relativas à divisão reprodutiva de trabalho e à taxa de canibalismo das colônias 15 e 23 durante a fase de pós-emergência (subfase pré-macho), relacionada aos valores médios de temperatura (°C), umidade (%) e pluviosidade (mm³) registrados no período de estudo.

já que elas são em geral as responsáveis pela coleta de alimento e pela distribuição do mesmo entre as larvas.

3.3.3. Colônias estudadas na fase de pós-emergência (subfase pós-macho):

A figura 15 mostra alguns aspectos interessantes da influência das condições climáticas nos comportamentos relacionados à divisão de trabalho nas colônias 11 e 12 e entre estas e as colônias anteriormente discutidas. A época do ano em que as colônias da subfase pós-macho foram acompanhadas corresponde aos meses mais frios (média de 17°C) e de menor índice de chuvas (média de 2,57mm³/dia), enquanto as da subfase pré-macho e as da fase de pré-emergência foram observadas em meses mais quentes (média de 24°C a 25°C), sendo que o ano em que as colônias de pré-emergência foram observadas apresentou um menor índice de umidade relativa (69%) devido à pouca precipitação (1,01mm³/dia), acontecimento atípico para os meses mais quentes, que costumam ser mais chuvosos, como no caso das colônias da subfase pré-macho (pluviosidade de 10,85 a 16,85mm³/dia e umidade relativa de 73%).

As baixas temperaturas e o baixo índice de chuvas, aliados à subfase de pós-macho em que as colônias 11 e 12 se encontravam, contribuíram para uma menor frequência dos comportamentos relacionados à obtenção de alimento e para uma maior frequência de canibalismo quando comparadas às colônias anteriores. Como já discutido para as colônias 11 e 12, nessa fase final do ciclo os indivíduos deixam de realizar várias atividades, como a coleta de alimento, por exemplo. Essa característica fica ainda mais acentuada devido a uma menor disponibilidade de presas e néctar nessa época do ano. Os adultos passam então a recorrer mais frequentemente ao canibalismo dos imaturos, como alternativa de fonte nutricional. Em *P. lanio lanio* foram observadas diferentes intensidades na atividade de forrageio entre a estação quente e úmida e a fria e seca, sendo que este comportamento ocorreu mais frequentemente no período mais quente e úmido (GIANNOTTI *et al.*, 1995). *M. cerberus styx*, assim como *M. montei*, apresenta seu pico de produtividade nos meses mais quentes e úmidos, enquanto *M. drewseni* revela um aumento na produtividade logo após do fim da estação mais quente e chuvosa e *M. cassununga* atinge seu ápice de produção no final da estação mais fria e seca e no início do período mais quente, sugerindo que tais espécies se adaptem às

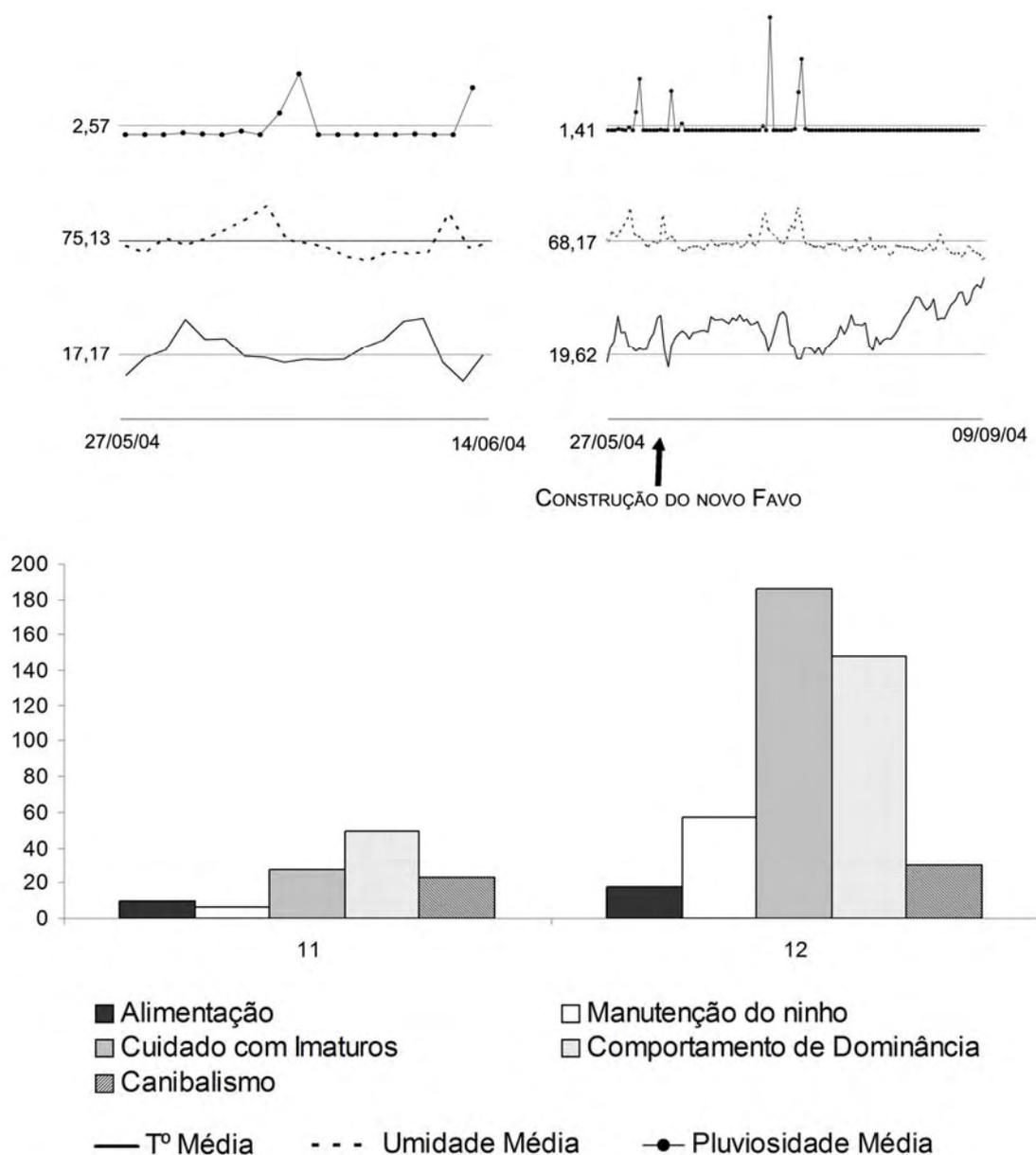


Figura 15. Frequência média das categorias comportamentais relativas à divisão reprodutiva de trabalho e à taxa de canibalismo das colônias 11 e 12 durante a fase de pós-emergência (subfase pré-macho), relacionada aos valores médios de temperatura (°C), umidade (%) e pluviosidade (mm³) registrados no período de estudo.

variações da disponibilidade de alimento ao longo do ano, evitando a sobreposição de nicho (SIMÕES *et al.*, 1985).

As baixas frequências encontradas na colônia 11 também para os comportamentos de manutenção do ninho, cuidado com os imaturos e de dominância evidenciam ainda mais as características de uma colônia no final do ciclo. De fato, poucos dias após o início das observações, a colônia é abandonada, restando somente a fêmea dominante (Vre). Já na colônia 12, a alta frequência desses mesmos comportamentos tem a ver com a situação particular na qual foi observada, já que esta colônia se encontrava numa fase de transição entre o declínio colonial e a fundação de uma nova, mantendo dois favos ao mesmo tempo. Dessa forma, os indivíduos passaram a cuidar de um maior número de imaturos, e a fêmea dominante, a subordinar as demais nos dois favos mais frequentemente para manter sua dominância. Além disso, o tempo de coleta de dados obtido para esse ninho foi maior do que o da colônia 11, alcançando também os meses mais quentes. Esses dois fatores atuando conjuntamente certamente também contribuíram para uma maior frequência desses comportamentos na colônia 12.

Sendo assim, ao se analisar os resultados encontrados para as colônias nas três subfases estudadas, nota-se que as condições climáticas podem em parte influenciar as frequências de comportamentos relacionados à divisão reprodutiva de trabalho, principalmente aqueles envolvidos com a obtenção de alimento e o canibalismo de imaturos. Nos meses que correspondem à estação quente e chuvosa, há uma maior disponibilidade de presas e fontes de néctar, a qual leva a uma maior frequência de comportamentos envolvidos na obtenção de alimento. Na estação mais fria e seca, por outro lado, a diminuição das fontes alimentares leva a uma queda na taxa de forrageio, o que diminui os comportamentos de solicitação de alimento, aumentando a frequência de canibalismo dos imaturos. Ainda assim, a divisão reprodutiva de trabalho, em especial dos comportamentos que não estão envolvidos com a alimentação, depende principalmente de fatores intrínsecos a cada colônia, como a dinâmica de regulação da hierarquia. Em colônias que apresentam disputa pela dominância, o número de interações agonísticas e de ocorrências de canibalismo aumenta ao mesmo tempo em que os comportamentos de cuidado com a prole e de manutenção do ninho diminuem. Já nas colônias onde a hierarquia está bem definida, ocorre o inverso.

4. Referências Bibliográficas

- CRONIN, A. L. & FIELD, J. Rank and colony defense against conspecifics in a facultatively eusocial hover wasp. **Behav. Ecol.** 1-6, 2006.
- DAPPORTO, L.; SLEDGE, F. M.; TURILLAZZI, S. Dynamics of cuticular chemical profiles of *Polistes dominulus* workers in orphaned nests (Hymenoptera, Vespidae). **J. Ins. Physiol.** 51: 969-973, 2005.
- DAPPORTO, L.; THEODORA, P.; SPACCHINI, C.; PIERACCINI, G.; TURILLAZZI, S. Rank and epicuticular hydrocarbons in different populations of the paper wasp, *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Soc.** 51: 279-286, 2004.
- DOWNING, H. A. & JEANNE, R. L. Communication of status in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). **Z. Tierpsychol.** 67: 78-96, 1985.
- DOWNING, H. A. A role of the Dufour's gland in the dominance interactions of the paper wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). **J. Ins. Behav.** 4 (5): 557-565, 1991.
- GADAGKAR, R. & JOSHI, N.V. Colony fission in a social wasp. **Curr. Sci.** 54:57-62. 1985.
- 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. Sister, aunt, niece, and cousin recognition by social wasps. **Behav. Genet.** 18: 409-423, 1988.
- 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* Fabricius (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. Bras. Ent.** 43(3/4): 185-190, 1999.
- GIANNOTTI, E. & MACHADO, V. L. L. Longevity, life table and age polyethism in *Polistes lanio lanio* (Hymenoptera, Vespidae), a primitive eusocial wasp. **J. Ad. Zool.** 15(2): 95-101, 1994.
- GIANNOTTI, E. & MACHADO, V. L. L. Queen replacement in post-emergent colonies of the social wasp *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. Bras. Ent.** 41(1): 9-11, 1997.

- GIANNOTTI, E. Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**. 33(3): 325-338, 1999.
- GIANNOTTI, E., PREZOTO, F. e MACHADO, V. L.L. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (FABR.) (Hymenoptera: Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil**. 24(3):455-463. 1995.
- HANSELL, M. H. Colony biology of the Stenogastrinae wasp *Holischnogaster gracilipes* (van der Vecht) (Hym.) on Mount Kinabalu (Borneo). **Entomol. Mon. Mag.** 122: 31-36, 1986.
- HANSELL, M. H. Elements of eusociality in colonies of *Eustenogaster calyptodoma* (Sakagami & Yoshikawa) (Stenogastrinae, Vespidae). **Anim. Behav.** 35: 131-141, 1987.
- HIROSE, Y., & YAMASAKI, M. Foundress association in *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae): relatedness among co-foundresses and colony productivity. **Kontyû** 52:172-174. 1984.
- HUGHES, C. R., & STRASSMANN, J. Foundress mortality after worker emergence in social wasps (*Polistes*). **Ethology** 79:265-280. 1988a.
- HUGHES, C. R., & STRASSMANN, J. E. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. **Behavior**, 107:1-15. 1988b.
- HUNT, J. H. Nourishment and evolution of the social vespidae. In: ROSS, K. G. e MATTHEWS, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 12, p. 426-450.
- HUNT, J.H., BUCK, N.A., WHEELER, D.E. Storage proteins in vespid wasps: characterization, developmental pattern, and occurrence in adults. **J. Insect Physiol.** 49(8):785-94.2003.
- ITÔ, Y. Social behaviour and social structure of Neotropical paper wasps *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basimacula* (Cameron). **J. Ethol.** 2: 17-29, 1984.
- JEANNE, R. L. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Annu. Rev. Entomol.** 25:371-396. 1980.
- JEANNE, R. L. Polyethism. In: ROSS, K. G. e MATTHEWS, R. W. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca: Cornell University, 1991. Cap. 11, p. 389-423.
- JEANNE, R.L. Social biology of Neotropical wasps *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, 144(3):63-150. 1972.

- JHA, S.; CASEY-FORD, R. G.; PEDERSEN, J. S.; PLATT, T. G.; CERVO, R.; QUELLER, D. C.; STRASSMANN, J. E. The queen is not a pacemaker in the small-colony wasps *Polistes instabilis* e *Polistes dominulus*. **Anim. Behav.** 1-7, 2006.
- JUDD, T. M. Division of labor in colony defense against vertebrate predators by the social wasp *Polistes fuscatus*. **Anim, Behav.** 60: 55-61, 2000.
- KARDILE, S. P. & GADAGKAR, R. Regulation of worker activity in the primitively eusocial wasp *Ropalidia cyathiformis*. **Behaviour.** 140: 1219-1234, 2003.
- KASUYA, E. Polygyny in the Japanese paper wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera:Vespidae). **Kontyû.** 49:306-313. 1981.
- KASUYA, E. Social behavior of early emerging males of a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* (Hymenoptera:Vespidae). **Res. Popul. Ecol.** 25:143-149. 1983.
- KLAHN, J. E. **Alternate reproductive tactics of single foundresses of a social wasp, *Polistes fuscatus***. Tese de Doutorado, University of Iowa, Iowa City, 1981.
- KROMBEIN, K. V. *Eustenogaster*, a primitive social Sinhalese wasp. **Loris.** 14: 303-306, 1976.
- LITTE, M. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombia rain forest. **Smithson. Contr. Zool.**, Vol. 317, Pp. 1-26, 1981.
- MAKINO, S., & AOKI, S. Observation on two polygynic colonies of *Polistes biglumis* in Hookaido, northern Japan (Hymenoptera, Vespidae). **Kontyû.** 50:175-182. 1982.
- MARKIEWICZ, D. A. & O'DONNELL, S. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. **J. Comp. Physiol. A.** 187: 327-333, 2001.
- METCALF, R. A., & WHITT, G. S. Intra-nest relatedness in the social wasp *Polistes metricus*. A genetic analysis. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 2:339-351. 1977.
- 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.
- 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.

- NAUG, D. & GADAGKAR, R. The role of age in temporal polyethism in a primitively eusocial wasp. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 42: 37-47, 1998.
- 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.
- NOONAM, K. M. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses. In: **Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory.** R. D. Alexander & D. W. Tinkle (eds.). Chiron, New York, p.18-44, 1981.
- O'DONNELL, S. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera, Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** 43: 327-331, 1998.
- OLIVEIRA, V. C. **Comportamentos de dominância e subordinação da vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini).** Trabalho de conclusão de curso, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.
- PAGDEN, H. T. More about *Stenogaster*. **Malayan Nat. J.** 16: 95-102, 1962.
- PARDI, L. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol. Zool.** 21: 1-13, 1948.
- PARDI, L. Ricerche sui Polisitini. 3 Ancora sulla poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.) e sul comportamento delle femmine associate fino alla schiusa delle prime operaie. **Proc. Verb. Soc. Toscana Sci. Nat. (Pisa).** 50:3-15. 1941.
- PFENING, D. W. & KLAHN, J. E. Dominance as a predictor of cofoundress disappearance order in social wasps (*Polistes fuscatus*). **Z. Tierpsychol.** 67:198-203. 1985.
- POST, D. C. & JEANNE, R. L. Recognition of former nestmates during colony founding by the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** 11: 283-285, 1982a.
- 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.
- REEVE, H. K. & GAMBOA, G. J. Queen regulation of worker foraging in paper wasps: the role of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera:Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** 13:63-74. 1987.
- RÖSELER, P. -F., & RÖSELER, I. Dominance of ovariectomized foundresses of the paper wasp *Polistes gallicus*. **Insectes Soc.** 36: 219-234, 1989.

- ROSS, N. M. & GAMBOA, G. J. Nestmate discrimination in social wasps (*Polistes metricus*, Hymenoptera, Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** 9: 163-165, 1981.
- SEPPÄ, P.; QUELLER, D. C.; STRASSMANN, J. E. Reproduction in foundress associations of the social wasp, *Polistes carolina*: conventions, competition and skew. **Behav. Ecol.** 13(4): 531-542, 2002.
- SIMÕES, D., GOBBI, N. e BATARCE, B. R. M. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia**, São Paulo, v. 10, p. 89-105. 1985.
- STRASSMANN, J. E. & MEYER, D. C. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. **Anim. Behav.** 31:431-438. 1983.
- STRASSMANN, J. E. Honey caches help female paper wasps (*Polistes annularis*) survive Texas winters. **Science.** 204: 207-109, 1979.
- STRASSMANN, J. E. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis* (Hymenoptera, Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** 56: 621-634, 1983.
- STRASSMANN, J. E. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses. **Florida Entomol.** 64: 74-88, 1981
- SUZUKI, T. Queen replacement without gerontocracy in the paper wasp *Parapolybia indica* in temperate Japan. **Ethol. Ecol. Evol.** 15(2): 191-196, 2003.
- TIBBETTS, E. A. & DALE, J. A socially enforced signal of quality in a paper wasp. **Nature.** 432: 218-222, 2004.
- TIBBETTS, E. A. & REEVE, H. K. Aggression and resource sharing among foundresses in the social wasp *Polistes dominulus*: testing transactional theories of conflict. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 48: 344-352, 2000.
- TINDO, M. & DEJEAN, A. Behavioral profiles related to dominance hierarchy in associated foundresses of *Belonogaster juncea juncea* (F.) (Hymenoptera, Vespidae). **J. Ins. Behav.** 11(6): 845-852, 1998.
- TINDO, M.; MONY, R.; DEJEAN, A. Colony development and serial polygyny in the primitively eusocial wasp *Belonogaster juncea juncea*. **J. Ins. Behav.** 15(2): 243-252, 2002.
- TURILLAZZI, S. Colony composition and social behavior of *Parischnogaster alternata* Sakagami (Hymenoptera, Stenogastrinae). **Monit. Zool. Ital. (N. S.)** 20: 333-347, 1986.
- TURILLAZZI, S. Social Biology of *Parischnogaster jacobsoni* (Du Buysoon) (Hymenoptera, Stenogastrinae). **Insectes Sociaux** 35:133-143. 1988.

- WEST-EBERHARD, M. J. Dominance relations in *Polistes canadensis* (L.), a tropical social wasp. **Monit. Zool. Ital. (N. S.)**. 20: 263-281, 1986.
- WEST-EBERHARD, M. J. The social biology of polistine wasps. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan**. 140: 1-101, 1969.
- WILLIAMS, F. X. Studies in tropical wasps – their hosts and associates (with descriptions of new species). **Bull. Exp. Sta. Hawaii Sugar Planters' Assoc. (Entomol.)**. 19: 1-179, 1928.
- WILSON, E. O. **The insect societies**. Harvard University Press, Cambridge, MA, 1971.
- YOSHIKAWA, K. Compound nest experiments in *Polistes jadwigae* Dalla Torre [sic]. Ecological studies of **Polistes** wasps. IV. **J. Inst. Polytech.** Osaka City Univ. (D) 7:229-243. 1956.
- ZAR, H. J. **Biostatistical Analysis**. New Jersey, Upper Saddle River, Prentice-Hall International, 1999, 931 p.

CAPÍTULO 3 – ASPECTOS MORFOFISIOLÓGICOS ENVOLVIDOS NA REGULAÇÃO SOCIAL DE COLÔNIAS DA VESPA EUSSOCIAL PRIMITIVA *Michocyttarus (Monogynoecus) montei* ZIKÁN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI).

Resumo:

A determinação de castas em vespas eussociais primitivas, a despeito da grande diversidade de espécies, é ainda pouco compreendida. Uma vez que aparentemente não existem diferenças morfológicas entre dominantes e subordinados, todos os indivíduos podem potencialmente desenvolver sua capacidade reprodutiva e atingir o status de poedeira principal. Com o objetivo 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 9 colônias de *Mischocyttarus (M.) montei* em diferentes fases e subfases do ciclo para análise da morfofisiologia dos indivíduos. Os resultados mostraram que as fêmeas apresentaram diferentes graus de desenvolvimento ovariano de acordo com a sua posição na hierarquia, além da presença de mais de uma fêmea inseminada. À medida que o ciclo colonial progride, o número de indivíduos com ovário desenvolvido e inseminados aumenta, culminando na subfase pós macho, onde a competição entre as fêmeas atinge seu auge, levando posteriormente ao abandono da colônia. Através dos testes t e de Mann-Whitney, verificou-se que não existem diferenças significativas entre fêmeas inseminadas e não-inseminadas. No entanto, ao se comparar as fases e subfases do ciclo colonial utilizando a ANOVA e o

teste de Kruskal-Wallis, nota-se que tanto as fêmeas inseminadas quanto as não-inseminadas foram significativamente maiores na subfase pré-macho do que nas demais, provavelmente devido a condições mais favoráveis de obtenção de alimento durante a fase larval dos adultos que emergiram nesta subfase.

Abstract:

The caste determination in primitively eusocial wasps, despite of the greater species' diversity, is still poorly understood. Once dominant females do not differ in morphology from subordinate ones, any female of the colony can acquire reproductive status and become the principal egg layer. Trying to identify the ovarian development patterns and to verify the pre-imaginal caste differentiation traits, 9 colonies of *Mischocyttarus (M.) montei* were collected in different phases of the colonial cycle. The results show the existence of several inseminated females per colony and different degrees of ovarian development. As the nest cycle goes on, the number of inseminated females with well-developed ovarian increases. At post-male substage, the competition among nestmates become critical and then the colony declines and the individuals leave the nest. Performing parametric (t-test) and nonparametric statistics (Mann-Whitney U-test) was stated that there was no significant morphological differences, regarding inseminated and non-inseminated females. However, the results of ANOVA and Kruskal-Wallis Ranked Anova showed the existence of morphological differences between the stages of the colony development, whereas, in general, females of pre-male substage were larger in some measures comparing with the females of other substages. This difference is probably due to better environment conditions and more food disponibility during the larval stage of adults which have emerged in pré-male substage.

1. Introdução:

O status de dominância nas espécies de animais que vivem em sociedade geralmente está associado a diferenças individuais na capacidade reprodutiva. No entanto, os mecanismos que ligam a dominância social com a fisiologia reprodutiva são ainda muito pouco compreendidos (MARKIEWICZ & O'DONNELL, 2001). Dentre os

Hymenoptera, as vespas, em especial as espécies eussociais primitivas, são o grupo no qual esse mecanismo é ainda menos conhecido.

Em insetos eussociais primitivos, as castas são ao menos parcialmente determinadas na fase adulta, e portanto os subordinados não perderam completamente a capacidade de se reproduzir diretamente. Enfrentar e substituir a dominante, botar ovos na presença dela ou deixar o ninho para fundar o seu próprio são as várias maneiras pelas quais as subordinadas podem alcançar o seu sucesso reprodutivo de forma direta. De maneira geral, nas vespas eussociais primitivas o indivíduo dominante é aquele que possui os ovários mais bem desenvolvidos (PARDI, 1948; STRASSMANN, 1983). Contudo, a produção de ovos de indivíduos subordinados não é completamente inibida e ocorre a diferentes taxas de acordo com a sua posição na hierarquia, de modo que quanto mais elevada a posição social, maior a quantidade de ovos produzida (RÖSELER, 1991). Essa característica permite que em algumas espécies toda colônia tenha uma dominante em potencial já diferenciada mesmo quando a dominante original está presente. Em um estudo realizado com *Belonogaster peciolata*, 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).

Sendo assim, uma das estratégias da fêmea dominante para evitar a postura de ovos pelas subordinadas é “tentar inibir” do desenvolvimento ovariano das mesmas, ingerindo maior quantidade de alimento e ao mesmo tempo induzindo as demais à realização de atividades intra e extra-coloniais de alto custo energético através de interações agonísticas. Botar ovos nas células recém-construídas é outra maneira pela qual a fêmea dominante pode inibir ou mesmo regredir o desenvolvimento ovariano das subordinadas.

No entanto, o efeito isolado dos comportamentos de dominância parece ser insuficiente para a manutenção da dominância reprodutiva. Em colônias de *Ropalidia marginata*, as fêmeas dominantes não apresentam comportamento agressivo, mas conseguem suprimir completamente a reprodução de suas subordinadas (PREMNATH *et al.*, 1996; SUMANA & GADAGKAR, 2001). Fêmeas que usurpam colônias de outras espécies não conseguem inibir completamente o desenvolvimento ovariano das hospedeiras e após algum tempo ambas apresentam ovários similares (DAPPORTO *et*

al., 2004b). Em colônias de *Polistes dominulus* que perderam a fêmea dominante, várias subordinadas desenvolveram seus ovários (DAPPORTO *et al.*, 2005).

O desenvolvimento ovariano das fêmeas de *Parischnogaster nigricans serrei* ocorre à medida que elas envelhecem (TURILLAZZI, 1991). Apesar disso, fêmeas de mesma idade podem ter potenciais reprodutivos distintos, com maturação dos ovos mais lenta ou mais demorada. À medida que a colônia cresce, não só aumenta o desenvolvimento ovariano da fêmea dominante como o número de poedeiras em potencial no ninho. 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 das fêmeas “ajudantes” 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).

Embora a dominância social seja equivalente à dominância reprodutiva, onde a fêmea com comportamentos mais dominantes torna-se o indivíduo responsável pela reprodução (RÖSELER, 1991), o grau de desenvolvimento ovariano não é o único fator que determina a posição que um indivíduo ocupa na hierarquia. Fundadoras de *Polistes dominulus* ovarioectomizadas mantêm sua dominância (embora percam a capacidade de inibir a reprodução das subordinadas), indicando que a presença dos ovários não é necessária para o reconhecimento de indivíduos dominantes (RÖSELER *et al.*, 1985; RÖSELER & RÖSELER, 1989).

Além do desenvolvimento ovariano, outro mecanismo que pode estar envolvido na determinação dos indivíduos que se tornarão dominantes e subordinados é a diferenciação morfológica entre os mesmos. Por definição, as vespas eussociais primitivas não apresentam diferenciação morfológica entre as castas (GADAGKAR, 1991). No entanto, em *Belonogaster petiolata* foi constatado que há uma diferenciação morfofisiológica entre os indivíduos reprodutivos e operários, sendo que as fundadoras dominantes tinham um tamanho significativamente maior do que as operárias, (KEEPING, 2002), embora o tamanho seja de importância secundária comparado a fatores nutricionais e hormonais (KEEPING, 2000). Já entre forrageadoras do gênero *Polistes*, a idade está muito mais fortemente correlacionada de maneira positiva com a dominância do que o tamanho, embora este possa ter um pequeno efeito (KLAHN,

1981; STRASSMANN & MEYER, 1983; HUGHES & STRASSMANN, 1988b; GIANNOTTI & MACHADO, 1997). Além desses mecanismos de diferenciação entre dominantes e subordinadas, *P. dominulus* apresenta outro que merece destaque. As fêmeas apresentam manchas escuras no clipeo que permitem que os indivíduos de uma colônia possam identificar a posição hierárquica de cada um. Foi verificado que quanto maior a área que a mancha ocupa, bem como sua assimetria, maior o status de dominância de um indivíduo (TIBBETTS & DALE, 2004).

A grande diversidade de estratégias na determinação das castas reprodutivas e operárias nas vespas eussociais primitivas, aliadas ao escasso conhecimento de como atuam os mecanismos que a regulam, torna este grupo um excelente material de estudo para tentar lançar luz à questão de como a eussocialidade evoluiu nos Hymenoptera.

O objetivo deste trabalho foi verificar se existe diferenciação morfofisiológica entre os indivíduos dominantes e subordinados das colônias de *M. montei* nas diferentes fases e subfases do ciclo colonial.

2. Materiais e métodos:

Foram coletadas e fixadas em Dietrich por 72 horas e conservadas em álcool a 70% 9 colônias, sendo que destas 6 foram previamente observadas em condições naturais no Campus da UNESP de Rio Claro, SP (tabela 1), em diferentes fases do ciclo colonial. Os indivíduos foram marcados com tinta acrílica, atóxica e de secagem rápida para sua identificação. A idade relativa foi estimada a partir da contagem dos dias em que os indivíduos foram observados até sua coleta. Para as colônias as quais não foi realizada a coleta de dados comportamentais (X, PM1 e PM2) a idade não pôde portanto ser obtida. Quando as colônias coletadas continham pupas, aguardou-se a emergência dos adultos, denominados RN, que em seguida foram coletados para análise morfofisiológica. Sendo assim, para estes indivíduos também não foi estimada a idade relativa, exceto para aqueles que emergiram antes da coleta.

A análise da morfofisiologia dos indivíduos consistiu da medição de alguns caracteres morfológicos e da sua dissecação sob estereomicroscópio a fim de identificar o grau de desenvolvimento ovariano, a quantidade de tecido gorduroso e o conteúdo da espermateca de cada um. Foi contado o número de oócitos em fase final e inicial de

vitelogênese e o número de ovos. Os ovários foram então esquematizados e agrupados em diferentes categorias, de acordo com o nível de desenvolvimento apresentado.

Tabela 1. Colônias de *Mischocyttarus montei* observadas no Campus da Unesp de Rio Claro e coletadas para análise morfofisiológica: data, tempo de observação e a fase de desenvolvimento em que cada colônia se encontrava.

Colônias	Data das observações	Período observado (horas)	Estágio colonial
18A	12/02/05 a 12/03/05	10	Pré-emergência
18B	12/02/05 a 09/03/05	17	Pré-emergência
47	18/03/06 a 18/04/06	19	Pré-emergência
48	21/03/06 a 26/05/06	20	Pré-emergência
15	22/01/05 a 27/02/05	28	Pós-emergência (pré-macho)
23	21/01/05 a 12/02/05	18	Pós-emergência (pré-macho)

2.1. Medição dos caracteres morfológicos:

Sob estereomicroscópio binocular Leica M3z no aumento de 16X (1 unidade ocular = 0,060mm), 14 caracteres morfológicos da cabeça, mesossoma, metassoma e asa foram mensurados (tabela 2 e figura 1). As medidas da largura e da altura dos tergitos foram obtidas pressionando-os entre duas lâminas.

Tabela 2. Caracteres morfológicos analisados para as colônias de *M. montei*.

ESTRUTURA	CARACTERES MORFOLÓGICOS
Cabeça	LC – Largura máxima da cabeça
	DmI – Distância mínima interorbital
Mesossoma	CM – Comprimento do mesoscuto
	LM – Largura do mesoscuto
	CME – Comprimento do mesossoma, perfil da extremidade do pronoto até a base final do propódeo
	AME – Altura do mesossoma
Metassoma	ABT ₁ – Altura basal do 1º tergito
	AAT ₁ – Altura apical do 1º tergito
	CT ₁ – Comprimento do 1º tergito
	LT ₃ – Largura do 3º tergito
	AT ₃ – Altura do 3º tergito
Asa	LT ₄ – Largura do 4º tergito
	AT ₄ – Altura do 4º tergito
Asa	CA – comprimento da asa, da extremidade anterior da primeira célula submarginal (SM ₁) até a margem final (CM) da asa posterior direita

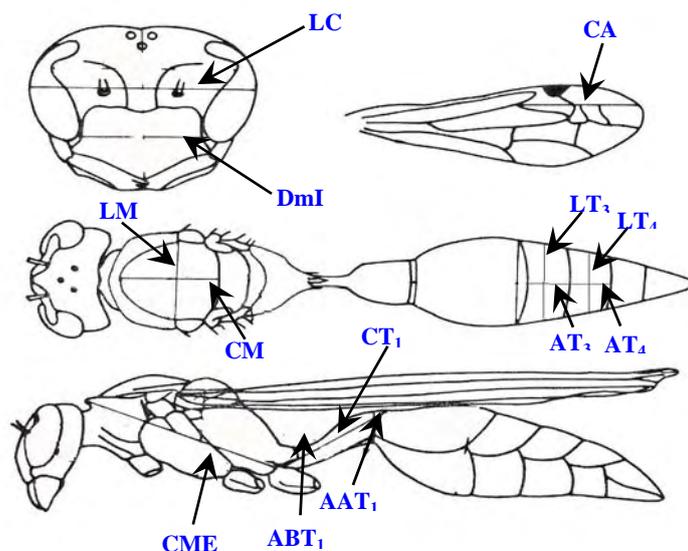


Figura 1. Caracteres morfológicos mensurados: LC, DmI, CM, LM, CME, AME, ABT₁, AAT₁, CT₁, LT₃, AT₃, LT₄, AT₄ e CA (Adaptado de Shima *et al.*, 1994).

2.2. Análise da fisiologia reprodutiva das fêmeas:

Após a realização das medidas dos caracteres morfológicos, as fêmeas foram dissecadas para a análise da sua capacidade reprodutiva, estimada através do grau de desenvolvimento ovariano, do conteúdo da espermateca e da quantidade relativa de tecido gorduroso apresentados por elas, segundo a metodologia utilizada por Shima *et al.* (1994).

2.2.1. Grau de desenvolvimento ovariano – foi verificado de acordo com as diferentes fases do ciclo colonial. O número de ovos e oócitos em fase inicial e final de vitelogênese foram contados, permitindo agrupar os ovários em quatro categorias: (1) ovário tipo A, que é o menos desenvolvido e não possui nenhum oócito; (2) ovário tipo B, que apresenta oócitos em fase inicial de desenvolvimento; (3) ovário tipo C, que possui oócitos em fase inicial e final, mas não possui ovos; e ovário tipo D, que é o mais desenvolvido e apresenta oócitos em fase inicial e final de vitelogênese e ovos. A partir desses resultados os ovários foram esquematizados com base nas categorias encontradas.

2.2.2. Conteúdo da espermateca – foi verificado através da visualização por transparência desta estrutura, sendo um método altamente eficaz na discriminação de fêmeas inseminadas e não inseminadas (SHIMA, 1992; SHIMA *et al.*, 1994, 1996a, b, 1998, 2000, 2003; NODA *et al.*, 2003). A presença de uma massa compacta e opaca em seu interior, correspondente ao esperma armazenado, indicava que aquela fêmea havia sido inseminada. Quando essa massa não é visualizada e a espermateca se encontra com uma aparência transparente, significa que não há esperma em seu interior e que portanto não ocorreu inseminação. Quando houve dúvida, a espermateca foi levemente pressionada entre lâminas e observada ao microscópio, afim de garantir a determinação do seu conteúdo.

2.2.3. Quantidade relativa de tecido gorduroso – verificada utilizando-se parâmetros relativos e arbitrários, tais como: alta (A), de média a alta (M/A), média (M), de média a baixa (M/B) e baixa (B). Através dessa estimativa, aliada às duas anteriores, é possível estabelecer uma relação do estado fisiológico das fêmeas com o tipo de atividade exercido na colônia (capítulo 2) e com o seu status na hierarquia de dominância (capítulo 1).

2.3. Análise dos dados:

Com o intuito de verificar se existe diferença significativa entre fêmeas inseminadas e não-inseminadas quanto aos caracteres morfológicos mensurados, foi utilizado o Teste t para os caracteres que atendiam aos pressupostos de normalidade dos dados e homogeneidade de variância. Para aqueles que não atenderam a tais pressupostos foi feita a análise não-paramétrica correspondente através do teste de Mann-Whitney. Para verificar se havia diferença entre as fases e subfases de desenvolvimento colonial, foi utilizada a Análise de Variância (ANOVA) para os caracteres que atenderam aos pressupostos acima mencionados e o Teste de Kruskal-Wallis, que é a análise não-paramétrica correspondente, para os que não atenderam (VIEIRA, 1999, 2003; ZAR, 1999).

3. Resultados e discussão:

3.1. Esquematização e determinação dos padrões de desenvolvimento ovariano:

Através da dissecação das fêmeas das colônias analisadas, foram identificados três tipos de ovários, com base no seu grau de desenvolvimento (figura 2): o tipo B, apresentando apenas oócitos em fase inicial de vitelogênese; o tipo C, subdivido 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 C3 (vários oócitos em fase inicial e final); e o tipo D, com a presença de oócitos em fase inicial e final e de ovos maduros. Igualmente aos resultados obtidos para *M. cassununga* (MURAKAMI & SHIMA, 2006; MURAKAMI, 2007), nas colônias de *M. montei* 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 sejam capazes de desenvolver seu potencial e de assumir prontamente qualquer papel de acordo com as necessidades da colônia (RÖSELER, 1991), como foi observado em colônias de *M. montei* nas quais houve constantes substituições (ver capítulo 2). Para isso, é preciso que apresentem ovários com certo grau de desenvolvimento e não completamente atrofiados, como é o caso do 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 & FOSTER, 1999). Seguindo o mesmo padrão, ao se retirar experimentalmente a fêmea dominante de 14 colônias de

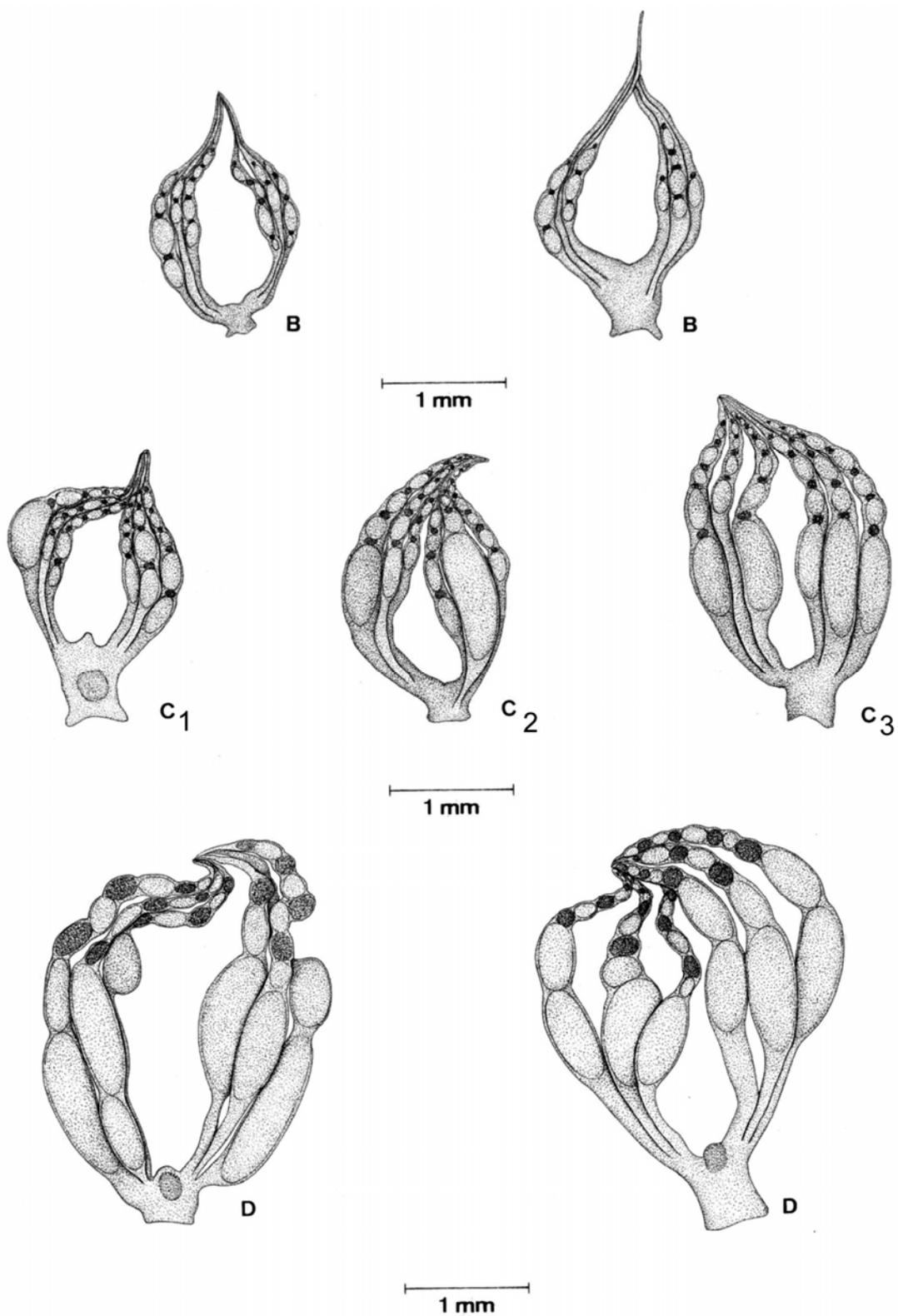


Figura 2. Descrição das diferentes categorias de desenvolvimento ovariano identificadas nas colônias de *M. montei* em diferentes estágios do ciclo colonial. (B = somente oócitos em fase inicial; C₁, 2 e 3 = oócitos em fase inicial e final; D = oócitos em fase inicial e final e ovos maduros).

Polistes snelleni, foi verificado que de 23 forrageadoras com ovários desenvolvidos 4 estavam inseminadas e se tornaram poedeiras em quatro colônias (SUZUKI, 2005). *M. montei* parece assemelhar-se a estas espécies, uma vez que, após o desaparecimento de fêmeas dominantes, estas são imediatamente substituídas por fêmeas logo abaixo delas na hierarquia (ver capítulos 1 e 2). 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 à predação e ao parasitismo, faz com que cada membro da colônia tenha um papel crucial na sua viabilidade, podendo assumir diferentes funções quando necessário, se outro indivíduo for perdido (OLIVEIRA, 2003).

3.2. Distribuição dos padrões de desenvolvimento ovariano ao longo das fases e subfases de desenvolvimento colonial:

As tabelas 3, 4 e 5 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 7 das 9 colônias analisadas, mais de uma fêmea com ovários desenvolvidos (tipos C e D) e inseminada. Na fase de pré-emergência, a presença de mais de uma fêmea inseminada deve-se à fundação por associação entre fundadoras (pleometrose), que parece ser a regra para esta espécie. Em *Parischnogaster alternata* (TURILLAZZI, 1985) e em colônias de *M. cassununga* durante a fase de pós-emergência (MURAKAMI & SHIMA, 2006; MURAKAMI, 2007), resultados semelhantes foram observados. No entanto, ao contrário do que ocorre nessa última espécie, em *M. montei* a presença de mais de uma fêmea inseminada provavelmente explica as freqüentes e imediatas substituições observadas após o desaparecimento de fêmeas dominantes (ver capítulos 1 e 2). Além dessas, foram encontradas várias fêmeas não inseminadas, mas com ovários do tipo C, ocupando uma posição intermediária em relação à capacidade reprodutiva, que se reflete por sua vez na sua posição hierárquica. Característica semelhante foi observada em colônias de *B. peциolata*, nas quais a maioria (96%) das fêmeas fundadoras possuía ovários bem desenvolvidos ou em

Tabela 3. Posição hierárquica, idade relativa, 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. montei* na fase de pré-emergência.

Colônia	Rank	Idade	Ins.	TO	OI	OF	O	CG
X	Ae (1 ^a)	-	Sim	D	34	3	5	M
	Vrc (2 ^a)	-	Não	C1	15	1	-	M
	RN	-	Não	B	24	-	-	M
18B	Ae (1 ^a)	29	Sim	D	42	4	6	A
	Vre (2 ^a)	29	Sim	C1	27	1	-	M/A
	RN (3 ^a)	1	Não	B	19	-	-	M
	RN1	-	Não	C3	24	2	-	M
	RN2	-	Não	B	21	-	-	M
18A	Am (1 ^a)	22	Sim	D	48	2	5	A
	Vre (2 ^a)	22	Sim	C/D	31	2	4	M/A
	B (3 ^a)	22	Não	B	17	-	-	M
	Ae (4 ^a)	22	Não	B	22	-	-	M/A
	RN (5 ^a)	1	Não	B	26	-	-	M
	RN2	-	Não	B	20	-	-	M/B
	RN3	-	Não	B	18	-	-	M
	RN4	-	Não	B	26	-	-	M/B
RN5	-	Não	B	24	-	-	M	
47	Am (1 ^a)	30	Sim	D	29	2	4	A
	Vre (2 ^a)	30	Não	B	16	-	-	M/A
	RN1	1	Não	B	20	-	-	M
	RN2	-	Não	B	17	-	-	M/A
48	Vrm (1 ^a)	66	Sim	D	42	2	4	A
	Am (2 ^a)	66	Sim	D	39	2	3	M/A
	Ae (3 ^a)	66	Sim	C1	24	1	-	M
	R (4 ^a)	66	Não	B	12	-	-	M
	B (5 ^a)	1	Não	B	21	-	-	M
	RN	1	Não	B	16	-	-	B
	RN1	-	Não	B	-	-	-	B

Tabela 4. Posição hierárquica, idade relativa, 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. montei* na fase de pós-emergência (subfase pré-macho).

Colônia	Rank	Idade	Ins.	TO	OI	OF	O	CG
23	Ae/R (1 ^a)	23	Sim	D	10	3	6	M/A
	B/Vre (2 ^a)	14	Sim	D	34	2	3	A
	Vre/R (3 ^a)	19	Não	C1	21	1	-	M
	Am/Ae (4 ^a)	23	Não	C1	22	1	-	M
	Ae/B (5 ^a)	-	Não	B	17	-	-	M
	Vrm (6 ^a)	5	Não	B	13	-	-	M/B
	R/	-	Sim	C2	24	-	1	M
	R	23	Não	B	21	-	-	M
	Am/Vre	21	Não	B	24	-	-	M
	RN1	-	Não	B	27	-	-	M/B
	RN2	-	Não	B	10	-	-	M/B
	RN3	-	Não	B	23	-	-	M/B
15	1 ^a (R)	38	Sim	D	46	4	3	A
	2 ^a (Am/R)	38	Sim	C1	23	1	-	M/B
	3 ^a (B/Am)	9	Sim	C1	24	2	-	M/B
	4 ^a (Vre)	9	Sim	D	25	2	1	M/A
	B	20	Não	B	21	-	-	M
	Ae	37	Não	B	20	-	-	M/B
	RN1	-	Não	B	16	-	-	B
	RN2	-	Não	B	14	-	-	B
	RN3	-	Não	B	15	-	-	M/B
	RN4	-	Não	B	13	-	-	M
	RN6	-	Não	B	19	-	-	M/B
	RN7	-	Não	B	15	-	-	M

Tabela 5. 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. montei* na fase de pós-emergência (subfase pós-macho).

Colônia	Rank	Ins.	TO	OI	OF	O	CG
PM1	B (1 ^a)	Sim	D	24	6	6	A
	Am (2 ^a)	Sim	D	16	6	2	A
	B/R (3 ^a)	Sim	D	12	5	2	A
	Vrm	Não	B	23	-	-	M/B
	B/Ae	Não	B	22	-	-	M
PM2	Vrm (1 ^a)	Sim	D	29	6	6	A
	B (2 ^a)	Sim	D	30	8	3	M
	Vre (3 ^a)	Sim	D	15	5	2	M/A
	Am/Vre	Sim	D	32	5	3	M/A
	SM1	Não	B	6	-	-	M/B
	SM2	Sim	D	25	5	6	M/A
	SM3	Não	B	9	-	-	B
	SM4	Não	B	17	-	-	M

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, 1984b), 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 fica clara através das figuras 3 e 4, representativas das fases de pré-emergência e subfase pré-macho (ver também capítulo 2), mostrando que fêmeas que se alimentam mais, em especial de fontes de proteína (presas, ovos canibalizados e regurgitado larval) e realizam tarefas de baixo custo energético acumulam maior quantidade de gordura

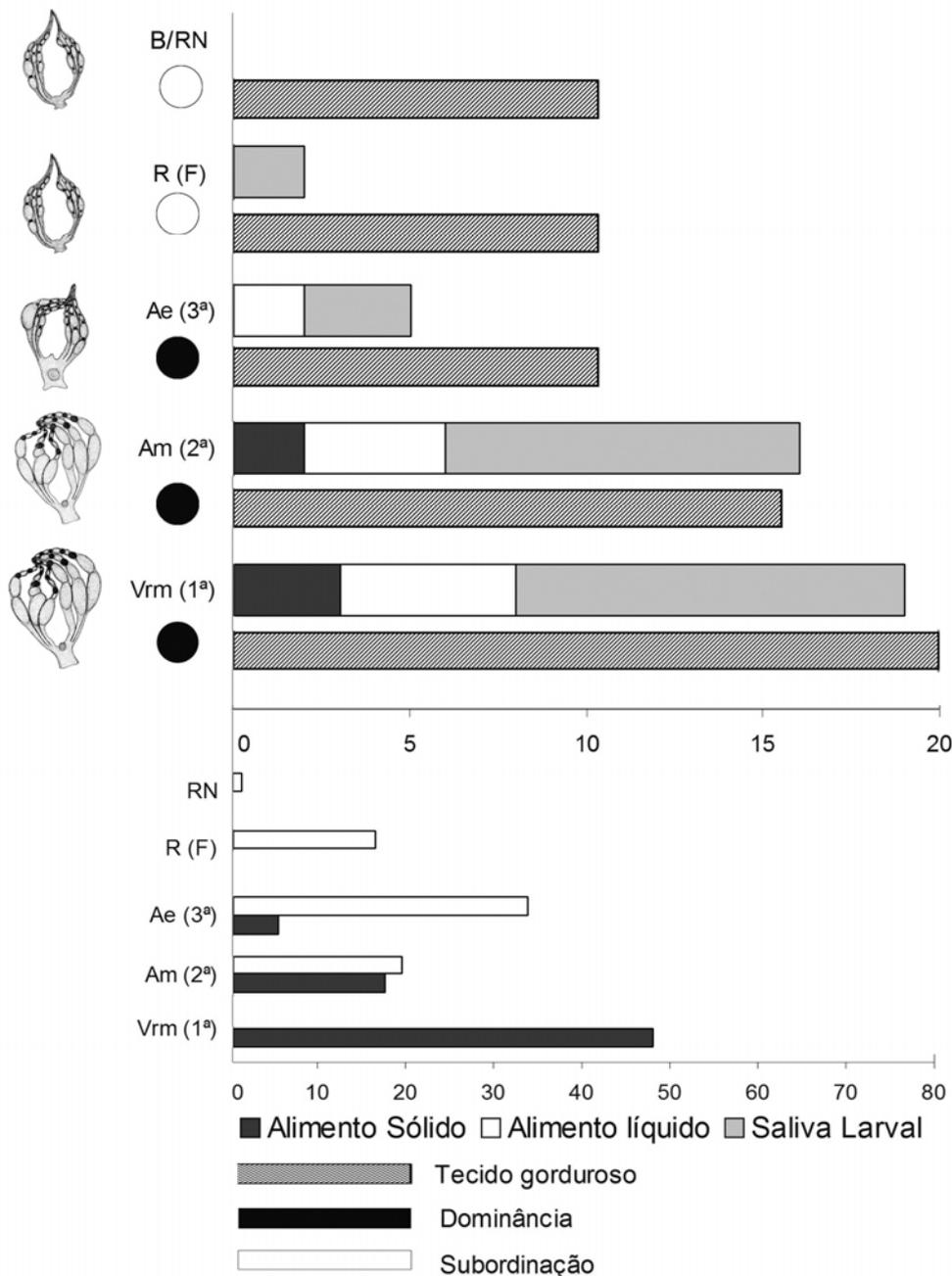


Figura 3. Relação da quantidade e do tipo de alimento ingerido com o grau de desenvolvimento ovariano, a quantidade relativa de tecido gorduroso e o número de interações de dominância apresentados pelos indivíduos da colônia 48 durante a fase de pré-emergência, de acordo com a sua posição no rank. Os círculos preenchidos representam indivíduos inseminados e os vazios, não-inseminados.

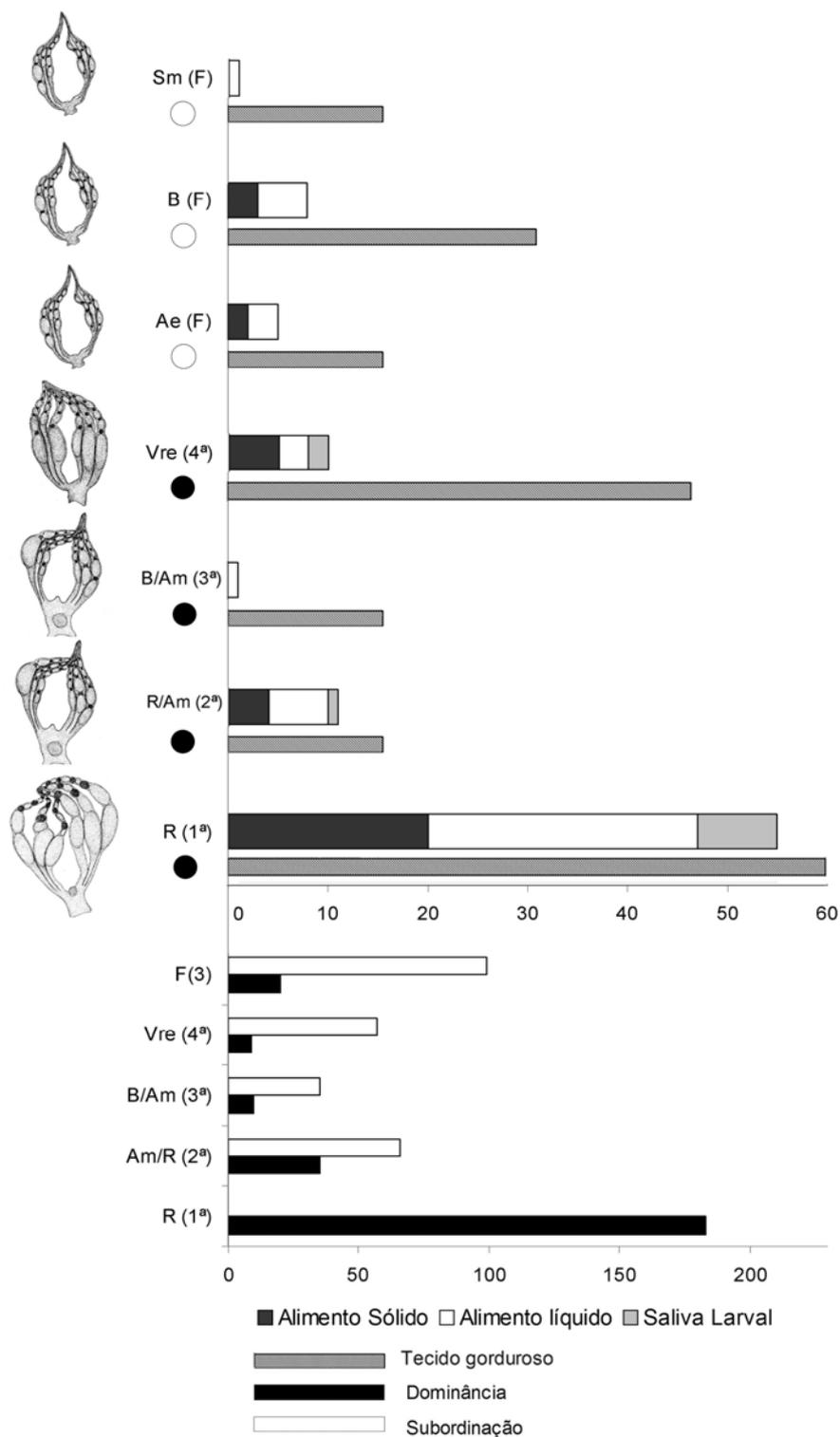


Figura 3. Relação da quantidade e do tipo de alimento ingerido com o grau de desenvolvimento ovariano, a quantidade relativa de tecido gorduroso e o número de interações de dominância apresentados pelos indivíduos da colônia 15 durante a fase de pós-emergência (subfase pré-macho), de acordo com a sua posição no rank. Os círculos preenchidos representam indivíduos inseminados e os vazios, não-inseminados.

(tabelas 3, 4 e 5) e têm maiores chances de alocar esse saldo positivo de energia no desenvolvimento de seus ovários, criando condições para que disputem a dominância ou saiam para fundar seus próprios ninhos. Em *M. cassununga* a relação entre a quantidade de gordura e o desenvolvimento ovariano se inverte, de forma que as fêmeas mais hierarquicamente superiores apresentam uma menor quantidade de tecido gorduroso do que as de posição inferior (MURAKAMI & SHIMA, 2006). Essa diferença entre as espécies é explicada pelas relações distintas que possuem considerando a idade e o status de dominância. De maneira geral, parece haver uma relação negativa entre a idade e a quantidade de gordura, de forma que à medida que a idade avança, menores são os estoques de lipídeos. Em *M. cassununga* os indivíduos mais velhos (e portanto com menor quantidade de gordura) tendem a ocupar as posições mais altas no rank, enquanto em *M. montei* as fêmeas mais jovens tendem a ser mais dominantes, substituindo as mais velhas. Em *M. mastigophorus*, foi demonstrado que o desenvolvimento ovariano está positivamente relacionado com altos níveis de acúmulo de nutrientes e com altas taxas de comportamento dominante. Por sua vez, altos níveis de estoque de nutrientes são positivamente relacionados com a obtenção de nutrientes e tarefas menos desgastantes, mas não com o comportamento dominante. Esses dados levam a um modelo que coloca os custos nutricionais da execução de tarefas como uma causa intermediária que liga o status de dominância com o acúmulo de nutrientes. O fluxo de nutrientes pode ser um mecanismo causal que liga o status de dominância à capacidade reprodutiva (MARKIEWICZ & O'DONNELL, 2001).

O papel da alimentação dos adultos no desenvolvimento ovariano fica ainda mais evidente ao se observar que as fêmeas coletadas logo após a sua emergência (RN) apresentaram, em sua grande maioria, o mesmo tipo de ovário (B) e a mesma quantidade de gordura relativa (de média a baixa). O mesmo resultado foi obtido para *M. cassununga* (MURAKAMI, 2007). Uma vez que esses indivíduos não foram alimentados após a sua emergência, o nível equivalente de desenvolvimento ovariano e quantidade de gordura apresentado por eles são devidos somente à alimentação durante a fase larval, atuando como uma forte evidência de que não ocorre uma alimentação diferenciada dos imaturos, a qual levaria à diferenciação pré-imaginal entre indivíduos dominantes e subordinados.

Ainda, ao se comparar as colônias estudadas de acordo com a fase de desenvolvimento colonial, nota-se que há um aumento do número de fêmeas inseminadas por colônia (figura 5). Durante a fase de pré-emergência (PE), obteve-se uma média de 1,8 fêmeas inseminadas por colônia, enquanto que na subfase pré-macho (PEM) esse número salta para 3,5. Esse aumento é explicado também pelo crescimento natural da colônia, com a emergência de novos indivíduos. 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 provavelmente estão encontrando machos e sendo inseminadas. Prova disso é a última substituição ocorrida na colônia 23, na qual Ae/R, que emergiu nesta colônia e não era co-fundadora, passou da quinta para a segunda posição no rank com apenas 5 dias de idade e com 20 substituiu a dominante (ver capítulo 2). Após a sua dissecação, foi verificado que ela estava inseminada e com ovários desenvolvidos (tabela 4). Além do mais, como todas as vespas eussociais que habitam os trópicos, é possível encontrar colônias de *M. montei* 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). Apesar disso, fêmeas de mesma idade podem ter potenciais reprodutivos distintos, com maturação dos ovos mais lenta ou mais demorada. Quase todas as fêmeas da colônia copulam entre 20 e 50 dias após sua emergência. Após a cópula, podem permanecer em suas colônias parentais por pelo menos um curto período de tempo. À medida que a colônia cresce, não só aumenta o desenvolvimento ovariano da fêmea dominante como o número de poedeiras em potencial no ninho. 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).

Somado a isso, o aumento do número de indivíduos como um todo leva também à produção de um maior número fêmeas forrageadoras, não-inseminadas e com ovário

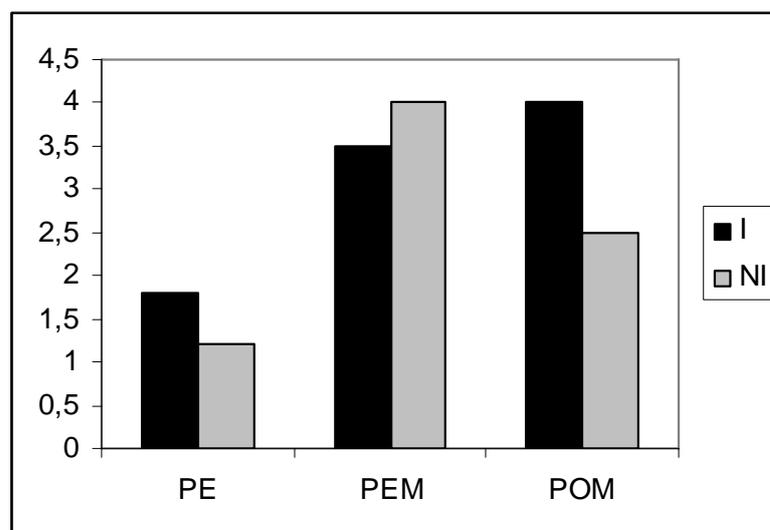


Figura 5. Número médio de indivíduos inseminados (I) e não-inseminados (NI) por colônia, comparando as fases de pré-emergência (PE, n = 5), pós-emergência na subfase pré-macho (PEM, n = 2) e pós-emergência na subfase pós-macho (POM, n = 2).

pouco desenvolvido, evidenciada pelo aumento médio na proporção de indivíduos não-inseminados em relação aos inseminados, ao contrário do que acontece durante a pré-emergência (figura 5). Com mais indivíduos forrageando, algumas fêmeas começam a passar mais tempo no ninho e a solicitar regurgitado larval e maior quantidade de alimento desse maior número de forrageadoras, possivelmente propiciando o desenvolvimento dos seus ovários. Na subfase de pós-macho, o número médio de fêmeas inseminadas é ainda maior (4 indivíduos por colônia), ao mesmo tempo em que o de não-inseminadas volta a ser menor (2,5 indivíduos por colônia).

Esse aumento no número de fêmeas inseminadas de acordo com as fases coincide com o crescimento da frequência de interações agonísticas ao longo do desenvolvimento colonial (ver capítulo 1), evidenciando ainda mais que o crescimento da frequência de tais interações está relacionado com a disputa entre os indivíduos pela dominância, que se intensifica com o passar do tempo. À medida que a colônia cresce, torna-se mais difícil para a fêmea dominante subordinar um número cada vez maior de indivíduos, na tentativa de impedir que se alimentem mais e que passem mais tempo na colônia (OLIVEIRA, 2003). O menor controle da dominante, por sua vez, favorece o desenvolvimento ovariano de um maior número de indivíduos. Na subfase pós-macho, com o aumento ainda maior dos indivíduos inseminados, as posições hierárquicas vão

se tornando cada vez menos definidas, e por isso a relação linear das interações de dominância enfraquece, onde indivíduos ora subordinados passam a “revidar” as agressões dos indivíduos até então mais dominantes (ver capítulo 1). Como consequência, os membros da colônia deixam de realizar atividades ligadas à manutenção do ninho, ao forrageio e ao cuidado com a prole, e portanto a divisão reprodutiva de trabalho vai aos poucos se perdendo (ver capítulo 2). O aumento da frequência de interações agonísticas, aliado a uma maior taxa de canibalismo e à diluição da divisão de trabalho, culminam então no abandono da colônia.

3.3. Análise dos caracteres morfométricos considerando as fases e subfases estudadas:

As tabelas apresentadas correspondem à análise dos 13 caracteres morfológicos mensurados, com o intuito de verificar se existe diferença em suas medidas entre as fêmeas inseminadas (I) e não-inseminadas (NI) de uma mesma colônia e entre as fases (PE, PEM e POM) estudadas. Nas tabelas 6, 7 e 8, é possível notar que os valores obtidos através dos testes t e de Mann-Whitney mostram que não houve diferenças significativas ($p \leq 0,05$) para os caracteres medidos entre as fêmeas inseminadas (I) e não-inseminadas (NI), dentro de uma mesma subfase. Somente os valores de AT3, assim mesmo apenas na subfase pré-macho, chegaram próximos da significância, com p igual a 0,055. Ainda assim, não é possível considerar que as diferenças de AT3 entre fêmeas inseminadas e não-inseminadas sejam significativas. Em um estudo realizado com *M. cassununga*, foram encontradas 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 (MURAKAMI & SHIMA, 2006).

No entanto, ao se comparar as fases e subfases do ciclo colonial para cada tipo de fêmea (I e NI), houve diferenças significativas ($p \leq 0,01$) para alguns caracteres (tabelas 9 e 10). As fêmeas inseminadas (I) diferiram significativamente entre si comparando a fase de pré-emergência (PE) com a subfase de pré-macho (PEM) e esta com a subfase de pós-macho (POM), mas não diferiram entre a fase de pré-emergência

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

VM	Média+dp		Teste t		Mann-Whitney	
	I(9)	NI(20)	t	p	U	p
LC	2,41±0,02	2,40±0,07	-	-	83,500	0,738
DmI	0,84±0,00	0,86±0,03	-	-	67,500	0,156
CM	1,59±0,09	1,57±0,09	0,726	0,474	-	-
LM	1,65±0,04	1,63±0,08	-	-	83,500	0,751
CME	3,85±0,09	3,81±0,18	0,599	0,553	-	-
AME	2,48±0,14	2,49±0,2	-0,090	0,928	-	-
ABT ₁	0,36±0,03	0,34±0,03	1,560	0,13	-	-
AAT ₁	0,55±0,05	0,54±0,03	0,846	0,404	-	-
CT ₁	2,67±0,09	2,62±0,11	1,297	0,205	-	-
LT ₃	3,59±0,14	3,64±0,23	-0,609	0,547	-	-
AT ₃	1,49±0,06	1,43±0,11	1,663	0,107	-	-
LT ₄	3,55±0,15	3,58±0,21	-0,280	0,781	-	-
AT ₄	1,36±0,06	1,30±0,10	1,720	0,096	-	-
CA	4,13±0,07	4,07±0,21	-	-	76,500	0,517

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

VM	Média+dp		Teste t	
	I(7)	NI(17)	t	p
LC	2,48±0,05	2,50±0,06	-0,651	0,521
DmI	0,88±0,03	0,89±0,04	-0,163	0,87
CM	1,64±0,06	1,62±0,08	0,566	0,576
LM	1,71±0,05	1,71±0,09	-0,159	0,875
CME	3,95±0,08	3,98±0,16	-0,460	0,650
AME	2,71±0,07	2,76±0,12	-1,058	0,301
ABT ₁	0,37±0,02	0,36±0,01	1,571	0,13
AAT ₁	0,55±0,02	0,54±0,04	0,570	0,574
CT ₁	2,67±0,10	2,64±0,09	0,711	0,484
LT ₃	3,91±0,13	3,91±0,17	-0,027	0,978
AT ₃	1,54±0,08	1,46±0,09	2,025	0,055
LT ₄	3,83±0,09	3,85±0,17	-0,273	0,787
AT ₄	1,40±0,07	1,35±0,08	1,352	0,190
CA	4,15±0,07	4,12±0,14	0,521	0,607

Tabela 8. Análise dos caracteres morfométricos comparando fêmeas inseminadas (I) e não inseminadas (NI) das colônias de *M. montei* estudadas na fase de pós-emergência (subfase pós-macho), com base nos resultados obtidos através do Teste t e do teste de Mann-Whitney

VM	Média±dp		Teste t		Mann-Whitney	
	I(9)	NI(20)	t	p	U	p
LC	2,41±0,02	2,40±0,07	-	-	11	0,198
DmI	0,84±0,00	0,86±0,03	-	-	10,5	0,164
CM	1,59±0,09	1,57±0,09	-0,337	0,742	-	-
LM	1,65±0,04	1,63±0,08	-	-	15	0,464
CME	3,85±0,09	3,81±0,18	-	-	17	0,661
AME	2,48±0,14	2,49±0,2	-1,062	0,311	-	-
ABT ₁	0,36±0,03	0,34±0,03	-	-	20	1
AAT ₁	0,55±0,05	0,54±0,03	-1,062	0,357	-	-
CT ₁	2,67±0,09	2,62±0,11	-	-	17,5	0,714
LT ₃	3,59±0,14	3,64±0,23	-	-	16	0,558
AT ₃	1,49±0,06	1,43±0,11	-1,695	0,501	-	-
LT ₄	3,55±0,15	3,58±0,21	-	-	16,5	0,608
AT ₄	1,36±0,06	1,30±0,10	-1,586	0,570	-	-
CA	4,13±0,07	4,07±0,21	-0,606	0,557	-	-

Tabela 9. Análise dos caracteres morfométricos comparando as fases de pré-emergência (PE), pós-emergência na subfase pré-macho (PEM) e pós-emergência na subfase pós-macho (POM) considerando as fêmeas inseminadas (I), com base nos resultados obtidos através da ANOVA e do teste de Kruskal-Wallis.

VM	Média±dp			ANOVA		Kruskal-Wallis Ranked ANOVA	
	PE(9)	PEM(7)	POM(8)	F	p	H	p
LC ^B	2,41±0,02	2,48±0,05	2,42±0,03	-	-	10,70	<0,01***
DmI ^{C,D}	0,84±0,00	0,88±0,03	0,85±0,02	10,01	<0,01***	-	-
CM ^A	1,59±0,09	1,64±0,06	1,58±0,07	1,01	0,38	-	-
LM ^D	1,65±0,04	1,71±0,05	1,64±0,05	4,01	0,03*	-	-
CME ^D	3,85±0,09	3,95±0,08	3,80±0,12	4,07	0,03*	-	-
AME ^C	2,48±0,14	2,71±0,07	2,54±0,12	6,85	0,01**	-	-
ABT ₁ ^A	0,36±0,03	0,37±0,02	0,36±0,00	0,37	0,69	-	-
AAT ₁ ^A	0,55±0,05	0,55±0,02	0,53±0,05	0,51	0,61	-	-
CT ₁ ^A	2,67±0,09	2,67±0,10	2,62±0,07	0,95	0,40	-	-
LT ₃ ^B	3,59±0,14	3,91±0,13	3,69±0,04	-	-	13,70	<0,01***
AT ₃ ^A	1,49±0,06	1,54±0,08	1,50±0,08	0,87	0,43	-	-
LT ₄ ^{C,D}	3,55±0,15	3,83±0,09	3,65±0,06	11,02	<0,01***	-	-
AT ₄ ^A	1,36±0,06	1,40±0,07	1,36±0,04	1,00	0,38	-	-
CA ^A	4,13±0,07	4,15±0,07	4,08±0,08	1,42	0,26	-	-

A – sem diferenciação morfológica entre as fases

B – fêmeas de pré-emergência diferem das de pós-emergência (subfase pré-macho) (Kruskal-Wallis, p<0,01)

C - fêmeas de pré-emergência diferem das de pós-emergência (subfase pré-macho) (Bonferroni, p<0,01)

D – Fêmeas de pós-emergência (pré-macho) diferem das de pós-emergência (pós macho) (Bonferroni, p<0,05)

Tabela 10. Análise dos caracteres morfométricos comparando as fases de pré-emergência (PE), pós-emergência na subfase pré-macho (PEM) e pós-emergência na subfase pós-macho (POM) considerando as fêmeas não-inseminadas (NI), com base nos resultados obtidos através da ANOVA.

VM	Média±dp			ANOVA	
	PE(20)	PEM(17)	POM(4)	F	P
LC ^B	2,40±0,07	2,50±0,06	2,46±0,05	8.74	<0.01***
DmI ^A	0,86±0,03	0,89±0,04	0,88±0,03	3.03	0.06
CM ^A	1,57±0,09	1,62±0,08	1,60±0,06	1.49	0.24
LM ^B	1,63±0,08	1,71±0,09	1,61±0,06	5.37	0.01**
CME ^B	3,81±0,18	3,98±0,16	3,86±0,19	4.40	0.02*
AME ^B	2,49±0,2	2,76±0,12	2,62±0,10	12.00	<0.01***
ABT ₁ ^A	0,34±0,03	0,36±0,01	0,36±0,00	2.63	0.09
AAT ₁ ^A	0,54±0,03	0,54±0,04	0,56±0,06	0.80	0.46
CT ₁ ^A	2,62±0,11	2,64±0,09	2,69±0,04	0.38	0.69
LT ₃ ^B	3,64±0,23	3,91±0,17	3,74±0,20	7.60	<0.01***
AT ₃ ^A	1,43±0,11	1,46±0,09	1,54±0,09	2.38	0.11
LT ₄ ^B	3,58±0,21	3,85±0,17	3,67±0,21	8.50	<0.01***
AT ₄ ^A	1,30±0,10	1,35±0,08	1,38±0,08	2.22	0.12
CA ^A	4,07±0,21	4,12±0,14	4,04±0,11	0.54	0.59

A – sem diferenciação morfológica entre as fases

B - fêmeas da fase de pré-emergência diferem das de pós-emergência (subfase pré-macho) (Bonferroni, $p \leq 0,01$)

e a subfase de pós-macho. Os caracteres significativamente diferentes entre PE e PEM foram: LC, DmI, AME, LT3 e LT4, mostrando que as medidas da cabeça e do gáster são maiores nas inseminadas da subfase PEM do que na fase PE. Já entre PEM e POM, os caracteres que apresentaram significância foram: DmI, LM, CME, e LT4, mostrando a relevância de caracteres distintos ao longo do ciclo colonial. Provavelmente, não houve diferenças significativas entre a fase PE e a subfase POM devido à proximidade temporal dessas fases, uma vez que os indivíduos desta última são aqueles que abandonam a sua colônia parental para fundar novos ninhos. Dessa forma, os indivíduos das duas fases apresentam tamanhos médios similares. No geral, a subfase PEM foi a que apresentou os maiores valores médios para os caracteres medidos, dando indícios de que as fêmeas inseminadas são em geral maiores na subfase PEM e contribuindo para uma maior similaridade entre a fase PE e a subfase POM. Ainda assim, houve caracteres que não apresentaram diferença entre nenhuma das fases: CM, ABT1, AAT1, CT1, AT3, AT4 e CA, indicando não existem alterações significativas para essas estruturas presentes no gáster, na asa e no mesossoma ao longo do ciclo colonial entre as

inseminadas. Já entre as fêmeas não-inseminadas (NI), houve diferença apenas entre a fase PE e a subfase PEM, com os caracteres LC, LM, CME, AME, LT3 e LT4 (tabela 10). Entre PE ou PEM e POM não houve diferença significativa. Esse resultado mostra que os indivíduos não-inseminados na subfase PEM são maiores em algumas estruturas das três partes do corpo (cabeça, mesossoma e metassoma) em relação aos da fase PE. Comparando estes resultados com os obtidos para cada fase e subfase discutidos anteriormente, pode-se pensar que as diferenças morfológicas entre os indivíduos, se existem, ocorrem de uma fase para a outra, e não entre as castas, como esperado. O maior tamanho apresentado tanto para inseminadas quanto para não-inseminadas na subfase de pré-macho pode ser uma resposta às condições ambientais naquele momento em que as colônias se encontravam, onde uma maior disponibilidade de alimento resultaria numa maior alimentação das larvas, gerando portanto adultos maiores. Tais diferenças de tamanho relacionadas à alimentação foram verificadas em *P. metricus*, na qual larvas pouco nutridas experimentalmente resultaram na produção de fêmeas menores (KARSAI & HUNT, 2002). De forma similar, as fêmeas de *P. versicolor* 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).

De fato, ao se resgatar os dados das condições climáticas no período em que as colônias de cada fase foram coletadas, percebe-se que as colônias de *M. montei* na fase de pré-emergência e na subfase pré-macho foram coletadas na estação quente e úmida, na qual a disponibilidade de alimento é maior, sendo um forte indício de que as larvas foram mais bem alimentadas desde a pré-emergência, tornando-se adultos de maior tamanho na subfase de pré-macho. Já nas colônias da subfase de pós-macho, embora tenham sido coletadas também na estação quente, observa-se, como discutido no capítulo 2, uma drástica redução no cuidado dos imaturos, que pode ter levado novamente à uma redução no tamanho dos indivíduos que posteriormente emergiram. Como os indivíduos dessa subfase são os mesmos que vão sair para fundar novas colônias, espera-se que, de fato, o seu tamanho seja similar ao tamanho de fêmeas fundadoras, explicando a ausência de diferenças significativas entre a subfase de pós-macho e a fase de pré-emergência. No entanto, para tentar entender melhor como e porque se dão essas diferenças entre as fases de desenvolvimento colonial, tanto para

fêmeas inseminadas quanto para não inseminadas, é necessário analisar a relação da disponibilidade de alimento com a alimentação larval ao longo dessas subfases em estudos posteriores.

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 às primeiras e forrageavam mais, sugerindo que fatores tróficos na fase pré-imaginal são os determinantes das duas condições “morfofisiológicas” (PARDI & MARINO PICCIOLI, 1970, 1981).

Os resultados encontrados para *M. montei* reforçam uma das principais características do grupo de vespas eussociais primitivas, que é a ausência de diferenciação morfológica entre as castas (GADAGKAR, 1991). A similaridade morfológica entre os indivíduos inseminados e não-inseminados, aliada à presença de mais de uma fêmea inseminada ao longo de todo o ciclo colonial e ao desenvolvimento ovariano equivalente dos recém-emergidos (RN), constituem-se em um conjunto de fatores que leva à flexibilidade dos papéis sociais dos indivíduos nesta espécie. Dessa forma, indivíduos com o mesmo potencial reprodutivo têm condições de substituir uns aos outros quando necessário, o que é uma característica de extrema importância para a viabilidade das colônias, já que, como discutido anteriormente, a perda de indivíduos, em especial aqueles responsáveis pela reprodução, em colônias pequenas, com poucos membros e desprovidas da proteção de um envelope pode ser extremamente prejudicial.

As diferenças encontradas entre as fases quanto ao tamanho dos indivíduos pode estar relacionada à quantidade de alimento ingerido durante a fase imatura, que varia de acordo com a disponibilidade de alimento, e independe do papel social que este indivíduo vai ocupar na colônia, não estando relacionada portanto à uma diferenciação de castas na fase pré-imaginal. A determinação da posição hierárquica e do papel social de cada um não depende portanto de fatores pré-imaginais, mas sim das interações entre esses indivíduos e do seu estado nutricional, que é o resultado do balanço energético entre o tipo e a quantidade de alimento ingerido e o gasto de energia na execução de atividades intra e extra-coloniais, permitindo que a organização social desta espécie seja regulada de maneira dinâmica e não pré-determinada e definitiva.

4. Referências Bibliográficas:

- DAPPORTO, L.; CERVO, R.; SLEDGE, M. F.; TURILLAZZI, S. Rank integration in dominance hierarchy of host colonies by the paper wasp social parasite *Polistes sulcifer* (Hymenoptera, Vespidae). **J. Ins. Physiol.** 50: 217-223, 2004.
- 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.
- FIELD, J. & FOSTER, W. Helping behavior in facultatively eusocial hover wasps: an experimental test of the subfertility hypothesis. **Anim. Behav.** (57): 633-636, 1999.
- FRANCESCATO, 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.
- 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.
- GIANNOTTI, E. & MACHADO, V. L. L. Queen replacement in post-emergent colonies of the social wasp *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. Bras. Ent.** 41(1): 9-11, 1997.
- GOBBI, N., NOLL, F. & PENNA, M. A. “Winter” aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil. *Naturwissenschaften*, 93:487-497. 2006.
- HUGHES, C. R., & STRASSMANN, J. E. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. **Behavior**, 107:1-15. 1988.
- ITÔ, Y. Social behaviour and social structure of Neotropical paper wasps *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basimacula* (Cameron). **J. Ethol.** 2: 17-29, 1984.
- KARSAI, I., & HUNT, J. H. Food quantity affects traits of offspring in the paper wasp *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). **Environ. Entomol.** 31(1): 99-106, 2002.
- KEEPING, M. G. Morpho-physiological variability and differentiation of reproductive roles among foundresses of the primitively eusocial wasp, *Belonogaster peciolata* (Degeer) (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Soc.** 47: 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.
- KLAHN, J. E. **Alternate reproductive tactics of single foundresses of a social wasp, *Polistes fuscatus*.** Tese de Doutorado, University of Iowa, Iowa City, 1981.
- MARKIEWICZ, D. A. & O'DONNELL, S. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. **J. Comp. Physiol. A.** 187: 327-333, 2001.
- 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.
- 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., 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.
- OLIVEIRA, V. C. **Comportamentos de dominância e subordinação da vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)*.** Trabalho de conclusão de curso, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.
- 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 wasps. **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.
- 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. Dominance of ovariectomized foundresses of the paper wasp *Polistes gallicus*. **Insectes Soc.** 36: 219-234, 1989.
- 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.
- SHIMA, S.M., NOLL, F.B. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps. *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Sociobiology**, 35(3):131-134. 2000.
- SHIMA, S.M., NOLL, F.B., ZUCCHI, R. & YAMANE, S. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps VI. *Pseudopolybia vespiceps*, with preliminary considerations on the role of the intermediate females in social organization of the Epiponini (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of Hymenoptera Research**, 7:280-295. 1998.
- SHIMA, S.M., YAMANE, S. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). **Japanese Journal of Entomology**, 64(1):811-822. 1994.
- SHIMA, S.M., YAMANE, S. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps II. *Polybia dimidiata* (Hymenoptera, Vespidae). **Japanese Journal of Entomology**, 64(1):131-134. 1996a.
- SHIMA, S.M., YAMANE, S. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps III. *Protonectarinae Sylveirae* (Hymenoptera, Vespidae). **Bulletin of the faculty of Education**, Ibaraki University, 45:57-67. 1996b.
- 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.
- STRASSMANN, J. E. & MEYER, D. C. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. **Anim. Behav.** 31:431-438. 1983.

- STRASSMANN, J. E. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis* (Hymenoptera, Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** 56: 621-634, 1983.
- 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. 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.
- TIBBETTS, E. A. & DALE, J. A socially enforced signal of quality in a paper wasp. **Nature.** 432: 218-222, 2004.
- TURILLAZZI, S. Colonial cycle of *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) in West Java (Hymenoptera, Stenogastrinae). **Insectes Soc.** 32: 43-60, 1985.
- TURILLAZZI, S. The Stenogastrinae. In: **The social biology of wasps.** K. G. Ross & R. W. Matthews (eds.). Comstock Publishing Associates, Ithaca and London, p.74-98, 1991.
- VIEIRA, S. *Bioestatística: Tópicos avançados.* Rio de Janeiro, 2ªed, Elsevier, 2003, 216pp.
- VIEIRA, S. *Estatística Experimental.* São Paulo, 2ªed., Atlas, 1999.
- 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 entre os indivíduos representam um importante papel na regulação social das colônias de *Mischocyttarus (M.) montei*. Devido ao padrão moderado de agressividade desta espécie, torna-se possível estabelecer uma hierarquia de dominância linear sem que tais interações levem à injúria dos indivíduos e ao abandono do ninho no início da fundação, uma vez que a pleometrose é fundamental para a viabilidade das colônias.
- b) A frequência de interações agonísticas entre os indivíduos tende a aumentar à medida que o ciclo colonial avança, com prevalência das interações sem envolvimento de contatos físicos. Esse aumento ocorre devido à presença de um número crescente de indivíduos na colônia, que exige da fêmea dominante uma maior agressividade sobre os mesmos. A maior dificuldade encontrada na manutenção da posição de poedeira principal resulta no surgimento de fêmeas potencialmente capazes de substituir a dominante, aumentando ainda mais o conflito entre elas, que culmina por fim no abandono da colônia no final do ciclo.

- c) Os indivíduos mais jovens, que se alimentam mais freqüentemente, em especial de alimentos que são fontes de proteínas, como presas, regurgitado larval e até mesmo imaturos canibalizados, e realizam tarefas menos desgastantes e relativas à manutenção da dominância, 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.
- d) Na subfase pós-macho, a freqüência de comportamentos relativos à manutenção do ninho e ao cuidado com os imaturos diminui bastante, como conseqüência do aumento da disputa entre as fêmeas pela dominância. Com a queda dos comportamentos relativos à coleta de alimento, os imaturos são canibalizados, levando posteriormente ao abandono da colônia.
- e) O grau de desenvolvimento ovariano está diretamente relacionado com a quantidade e o tipo de alimento ingerido e com a natureza das atividades realizadas na colônia, uma vez que uma maior quantidade de alimento aliada a atividades de baixo custo energético propiciam um saldo positivo de energia, que é alocada para o desenvolvimento da capacidade reprodutiva.
- 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. De fato, os indivíduos mais jovens foram os que em geral substituíram as fêmeas dominantes.

- h) Não existem diferenças morfológicas significativas entre os indivíduos inseminados e não inseminados das colônias de *Mischocyttarus (M.) montei*, em nenhuma das fases e subfases estudadas. No entanto, ao se comparar tais fases, observa-se que tanto os indivíduos inseminados como os não-inseminados são maiores na subfase pré-macho do que nas demais. Isso significa que não há uma diferenciação pré-imaginal entre as castas, mas sim diferenças na alimentação das larvas de acordo com a disponibilidade de alimento e o número de forrageadoras presente nas diferentes subfases, levando à produção de adultos de maior ou menor tamanho.

- i) Contribuindo ainda mais para a determinação pós-imaginal, os indivíduos recém-emergidos apresentaram grau similar de desenvolvimento ovariano e quantidade relativa de gordura, evidenciando que os papéis sociais que vão desempenhar na colônia dependerão da atuação conjunta das interações agonísticas entre os indivíduos, da quantidade e do tipo 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:

- ARAÚJO, 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. 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.
- 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. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Syst. Entomol.** 7: 11-38, 1982.
- 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.
- DOWNING, H. A., & JEANNE, R. L. Intra and interspecific variation in nest architecture in the paper wasp *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Soc.** 33: 422-443, 1986.
- 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.
- 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. Social organization of eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** v.33, n.3. P. 325-337. 1999.
- GIANNOTTI, E. The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. Bras. Ent.** V.41, n.2-4: 217-224.1998.

- GIANOTTI, 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.
- GIANOTTI, E., TREVISOLI, C. Desenvolvimento pós-embrionário de *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta** v.2, n.2, p. 41-52. 1993.
- GOBBI, N. SIMÕES, D. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **Anais Soc. Ent. Brasil**, v.17, n.2, p.421-436. 1988.
- GORTON, R. E. Observation on the nesting behavior of *Mischocyttarus marginatus* (Rich.) (Vespidae:Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. **Insectes Sociaux**, 25:197-204. 1978.
- HERMAN, H.R., CHAO, J.T. Morphology of the venom apparatus of *Mischocyttarus mexicanus cubicola* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **J. Ga. Entomol. Soc.** v.19, n.3, p.333-339. 1984b.
- HERMAN, 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.
- 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.
- ITÔ, Y. Social behavior of *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera:Vespidae) females on satellite nests and on a nest with multiple combs. **J. Ethol.** 4:73-80. 1986.
- JEANNE, R. L. Chemical defense of brood by a social wasp. **Science.** 168: 1465-1466, 1970.
- JEANNE, R.L. Social biology of Neotropical wasps *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, **144**(3):63-150. 1972.
- JEANNE, R. L. The adaptiveness of social wasp nest architecture. **Quart. Rev. Biol.** 50: 267-287, 1975.

- JEANNE, R. L. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Ann. Rev. Entomol. Soc.** 25: 371-396, 1980.
- 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.
- 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.** Vol.50, Pp. 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 pr radiofósforo. **Anais. Soc. Ent. Brasil**, v.5, n.1, p.79-85. 1976.
- MARKIEWICZ, D. A. O'DONELL, 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 hierachy 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)**. Trabalho de conclusão de curso, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.
- 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.
- PONCE, R. **Etograma de *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. Trabalho de conclusão de curso. Unesp, Rio Claro, 2001.
- 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.
- 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.
- 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. 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. 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. 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.
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae.** British Museum of Natural History, London, 1978a, 580p.
- RICHARDS, O.W. & RICHARDS M.J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Transactions of the Royal entomology Society of London**, 102:1-170. 1951.
- SAKAMOTO, S. T. **Ciclo de vida de *Mischocyttarus* (*Monogynoecus*) *montei* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, *Mischocyttarini*).** Trabalho de conclusão de curso, UNESP, Rio Claro, SP. 2000.
- SILVA, I. M. **Determinação de castas em *Mischocyttarus cerberys styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, *Mischocyttarini*) sob a perspectiva nutricional.** Trabalho de conclusão de curso de graduação apresentado ao Instituto de Biosciências, UNESP, Rio Claro, SP. 36p. 2002.
- 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.
- 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.
- SPRADBERY, J. P. **Wasps; an account of the biology and natural history of solitary and social wasps.** University of Washington Press, Seattle, 408p., 1973.
- SPRADBERY, 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.
- 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.
- TURILLAZZI, S. & WEST-EBERHARD, M. J. **Natural history and evolution of paper wasps.** Oxford University Press. 400p. 1996.
- TURILLAZZI, S. The Stenogastrinae. In: **The social biology of wasps.** K. G. Ross & R. W. Matthews (eds.). Comstock Publishing Associates, Ithaca and London, p.74-98, 1991.
- WENZEL, J. W. Evolution of nest architecture. In: **The social biology of wasps.** K. G. Ross & R. W. Matthews (eds.). Comstock Publishing Associates, Ithaca and London, p. 480-519, 1991.
- WILSON, E. O. **The insect societies.** Harvard University Press, Cambridge, MA, 1971.
- ZABOTTO, E. C., SHIMA, S. N. **Estudos preliminares sobre diferenças individuais dos comportamentos realizados por *Mischocyttarus sp.* (Vespidae, Mischocyttarini).** Anais III Simpósio de Iniciação Científica. Unesp, Rio Claro, SP. Pág. 69. 1998.
- ZIKÁN, J. F. O gênero *Mischocyttarus* Saussure (Hymenoptera, Vespidae), com a descrição de 82 espécies novas. **Boln. Parq. Nac. Itatiaia**, v.1, 251p, 11pls.