
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

**BIOLOGIA E ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DA VESPA EUSSOCIAL
PRIMITIVA *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus*
(HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

OLGA COUTINHO TOGNI

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Julho – 2014

Olga Coutinho Togni

**BIOLOGIA E ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DA VESPA
EUSSOCIAL PRIMITIVA *Mischocyttarus (Megacanthopus)*
parallelogrammus (HYMENOPTERA, VESPIDAE)**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências
do Campus de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho,
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas
(Zoologia).

Orientador: Edilberto Giannotti

Co-orientador: Fábio Santos do Nascimento

Rio Claro, SP
2014

Dedico à minha pequena Anita

AGRADECIMENTOS

No percurso de minha jornada sempre estive rodeada de pessoas queridas e neste espaço gostaria de agradecê-las por me auxiliarem em mais essa conquista.

Gostaria de agradecer ao principal responsável pela minha formação, Prof. Dr. Edilberto Giannotti, que se tornou um grande amigo, além de orientador.

Aos meus amores Eduardo de Freitas Chamilet e Anita Togni Chamilet, por todo carinho e cumplicidade, essenciais para a realização deste trabalho.

Pude contar com vários professores para a conclusão desta pesquisa: Prof. Dr. Cláudio José Von Zuben, Prof. Dr. Fábio Prezoto, Prof. Dr. Fábio Santos do Nascimento, Dra. Maria Cláudia Guidetti Campos, Prof. Dr. Orlando Tobias Silveira, Dr. Sidnei Mateus e Profa. Dra. Sulene Noriko Shima. A colaboração de todos foi igualmente importante, de acordo com suas especialidades.

Muitos amigos, colegas de trabalho e funcionários da Unesp me auxiliaram, em especial agradeço Adolfo da Silva Melo, Agda Alves da Rocha, Danilo Barêa Delgado, Eliziane Garcia, Fernando Bonati, Gleiciani Burguer Patrício, Maria Cristina Crupi e Mateus Clemente.

Agradeço aos proprietários da Fazenda Angelim, Paul e Edna Thomsen, por disponibilizarem a área para estudo e por confiarem mais uma vez na seriedade e importância do trabalho e a todos os moradores do local por estarem sempre a disposição, em especial o Seu Tino e a Dona Chiquinha.

Quero agradecer à Ana Carolina de Carvalho, pela tradução do resumo desta tese, além do seu apoio e amizade; ao grande amigo Carlos Otávio Araújo Gussoni, por me apresentar à Fazenda Angelim e também à colega de trabalho e amiga Gabriela de Almeida Locher, por sua disponibilidade e dedicação.

À Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP, pelo apoio financeiro.

Agradeço aos meus pais, irmãos e familiares que sempre confiaram em meu potencial, estimulando meus estudos e contribuindo através do reconhecimento e carinho.

E, finalmente, agradeço a Deus, por colocar amigos tão valiosos em meu caminho.

Particularmente, invejo a organização e o empenho em que são baseadas as sociedades dos insetos. E mais invejáveis ainda são as vespas que, além de realizarem todo o trabalho, exibem enorme delicadeza e esbelteza, com suas cinturinhas almejadas por qualquer mulher.

RESUMO

As vespas sociais do país estão representadas pelos Polistinae que abrangem 21 gêneros subdivididos nas tribos Mischocyttarini, Polistini e Epiponini. A tribo Mischocyttarini é formada pelo maior gênero de vespídeos sociais, *Mischocyttarus*, com 245 espécies distribuídas em nove subgêneros. As espécies de *Mischocyttarus* são consideradas eussociais primitivas, com fundação independente e sem diferenciação morfológica de castas. A espécie estudada, *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus* é endêmica do Brasil, sendo que objetivo deste trabalho foi realizar um primeiro estudo envolvendo características da biologia de *M. parallelogrammus*, de forma a colaborar com as investigações sobre a evolução da eussocialidade nas vespas, analisando aspectos do ciclo colonial, da arquitetura do ninho, da divisão de tarefas, da atividade forrageadora, da hierarquia de dominância e da comunicação química e visual desta espécie. No total foram estudadas 96 colônias de março de 2010 a novembro de 2013. Assim como em outras espécies, *M. parallelogrammus* apresenta fundações e abandonos durante todo o ano. Os índices de abandono provavelmente estão relacionados com a grande variedade de inimigos naturais observados, sendo que apenas 13,89% do total das colônias estudadas atingiram o estágio de declínio natural. Do restante das colônias observadas, 31,94% foram abandonadas por motivos desconhecidos, 27,78% foram abandonadas pela ocorrência de parasitas ou parasitóides, 12,50% foram contaminadas por fungos e 12,50% foram predadas. A fundação das colônias por haplometrose foi predominante (81,94%), mesmo as fundações por associação de fêmeas representando um maior sucesso. O intervalo de desenvolvimento dos imaturos de *M. parallelogrammus* foi maior que de outras espécies do gênero, sendo que o tempo médio total de desenvolvimento dos imaturos foi de 85,20 dias. As fundadoras de *M. parallelogrammus* apresentaram um tempo médio de vida de $82,71 \pm 53,32$ dias, as subordinadas $95,81 \pm 62,25$ dias e as dominantes $191,86 \pm 91,19$ dias. Os ninhos de *M. parallelogrammus* são presos por um curto pedúnculo localizado na parte superior do favo perpendicular ao substrato de apoio, sendo que a maioria possui este pedúnculo paralelo ao solo. Além disso, os ninhos de *M. parallelogrammus* apresentam algumas peculiaridades, como as paredes laterais mais espessas e paralelas e o formato diferenciado das células mais antigas, apresentando um padrão alongado e com poucas células de largura. Observando a divisão de tarefas nas colônias estudadas, verificou-se

que as fêmeas dominantes realizaram principalmente tarefas intranidais, enquanto as subordinadas realizaram mais frequentemente o forrageamento, assim como as fundadoras solitárias. A atividade forrageadora de *M. parallelogrammus* acontece principalmente entre 10:00 e 16:00, com mais de 80% das saídas acontecendo neste período. A maior parte dos retornos feitos pelas fêmeas foi com néctar, sendo que as saídas do ninho foram influenciadas principalmente pelas interações com os imaturos. Durante o contexto de alimentação larval, foi possível observar que os adultos de *M. parallelogrammus* realizavam o “antennal drumming” após seu retorno com alimento para a colônia. Este comportamento foi mais observado em células contendo larvas a partir do terceiro instar, sendo que ainda não tinha sido descrito para o gênero *Mischocyttarus*. Na organização social de vespas sociais primitivas, apesar das diferenças morfológicas externas serem mínimas ou inexistentes, o relacionamento entre os indivíduos ocorre precisamente, de forma que cada indivíduo se comporta de maneira particular em relação aos outros membros da sua colônia, já que são capazes de detectar sinais químicos específicos de modo a reconhecerem o papel de cada um. Analisando os compostos conhecidos como hidrocarbonetos cuticulares, de grande relevância na comunicação química de insetos, pode-se concluir que o perfil cuticular das fêmeas de *M. parallelogrammus*, além de apresentar função na identificação de co-específicos, está relacionado com o desenvolvimento ovariano e principalmente com o status hierárquico dos indivíduos, refletindo o estado fisiológico e os comportamentos que realizam nas colônias. Apesar da variabilidade fenotípica do clipeo em *M. parallelogrammus* ter sido observada somente com relação à diferenciação inter-colonial das fêmeas, é importante ressaltar que este e outros aspectos merecem estudos mais aprofundados, já que tais diferenças visuais ainda não tinham sido relatadas na comunicação do gênero *Mischocyttarus*.

Palavras-chave: Vespa; Comportamento de insetos; Marimbondo; Etologia; Vespídeos sociais; Polistinae; Comportamento animal.

ABSTRACT

The social wasps are represented in Brazil by Polistinae, which is arranged in 21 genera divided among the tribes Mischocyttarini, Polistini and Epiponini. The Mischocyttarini tribe represents the largest genus of social wasps, *Mischocyttarus*, with 245 species distributed in nine subgenres. The species of *Mischocyttarus* are considered primitive eusocial, of independent foundation and without morphological caste differentiation. The studied species, *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus*, is endemic to Brazil, being the objective of this study to conduct a preliminary study involving features of the biology of *M. parallelogrammus*, in order to cooperate with investigations into the evolution of the eusociality in wasps, by analyzing aspects of the colony cycle, the nest architecture, the labor division, the foraging activity, the dominance hierarchy and the chemical and visual communication of this species. Like in other species, *M. parallelogrammus* presents foundations and abandonments throughout the year. Abandonment rates are probably related to the wide variety of observed natural enemies, with only 13.89% of the total colonies studied reaching the stage of natural decline. Of the remaining colonies observed, 31.94% were abandoned for unknown reasons, 27.78% were abandoned by the occurrence of parasites or parasitoids, 12.50% were contaminated by fungi and 12.50% were predated. The foundation of the colonies by haplometrosis was predominant (81.94%), even with the foundations of females by association representing greater success. The interval of development of immature *M. parallelogrammus* appeared greater than other species of the genus, with the average total development time of immatures being 85.20 days. The founders of *M. parallelogrammus* had an average lifespan of 82.71 ± 53.32 days, 95.81 ± 62.25 days for subordinates and 191.86 ± 91.19 days for dominants. Nests of *M. parallelogrammus* are attached by a short peduncle at the top of the comb perpendicular to the support substrate, and most have this peduncle parallel to the ground. Moreover, the nests of *M. parallelogrammus* present some peculiarities, such as thicker and parallel lateral walls and the differentiated shape of the older cells, presenting an elongated pattern with few cells in width. By observing the division of tasks in the colonies analyzed, it was found that the dominant female mainly performed intranidal tasks, while the subordinates most often carried out foraging, as well as solitary founders. The foraging activity of *M. parallelogrammus* happens mostly between 10:00

and 16:00 with over 80% of foraging trips happening in this period. Most of the females returned with nectar, and the exit of the nest were mainly influenced by interactions with immature. In the context of larval feeding, it was possible to observe that adults of *M. parallelogrammus* performed the "antennal drumming" when returning with food for the colony. This behavior was observed in most cells containing larvae from the third instar and may be related to the delivery of liquid to the larva or may be a signal to the larvae for releasing larval saliva, and had not yet been described for the genus *Mischocyttarus*. In the social organization of primitive social wasps, despite external morphological differences being minimal or nonexistent, the relationship between individuals occurs precisely, so that each individual behaves in a particular way in relation to other members of its colony, since they are able to detect specific chemical signals in order to recognize the role of each one. By analyzing the compounds known as cuticular hydrocarbons, of great relevance in the chemical communication of insects, it can be concluded that the cuticular profile of *M. parallelogrammus* females, besides presenting function in the identification of co-species, is associated with ovarian development and mainly with the hierarchical status of individuals, reflecting the physiological condition and behaviors performed in the colonies. Despite the phenotypic variability in *M. parallelogrammus* having been observed only with respect to inter-colonial female differentiation, it is important to note that this and other aspects deserve further studies, since such visual differences had not yet been reported in the communication of the *Mischocyttarus*.

Keywords: Wasp; Insects behavior; Social wasps; Polistinae; Animal behavior.

SUMÁRIO

Justificativa	11
Objetivos.....	16
Capítulo I – Ciclo colonial de <i>Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus</i>	17
Resumo.....	17
Introdução	17
Materiais e métodos	19
Resultados e discussão	20
Fenologia e duração dos estágios das colônias	20
Desenvolvimento dos imaturos e longevidade dos adultos	22
Padrões de fundação e sucesso colonial.....	23
Taxas de abandono e inimigos naturais.....	25
Referências bibliográficas.....	28
Tabelas e figuras.....	32
Capítulo II – Hábitos de nidificação de <i>Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus</i>	46
Resumo.....	46
Introdução	46
Materiais e métodos	47
Resultados e discussão	48
Referências bibliográficas.....	51
Tabelas e figuras.....	53
Capítulo III – Etograma de divisão de trabalho na vespa eussocial primitiva <i>Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus</i>	58
Resumo.....	58
Introdução	58
Materiais e métodos	59
Resultados e discussão	60
Referências bibliográficas.....	69
Tabelas e figuras.....	71
Capítulo IV – Atividade forrageadora de <i>Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus</i>	83
Resumo.....	83
Introdução	83

Materiais e métodos	85
Resultados e discussão	86
Referências bibliográficas.....	89
Tabelas e figuras.....	92
Capítulo V – Ocorrência de “antennal drumming” na vespa eussocial primitiva	
<i>Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus</i>	94
Resumo.....	94
Introdução	94
Materiais e métodos	95
Resultados	97
Discussão	99
Referências bibliográficas.....	101
Tabelas e figuras.....	102
Capítulo VI – Hierarquia de dominância, comunicação química e visual de	
<i>Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus</i>	107
Resumo.....	107
Introdução	107
Materiais e métodos	110
Resultados e discussão.....	112
1. Identificação qualitativa e quantitativa dos hidrocarbonetos cuticulares de fêmeas de <i>Mischocyttarus parallelogrammus</i>	112
2. Comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das colônias de <i>Mischocyttarus parallelogrammus</i>	113
3. Comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas de <i>Mischocyttarus parallelogrammus</i> com diferentes padrões de desenvolvimento ovariano.....	115
4. Comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas de <i>Mischocyttarus parallelogrammus</i> conforme os seus status hierárquicos	116
5. Comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas de <i>Mischocyttarus parallelogrammus</i> de acordo com suas categorias comportamentais.....	117
6. Variabilidade fenotípica do clipeo das fêmeas de <i>Mischocyttarus parallelogrammus</i>	119
Referências bibliográficas.....	120
Tabelas e figuras.....	125
Conclusões	152
Referências bibliográficas	155

JUSTIFICATIVA

A família Vespidae é composta por seis subfamílias: Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Polistinae, Stenogastrinae e Vespinae. As três últimas são representantes de espécies eussociais (Carpenter 1993), apresentando sobreposição de gerações, cuidado cooperativo com a prole e divisão reprodutiva de trabalho (Wilson, 1971).

Os Polistinae apresentam distribuição ampla, mas sua maior diversidade está localizada na região Neotropical, incluindo o Brasil (Carpenter & Marques 2001, Carpenter 2004). Desta forma, as vespas sociais do país, estão representadas pelos Polistinae que abrangem 21 gêneros subdivididos nas tribos Mischocyttarini, Polistini e Epiponini. As duas primeiras tribos são constituídas pelos gêneros *Mischocyttarus* e *Polistes*, respectivamente, e incluem espécies consideradas eussociais primitivas, com fundação independente e sem diferenciação morfológica de castas, já os Epiponini, que são vespas consideradas altamente eussociais, enxameantes e com castas distintas morfológicamente, são representados pelos gêneros *Parachartergus*, *Leipomeles*, *Nectarinella*, *Chartergellus*, *Pseudopolybia*, *Brachygastra*, *Chatergus*, *Clypearia*, *Synoeca*, *Epipona*, *Asteloeca*, *Metapolybia*, *Apoica*, *Agelaia*, *Angiopolybia*, *Protopolybia*, *Chaterginus*, *Protonectarina* e *Polybia* (Carpenter 2004, Carpenter & Marques 2001).

Mischocyttarus de Saussure (1853) é o maior entre os grupos dos vespídeos sociais com 245 espécies distribuídas em nove subgêneros, sendo essencialmente Neotropicais com algumas poucas espécies no norte do México (Richards 1978, Carpenter & Marques 2001, Silveira 2008). Atualmente as vespas deste gênero são reconhecidas por pelo menos duas características exclusivas: (1) os adultos apresentam os lobos dos segmentos tarsais assimétricos nas pernas posteriores, sendo os internos mais longos que os externos e (2) as larvas maduras possuem um processo apendiciforme dirigido anteriormente no primeiro esterno do abdome (Richards 1978, Silveira 2008).

As colônias de *Mischocyttarus*, fundadas independentemente por haplometrose ou pleometrose, possuem indivíduos sem distinção morfológica de castas, são pouco populosas e semelhantes às de *Polistes* (Giannotti 1999, Silveira 2008). A monoginia prevalece nas colônias de *Mischocyttarus* (Jeanne 1972, Giannotti 1998, O'Donnell & Joyce 2001), mas a ocorrência de poliginia já foi observada em colônias de *M. drewseni* (Jeanne 1972), *M. angulatus*, *M. basimacula* (Itô 1985) e *M. collarellus* (Smith 2005).

Em *M. cassununga*, Murakami (2007) observou que todas as fêmeas apresentavam algum tipo de desenvolvimento ovariano, não sendo encontrados ovários atrofiados ou filamentosos. Este resultado demonstra que as dominantes não tem capacidade de inibir completamente a função ovariana das subordinadas e estas podem vir a substituir a rainha.

Jeanne (1972), observando o ciclo biológico de *Mischocyttarus drewseni* no Brasil, determinou a ocorrência dos seguintes estágios de desenvolvimento colonial: (1) estágio de pré-emergência, que compreende o período entre a fundação da colônia e a emergência dos primeiros adultos, sendo subdivida nos subestágios de ovo, larva e pupa, (2) estágio de pós-emergência, entre a emergência do primeiro adulto e o declínio, apresentando os subestágios de pré-macho e de pós-macho, e por fim, (3) o estágio de declínio da colônia, iniciado com a redução dos imaturos até o abandono total do ninho. Este ciclo dura cerca de seis meses e geralmente ocorrem várias substituições da rainha durante esse período. Além disso, observou-se que, após o declínio, as novas fundadoras iniciam suas próprias colônias, sendo que as fundações podem ocorrer em qualquer época do ano.

A assincronia no ciclo colonial de *Mischocyttarus* já foi observada em outras espécies tropicais (Litte 1977, Litte 1981, Giannotti 1998, Rocha *et al.* 2007). No entanto, apesar de não apresentarem sazonalidade bem determinada, foi observado, na região sudeste do Brasil, que *M. cassununga*, *M. drewseni* e *M. cerberus styx* apresentam picos de produtividade colonial em diferentes épocas do ano, provavelmente relacionados à variação da pluviosidade (Simões *et al.* 1985, Giannotti 1998). Em contraste, as populações de regiões temperadas exibem alta sincronia nas fundações das colônias, como foi observado em *M. flavitarsis* (Litte 1979).

Sendo assim, os efeitos climáticos da altitude e da latitude podem restringir sazonalmente o crescimento e o desenvolvimento da colônia, enfatizando a importância dos dados de fenologia de vespas tropicais e sugerindo que os vespídeos eussociais de fundação independente, que representam uma fase evolutiva menos derivada da eussocialidade dos insetos, tenham surgido nos trópicos (Reeve 1991, O'Donnell & Joyce 2001).

As vespas eussociais primitivas apresentam alta flexibilidade comportamental, ocorrendo uma hierarquia de dominância estabelecida através de oofagia e interações agonísticas entre as fêmeas (Gadagkar 1991, Silveira 2008). O estabelecimento desta hierarquia gera uma dinâmica social baseada no balanço energético e nos benefícios dos

comportamentos realizados: o indivíduo dominante evita executar atividades de alto custo energético, criando uma reserva nutricional, e desse modo, aumenta a sua capacidade reprodutiva na colônia, que, conseqüentemente, favorece a sua dominância em relação às outras fêmeas (Markiewicz & O'Donnell 2001).

Dentre as funções a serem realizadas pelas vespas sociais para a manutenção da colônia, a atividade forrageadora, que consiste na saída do ninho para a coleta de recursos, é um aspecto crucial para elucidar questões relacionadas à evolução da socialidade (Silva 2002). Isto, provavelmente, se deve ao fato de que as suas principais interações comportamentais estão relacionadas à apreensão e distribuição dos recursos coletados entre os componentes da colônia (Rocha & Giannotti 2007).

O forrageamento pode ser limitado por fatores físicos (Spradbery 1973), como a intensidade luminosa, a temperatura ambiente, a umidade do ar e a velocidade do vento, sendo que, estudos demonstraram que a temperatura é diretamente proporcional ao forrageio dos vespídeos sociais brasileiros, enquanto que a umidade do ar tem uma relação inversa (Giannotti *et al.* 1995, Silva & Noda 2000, Andrade & Prezoto 2001, Resende *et al.* 2001, Montagna *et al.* 2009). O período diário que as vespas realizam a forragem também varia, podendo ser observada uma diferenciação sazonal, já que nas estações mais quentes o período diário de atividade é mais longo (Silva & Noda 2000, Silva 2002).

Além dos fatores ambientais, o forrageamento está associado com o aprendizado, o tipo de orientação, a morfologia da espécie, a distância, a qualidade e a densidade do recurso e com o estado nutricional da colônia (Traniello 1989). O estágio em que se encontra a colônia influencia a atividade forrageadora, principalmente, pelo fato de que as vespas sociais se utilizam de diferentes recursos alimentares de acordo com a forma de desenvolvimento que se encontra um indivíduo. Os adultos, geralmente, se utilizam de recursos alimentares à base de carboidratos, enquanto que os alimentos de origem protéica são conduzidos ao ninho principalmente para a alimentação das larvas, embora estas também possam receber líquido contendo carboidratos (Edwards 1980).

A defesa da colônia, assim como o forrageamento, é um aspecto comportamental intimamente ligado aos estudos da evolução do comportamento social nas vespas. Os vespídeos sociais desenvolveram estratégias contra predadores, como o ferrão e o veneno, que são potentes contra vertebrados (Seeley 1985), e como o modo de fundação e a arquitetura do ninho, que estão relacionados, principalmente, contra a predação por formigas. Em *Mischocyttarus*, os adultos da colônia realizam o “rubbing”, ou seja,

esfregam o final do gáster no pedúnculo da colônia eliminando uma substância repelente para formigas (Jeanne 1970, 1975).

Estudos demonstram que as espécies de *Mischocyttarus* apresentam um baixo nível de agressividade, já que em testes de defesa da colônia muitas vezes adotam postura de indiferença à simulação executada pelo experimentador e algumas vezes realizam o abandono do ninho, que é facilitado pela ausência de envelope (Manzoli-Palma 1983). As taxas de abandono são maiores no estágio de pré-emergência das colônias de vespas sociais com fundação independente, sendo, em geral, o período mais vulnerável ao fracasso (Jeanne 1972, Litte 1981).

Em simulações de ataques de formigas, foi observado que as fêmeas de *M. cerberus* abandonam com mais frequência as colônias pré-emergentes do que as pós-emergentes, principalmente, no subestágio de ovo, e, provavelmente, por terem demandado pouco investimento energético nos cuidados com o ninho e com a prole (Togni & Giannotti 2007, 2008).

Como forma indireta de defesa da colônia, podemos chamar atenção para a escolha do local de nidificação e a arquitetura dos ninhos, que construídos em ambientes naturais são camuflados e crípticos, evitando a predação. (Jeanne & Morgan 1992, Wenzel & Carpenter 1994). Os locais escolhidos para nidificar são bem variados, podendo ser a superfície inferior de folhas, edificações, troncos de árvores, ramos vegetais ou cavidades naturais (Carpenter & Marques 2001). Especialmente as tribos *Mischocyttarini* e *Polistini* demonstram um alto grau de sinantropia, sendo frequentes em prédios e construções (Raposo-Filho & Rodrigues 1984, Carpenter & Marques 2001).

Os ninhos de *Mischocyttarus* são do tipo estelocítaro gimnódomo, formado por um único favo descoberto e fixo ao substrato por um pedúnculo, que pode ser horizontal ou vertical, de forma que as células fiquem voltadas para baixo (Jeanne 1975, Gadagkar 1991).

O subgênero *Megacanthopus* contém atualmente 10 espécies, correspondendo a um grupo cuja forma do pronoto é única, sendo esta arredondada na sua porção umeral, com a carena muito estendida para trás (Silveira 2008). A sua distribuição se dá, predominantemente, na América do Sul, sendo que apenas *M. collarellus* é encontrado na América Central (Richards 1978, Cooper 1997).

A espécie a ser estudada, *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus* Zikán, 1949, pode ser diferenciada de outras do subgênero, principalmente, pela marca

preta dorsocentral no clípeo e pela presença de uma grande marca preta no mesoepisterno semelhante à letra “H” (Cooper 1997). A espécie é endêmica do Brasil, e sua distribuição no país abrange os estados de MG, RJ, SC e SP (Richards 1978). A espécie não foi amostrada na maioria dos inventários realizados recentemente no Brasil, mas foi considerada constante em uma área de Mata Atlântica em Ubatuba, SP (Togni 2009). Não existem estudos que descrevam a biologia e a ecologia comportamental de *M. parallelogrammus*.

OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho foi realizar um primeiro estudo envolvendo características da biologia de *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus*, de forma a colaborar com as investigações sobre a evolução da eussocialidade nas vespas, analisando os seguintes aspectos:

1. O ciclo colonial da espécie, verificando sua duração, a periodicidade de fundações e abandonos, o tempo de desenvolvimento dos imaturos, a longevidade dos adultos, a preferência pelos padrões de fundação, a frequência e fatores que influenciam o sucesso colonial na espécie *M. parallelogrammus*, as causas dos abandonos das colônias, bem como os principais inimigos naturais.

2. O local de nidificação e características da arquitetura do ninho, identificando as preferências por substratos e padrões de construção.

3. A divisão de tarefas nas colônias e o repertório comportamental de acordo com as diferentes categorias de indivíduos de *M. parallelogrammus*.

4. A frequência diária do forrageamento, a frequência dos materiais coletados, a contribuição de cada categoria comportamental da colônia neste aspecto e que tipo de interação influencia na atividade das forrageadoras.

5. A ocorrência de *antennal drumming* no gênero *Mischocyttarus*, a fim de compreender suas possíveis funções nas colônias de *M. parallelogrammus*.

6. A relação de características comportamentais, morfofisiológicas e bioquímicas das colônias estudadas, a fim de entender aspectos da organização social de *M. parallelogrammus*.

CAPÍTULO I

Ciclo colonial de *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus*

Resumo

Assim como em outras espécies de *Mischocyttarus* em que foram feitas observações sobre o ciclo colonial, *M. parallelogrammus* apresenta fundações e abandonos durante todo o ano. Os índices de abandono provavelmente estão relacionados com a grande variedade de inimigos naturais observados, sendo que apenas 13,89% do total das colônias estudadas atingiram o estágio de declínio natural. Do restante das colônias observadas, 31,94% foram abandonadas por motivos desconhecidos, 27,78% foram abandonadas pela ocorrência de parasitas ou parasitóides, 12,50% foram contaminadas por fungos e 12,50% foram predadas. A fundação das colônias por haplometrose foi predominante na espécie estudada (81,94%), embora as fundações por associação de fêmeas tenham apresentado um maior índice de sucesso. O intervalo de desenvolvimento dos imaturos de *M. parallelogrammus* foi maior que de outras espécies de *Mischocyttarus*, sendo o tempo médio total de desenvolvimento dos imaturos de 85,20 dias. Para uma melhor comparação e entendimento da expectativa de vida dos adultos de vida de *M. parallelogrammus* estes foram divididos em três grupos: (1) fundadoras, que apresentaram um tempo médio de vida de $82,71 \pm 53,32$ dias (22 – 276, n = 31), (2) subordinadas, com longevidade média de $95,81 \pm 62,25$ dias (10 – 276, n = 26) e (3) dominantes, com média de vida igual a $191,86 \pm 91,19$ dias (64 – 307, n = 7).

Introdução

As colônias de espécies de vespas sociais de fundação independente possuem ciclo anual nas regiões temperadas (Hunt 2007), principalmente devido às condições climáticas limitantes destas regiões, diferente do que ocorre na região tropical onde o clima fornece condições para ocorrerem fundações e produção de indivíduos reprodutivos durante todo ano (Jeanne 1972, Gobbi & Zucchi 1980). Jeanne (1972), estudando o ciclo biológico de *Mischocyttarus drewseni* em Belém do Pará no Brasil, observou que, após o declínio, as novas fundadoras iniciam suas próprias colônias, sendo que as fundações podem ocorrer em qualquer época do ano. Em Curitiba,

município que se encontra em um região de clima sub-tropical do país, observou-se para a mesma espécie que as fundações ocorreram no período de agosto a abril, não ocorrendo durante o inverno, nos meses de maio, junho e julho (Dantas de Araújo 1980).

Segundo Jeanne (1972), em seus estudos envolvendo *M. drewseni*, as primeiras operárias emergem dentro de 40 a 65 dias, enquanto os primeiros machos emergem seis semanas após a primeira larva ter empupado. Logo após o período pós-macho, começam a emergir as rainhas em potencial e entre três e quatro meses a razão de machos e rainhas em potencial aumenta em relação à quantidade de operárias, levando ao declínio da colônia e, conseqüentemente, ao abandono do ninho. O ciclo todo tem duração de cerca de seis meses e geralmente ocorrem várias substituições da rainha durante esse período, pois sua vida média é de cerca de 60 dias, enquanto que das operárias é de 30 dias.

As colônias de *Mischocyttarus* são fundadas independentemente por haplometrose ou pleometrose. Em *M. cerberus styx* (Giannotti 1998), as colônias têm fundação independente, tipicamente monogínicas, possuem ciclo biológico anual, parcialmente assincrônico em relação às estações do ano, sendo que ocorreram mensalmente fundações, abandonos, estágios de pré e pós-emergência, porém o estágio de declínio e a produção de formas reprodutivas foram restritos a alguns meses do ano. A haplometrose foi a única forma de fundação das colônias de *M. extinctus* (Raposo-Filho 1981) e *M. atramentarius* (Silva 1984). Por outro lado, em *M. cassununga*, das 36 nidificações estudadas por Guimarães (2008), a maioria foi fundada por pleometrose (n= 21; 58,3%) e destas, 90,5% (n=19) foram bem sucedidas. Já as fundações haplometróticas ocorreram em menor quantidade (n= 15; 41,7%), cujo sucesso foi ainda menor (n=6; 40,0%). As associações com duas fundadoras tiveram 75% de sucesso, enquanto que naquelas com três ou mais fêmeas ocorreu 100% de sucesso.

Os ninhos de vespas sociais, particularmente das espécies que não possuem envelope protetor, como as do gênero *Mischocyttarus*, são atacados por uma grande variedade de predadores, aves, lagartos e morcegos, e parasitóides, incluindo traças, vespas e moscas. Em diversos casos, os parasitos são um importante fator na mortalidade e produtividade das colônias (Gadagkar 1991).

Sendo assim, o objetivo deste trabalho foi caracterizar o ciclo colonial da espécie, verificando sua duração, a periodicidade de fundações e abandonos, o tempo de desenvolvimento dos imaturos, a longevidade dos adultos, a preferência pelos padrões

de fundação por haplometrose ou pleometrose, a frequência e fatores que influenciam o sucesso colonial na espécie *M. parallelogrammus* e as causas dos abandonos das colônias.

Materiais e métodos

O estudo de *M. parallelogrammus* foi realizado na Fazenda Angelim Rainforest, em uma área de reserva natural de Mata Atlântica no município de Ubatuba, SP, Brasil (23° 23'S, 45° 03'O), onde foram acompanhadas 72 colônias no período de março de 2010 a fevereiro de 2012, completando 24 meses de registro. As colônias encontradas foram mapeadas semanalmente, registrando o número de células e o estágio de desenvolvimento da colônia e dos imaturos. Para se estabelecer o conteúdo de cada célula foi utilizada uma lanterna, possibilitando a diferenciação correta dos estágios imaturos, que foram diferenciadas em ovo, larva pequena, larva média, larva grande e pupa. A partir destes dados, foi estabelecida a produtividade das colônias, sendo possível observar se ocorrem picos anuais de fundações e abandonos, se atingem o sucesso (S) ou não (N), a longevidade dos adultos e dos imaturos.

Para cada ninho foram verificadas as características do substrato utilizado e se existem preferências para os locais de nidificação, comparando as frequências de ninhos encontrados em árvores e edificações. Os substratos foram classificados em (1) substrato artificial (AR), aqueles construídos pelo homem, como postes, beirais de janela, grades de metal etc, e (2) substrato natural (NA), aqueles provenientes da natureza como, folhas, troncos de árvores, rochas, barrancos etc.

Os estágios das colônias de *M. parallelogrammus* seguiram a proposta do estudo de ciclo biológico de *M. drewseni* feito por Jeanne (1972), em que determinou a ocorrência dos seguintes estágios de desenvolvimento colonial: (1) estágio de pré-emergência, que compreende o período entre a fundação da colônia e a emergência dos primeiros adultos, sendo subdivida nos subestágios de ovo (PRO), larva (PRL) e pupa (PRP), (2) estágio de pós-emergência, entre a emergência do primeiro adulto e o declínio, apresentando os subestágios de pré-macho (POPRM) e de pós-macho (POPOM), e por fim, (3) o estágio de declínio (D) da colônia, iniciado com a redução dos imaturos até o abandono total do ninho.

As fundações foram observadas cuidadosamente para determinar se ocorreram por haplometrose ou pleometrose, a fim de encontrar um padrão para a espécie e para verificar se obtiveram ou não o sucesso. O sucesso das colônias foi considerado quando

estas atingiram o estágio de pós-emergência, produzindo pelo menos um indivíduo adulto (Giannotti 1992) e o abandono quando, por três visitas consecutivas, não apresentaram adultos, imaturos e/ou construção de novas células, tentando determinar, sempre que possível, a sua causa (Guimarães 2008).

Para uma melhor comparação e entendimento da expectativa de vida dos adultos de *M. parallelogrammus* estes foram divididos em três grupos: (1) fundadoras, que foram consideradas as fêmeas que fundaram suas colônias sozinhas, por haplometrose, e que por algum motivo tiveram a vida interrompida ou não foram mais encontradas na colônia antes de atingirem o estágio de pós-emergência; (2) subordinadas, que são todas aquelas fêmeas em um status hierárquico inferior, tanto em colônias pré-emergentes fundadas por pleometrose ou em colônias pós-emergentes; e (3) dominantes, as fêmeas no mais alto nível hierárquico das colônias pré e pós-emergentes.

Além disso, dados ambientais de temperatura (°C), umidade relativa do ar (%) e pluviosidade acumulada (mm) foram verificadas pelo Sistema Integrado de Dados Ambientais (SINDA) do Instituto Nacional de Pesquisa Espacial (INPE), a partir das bases meteorológicas do Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo de Picinguaba (PESM Picinguaba) e do município de Ubatuba (Ubatuba Hidro) (sinda.crn2.inpe.br).

Para verificar se as fundações, a atividade e os abandonos de colônias de *M. parallelogrammus* estão relacionados com as variações climáticas do período de estudo, foi aplicado o teste de correlação de Spearman para nível de decisão alfa igual a 0,05, utilizando o software BioEstat 5.3.

Resultados e discussão

Fenologia e duração dos estágios das colônias

As colônias de *M. parallelogrammus* apresentaram fundações e abandonos durante todo o ano. A figura 1a esclarece a ocorrência de fundações de março de 2010 a fevereiro de 2012, sendo que, nestes 24 meses de estudo, os abandonos não foram observados apenas em março e dezembro de 2010, setembro e dezembro de 2011, e janeiro de 2012. As fundações de colônias superaram os números de abandonos e de colônias em atividade apenas em junho de 2011 (8,33%), no início da estação menos úmida. Em abril (9,72%) e maio de 2011 (6,94%), que representam, respectivamente, o final da estação super úmida e o começo da estação menos úmida, ocorreu um maior número de abandonos, posterior a um pico na pluviosidade que ocorreu no mês de

março de 2011 (pluviosidade acumulada média igual a 394.68 mm), como pode ser observado na figura 1b.

O ciclo assíncrono e a presença de todos os estágios da colônia no decorrer do ano foram observados em outras espécies do gênero: *M. drewseni* (Jeanne 1972, Penna *et al.* 2007), *M. cassununga* (Poltronieri & Rodrigues 1976), *M. cerberus styx* (Giannotti 1998), *M. mastigophorus* (O'Donnell & Joyce 2001) e *M. consimilis* (Torres *et al.* 2011). Apesar de não apresentarem sazonalidade bem determinada, foi observado, na região sudeste do Brasil, que *M. cassununga*, *M. drewseni* e *M. cerberus styx* apresentam picos de produtividade colonial em diferentes épocas do ano, provavelmente relacionados à variação da pluviosidade (Simões *et al.* 1985, Giannotti 1998). No entanto, nas colônias de *M. parallelogrammus*, não foi possível observar correlação da frequência de fundações (UR%: $r = 0,0281$, $p = 0,8962$; T°C: $r = 0,3703$, $p = 0,0748$; pluviosidade acumulada: $r = 0,2244$, $p = 0,2917$) e da frequência de abandonos (UR%: $r = 0,3013$, $p = 0,1524$; T°C: $r = 0,0203$, $p = 0,9240$; pluviosidade acumulada: $r = 0,0323$, $p = 0,8810$) com as variáveis ambientais.

As colônias de *M. parallelogrammus* duram em média 254,39 dias (tabela 1), período semelhante ao que ocorre em *M. extinctus* (219-253 dias) (Raposo-Filho 1981), *M. atramentarius* (286,9 dias) (Silva 1984), *M. consimilis* (234,9 dias) (Torres *et al.* 2011), *M. mexicanus* (Litte 1977) e *M. flavitarsis* (Litte 1979), sendo que as duas últimas espécies apresentam duração da colônia por cerca de oito meses. No entanto, Jeanne (1972), em *M. drewseni* e Gobbi e Simões (1988), em *M. cassununga*, observaram intervalos de duração da colônia menores (160 e 181 dias respectivamente).

O estágio de pré-emergência nas colônias estudadas durou em média 123,39 dias (tabela 1), um valor claramente maior do que o observado em *M. cerberus styx* (Giannotti 1998) e *M. consimilis* (Torres *et al.* 2011), em que esses valores foram de 73,5 e 66,6 dias respectivamente. Enquanto isso, a média da duração do estágio de pós-emergência nas colônias de *M. parallelogrammus* foi relativamente menor (98,00 dias) do que em *M. cerberus styx* (182,8 dias) (Giannotti 1998) e *M. consimilis* (148,6 dias) (Torres *et al.* 2011).

A assincronia no ciclo colonial de *Mischocyttarus*, já observada em outras espécies tropicais (Litte 1977, Litte 1981, Giannotti 1998, Rocha *et al.* 2007) e contrasta com as populações de regiões temperadas, que exibem alta sincronia nas fundações das colônias, como foi observado em *M. flavitarsis* (Litte 1979). No entanto, uma população de *M. mastigophorus* estudada em Monteverde, Costa Rica, foi caracterizada como

tendo um padrão de sincronia de fundação de colônias intermediário entre o clima temperado e o tropical, sugerindo que os efeitos climáticos da altitude e da latitude podem restringir sazonalmente o crescimento e o desenvolvimento da colônia (O'Donnell & Joyce 2001), enfatizando a importância dos dados de fenologia de vespas tropicais e sugerindo que os vespídeos eussociais de fundação independente, que representam uma fase evolutiva menos derivada da eussocialidade dos insetos, tenham surgido nos trópicos (Reeve 1991, O'Donnell & Joyce 2001).

Desenvolvimento dos imaturos e longevidade dos adultos

O intervalo de desenvolvimento dos imaturos de *M. parallelogrammus* (figura 2), foi superior ao de outras espécies de *Mischocyttarus* (tabela 2), sendo o tempo médio total de desenvolvimento dos imaturos foi de 85,20 dias. Em outras espécies do gênero em que foram estudados os estágios imaturos, o maior tempo de desenvolvimento anteriormente encontrado foi de 67,38 dias para *M. latior* (Cecílio 1999).

O tempo de incubação do ovo de *M. parallelogrammus* é superior aos observados em outras espécies do gênero (tabela 2), sendo a média estimada de $23,25 \pm 9,16$ dias (7 – 56, n = 83). O desenvolvimento larval durou em média $33,44 \pm 14,27$ dias (14 – 66, n = 38), semelhante ao encontrado para *M. drewseni* (Dantas-de-Araújo 1980), *M. cassununga* (Giannotti & Fieri 1991) e *M. cerberus styx* (Giannotti 2006), cujos períodos de desenvolvimento são de 34,7, 32,62 e 31,9 dias. No entanto, o tempo no período de pupa de *M. parallelogrammus* é o intervalo que mais se diferencia do restante, sendo que a média encontrada foi de $28,51 \pm 10,65$ dias (14 – 59, n = 42), valor bem superior ao mais alto observado até então para o gênero, que é de 19,9 dias na espécie *M. drewseni* (Dantas-de-Araújo 198).

A larva de *M. parallelogrammus*, após completar sua fase de alimentação e crescimento, começa a tecer o casulo. Ela fixa a seda na borda de uma das paredes da célula e a conduz até outra parede. Este movimento é realizado repetitivamente de forma irregular, sendo que os fios de seda se cruzam diversas vezes, formando uma trama difusa cada vez mais espessa (figura 3). Esta trama irregular de fios de seda se diferencia claramente da observada em *Polistes annularis* (Chao & Hermann 1983), em que a larva gira ao redor de si mesma, construindo um anel de seda e diminuindo o orifício central da célula até o fechamento total do casulo. No presente estudo, o intervalo de tempo para o fechamento da célula foi cerca de duas horas, no entanto notou-se que a larva continua trabalhando internamente. Assim como já foi observado

em outras espécies do gênero (Jeanne 1972), após a larva de *M. parallelogrammus* terminar de tecer o casulo, o adulto recobre com polpa de madeira as cápsulas pupais, camuflando o casulo e, conseqüentemente, evitando a presença de parasitóides e predadores na colônia.

Os resultados da longevidade das categorias de adultos de *M. parallelogrammus*, fundadoras, dominantes e subordinadas, se encontram agrupados na figura 4. O tempo médio de vida das fundadoras de *M. parallelogrammus* é de $82,71 \pm 53,32$ dias (22–276, n = 31) e é o menor valor entre as categorias. Isso provavelmente se dá pelo fato de que a fundadora solitária precisa forragear e cuidar da defesa da colônia sozinha até a emergência dos primeiros indivíduos da sua prole, refletindo também no menor sucesso dessas colônias e, portanto no desaparecimento dessas fêmeas.

A longevidade média das subordinadas foi de $95,81 \pm 62,25$ dias (10–276, n =26), e foi diferente das médias encontradas para *M. drewseni* (Jeanne 1972), *M. extinctus* (Raposo-Filho 1981), *M. atramentarius* (Silva 1984) e *M. cerberus styx* (Giannotti 1999), sendo os valores médios encontrados para estes estudos de 31,0; 33,3; 39,4 e 14,0 dias, respectivamente.

A média de vida das dominantes é igual a $191,86 \pm 91,19$ dias (64–307, n = 7) e é visivelmente a maior dentre os grupos de adultos aqui apresentados, além de se assemelhar muito com longevidade média encontrada para *M. cerberus styx* igual a $191,1 \pm 99,7$ dias. A maior expectativa de vida das dominantes em relação às subordinadas é resultante de que as primeiras realizam mais tarefas intranidais, enquanto as segundas saem pra forragear. Dados que corroboram com os encontrados para *M. cerberus styx*, em que as dominantes ficam 55,1% do seu tempo na colônia, enquanto as subordinadas apenas 24,5% (Giannotti 1999).

Padrões de fundação e sucesso colonial

A tabela 3 apresenta os dados de fundação (data e número de fundadoras), de abandono (data, causa, estágio da colônia, número de células, número de adultos), a duração da colônia, se atingiu (S) ou não (N) o sucesso, a duração da colônia em dias e o substrato em que foi fixado.

As fundações de colônias de *M. parallelogrammus* podem ser realizadas por uma única fundadora (haplometrose), e representam 81,94% das colônias encontradas, ou por associações de fêmeas (pleometrose) (18,06%) (figura 5), sendo que a média do número de fêmeas envolvidas nas fundações das colônias foi $1,34 \pm 0,92$. Assim como

em *M. consimilis* (Torres *et al.* 2011) e em *M. flavitarsis* (Litte 1979), a grande maioria das colônias é fundada por haplometrose, no entanto isso não significa que este padrão de fundação seja de maior sucesso.

Como pode ser observado na figura 5, sucesso é maior em colônias fundadas por pleometrose (69,23%), sendo que 54,24% das colônias fundadas por haplometrose alcançam o sucesso. Este fato está relacionado com o aumento da produtividade e longevidade da colônia, já que, com mais de uma fundadora, as chances de sobrevivência da prole são maiores em caso de morte da dominante e a defesa contra predadores é mais efetiva (West-Eberhard 1969, Itô 1985, Tannure & Nascimento 1999, Tibbets & Reeve 2003, Guimarães 2008). Apesar da justificativa para o fato de maior sucesso nas colônias fundadas por associação, a explicação para que tal estratégia com maior sucesso reprodutivo seja menos frequente em uma espécie é bastante discutível.

Em um estudo com colônias de *Polistes simillimus*, verificou-se que a maior parte das fundações foram iniciadas por uma única fêmea, mas as associações entre fundadoras foram responsáveis pela maior número de colônias bem sucedidas (Prezoto 2001), assim como ocorre em *M. parallelogrammus*. Em *P. simillimus*, pode ser que este paradoxo aparente seja causado pela unidade considerada para estabelecer as frequências de cada estratégia, no caso, o número de fundações com uma (56%) ou mais fêmeas (44%). Se for considerado o número total de fêmeas envolvidas em cada padrão de fundação, os resultados são diferentes. Pensando que cada colônia fundada por pleometrose tem pelo menos duas fêmeas, 61% das fêmeas de *P. simillimus* optaram por se associar com outra(s) fêmea(s), enquanto apenas 39 % optaram por uma fundação solitária (Prezoto 2001). No entanto em *M. parallelogrammus*, a predominância por haplometrose ocorre mesmo quando analisamos os padrões de fundação em nível individual, sendo a frequência de fêmeas que optaram por uma fundação solitária foi igual a 60,82%.

Apesar da associação de fundadoras ter mais sucesso e aumentar a longevidade da colônia (Tibbetts & Reeve 2003), outros benefícios não são igualmente compartilhados entre fêmeas associadas, já que envolvem interações de dominância e subordinação que determinam a divisão reprodutiva de trabalho (De Souza *et al.* 2010). Sendo assim, se em *M. parallelogrammus*, as pressões de seleção são suficientemente baixas para permitir o sucesso de fundações por haplometrose, uma fêmea subordinada poderia aumentar seu fitness inclusive escolhendo tal estratégia. Considerando esta hipótese

como verdadeira, espera-se uma troca entre as estratégias de nidificação (Sinzato *et al.* 2011).

As fundações de *M. parallelogrammus* por pleometrose foram feitas por associações de dois a cinco indivíduos (figura 6). Em *M. consimilis* (Torres *et al.* 2011) este número varia de duas a seis fêmeas e em *M. cerberus styx* (Giannotti 1998) de duas a três. Jeanne (1972) observou que 69% das colônias de *M. drewseni* são fundadas por uma fêmea e as associações podem ocorrer com até oito indivíduos. No entanto, em *M. flavitarsis* (Litte 1979), quando ocorre associação se dá apenas por duas fêmeas.

Ainda na figura 5, estão representadas também as frequências de fundações no diferentes tipos de substrato. Do total de colônias observadas, 81,71% foram fundadas em substratos artificiais, sendo que, com exceção das colônias 12, 13 e 34 que se encontravam em grades de metal, todos os outros ninhos foram fixados em postes de concreto (figura 7) nos arredores da estrada da Fazenda Angelim.

A alta frequência de colônias em substratos construídos pelo homem pode representar um alto grau de sinantropia observado na tribo Mischocyttarini e Polistini (Raposo-Filho & Rodrigues 1984, Carpenter & Marques 2001), que preferem construir ninhos nestes locais, onde têm maior proteção contra intempéries. Esta estabilidade se reflete no maior sucesso (47,22%) das colônias construídas nos substratos artificiais quando comparado com o sucesso (9,72%) das colônias construídas em substratos naturais (figura 5). No entanto, a maior quantidade de fundações em postes de concretos, pode refletir a facilidade de encontrá-las, já que, quando estão em substrato natural, os ninhos são bem mais crípticos (figura 8a), que no caso de *M. parallelogrammus* foram sempre encontradas em troncos de árvores (figura 8b).

Taxas de abandono e inimigos naturais

Com o acompanhamento e mapeamento semanal das colônias foi possível observar o estágio da colônia, o número de células e de adultos que apresentavam quando foram abandonadas (tabela 3).

A frequência de abandono foi mais elevada nas colônias pré-emergentes (44,44%) do que nas colônias pós-emergentes (41,67%) e em declínio (13,89%). O número de células encontradas na pré-emergência após o abandono foi em média 8,31 células e possuíam em média 1,16 indivíduos (tabela 4). O baixo valor médio do número de adultos das colônias de *M. parallelogrammus* que não obtiveram sucesso ressalta que o estágio de pré-emergência das colônias de vespas sociais em geral é o período mais

vulnerável e, especialmente entre as espécies com fundação independente, a taxa de abandono neste estágio pode ser bastante alta (Jeanne 1972).

O grupo de vespas sociais com fundação independente possui, já descritos, inúmeros inimigos naturais, que são favorecidos pela ausência de envelopes protetores nas colônias e pelo pequeno número de indivíduos, muitas vezes pouco agressivos, para realizar a sua defesa efetiva. Além disso, quando a fundação é feita por haplometrose, ou seja, com apenas uma fundadora, esta é responsável por todas as atividades do ninho, inclusive a de forrageamento, deixando assim a colônia muito tempo sozinha e sem defesa, favorecendo a ocorrência de predação e parasitismo (Gadagkar 1991). Estes dados juntamente com os dados do maior sucesso em fundações por pleometrose (figura 5) reforçam tal teoria. Além disso, em simulações de ataques de formigas, foi observado que as fêmeas de *M. cerberus* abandonam as colônias pré-emergentes com mais frequência do que as pós-emergentes, principalmente, no subestágio de ovo, e, provavelmente, por terem demandado pouco investimento energético nos cuidados com o ninho e com a prole (Togni & Giannotti 2007, 2008). Corroborando com os dados de *M. parallelogrammus*, Jeanne (1972) observou 68% de abandonos de ninhos de *M. drewseni* na pré-emergência, Litte (1981) 80% em *M. labiatus*, Gobbi & Simões (1988) 56.5% em *M. cassununga* e Giannotti (1998) 45% em *M. cerberus styx*.

Podemos ver na figura 9 a grande variedade de inimigos naturais observados durante o estudo, sendo que apenas 13,89% do total das colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus* abandonaram naturalmente os ninhos. Do restante das colônias observadas, 31,94% foram abandonadas por motivos desconhecidos, 27,78% foram abandonadas pela ocorrência de parasitas ou parasitóides, 12,50% foram contaminadas por fungos, 12,50% foram predadas (PRE) e 1,39% foram derrubadas pela ação de intempéries.

A ocorrência de parasitas *Megaselia* sp. (Diptera, Phoridae) (figura 10) causou o abandono de 22,22% das colônias de *M. parallelogrammus*, sendo que infestações de colônias de *Mischocyttarus* por moscas do gênero *Megaselia* já haviam sido relatadas (Soares *et al.* 2006, Litte 1981). Em *M. cerberus styx* também foi observada uma alta taxa de abandono ocasionada por moscas (28,6%) (Giannotti 1998). Na maior parte das vezes, os adultos de *M. parallelogrammus* ignoram a presença dos dípteros executando suas tarefas intranidais normalmente. No entanto, em duas colônias onde estavam presentes adultos de dípteros circulando pelo ninho, as vespas reagiram levantando as asas, caminhando agitadas e verificando as células. Algumas fêmeas de *M. cerberus*

styx destruíram as paredes das células em que ocorreu infestação por *Megaselia scalaris* (Giannotti 1998), e em uma colônia de *M. labiatus* que estava totalmente devastada por um ataque de forídeos, a vespa dominante simplesmente cortou o pedúnculo do ninho descartando-o para construir um novo ninho no mesmo local (Litte 1981).

A aproximação de parasitóides da família Ichneumonidae (Hymenoptera), provavelmente *Pachysomoides sp.*, ocorreu frequentemente, mas apenas em 5,56% das colônias estudadas eles foram diagnosticados como causa do abandono. Para conseguir realizar a oviposição em um imaturo, o parasitóide fica sentado próximo ao ninho aguardando uma chance para ovipositar, espreitando a colônia (figura 11a), se move em direção ao ninho apenas quando não há comportamento de alerta das *M. parallelogrammus* e muitas vezes esperam muitos minutos para conseguir se aproximar. Quando o parasitóide se aproxima ou sobe na colônia, os indivíduos de *M. parallelogrammus* levantam as asas, se direcionam rapidamente, investindo contra ele, afugentando-o. Quando os primeiros não são detectados e têm sucesso, colocam seus ovos rapidamente e voam para longe, e então o imaturo do ichneumonídeo se desenvolve normalmente até a sua emergência. Como as *M. parallelogrammus* são incapazes de reconhecer as células parasitadas, a única defesa da colônia contra esse parasitóide é prevenir a oviposição das fêmeas parasitóides. Apesar de não ser descrito uma estratégia de defesa específica dessas vespas contra parasitóides (Gadagkar 1991), pode ser que a parede lateral do ninho mais espessa nesta espécie, resultante do comportamento de acrescentar material a lateral da colônia, funcione como barreira física, diminuindo o sucesso do ichneumonídeo, já que este insere seu ovipositor nos imaturos através da parede do ninho. Durante a emergência dos parasitóides, as fêmeas de *M. parallelogrammus* não apresentam reações agressivas (figura 11b), permanecendo imóveis na lateral do ninho. As células utilizadas pelos parasitóides são limpas pelas dominantes da colônia, que, logo em seguida, ovipositam dentro delas. O parasitoidismo por Ichneumonidae *Pachysomoides sp.* também já foi observada em colônias de *M. cassununga* (Soares *et al.* 2006).

A contaminação das colônias por fungo observada em *M. parallelogrammus* ocorre nos indivíduos adultos quando ainda está em atividade, de forma que, com o desenvolvimento do fungo (figura 12a), o indivíduo fica imóvel e morre preso ao ninho (figura 12b). As colônias encontradas contaminadas por fungo no presente estudo foram coletadas, armazenadas em frascos esterilizados e enviados para a Dra. Virginia Elena Masiulionis e para o Prof. Dr. Fernando Carlos Pagnocca, que identificaram o fungo

contaminante com do gênero *Ophicordyceps*. Um tipo semelhante de infestação pelo fungo *Cordyceps sp.* em colônias de vespas foi descrita por Richards (1978) e Rose *et al.* (1999).

Das colônias predadas um caso especial chamou a atenção que foi a predação por aranha da família Theridiidae, identificada pelo Me. Danilo Demarchi Guarda. A predadora envolveu a colônia e uma de suas fêmeas adultas com teia e em seguida teve sua cria no mesmo local (figura 13). A ocorrência de aranhas como predadores de colônias de *Mischocyttarus* já foi observada em *M. drewseni* (Jeanne 1972), *M. flavitarsis* (Litte 1977) e *M. cerberus styx* (Giannotti 1998).

Referências bibliográficas

- Carpenter, J. M. & Marques, M. 2001. **Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespoidae)**. Universidade Federal da Bahia, Série Publicações Digitais, Cruz das Almas. 147p.
- Cecílio, D. S. S. 1999. **Bionomia e organização social de *Mischocyttarus (Kappa) latior* (Fox, 1898) (Hymenoptera: Vespidae)**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 73p.
- Chao, T. J. & Hermann, H. R. 1983. Spinning and external ontogenetic changes in the pupae of *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Insectes Sociaux** 30(4): 496-507.
- Dantas-de-Araújo, C. Z. 1980. **Bionomia e comportamento social comparado de *Mischocyttarus drewseni* de Saussure, 1853, nas regiões subtropical (Curitiba, PR) e tropical (Belém, PA) do Brasil (Hymenoptera, Vespidae)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, Curitiba 110p.
- De Souza, A. R.; Rocha, J. V. A.; Rodrigues, I. L. & Prezoto, F. 2010. Dominance interactions among females of the neotropical eusocial wasp *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** 55: 547-555.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia*, p. 149-190. In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Giannotti, E. 1992. **Estudos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphailopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.

- Giannotti, E. 1998. The colony cycle of the social wasp *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **41**: 217–224.
- Giannotti, E. 1999. Social organization of the eussocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** **33**: 325-338.
- Giannotti, E. 2006. Caracterização morfológica dos estágios imaturos e número de ínstars larvais da vespa social *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera: Vespidae). In: XXI Congresso Brasileiro de Entomologia, 2006, Recife, PE. **Resumos do XXI Congresso Brasileiro de Entomologia 1**: 354-354.
- Giannotti, E. & Fieri, S. R. 1991. On the brood of *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **35**(2): 263-267.
- Gobbi, N. & R. A. Zucchi. 1980. On the ecology of *Polistes versicolor* (Olivier) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). I: Phenological account. **Naturalia** **5**: 97–104.
- Gobbi, N & Simões, D. 1988. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* **17**: 421–436.
- Guimarães, D. L. 2008. **Biologia e ecologia comportamental da vespa social *Mischocyttarus cassununga* (Von Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae) em ambiente antrópico**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, MG, 78p.
- Hunt, J. 2007. **The evolution of social wasp**. Oxford University Press, USA, 259p.
- Itô, Y. 1985. A comparison of frequency of intra-colony aggressive behavior among five species of Polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Zeitschrift für Tierpsychologie** **68**: 152-167.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** **144**(3): 63-150.
- Litte, M. 1977. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **2**: 229–246.
- Litte, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. **Zeitschrift für Tierpsychologie** **50**: 282–312.
- Litte, M. 1981. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. **Smithsonian Contributions of Zoology** **327**: 1–27.

- O'Donnell, S. & Joyce, F. 2001. Seasonality and colony composition in a Montane Tropical Eusocial Wasp. **Biotropica** **33**:727–732.
- Penna, M. A. H.; N. Gobbi & H. C. Giacomini. 2007. An evaluation of the productivity of *Mischocyttarus drewseni* in a semi-urban environment (Hymenoptera: Polistinae). **Sociobiology** **50**: 113–120.
- Poltronieri, H. S. & Rodrigues, V. M. 1976. Vespídeos sociais: estudos de algumas espécies de *Mischocyttarus* Saussure, 1853 (Hymenoptera.Vespidae. Polistinae). **Dusenía** **9**: 99–105.
- Prezoto, F. 2001. **Estudos biológicos e etológicos de *Polistes (Aphanilopterus) simillimus* Zikan, 1951**. Tese de Doutorado, UNESP, Rio Claro, São Paulo, Brazil.
- Raposo-Filho, J. R. 1981. **Biologia de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae, Vespidae)**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro, SP. 1981. 163p.
- Raposo-Filho, J. R. & Rodrigues, V. M. 1984. Habitat e local de nidificação de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae - Vespidae). **Anais de Sociedade Entomológica do Brasil** **13**: 19–28.
- Reeve, H. K. 1991. *Polistes*, p.99-148. In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Richards, O. W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum (Natural History). 580p.
- Rocha, A. A.; Santos, G. M. M.; Bichara Filho, C. C.; Resende, J. J.; Melo, A. C. & Cruz, J. D. 2007. Population Fluctuations of *Mischocyttarus cearensis* (Hymenoptera: Vespidae) in Feira de Santana, Bahia, Brazil. **Sociobiology** **50**(3): 803-811.
- Rose, E. A. F.; Harris, R. J. & Glare, T. R. 1999. Possible pathogens of social wasps (Hymenoptera: Vespidae) and their potential as biological control agents. **New Zealand Journal of Zoology** **26**: 179-190.
- Silva, M. N. 1984. **Aspectos do desenvolvimento e do comportamento de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikán, 1949 (Hymenoptera - Vespidae)**. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Unesp, Rio Claro, SP. 151p.
- Simões, D.; Gobbi, N. & Batarce, B. R. 1985. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de 3 espécies do gênero *Mischocyttarus*. **Naturalia** **10**: 89-105.

- Sinzato, D. M. S.; Andrade, F. R.; De Souza, A. R.; Del-Claro, K. & Prezoto, F. 2011. Colony cycle, foundation strategy and nesting biology of a Neotropical paper wasp. **Revista Chilena de História Natural** **84**: 357-363.
- Soares, M. A.; Gutierrez, C. T.; Zanuncio, J. C.; Bellini, L. L.; Prezoto, F. & Serrão, J. E. 2006. *Pachysomoides* sp. (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae) and *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae) parasitoids of *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera: Vespidae) in Vicosá, Minas Gerais State, Brazil. **Sociobiology** **48**: 673–680.
- Tannure, I. C. & Nascimento, F. S. 1999. Influência do conflito de dominância entre fundadoras em colônias de vespas sociais pertencentes ao gênero *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zoociências** **1**(1): 31-40.
- Tibbetts, E. A. & Reeve, H. K. 2003. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. **Behavioral Ecology** **14**: 510-514.
- Togni, O. C. & Giannotti, E. 2007. Nest defense behavior against the attack of ants in colonies of pre-emergent *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** **50**(2): 1-20.
- Togni, O. C. & Giannotti, E. 2008. Nest defense behavior against the attack of ants in post-emergent colonies of wasp *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). **Acta Ethologica** **11**: 43-54.
- Torres, V. O.; Montagna, T. S.; Fernandes, W. D. & Antonialli-Junior, W. F. 2011. Colony cycle of the social wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **55**(2), 247-252.
- West-Eberhard, M. J. 1969. **The Social Biology of Polistine Wasps**. Miscellaneous. Publications of the Museum of Zoology, University.

Tabela 1. Duração dos estágios e subestágios coloniais de *Mischocyttarus parallelogrammus* (Média \pm Desvpad).

	Pré-emergência			Pós-emergência		Declínio
	ovo	larva	pupa	pré-macho	pós-macho	
Duração (dias)	34,14 \pm 12,5 (19 – 56)	36,50 \pm 6,2 (28 – 42)	52,75 \pm 12,5 (34 – 60)	61,00 \pm 7,1 (56 – 66)	37,00 \pm 5,0 (32 – 42)	33,00 \pm 10,6 (21 – 41)
	123,39			98,00		
	254,39					

Tabela 2. Desenvolvimento dos imaturos de espécies do gênero *Mischocyttarus*

Espécies	Tempo médio (dias)				Local	Bibliografia
	Ovo	Larva	Pupa	Total		
<i>M. drewseni</i>	11,1	20,2	14,8	46,1	Belém, PA, Brasil	Jeanne (1972)
<i>M. mexicanus</i>	13,9	24,8	16,3	55,0	Flórida, USA	Litte (1977)
<i>M. flavitarsis</i>	14,1	23,1	19,7	56,9	Arizona, USA	Litte (1979)
<i>M. extinctus</i>	11,44	20,63	16,77	48,84	Resende, RJ e L.Duarte, MG	Raposo-Filho (1981)
<i>M. drewseni</i>	11,3	34,7	19,9	65,9	Curitiba, PR, Brasil	Dantas-de-Araújo (1981)
<i>M. labiatus</i>	16,1	16,1	16,3	48,5	Cali, Colômbia	Litte (1981)
<i>M. atramentarius</i>	12,74	25,10	16,78	54,76	Resende, RJ e L.Duarte, MG	Silva (1984)
<i>M. cassununga</i>	13,18	32,62	15,61	61,22	Rio Claro, SP, Brasil	Giannotti & Fieri (1991)
<i>M. drewseni</i>	15,1	26,5	18,9	58,0	Rio Claro, SP, Brasil	Giannotti & Trevisoli (1993)
<i>M. latior</i>	14,08	36,88	16,42	67,38	Rio Claro, SP, Brasil	Cecílio (1999)
<i>M. cerberus styx</i>	11,7	31,9	19,8	61,7	Rio Claro, SP, Brasil	Giannotti (2006)
<i>M. parallelogrammus</i>	23,24 \pm 9,16	33,44 \pm 14,27	28,51 \pm 10,65	85,20	Ubatuba, SP, Brasil	Presente estudo

Tabela 3. Dados das 72 colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus* estudadas na Fazenda Angelim Rainforest, Ubatuba, SP

Colônia	Data de Fundação	Nº de fundadoras	Substrato	Data de abandono	Duração (dias)	Causa do abandono	Número de células no abandono	Número de adultos no abandono	Estágio da colônia no abandono	Sucesso
2	30.dez.2009	1	AR	28.mai.2010	149	DES	25	2	POPRM	S
3	25.mar.2010	1	AR	22.abr.2010	28	MEG	8	1	PRO	N
4	05.jan.2010	1	AR	08.jun.2010	154	MEG	17	3	POPRM	S
5	01.mar.2010	2	AR	01.fev.2011	337	Nat	24	5	D	S
6	07.jan.2010	1	AR	30.nov.2010	327	Nat	21	3	D	S
8	01.fev.2010	1	AR	06.ago.2010	186	ICH	7	1	POPRM	S
10	10.abr.2010	1	AR	02.fev.2011	298	Nat	26	5	D	S
11	30.abr.2010	1	AR	28.mai.2010	28	DES	8	1	PRL	N
12	27.jul.2010	2	AR	17.set.2010	52	MEG	12	2	PRP	N
16	29.jul.2010	1	NA	28.out.2010	91	MEG	8	1	PRL	N
17	02.set.2010	1	NA	17.jan.2011	137	DES	17	1	POPRM	S
18	01.ago.2010	1	NA	20.nov.2010	111	DES	29	3	POPRM	S
19	30.jul.2010	1	NA	12.jan.2011	166	DES	17	1	POPRM	S
20	03.nov.2010	2	AR	26.abr.2011	174	Nat	37	4	D	S
21	01.out.2010	1	AR	19.mar.2011	169	Fun	22	3	POPOM	S
22	30.jan.2011	1	AR	19.fev.2011	20	Fun	8	1	PRL	N
23	06.out.2010	2	AR	19.fev.2011	136	Nat	24	4	D	S
24	01.nov.2010	1	AR	30.fev.2011	120	DES	11	3	POPRM	S
25	01.jan.2011	1	NA	19.mar.2011	77	Fun	9	1	PRL	N
26	01.dez.2010	1	NA	19.mar.2011	108	MEG	14	1	POPRM	S
27	01.dez.2010	1	AR	15.fev.2011	76	Pred	11	1	PRP	N
28	01.dez.2010	1	AR	29.abr.2011	149	MEG	11	1	POPRM	S
29	01.nov.2010	1	AR	29.abr.2011	179	Nat	27	3	D	S
30	03.fev.2011	2	AR	01.abr.2011	57	MEG	11	2	PRP	N
31	01.fev.2011	1	AR	26.abr.2011	84	Fun	7	1	PRL	N

continuação da tabela 3

Colônia	Data de Fundação	Nº de fundadoras	Substrato	Data de abandono	Duração (dias)	Causa do abandono	Número de células no abandono	Número de adultos no abandono	Estágio da colônia no abandono	Sucesso
32	01.mar.2011	1	AR	28.abr.2011	58	DES	6	1	PRO	N
33	02.mar.2011	2	AR	25.mai.2011	84	DES	9	2	POPRM	S
34	20.mar.2011	1	AR	29.abr.2011	40	MEG	8	1	PRL	N
35	26.abr.2011	1	AR	14.jul.2011	79	DES	10	1	PRL	N
36	01.jan.2011	4	AR	10.jun.2011	160	MEG	20	4	POPRM	S
37	01.mar.2011	1	AR	18.abr.2012	414	ICH	14	4	POPRM	S
38	28.abr.2011	1	AR	19.mai.2011	21	DES	8	1	PRO	N
39	30.mar.2011	1	NA	20.mai.2011	51	DES	10	1	PRL	N
40	01.mai.2011	1	AR	19.mai.2011	18	DES	4	1	PRO	N
41	28.abr.2011	2	NA	25.mai.2011	27	PRE	10	2	PRO	N
42	15.mai.2011	1	AR	17.ago.2011	94	MEG	8	1	PRL	N
43	20.mai.2011	1	NA	18.ago.2011	90	DES	8	1	PRO	N
44	14.jun.2011	1	AR	28.jun.2012	380	DES	9	2	POPRM	S
45	13.jun.2011	1	AR	17.ago.2011	65	DES	8	1	PRL	N
46	15.jul.2011	1	AR	12.ago.2011	28	PRE	7	1	PRL	N
47	09.jun.2011	1	AR	14.fev.2012	250	NAT	34	8	D	S
48	15.abr.2011	1	AR	16.jun.2011	62	FUN	7	1	PRL	N
49	13.ago.2010	1	NA	25.abr.2011	255	MEG	9	1	POPRM	S
50	01.jun.2011	1	AR	15.nov.2011	167	DES	23	1	POPRM	S
51	08.jul.2010	1	AR	20.mar.2011	255	DES	27	4	POPRM	S
52	28.jun.2011	1	AR	14.fev.2012	231	ICH	19	1	POPRM	S
53	20.jun.2011	1	NA	13.ago.2011	54	FUN	14	1	POPRM	S
54	01.set.2011	1	NA	08.nov.2011	68	MEG	12	1	PRL	N
56	01.nov.2011	1	AR	20.abr.2012	171	FUN	8	1	POPRM	S
58	10.fev.2012	1	AR	21.fev.2012	11	PRE	3	1	PRO	N
59	01.fev.2012	5	AR	30.mar.2012	58	MEG	23	5	POPRM	N

continuação da tabela 3

Colônia	Data de Fundação	Nº de fundadoras	Substrato	Data de abandono	Duração (dias)	Causa do abandono	Número de células no abandono	Número de adultos no abandono	Estágio da colônia no abandono	Sucesso
60	10.fev.2012	1	AR	04.abr.2012	54	MEG	8	1	PRL	N
61	19.nov.2011	1	AR	28.jun.2012	222	ICH	16	2	POPRM	S
62	15.nov.2011	2	AR	25.mar.2012	131	DES	49	4	POPRM	S
64	14.jan.2012	1	AR	01.jun.2012	139	MEG	11	1	PRP	N
69	01.mar.2012	1	AR	30.mar.2012	29	DES	15	1	POPRM	S
70	12.dez.2011	1	AR	18.abr.2012	128	NAT	23	8	D	S
71	01.mar.2012	1	AR	01.jul.2012	122	DES	8	1	POPRM	S
72	01.mar.2012	1	AR	04.jun.2012	95	FUN	9	1	PRP	N
73	01.mar.2012	1	AR	25.abr.2012	55	PRE	8	1	PRP	N
74	20.dez.2011	1	AR	18.abr.2012	120	FUN	14	1	POPRM	S
75	01.mar.2012	1	AR	14.jul.2012	135	PRE	8	1	PRL	N
77	03.mar.2012	1	AR	02.jul.2012	121	DES				
78	01.fev.2012	1	AR	04.jun.2012	124	DES	10	1	PRL	N
79	07.fev.2012	1	AR	14.out.2012	250	DES	17	2	POPRM	S
80	25.mar.2012	1	AR	18.abr.2012	24	MEG	6	1	PRL	N
81	25.mar.2012	3	AR	02.jun.2012	69	INT	10	3	PRL	N
83	25.mar.2012	1	AR	02.jun.2012	69	PRE	5	1	PRL	N
84	15.abr.2012	5	AR	01.dez.2012	230	NAT	52	13	POPOM	S
88	20.abr.2012	5	AR	28.jun.2012	69	PRE	19	6	POPRM	S
90	22.mar.2012	1	AR	04.jun.2012	74	PRE	18	3	POPRM	S
93	01.jun.2012	1	NA	03.nov.2012	155	NAT	28	3	D	S

SUBSTRATO: AR = substrato artificial, NA = substrato natural; **CAUSA DO ABANDONO:** DES = desconhecida, MEG = parasitado por *Megaselia sp.*, NAT = abandono natural, PRE = colônia que sofreu predação, FUN = contaminação por fungo, ICH = parasitado por Ichneumonidae, INT = ninho derrubado por ação de intempéries; **ESTÁGIO DA COLÔNIA:** PRO = pré-emergência subestágio de ovo, PRL = pré-emergência subestágio de larva, PRP = pré-emergência subestágio de pupa, POPRM = pós-emergência subestágio pré-macho, POPOM = pós-emergência subestágio pós-macho, D = declínio; **SUCESSO:** S = colônias que atingiram o sucesso, N = colônias que não atingiram o sucesso

Tabela 4. Frequência de abandonos durante diferentes estágios coloniais e o número de células e adultos presentes nas colônias antes de serem abandonadas (Média \pm Desvpad)

	Estágio		
	Pré-emergência	Pós-emergência	Declínio
Frequência	44,44%	41,67%	13,89%
Número de células	8,31 \pm 2,12 (3 - 12) n = 32	17,10 \pm 8,53 (7 - 49) n = 30	29,60 \pm 9,30 (21 - 52) n = 10
Número de adultos	1,16 \pm 0,45 (1 - 3) n = 32	2,23 \pm 1,43 (1 - 6) n = 30	5,60 \pm 3,20 (3 - 13) n = 10

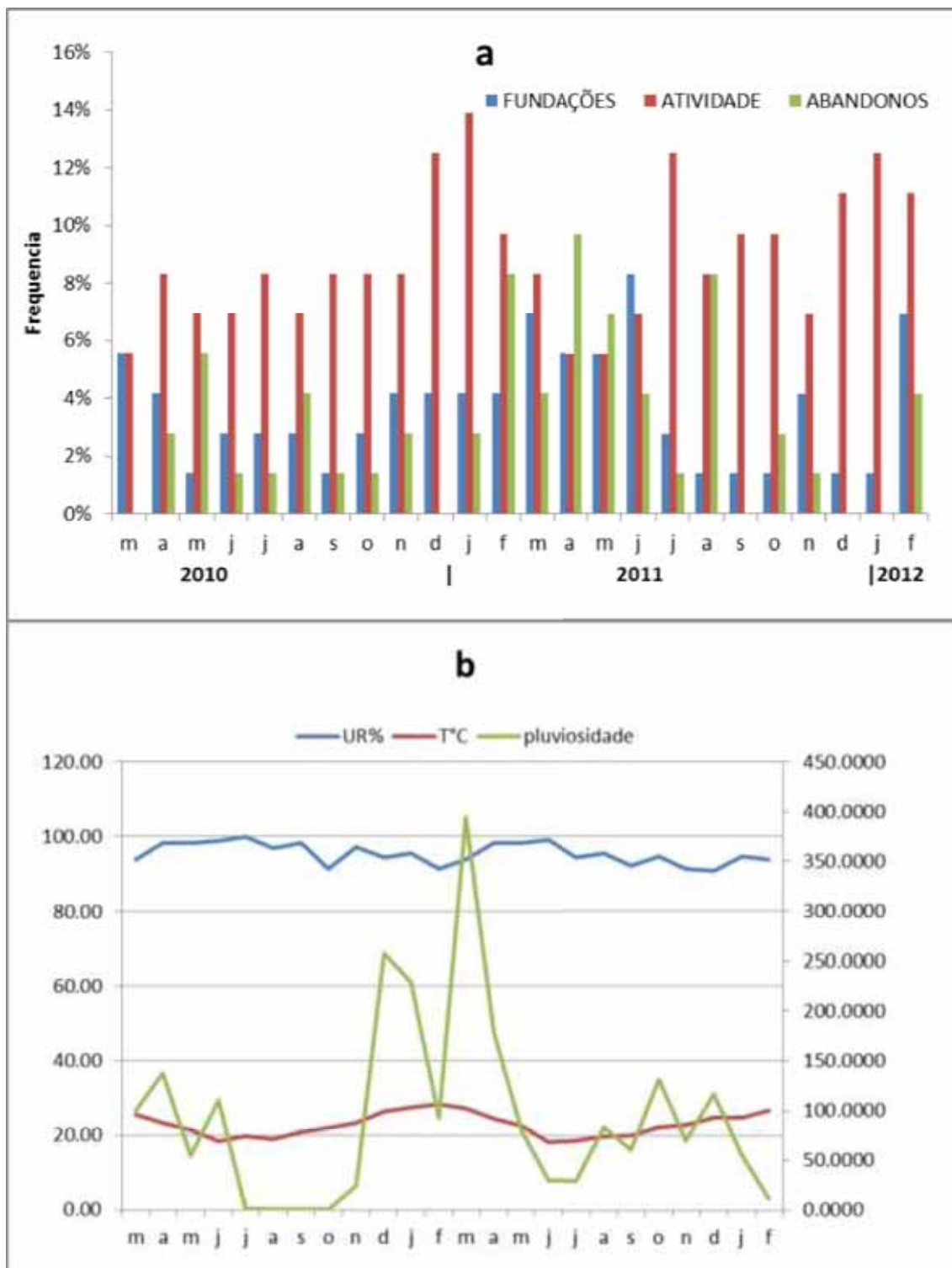


Figura 1. Fenologia de 72 colônias de *Mischoycttarus parallelogrammus* observadas de março de 2010 a fevereiro de 2012: (a) Frequência de fundações, colônias em atividade e abandonos das colônias; (b) Dados climáticos de umidade relativa (%), temperatura (°C) e pluviosidade acumulada (mm) da estação metereológica do Instituto Nacional de Pesquisa Espacial do Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo de Pincinguaba, Ubatuba, SP (sinda.crn2.inpe.br)

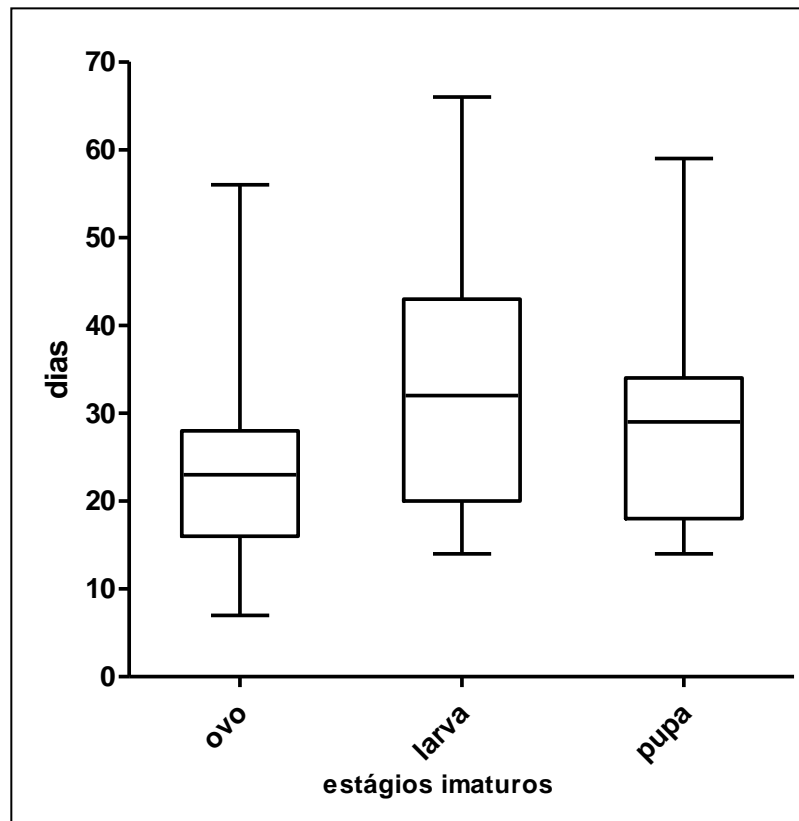


Figura 2. Longevidade de imaturos de *Mischocyttarus parallelogrammus*

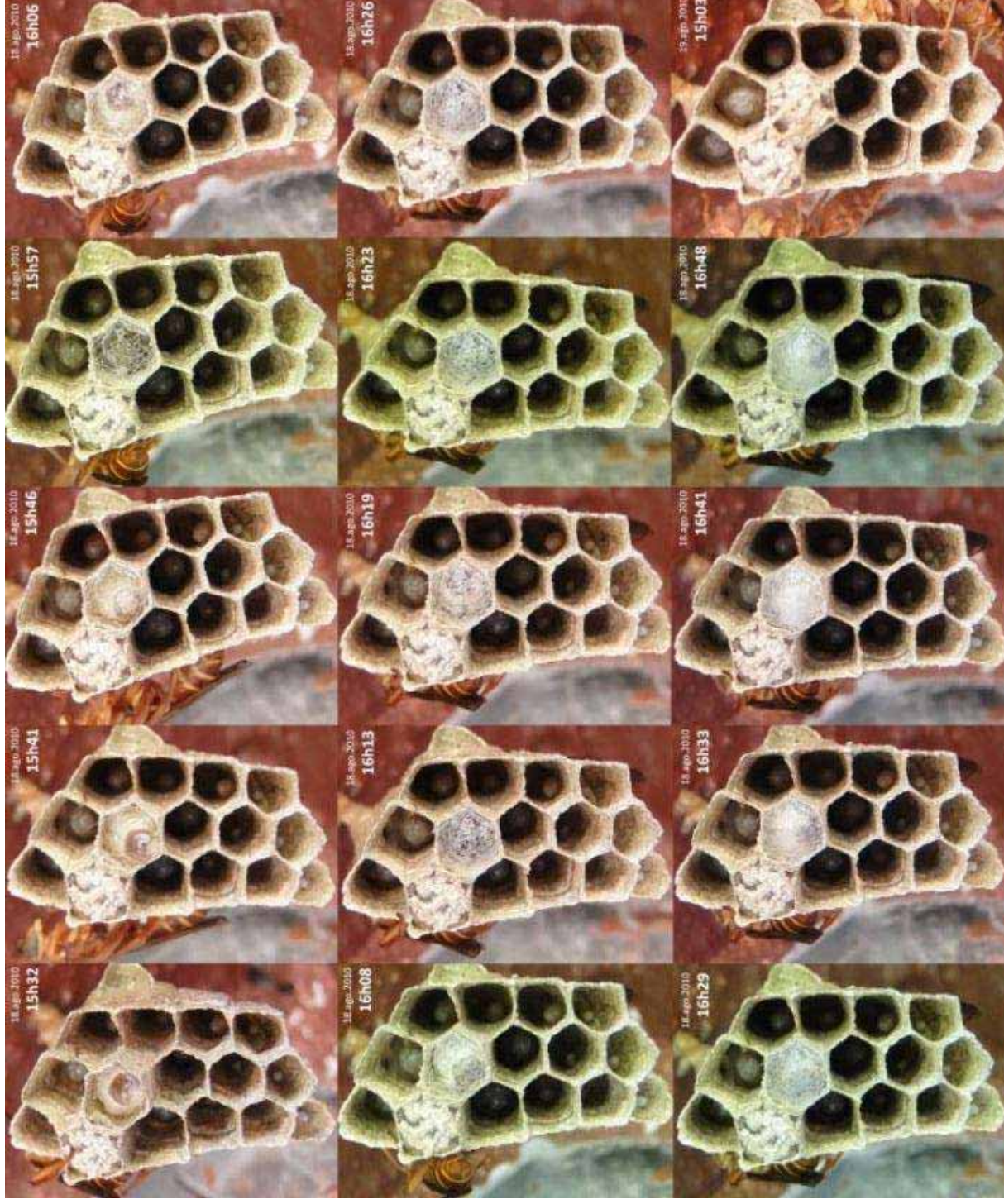


Figura 3. Comportamento larval de *Mischocyttarus parallelogrammus* na construção do casulo

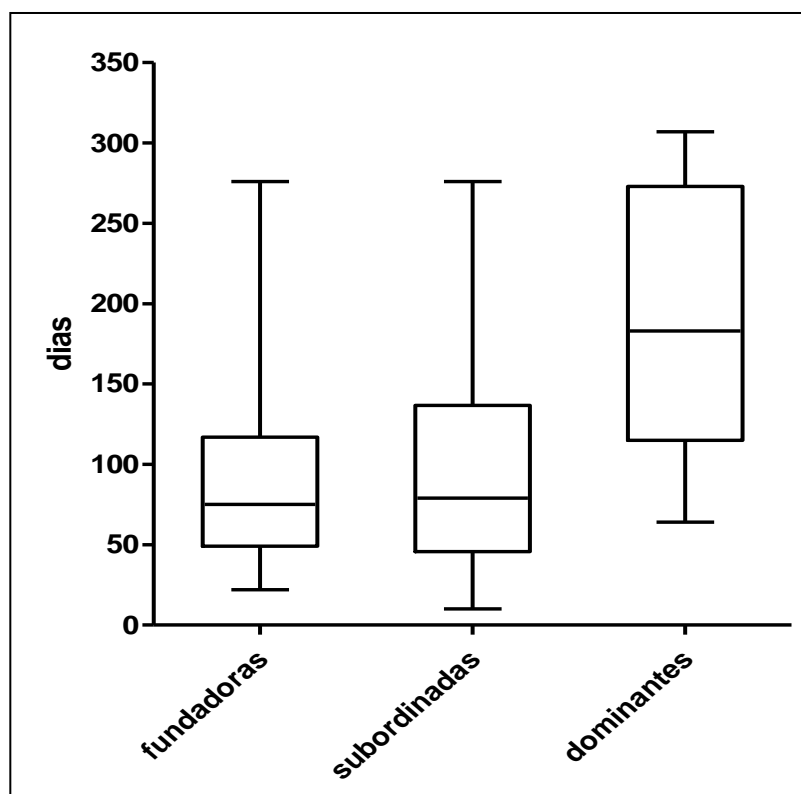


Figura 4. Longevidade de fêmeas adultas de *Mischoctytarus parallelogrammus*

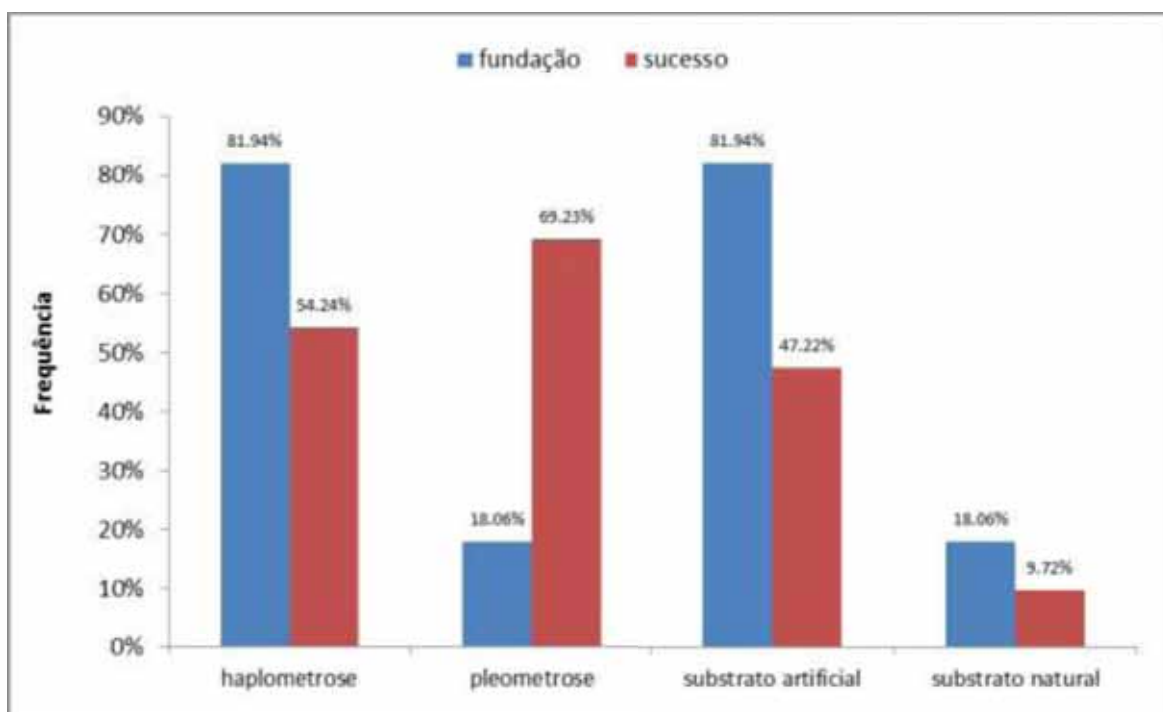


Figura 5. Frequência de fundações e sucesso colonial de *Mischoctytarus parallelogrammus* considerando o tipo de fundação e o substrato em que o ninho foi construído



Figura 6. Colônia fundada por associação de cinco fêmeas da espécie *Mischocyttarus parallelogrammus* (colônia 88)



Figura 7. Local de nidificação na Fazenda Angelim Rainforest: (a) ambiente arborizado em que se encontra um dos postes em que ocorreram fundações, e, ao lado (b), um detalhe de como a colônia fica fixada neste substrato.

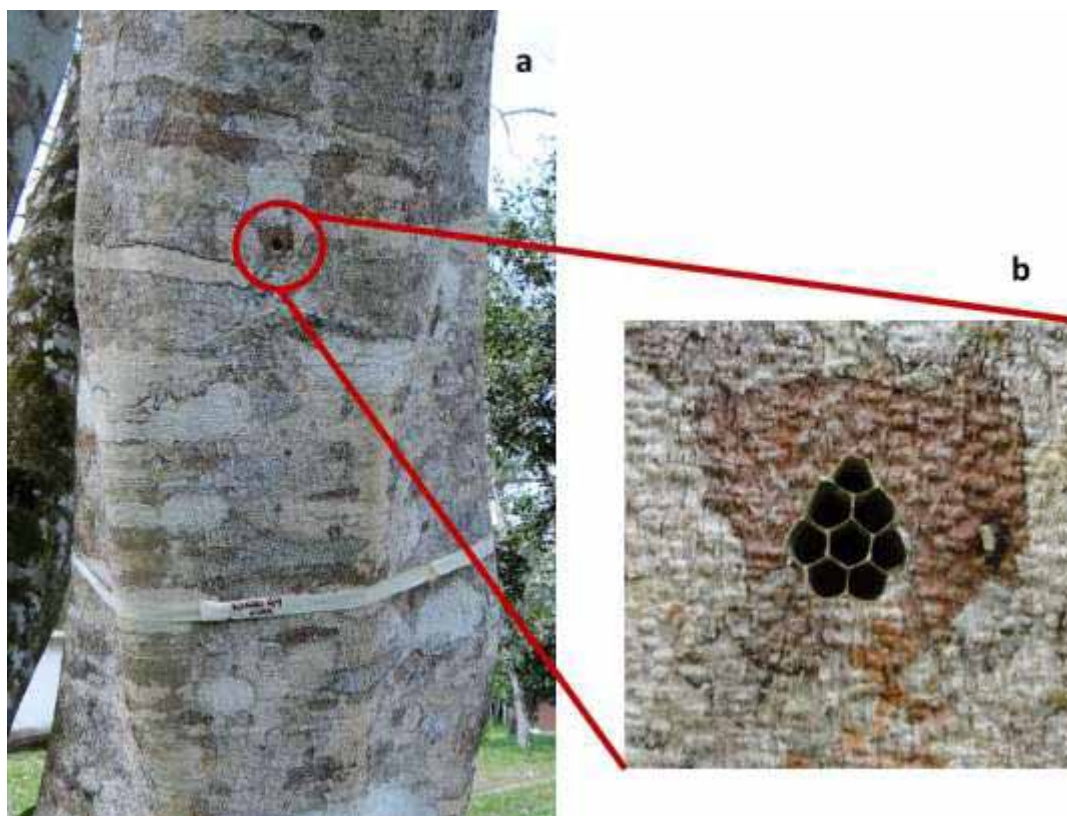


Figura 8. Local de nidificação: (a) Tronco de árvore contendo uma colônia de *M. parallelogrammus*; (b) detalhe ampliado da imagem para melhor visualização

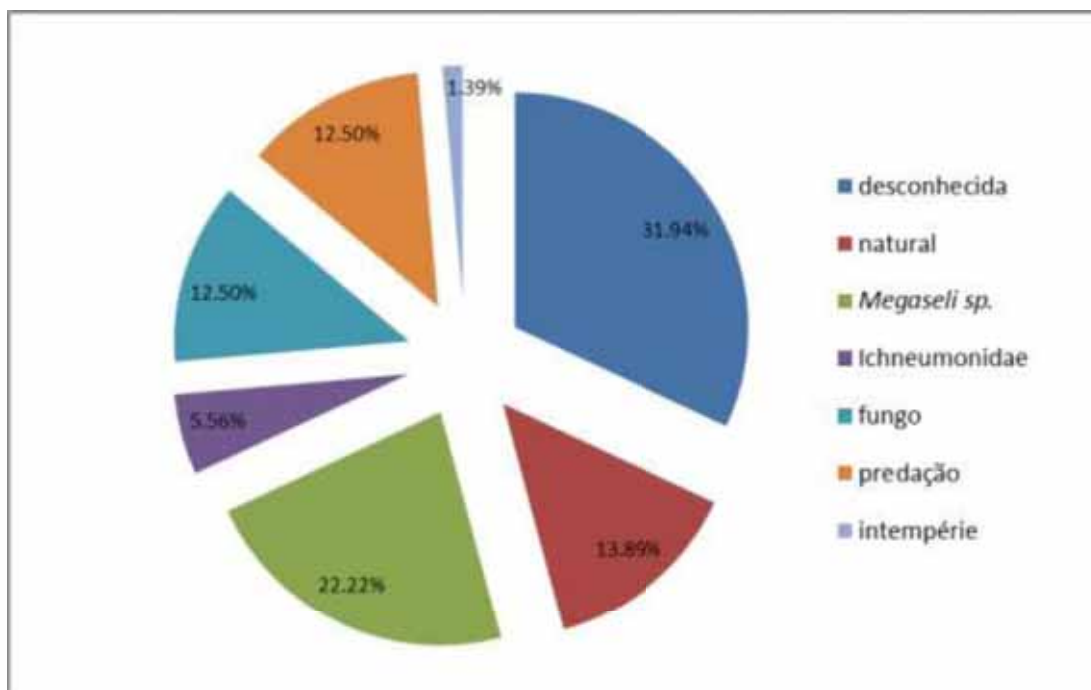


Figura 9. Frequência das diferentes causas de abandono observadas em *Mischocyttarus parallelogrammus*.



Figura 10. Indivíduos de *Megaselia* sp. sobre larva de *Mischocyttarus parallelogrammus*

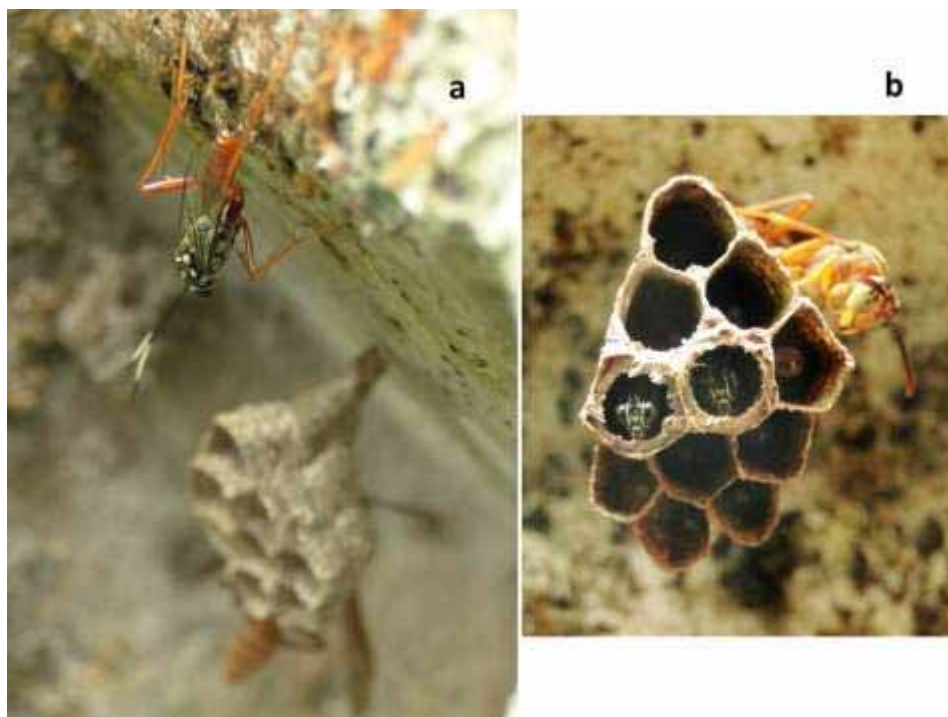


Figura 11. Ocorrência do parasitóide *Toechorychus* sp. em colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus*: (a) parasitóide imóvel próximo ao ninho de *M. parallelogrammus* aguardando uma chance para ovipositar; (b) emergência de dois indivíduos de *Toechorychus* sp.

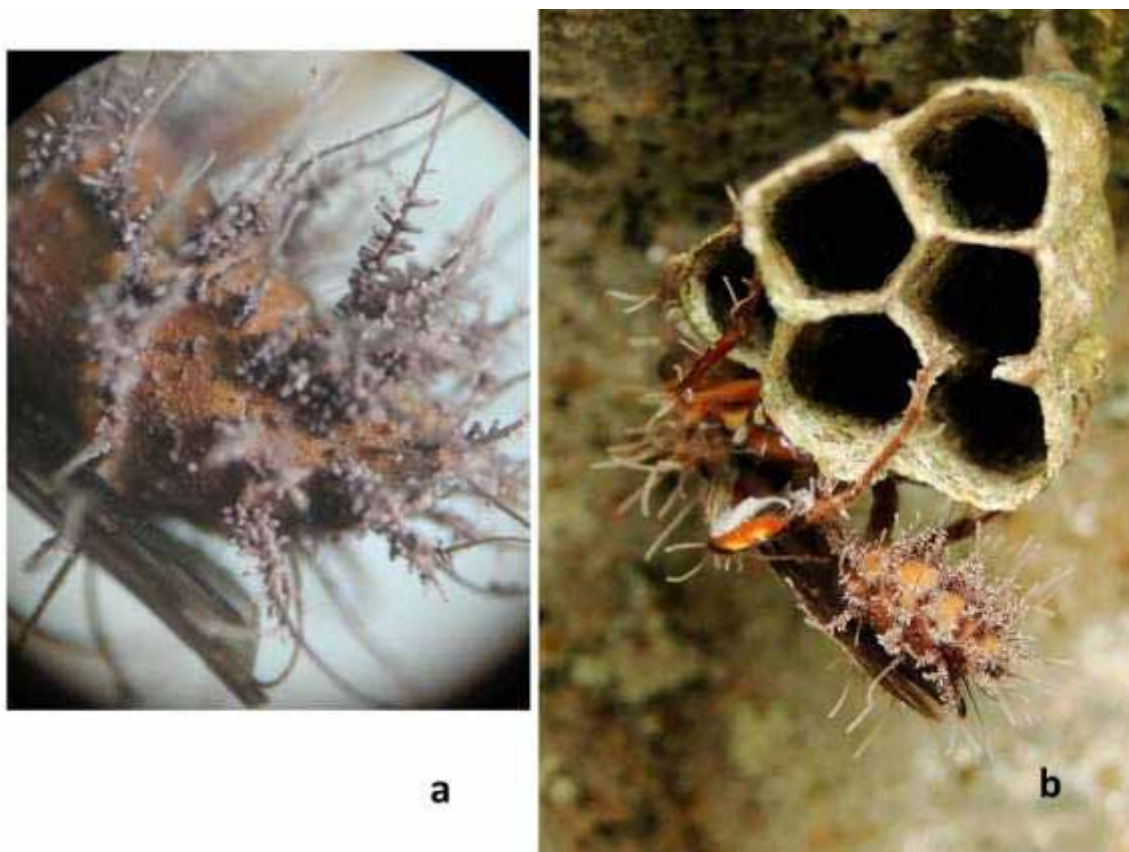


Figura 12. Contaminação da colônia de *Mischocyttarus parallelogrammus* por fungo *Ophiocordyceps sp.*: (a) detalhe do abdome do indivíduo contaminado em imagem sob lupa (aumento 10x); (b) indivíduo contaminado preso ao ninho



Figura 13. Colônia de *Mischocyttarus parallelogrammus* predada por aranha da família Theridiidae

CAPÍTULO II

Hábitos de nidificação de *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus*

Resumo

Os hábitos de nidificação e a arquitetura do ninho de vespas sociais são relevantes em estudos taxonômicos, filogenéticos, comportamentais, ecológicos e que envolvem a evolução do comportamento social. O presente estudo apresenta dados sobre arquitetura de 59 ninhos de *Mischocyttarus parallelogrammus*, que foram analisados sob aspectos de nidificação como: substrato e a altura em que estavam fixados, a posição do pedúnculo em relação ao solo e em relação ao substrato, a direção em que estava voltado o favo e o tamanho do ninho. De forma geral, os ninhos de *M. parallelogrammus* são presos por um curto pedúnculo localizado na parte superior do favo perpendicular ao substrato de apoio, sendo que a maioria possui este pedúnculo paralelo ao solo. Além disso, os ninhos de *M. parallelogrammus* apresentam algumas peculiaridades, como as paredes laterais mais espessas e paralelas e o formato diferenciado das células mais antigas, apresentando um padrão alongado e com poucas células de largura.

Introdução

Os ninhos de vespas sociais apresentam importante valor taxonômico e podem contribuir para a classificação dos grupos as quais pertencem (Richards 1978, Wenzel 1991, 1998). Geralmente são construídos com fibras de plantas, misturadas com água e uma secreção salivar, resultando em um produto semelhante ao papel. O papel ou papelão podem variar consideravelmente em espessura e textura entre os vários grupos de vespas (Richards & Richards 1951). Em vespas, os ninhos também são distintos em sua arquitetura, podendo ter ou não um envelope protetor cobrindo os favos, e apresentarem ou não pecíolo para a fixação no substrato (Wenzel 1991, 1998). Além da importância taxonômica, a arquitetura do ninho de vespas sociais também pode ser relevante em estudos filogenéticos, comportamentais, ecológicos e para solucionar questões evolutivas (Hunt & Carpenter 2004).

Como forma indireta de defesa da colônia, podemos chamar atenção para a escolha do local de nidificação e a arquitetura dos ninhos, que construídos em ambientes

naturais são camuflados e crípticos, evitando a predação. (Jeanne & Morgan 1992, Wenzel & Carpenter 1994). Os locais escolhidos para nidificar são bem variados, podendo ser a superfície inferior de folhas, edificações, troncos de árvores, ramos vegetais ou cavidades naturais (Carpenter & Marques 2001). Especialmente as tribos *Mischocyttarini* e *Polistini* demonstram um alto grau de sinantropia, sendo frequentes em prédios e construções (Raposo-Filho & Rodrigues 1984, Carpenter & Marques 2001).

Os ninhos de *Mischocyttarus* são do tipo estelocítaro gimnódromo, formado por um único favo descoberto e fixo ao substrato por um pedúnculo, que pode ser horizontal ou vertical, de forma que as células fiquem voltadas para baixo (Jeanne 1975, Gadagkar 1991). Apesar da estrutura geral dos ninhos de *Mischocyttarini* não apresentar grandes variações, geralmente adquirindo forma circular ou oval (Gadagkar 1991), a arquitetura dos ninhos do subgênero *Megacanthopus* possui uma característica interessante, que são as paredes externas achatadas, resultando em células marginais nem arredondadas nem hexagonais. Desta forma, o ninho, geralmente, se apresenta de forma triangular ou alongada com os lados paralelos, formado por uma a três fileiras de células (West-Eberhard 1969, Richards 1978, Smith 2005).

Sendo assim, o objetivo deste trabalho foi caracterizar o local de nidificação e a arquitetura do ninho, identificando as preferências por substratos e os padrões de construção.

Materiais e métodos

No presente estudo 59 ninhos de *Mischocyttarus parallelogrammus* foram coletados para observações de arquitetura e aspectos de nidificação. Antes dos ninhos serem coletados, o substrato e a altura que estavam fixados, a posição do pedúnculo em relação ao solo, a posição do pedúnculo em relação ao substrato, a direção (pontos cardiais) em que estava voltado o favo e o tamanho do ninho (número de células) no momento do abandono foram verificados e catalogados (tabela 1).

Para cada ninho foram verificadas as características do substrato utilizado e se existiram preferências para os locais de nidificação, comparando as frequências de ninhos encontrados em árvores, troncos, barrancos, rochas e edificações. A altura dos

ninhos, o tamanho das células, a posição do pedúnculo em relação ao solo e a orientação espacial da colônia foram mensurados utilizando fita métrica, régua e bússola. Os ninhos em seus devidos locais de nidificação foram registrados com uma câmera fotográfica, podendo ser comparados e caracterizados de melhor maneira.

Resultados e discussão

De forma geral, os ninhos de *M. parallelogrammus* são presos por um curto pedúnculo localizado na parte superior do favo perpendicular ao substrato de apoio (figura 1), sendo que 54,24% dos ninhos possuíam o pedúnculo paralelo ao solo, enquanto 40,68% tinham o pedúnculo inclinado e apenas 5,08% dos ninhos apresentaram o pedúnculo perpendicular ao solo (tabela 2). Em um estudo com a espécie *M. consimilis*, substratos horizontais, verticais e inclinados foram usados pelas fundadoras para fixar o ninho e não ocorreu preferência por qualquer orientação, sendo que o ângulo entre o substrato e do pecíolo variou entre 45° a 90° (Montagna *et al.* 2010).

A altura escolhida pelas fundadoras de *M. parallelogrammus* para a nidificação variou de 0,70 a 3,86 m em relação ao solo, sendo que a média foi 2,32 m e a mediana 2,24 m (tabela 1). A altura de nidificação para os ninhos de *M. cerberus styx* estudados por Giannotti (1999) estavam dentro deste mesmo intervalo e variaram de 1,2 a 3,5 m.

A maioria dos ninhos foi construída com os favos voltados para oeste (40,68%), seguido dos ninhos com favos voltados à direção leste (32,20%) (tabela 2). A escolha destas direções pode estar relacionada com a maior incidência luminosa pela manhã nos favos voltados à direção leste e pela tarde nos favos voltados à oeste. Esta pode ser uma característica desejável pelas vespas, como já observou Smith (2004) em populações de *M. collarellus*. No entanto, é mais provável que o posicionamento do favo seja determinado pela facilidade de saída da colônia para forrageamento, já que nas faces oeste e leste havia geralmente clareiras e vegetação baixa, enquanto que nas faces sul e norte a vegetação era mais densa e de árvores mais robustas. Em um estudo de colônias de *M. cerberus styx*, verificou-se que todos os ninhos estavam voltados para oeste, sendo esta a face escolhida devido à presença de uma lagoa e de uma área gramada

anterior a ela, onde deveria haver maior abundância de presas e, certamente, de água (Giannotti 1999).

O número de células dos ninhos após o abandono variou de quatro a 45 células (figura 2) com uma média de 15,05 e mediana de 11 células (tabela 1), resultando em pequenos favos, assim como foi observado em *M. mexicanus cubicola*, em que o número médio de células dos ninhos foi igual a 13,90 (Hermann e Chao 1984) e em *M. cerberus styx*, em que os ninhos variaram de três a 95 células (Giannotti 1999). Os ninhos de *M. baconi* apresentam tamanho de uma a 195 células, no entanto, apesar de observar-se ninhos de maior tamanho nesta espécie, o tamanho médio encontrado foi de 26,5 células. Sendo nesta espécie, o padrão geral de uma grande fração de ninhos muito pequenos, do qual a maioria das vezes não atinge o sucesso colonial, e pequena parcela de ninhos relativamente grandes que atinge o sucesso (Scobie e Starr 2012).

Apesar do local de estudo, Fazenda Angelim Rainforest, Ubatuba, SP, apresentar grande quantidade de possíveis opções de substratos vegetais, tratando-se de uma área dentro do Parque Estadual da Serra do Mar bem arborizada e com relativamente pouca interferência humana, 84,75% dos ninhos foram encontrados em substratos construídos pelo homem (tabela 2) e em sua grande maioria postes de concreto que conduzem eletricidade para o interior local de estudo (figura 3a e 3b). Os ninhos de *M. parallelogrammus* fixados em substrato vegetal (15,25%) (tabela 2) foram encontrados, em sua totalidade, em troncos de árvores ou galhos de árvores bem desenvolvidos, apresentando boa camuflagem (figura 3c e 3d), como observado em *M. cerberus styx* (Giannotti 1999).

Esta alta porcentagem de sinantropia, frequentemente observada em outras espécies de *Mischocyttarus*, pode representar uma preferência por construir ninhos nestes locais, que teoricamente fornecem maior proteção contra intempéries, ou podem refletir na facilidade de encontrá-los quando não estão em tronco de árvores, onde são quase imperceptíveis. Em *M. extinctus* (Raposo-Filho e Rodrigues 1984) observou-se uma preferência por nidificar em edificações em detrimento aos substratos naturais, enquanto que na ausência destas estruturas artificiais no local de estudo feito com *M. cerberus styx*, a nidificação nas árvores, sendo a sinantropia mais frequente em centros urbanos (Giannotti 1999).

O subgênero *Megacanthopus* apresenta uma característica peculiar no formato das células, sendo que o ninho, geralmente, se apresenta de forma triangular ou alongada com os lados paralelos, formado por uma a três fileiras de células, que é o que dá nome a espécie (West-Eberhard 1969, Richards 1978, Smith 2005). As células iniciais do favo têm formato arredondado (figura 4b) ou hexagonal (figura 4a) como nas outras espécies de *Mischocyttarus*, sugerindo uma modificação secundária na arquitetura, resultando no formato diferenciado do favo e das células. Esta sugestão pode ser fortalecida com a descrição e observação do ato de “Reforçar lateral do ninho”, que se trata da vespa, após retornar ao ninho com polpa de madeira, acrescentar este material à parede lateral do favo. Este comportamento, juntamente com “lamber a lateral do ninho” resultam em células pentagonais (figura 4a) na extremidade do favo e em uma parede lateral mais espessa que o restante do ninho (figura 4a e 4b), que consiste em uma placa única sendo quase imperceptível a visualização das divisões celulares lateralmente (figura 4c). As paredes externas reforçadas podem estar relacionadas com fatores ambientais, fornecendo proteção contra precipitação e alta umidade relativa do ar ou funcionando como isolante térmico, já que altas temperaturas e altos índices de pluviosidade são frequentes na região. Outra possibilidade seria a proteção contra o parasitoidismo por Ichneumonidae, que inserem o ovipositor por fora do ninho para alcançar as larvas ou pupas para botar seus ovos. Neste caso, a parede externa mais espessa e reforçada dificultaria esse tipo de parasitoidismo. Outro tipo de modificação secundária da estrutura do ninho relacionada com a defesa da colônia e observado em *M. parallelogrammus* é a cobertura das pupas com polpa vegetal da mesma coloração do ninho, que é feita pelos adultos depois que as larvas terminam de tecer seus casulos, tornando-os crípticos e evitando a predação, assim como já foi descrito por Hermman e Chao (1984) em *M. mexicanus cubicola*.

De acordo a descrição acima de ninhos do subgênero *Megacanthopus*, os ninhos de *M. parallelogrammus* apresentaram basicamente três padrões de construção (figura 5), (1) o primeiro consistindo de ninhos que desde a fundação até o estágio de declínio apresentam apenas duas fileiras de células e um formato bem alongado (figura 5a, 5e, 5i, 5j e 5k); (2) outro padrão inicia-se de forma mais arredondada ou com apenas duas fileiras de células, e posteriormente as vespas inserem mais algumas células laterais, podendo atingir três ou quatro células de largura, mas ocorre a manutenção do aspecto alongado do favo (figura 5b, 5c, 5f, 5g, 5l, 5m, 5o e 5q); (3) e no último padrão, o ninho

é construído de forma mais arredondada, tendo desde início mais de duas células de largura, resultando em um favo menos alongado (figura 5b, 5d, 5h, 5n e 5p).

Apesar dos ninhos de *M. parallelogrammus* apresentarem algumas peculiaridades, como as paredes laterais mais espessas e paralelas, o padrão de construção se assemelha ao padrão verificado em *M. cerberus styx*, geralmente alongado, com a parte mais antiga afilada ou triangular, onde se localiza o pedúnculo, que é periférico (Giannotti 1999).

Referências bibliográficas

- Carpenter, J. M. & Marques, O. M. 2001. **Contribuição ao Estudo dos Vespídeos do Brasil**. Série Publicações Digitais, Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal da Bahia, 3, CD-ROM.
- Hunt, J. H. & Carpenter, J. M. 2004. Intra-specific nest form variation in some Neotropical swarm-founding wasps of the genus Epiponini). **Journal of the Kansas Entomological Society** **77**: 448-456.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia*, p. 149-190. In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Giannotti, E. 1999. Arquitetura de ninhos de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zootecias** **1** (1): 7-18.
- Hermann, H. R. & Chao, J. T. 1984. Nesting biology and defensive behavior of *Mischocyttarus (Monocyttarus) mexicanus cubicola* (Vespidae: Polistinae). **Psyche** **91**: 51-65.
- Jeanne, R. L. 1975. The adaptiveness of social wasps nest architecture. **The Quarterly Review of Biology** **50**: 267-287.
- Jeanne, R. L. & Morgan, R. C. 1992. The influence of temperature on nest site choice and reproductive strategy in a temperate zone *Polistes* wasp. **Ecological Entomology** **17**:135–141.
- Montagna, T. S.; Torres, V. O.; Fernandes, W. D. & Antonialli-Junior, W. F. 2010. Nest architecture, colony productivity and duration of immature stages in a social wasp, *Mischocyttarus consimilis*. **Journal of Insect Science** **10** (191): 1-12.
- Rapôso-Filho, J. R. & Rodrigues, V. M. 1984. Habitat e local de nidificação de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae - Vespidae). **Anais de Sociedade Entomológica do Brasil** **13**: 19–28.

- Richards, O. W. & Richards, M. J. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Transactions of the Royal Entomological Society** **102**: 1-170.
- Richards, O. W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum (Natural History). 580p.
- Scobie, A. A. & Starr, C. K. 2012. Nest Structure of the Neotropical Social Wasp *Mischocyttarus baconi* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** **59** (1): 235-239.
- Smith, E. F. 2004. Nest sites of the paper wasp *Mischocyttarus collarellus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in a Lowland Tropical Rain Forest. **Journal of the Kansas Entomological Society** **77**(4): 457–469.
- Smith, E. F. 2005. **Ecology and social biology of the paper wasp *Mischocyttarus collarellus* in a neotropical rain forest (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese de Doutorado. University of Kansas, USA, 204p.
- Wenzel, J. W. 1991. Evolution of nest architecture, p. 480-519. In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Wenzel, J. W. 1998. A generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). **American Museum Novitates** **3224**: 1-39.
- Wenzel, J. W. & Carpenter, J. M. 1994. Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation, p. 79–101. In: EGGLETON, P. & VANE-WRIGHT, R. I. (eds.). **Phylogenetics and Ecology**, London, Academic Press, 378p.
- West-Eberhard, M. J. 1969. **The Social Biology of Polistine Wasps**. Miscellaneous. Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan, No. 140. 101p.

Tabela 1. Substratos escolhidos por *Mischocyttarus parallelogrammus* para construção de seus ninhos, altura em relação ao solo quem foram construídos, direção do favo e número de células construídas até o momento de abandono.

Ninho	Substrato	Posição do pedúnculo em relação ao solo	Direção do favo	Altura (m)	Número de células
1	poste de concreto	paralelo	leste	2.00	16
3	poste de concreto	paralelo	leste	2.67	7
4	poste de concreto	paralelo	leste	2.75	17
5	grade de aço	perpendicular	sudoeste	2.35	29
7	poste de concreto	paralelo	leste	2.00	8
8	poste de concreto	paralelo	oeste	2.85	7
9	poste de concreto	paralelo	oeste	2.85	8
10	poste de concreto	paralelo	oeste	2.80	28
11	poste de concreto	paralelo	leste	2.00	10
12	grade de aço	inclinado	sudeste	3.30	12
13	grade de aço	perpendicular	leste	3.30	10
15	poste de concreto	paralelo	oeste	2.00	39
16	vegetal	inclinado	leste	1.33	8
18	vegetal	paralelo	sudeste	3.62	28
20	poste de concreto	paralelo	oeste	2.60	37
21	poste de concreto	paralelo	oeste	2.30	21
22	poste de concreto	inclinado	oeste	1.35	14
23	poste de concreto	inclinado	leste	2.05	26
24	poste de concreto	inclinado	sudeste	1.30	10
25	vegetal	paralelo	oeste	2.00	9
26	vegetal	inclinado	sul	2.75	8
27	poste de concreto	inclinado	sul	1.65	11
28	poste de concreto	inclinado	sul	0.78	11
29	grade de aço	paralelo	sul	2.50	27
30	poste de concreto	paralelo	oeste	2.50	8
32	poste de concreto	inclinado	leste	2.00	6
33	poste de concreto	paralelo	oeste	2.05	9
34	grade de aço	perpendicular	sul	1.53	11
35	poste de concreto	paralelo	oeste	2.35	10
36	poste de concreto	paralelo	sudoeste	3.58	20
37	poste de concreto	inclinado	sudoeste	1.97	14
38	poste de concreto	inclinado	oeste	1.28	9
39	vegetal	paralelo	nordeste	1.82	10
40	poste de concreto	paralelo	oeste	2.00	4
41	vegetal	paralelo	leste	3.14	16
42	poste de concreto	inclinado	oeste	3.20	8

continuação da tabela 1

43	vegetal	inclinado	sul	2.80	8
45	poste de concreto	paralelo	oeste	1.70	8
47	poste de concreto	inclinado	sudoeste	2.88	34
49	vegetal	inclinado	sudeste	1.63	13
52	poste de concreto	inclinado	oeste	3.78	32
57	poste de concreto	inclinado	sul	0.70	9
59	poste de concreto	paralelo	oeste	3.02	23
60	poste de concreto	inclinado	sul	2.10	8
61	poste de concreto	paralelo	oeste	2.70	16
62	poste de concreto	inclinado	leste	3.20	17
63	poste de concreto	inclinado	sul	1.70	22
66	poste de concreto	paralelo	leste	2.24	12
69	poste de concreto	paralelo	oeste	1.61	9
70	poste de concreto	inclinado	norte	3.86	25
73	poste de concreto	inclinado	norte	2.54	8
74	poste de concreto	paralelo	leste	1.72	45
76	poste de concreto	paralelo	oeste	3.28	15
77	poste de concreto	paralelo	leste	1.33	9
78	poste de concreto	paralelo	oeste	2.00	10
85	poste de concreto	inclinado	oeste	1.47	9
88	poste de concreto	paralelo	leste	3.45	10
89	poste de concreto	inclinado	leste	2.68	11
92	vegetal	paralelo	leste	2.00	9
Mínimo				0.70	4
Máximo				3.86	45
Média				2.32	15.05
Mediana				2.24	11

Tabela 2. Número absoluto (N) e porcentagem (%) dos tipos de substratos, da posição do pedúnculo em relação ao solo e da direção do favo escolhidos pelas fundadoras de *Mischocyttarus parallelogrammus* para a construção de seus ninhos (E = edificações; V = vegetal; PA = paralelo; I = inclinado; PE = perpendicular; O = oeste; L = leste; S = sul; N = norte)

	Substrato		Posição do pedúnculo			Direção do favo			
	E	V	PA	I	PE	O	L	S	N
N	50	9	32	24	3	24	19	13	3
%	84,75	15,25	54,24	40,68	5,08	40,68	32,20	22,03	5,08



Figura 1. Ninho de *Mischoctytarus parallelogrammus* fixo ao substrato vegetal por um curto pedúnculo perpendicular ao substrato

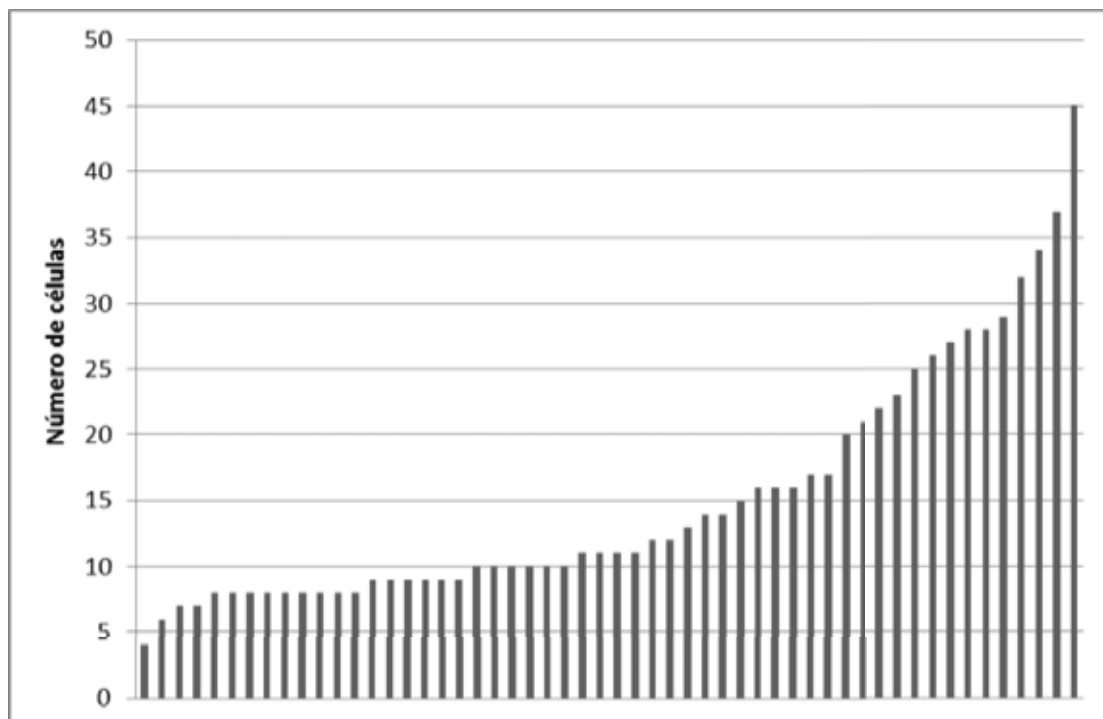


Figura 2. Número de células dos ninhos de *Mischoctytarus parallelogrammus* em ordem crescente



Figura 3. Locais de nidificação de *Mischocyttarus parallelogrammus*: (a) poste de concreto, (b) que serve como local de fixação dos ninhos; (c - d) tronco de árvore

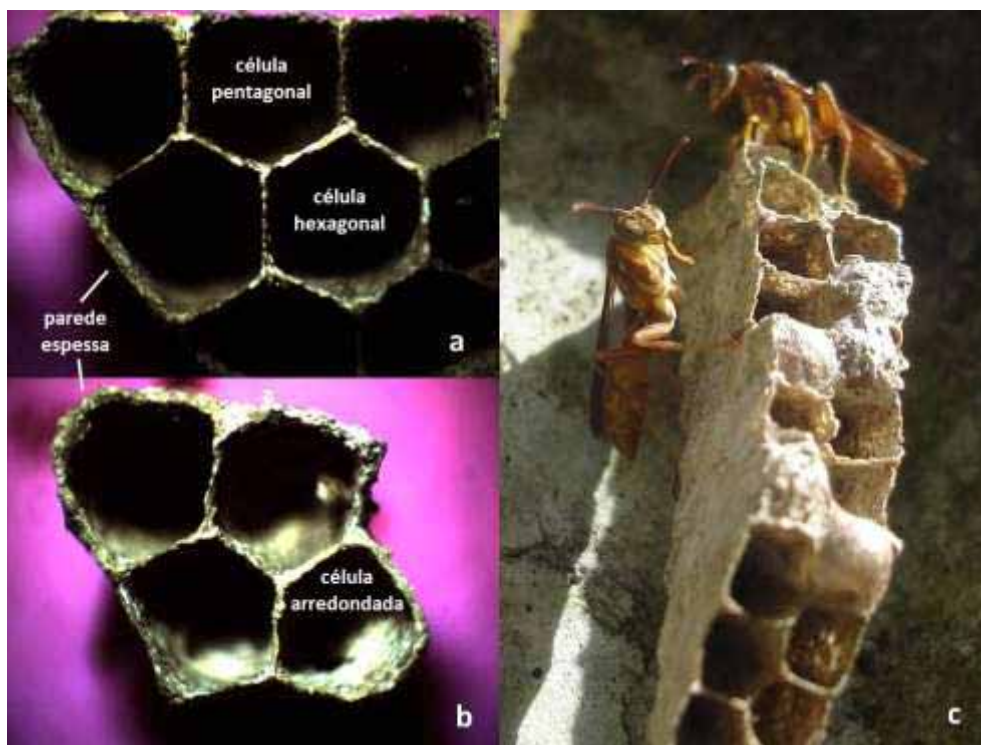


Figura 4. Arquitetura do ninho de *M. parallelogrammus* (a) com detalhe para células pentagonal, hexagonal e (b) arredondada, (c) e parede lateral como uma placa única

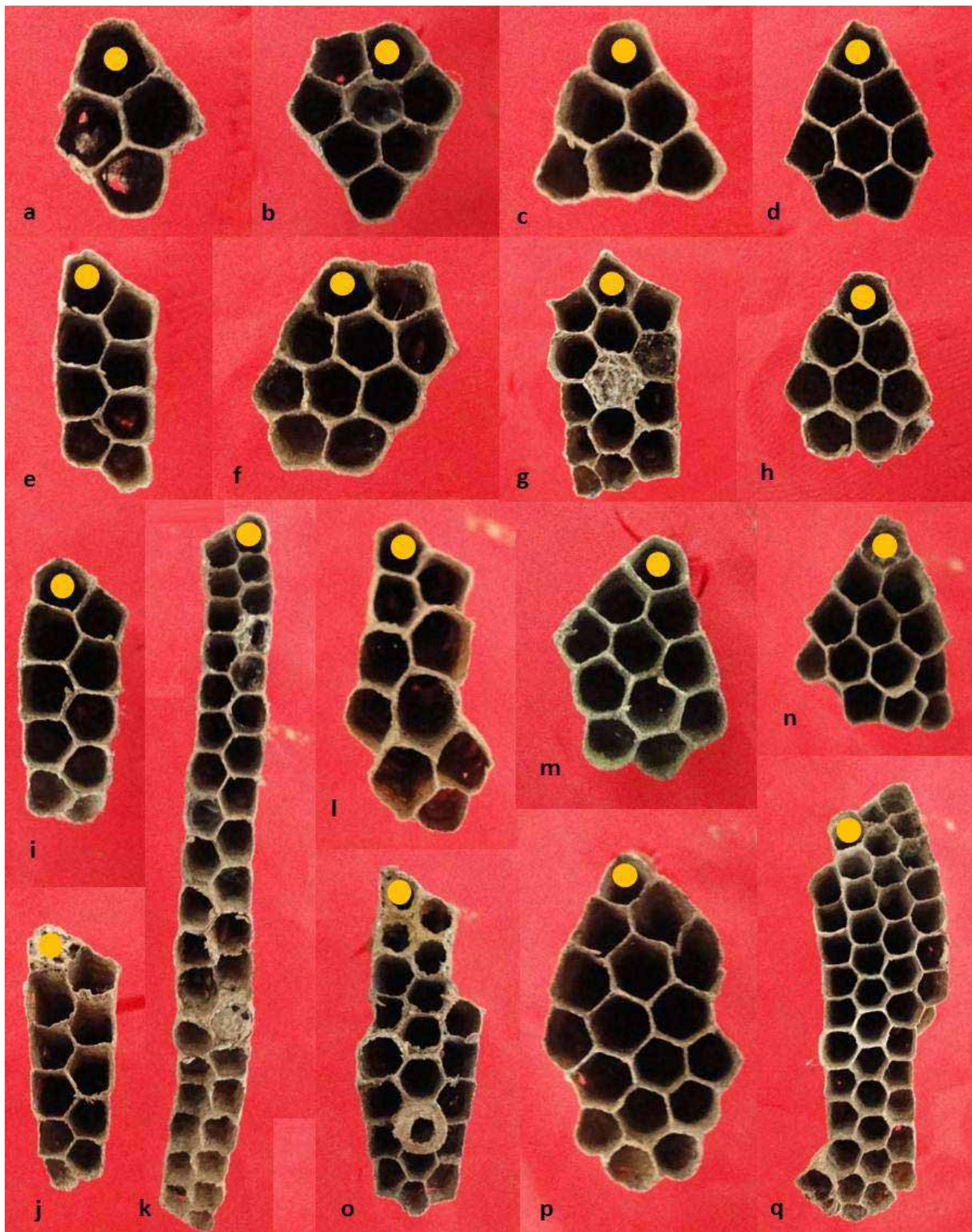


Figura 5. Padrões de construção de ninhos de *Mischocyttarus parallelogrammus* com os círculos amarelos representando o local de fixação do pedúnculo

CAPÍTULO III

Etograma e divisão de trabalho na vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus* (*Megacanthopus*) *parallelogrammus*

Resumo

As espécies do gênero *Mischocyttarus* apresentam alta plasticidade comportamental, ocorrendo uma hierarquia de dominância estabelecida através de oofagia e interações agonísticas entre as fêmeas, sendo que devido ao pequeno número de vespas nas colônias e ao fato de todas serem potencialmente reprodutivas, as fêmeas subordinadas e dominantes podem assumir qualquer função, de acordo com as suas necessidades. Sendo assim, o objetivo do trabalho foi determinar a gama de comportamentos realizados pelas diferentes categorias de indivíduos encontrados nas colônias de *M. parallelogrammus*. Observou-se que o comportamento mais frequente para as fêmeas dominantes foi imóvel (I) (0,4740), seguido de “self-grooming” (SG) (0,1199), sendo que estas realizaram principalmente tarefas intranidais como: caminhar calmamente (CC) (0,0553), verificar células (VC) (0,0457), realizar o “rubbing” (R) (0,0419) e dominar outro indivíduo (D) (0,0184). Diferentemente das dominantes, as subordinadas realizaram mais frequentemente o forrageamento, assim como as fundadoras solitárias, sendo os valores destas frequências iguais a 0,4156 e 0,4981, respectivamente. Utilizando o método de PCA, foi possível observar a formação de dois grupos distintos: o primeiro formado pelos indivíduos dominantes de colônias pós-emergentes, e o segundo formado pelos indivíduos subordinados de colônias pós-emergentes e pelas fundadoras solitárias de colônias pré-emergentes, ressaltando o fato das fundadoras terem que realizar todas as tarefas na colônia, inclusive o forrageamento. Os machos de *M. parallelogrammus* permaneceram imóveis mais da metade do tempo que foram observados (0,5357) e tiveram participação quase nula nas tarefas de manutenção da colônia.

Introdução

O gênero *Mischocyttarus* de Saussure, 1853 é o maior entre os grupos dos vespídeos sociais com 245 espécies distribuídas em nove subgêneros, sendo essencialmente Neotropicais com algumas poucas espécies no norte do México (Richards 1978, Carpenter & Marques 2001, Silveira 2008). As espécies de

Mischocyttarus, juntamente com as de *Polistes*, são consideradas eussociais primitivas, já que as colônias pouco populosas não apresentam diferenciação morfológica de castas e suas fundações são independentes (Richards 1978, Silveira 2008).

As vespas eussociais primitivas apresentam alta plasticidade comportamental, ocorrendo uma hierarquia de dominância estabelecida através de oofagia e interações agonísticas entre as fêmeas (Gadagkar 1991, Silveira 2008). O estabelecimento desta hierarquia gera uma dinâmica social baseada no balanço energético e nos benefícios dos comportamentos realizados: o indivíduo dominante evita executar atividades de alto custo energético, criando uma reserva nutricional, e desse modo, aumenta a sua capacidade reprodutiva na colônia, que, conseqüentemente, favorece a sua dominância em relação às outras fêmeas (Markiewicz & O'Donnell 2001). No entanto, vale ressaltar que, devido ao pequeno número de indivíduos nas colônias de *Mischocyttarus* e ao fato de todos serem potencialmente reprodutivos, as fêmeas subordinadas e dominantes podem assumir qualquer função, de acordo com as necessidades da colônia (Jeanne 1986, Litte 1981, Murakami *et al.* 2013).

Sendo assim, o objetivo do trabalho foi estabelecer o repertório comportamental das diferentes categorias de indivíduos e como é feita a divisão de tarefas nas colônias de *M. parallelogrammus*.

Materiais e métodos

As colônias de *M. parallelogrammus* estudadas encontravam-se no município de Ubatuba, em uma área particular localizada dentro do Parque Estadual da Serra do Mar, a Fazenda Angelim Rainforest (23° 23'S, 45° 03'O). No total foram observadas 34 colônias, sendo 22 no estágio de pré-emergência e 12 pós-emergentes, totalizando 244 horas de observação.

Inicialmente foram feitas a localização dos ninhos, a identificação das colônias de *M. parallelogrammus* e a marcação dos indivíduos, utilizando canetas de marcação permanente. Ao menos um dia antes de iniciar as observações comportamentais, as vespas foram coletadas com uma rede entomológica, marcadas no tórax e em seguida devolvidas ao ninho. Desta forma foi possível caracterizar os indivíduos em (1) dominantes, (2) subordinadas, (3) fundadoras solitárias e (4) machos. As colônias foram observadas pelo de método amostragem instantânea, sendo que a cada cinco minutos os comportamentos de cada indivíduo da colônia eram registrados de forma a comparar as tarefas realizadas de acordo com sua categoria e hierarquia na colônia. Os atos de

oviposição e oofagia foram analisados com o intuito de identificar as dominantes nas colônias. Além disso, para verificar a hierarquia na colônia, principalmente os comportamentos agressivos entre as fêmeas foram considerados, como, por exemplo, a movimentação brusca contra outro indivíduo, morder e se posicionar sobre a subordinada. O forrageamento somente por material de construção e ficar a maior parte do tempo no centro da colônia sobre as células também são atos comportamentais que auxiliam a determinar a relação de dominantes e subordinadas na colônia (West-Eberhard 1969, Jeanne 1972, Noda 2005).

As frequências dos comportamentos dentro de cada categoria foram calculadas dividindo-se o número de vezes em que o comportamento foi observado pelo total de atos comportamentais realizados pela categoria de indivíduo (dominante, subordinada, fundadora solitária ou macho) em questão. A partir destas frequências, foi verificado se a gama de comportamentos realizados por cada grupo de vespas diferenciavam entre si, utilizando o teste estatístico U de Mann-Whitney.

Os dados e comportamentos realizados pelas fêmeas de *M. parallelogrammus* também foram analisados utilizando a Análise dos Componentes Principais (PCA) para gerar uma melhor visualização dos resultados obtidos. Desta vez, as fêmeas foram analisadas individualmente considerando sua classificação na colônia: dominante, subordinada ou fundadora solitária. Para um melhor aproveitamento e visualização da análise, foram selecionados cinco indivíduos de cada categoria, sendo que estes foram os que apresentaram maior quantidade de dados coletados no estudo.

As análises estatísticas foram realizadas no software gratuito BioEstat 5.3 e na versão gratuita do programa Statistica (Statistica 12.0 Trial - www.statsoft.com.br).

Resultados e discussão

O acompanhamento das colônias de *M. parallelogrammus* resultou em um etograma com 42 atos comportamentais, sendo alguns deles inéditos para o gênero, como reforçar parede lateral (RP), que se trata de uma modificação secundária na arquitetura do ninho, resultando no formato diferenciado do favo e das células, e o “drumming” (DR), relacionado com a alimentação das larvas pelos adultos.

Os atos comportamentais observados estão descritos a seguir e suas frequências para cada categoria de indivíduos estão listadas na tabela 1 em ordem decrescente da categoria dominante:

1. **Imóvel (I):** o indivíduo fica aparentemente inativo ou sem se mover durante o período de observação;
2. **Self-grooming (SG):** limpar o corpo ou parte dele com as pernas e peças bucais. Geralmente, a vespa inicia a limpeza pela cabeça, lambendo as pernas anteriores e esfregando-as nas antenas e olhos (figura 1); esfrega uma perna contra a outra, contra o tórax, as pernas posteriores contra o gaster, contra as asas e uma contra a outra (Giannotti 1999);
3. **Forragear (FOR):** Neste comportamento, o indivíduo deixa o ninho e voa a procura de alimento, material para construção ou água (figura 2);
4. **Caminhar calmamente (CC):** caminhar sobre o ninho sem verificar células ou efetuar algum outro comportamento;
5. **Verificar as células (VC):** Este comportamento consiste no indivíduo andar sobre o ninho tocando-o com as antenas, verificando o conteúdo do interior das células;
6. **Rubbing (R):** movimento lateral do gáster contra o ninho; a vespa movimenta o abdome em contato com o ninho de um lado para o outro repetitivamente. Este comportamento, descrito inicialmente por Jeanne (1970, 1972), é característico do fato da vespa impregnar o ninho com a secreção do 6^o. esternito gastral, que é reconhecidamente um repelente de formigas. Este comportamento é observado nos gêneros de vespas que têm fundação independente, como *Mischocyttarus*, *Polistes*, *Parapolybia*, *Ropalidia* e *Belonogaster* (Gadagkar 1991);
7. **Dominar (D):** foram considerados, atos de dominância todos os comportamentos que consistiam em uma vespa se dirigir a outra demonstrando seu status superior na hierarquia da colônia, desde comportamentos menos agressivos, como caminhar rapidamente em direção ao outro indivíduo e tatear suas pernas e dorso com as antenas até comportamentos mais agressivos, como investir e morder rapidamente;
8. **Alarme (A):** a vespa posiciona-se com o corpo, antenas e asas elevadas, podendo haver bombeamento do gáster, vibração das asas, movimentos rápidos e irregulares e, em último caso, o abandono do ninho;
9. **Tocar o ninho com as antenas (TAN):** O indivíduo caminha calmamente tocando com as antenas a lateral do ninho. Este comportamento, geralmente, ocorreu juntamente com os atos de lambar a lateral do ninho e reforçar a parede lateral;

10. **Trofalaxia adulto-adulto receptor (TA-AR):** o adulto receptor, na maioria das vezes a dominante, toca com as antenas o adulto doador, solicitando o alimento pela transferência oral de líquido regurgitado (Jeanne 1972);

11. **Trofalaxia larva-adulto (TL-A):** transferência oral de líquido regurgitado (secreção da glândula salivar) de uma larva para um adulto;

12. **Macerar presa (MP):** segurar uma massa arredondada de presa (geralmente um pedaço de lagarta de lepidópteros) com as pernas anteriores e palpos maxilares, mastigando-a com as mandíbulas (figura 3a).

13. **Lamber lateral do ninho (LLN):** A vespa aplica água ou saliva nas paredes externas das células, lambendo toda a lateral do ninho (figura 4). Este comportamento provavelmente reforça as paredes externas, deixando-as achatadas e mais espessas, resultando em células marginais nem arredondadas nem hexagonais, já descritas como uma característica do subgênero *Megacanthopus* (Richards 1978, Smith 2005);

14. **Alimentar larva (AL):** transferência oral de alimento líquido (geralmente néctar) ou sólido (massa de presa previamente mastigada) de um adulto para uma larva (Figura 3b);

15. **Bombear abdome (BA):** movimento longitudinal do abdome, esticando-o e contraindo-o repetidamente. Este ato geralmente ocorre quando há aproximação de inimigos naturais, como vespas das famílias Sphecidae e Ichneumonidae, mas muitas vezes foi observado em conjunto com os atos comportamentais verificar as células e vibrar as asas. Downing (1991) cita que o veneno de vespas pode ser utilizado como um feromônio de alarme. Assim, acredita-se que o comportamento de bombear o abdome seria uma forma de pulverizar veneno no ar, para causar o alarme da colônia;

16. **Lamber as células ou pupas do ninho (LCN):** Neste comportamento a vespa lambe as células ou pupas e caminha sobre eles de forma a passar sua saliva sobre o ninho;

17. **Aumentar célula (AC):** neste comportamento o indivíduo, adere a polpa de madeira, que foi mastigada e misturada com saliva, a uma célula já existente, aumentando seu tamanho (figura 5). Com o auxílio dos palpos maxilares, mandíbulas, antenas e pernas dianteiras, o acréscimo é feito de acordo com o crescimento das larvas que precisam de mais espaço para seu desenvolvimento;

18. **Drumming (DR):** neste comportamento, a vespa posiciona a cabeça sobre a abertura da célula contendo uma larva e bate rapidamente as antenas na parede

interna da célula (Pratte & Jeanne 1984). Algumas vezes é possível escutar o som produzido pelo rápido e vigoroso contato das antenas com a estrutura do ninho. Suryanarayanan & Jeanne (2008) afirmam que em *Polistes fuscatus* este comportamento está relacionando com o ofecimento de presa à larva e que teria função de inibir a liberação de saliva larval. A função deste ato comportamental ainda é muito discutida, mas sabe-se que se trata de uma comunicação entre os adultos e os imaturos das vespas sociais. Jeanne (1972) observou que os adultos *M. drewseni* vibram o gáster rapidamente para cima e para baixo contra o ninho, produzindo vibrações em um mesmo contexto do “drumming” observado em *Polistes* (Pratte & Jeanne 1984), no entanto o “antennal drumming” é descrito pela primeira vez para o gênero *Mischocyttarus*.

19. **Retorno do forrageamento infrutífero (RND):** retornar ao ninho após um tempo aparentemente sem nenhuma carga e permanecer imóvel, sem manter contato com outros indivíduos;

20. **Caminhar agitada (CA):** comportamento em que a vespa anda pelo ninho rapidamente em círculos e/ou em ziguezague;

21. **Vibrar as asas (VA):** a vespa vibra as asas em alta frequência, numa tentativa de manter a temperatura mais baixa no interior do ninho, em dias quentes, auxiliando na evaporação de gotículas de água depositadas no ninho (Wilson 1971) (figura 6a). Além disso, este comportamento é uma exibição de agressividade quando há aproximação de um inimigo, podendo ser uma forma de dispersão de feromônio de alarme (veneno) (figura 6b), uma vez que, frequentemente é exibido junto com o ato de bombear o abdome, já descrito anteriormente em *Mischocyttarus cerberus* (Togni & Giannotti 2007);

22. **Reforçar parede lateral (RP):** a vespa, após retornar ao ninho com polpa de madeira, acrescenta este material à parede lateral do favo (figura 7), que consiste em uma placa única mais espessa que o restante do ninho, sendo quase imperceptível a visualização das divisões celulares lateralmente. Este comportamento e o ato de lambar a lateral do ninho consistem em modificações secundárias que resultam na característica peculiar do formato das células deste subgênero, já que, as células iniciais do favo têm formato arredondado ou hexagonal como nas outras espécies de *Mischocyttarus*. As paredes externas reforçadas podem estar relacionadas com fatores ambientais, fornecendo proteção contra precipitação ou funcionando como isolante térmico, já que altas temperaturas e altos índices de pluviosidade são frequentes na

região. Outra possibilidade seria a proteção contra o parasitoidismo por ichneumonídeos, que inserem o ovipositor por fora do ninho para alcançar as larvas ou pupas e botar seus ovos (figura 8). Neste caso a parede externa mais espessa e reforçada dificultaria ou impediria esse tipo de parasitoidismo;

23. Ovipositar (O): consiste em inserir o abdome em uma célula vazia para postura de um ovo (figura 9). Antes de realizar a oviposição, a vespa caminha pelo ninho, tocando o ninho com as antenas. Escolhido o local para receber o novo ovo, a vespa insere e retira o gáster da célula repetidas vezes e em seguida introduz totalmente o gáster na célula, realizando um movimento lateral, provavelmente para aplicar secreção adesiva do ovo na célula. Em *M. labiatus* (Litte 1981) e em *M. cerberus styx* (Giannotti 1999), o tempo de oviposição foi de 6,9 e 6,1 minutos, respectivamente;

24. Retornar do forrageamento com água (RA): retornar ao ninho com água no papo; geralmente deposita as gotas no interior das células ou sobre o casulo das pupas, em dias quentes;

25. Estocar material na célula (EM): o indivíduo ao retornar ao ninho deposita na parede interna da célula uma gotícula escura e viscosa de néctar. As células podem estar vazias ou conter ovos e larvas pequenas. A estocagem de néctar já foi observada em *M. drewseni* (Jeanne 1972), *M. cassununga* (Guimarães 2008) e *M. consimilis* (Torres *et al.* 2012). Além de néctar, foi observada a estocagem de água, que é feita mais frequentemente em células vazias, mas verificou-se também em células contendo ovo e/ou nas paredes do ninho (figura 10a). Em dias mais quentes, este comportamento pode estar associado com o ato de vibrar as asas, provavelmente para diminuir a temperatura do ninho através da evaporação das gotículas de água (Jeanne 1972). No entanto, no presente estudo, este comportamento também acontece em conjunto com o ato de lambe a parede externa do ninho, sendo que os indivíduos de *M. parallelogrammus*, seguram a gotícula de água com a boca e espalham pela estrutura de nidificação (figura 10b), podendo estar relacionado tanto com o resfriamento, como com o reforço da estrutura do favo;

26. Aplicar secreção peduncular (SP): lambe o pedúnculo e a parte superior do favo, para aplicação de uma secreção bucal semelhante a um verniz, que dá rigidez para sustentação e proteção do ninho (Jeanne 1972);

27. Morder inimigo (M): movimento rápido da vespa contra um intruso ou invasor da colônia, seguido do fechamento das mandíbulas sobre o mesmo;

28. **Ser dominada (FD):** a vespa subordinada reage passivamente ao comportamento dominar, geralmente abaixando a cabeça e antenas, caminhando para a lateral ou para trás do favo ou até mesmo saindo para forragear;

29. **Lamber ou consumir material estocado (LME):** A vespa introduz a cabeça em uma célula que contem néctar ou água estocado e consome o material;

30. **Bater o gáster (BG):** movimento do gáster contra o ninho, levantando e abaixando o abdome várias vezes seguidas. Talvez seja outra forma de disseminar ferormônio de alarme, produzido pela glândula de veneno (Downing, 1991), porém deixando-o impregnado no ninho. Outra possibilidade é espalhar a secreção das glândulas do 6o. esternito gastral, repelente de formigas, apesar do comportamento típico deste ato seja o “rubbing”, descrito acima;

31. **Retornar do forrageamento com néctar (RNE):** retornar ao ninho com néctar ou outro líquido açucarado no papo; geralmente efetua trofalaxia com outra vespa ou com uma larva;

32. **Retornar do forrageamento com polpa (RPO):** retornar ao ninho com uma massa, geralmente escura e pequena de fibras vegetais raspadas das cascas das árvores, para construção do ninho;

33. **Destruir célula (DC):** arrancar pedaços das paredes do ninho com as mandíbulas. Apesar de em *M. cerberus styx* (Giannotti 1999) e em *M. consimilis* (Torres *et al.* 2012) este comportamento estar relacionado com a tentativa de localizar larvas de forídeos que parasitam os imaturos, no presente estudo o material resultante da destruição das células, foi macerado e reaproveitado para reforçar as paredes externas dos ninhos, como foi descrito acima em acrescentar polpa à lateral do ninho;

34. **Construir nova célula (CNC):** a vespa mastiga uma massa de polpa de madeira, segurando-a pelos palpos maxilares, se dirige para a região periférica do ninho e inicia a construção de uma nova célula, moldando-a com as mandíbulas, antenas e pernas dianteiras. Geralmente, este comportamento é realizado pela própria forrageadora que retorna à colônia com material para construção. No entanto, em *M. consimilis* este comportamento foi exclusivo de rainhas após receber polpa de madeira de uma subordinada (Torres *et al.* 2012). Em colônias de *Polistes lanio* (Giannotti & Machado 1999) e de *P. versicolor* (Zara & Balestieri, 2000), também foi observado um maior empenho da dominante nesta atividade;

35. **Macerar polpa (MPO):** a vespa segura uma massa arredondada de polpa vegetal em forma de bolota com as pernas anteriores e palpos maxilares, mastigando-a;

36. **Limpar interior da célula (LIC):** Após a emergência de adultos e antes da oviposição, o indivíduo insere a cabeça na célula e retira com as mandíbulas restos de seda ou outros materiais. Este comportamento foi observado no repertório comportamental de *Polistes lanio* (Giannotti & Machado 1999) e de *M. consimilis* (Torres *et al.* 2012);

37. **Abrir e fechar as mandíbulas (AFM):** abertura e fechamento das mandíbulas repetidas vezes, geralmente associado ao comportamento de bombear o abdome e/ou vibrar as asas. Downing (1991) descreve que a secreção das glândulas mandibulares ectais é usada na defesa de território, desta forma, acredita-se que o comportamento de abrir e fechar as mandíbulas é uma forma de disseminar a secreção destas glândulas.

38. **Oofagia (OO):** a vespa insere a cabeça em uma célula contendo um ovo e o ingere. Este comportamento foi observado somente em colônias pós-emergentes de *M. parallelogrammus* e em fundações por pleometrose. Provavelmente, se trata de oofagia diferencial, ou seja, as fêmeas fertilizadas disputam a dominância hierárquica da colônia controlando as oviposições e se alimentando dos ovos de outras fêmeas (West-Eberhard 1969). Este comportamento também foi observado em *M. labiatus* (Litte 1981), *M. cerberus* (Giannotti 1999) e *M. consimilis* (Torres *et al.* 2012);

39. **Trofalaxia adulto-adulto doador (TA-AD):** a vespa doadora, geralmente após retornar do forrageamento por néctar, transfere o alimento líquido para outro adulto;

40. **Recobrir pupa (RPP):** Comportamento observado após o indivíduo retornar do forrageamento com polpa. O indivíduo macera a bolota de polpa e em seguida aplica o material sobre a seda do casulo tecido pela larva. Em *M. drewseni* (Jeanne 1972) e em *M. consimilis* (Torres *et al.* 2012) esta atividade também foi observada, tornando o casulo mais resistente e mais escuro, auxiliando na camuflagem.

41. **Dividir presa com outro adulto (DP):** Ao retornar com um pedaço de presa à colônia, muitas vezes a forrageadora entregava parte do alimento, que segurava com as pernas dianteiras e mandíbulas, para a sua dominante, que segurava o alimento com as mandíbulas e o macerava;

42. **Retornar do forrageamento com presa (RPR):** retornar ao ninho com uma massa de presa segura pelas peças bucais e pernas anteriores; geralmente divide esse material com outro indivíduo, os indivíduos maceram a presa e oferecem para as larvas;

De acordo com a tabela 1, podemos observar que o comportamento mais frequente para as fêmeas dominantes foi imóvel (I) (0,4740), seguido de “self-grooming” (SG) (0,1199). Desta forma, mais de 70% do tempo que foram observadas, ficam imóveis na colônia ou realizam tarefas intranidais, como caminhar calmamente (CC) (0,0553), verificar células (VC) (0,0457), realizar o “rubbing” (R) (0,0419) e dominar outro indivíduo (D) (0,0184). No entanto, além de realizarem tarefas dentro da colônia em alta frequência, as vespas dominantes também realizam o forrageamento (FOR) (0,0935), sendo esse o terceiro comportamento mais frequente para estes indivíduos.

Diferentemente das dominantes, as subordinadas realizaram mais frequentemente o forrageamento, assim como as fundadoras solitárias, sendo os valores destas frequências iguais a 0,4156 e 0,4981, respectivamente. Além do forrageamento, os cinco comportamentos mais frequentes para ambas as categorias foram: I (frequência do comportamento para as subordinadas igual a 0,3114, e frequência para as fundadoras solitárias igual a 0,1847), SG (0,0414 e 0,0678), VC (0,0308 e 0,0429), CC (0,0285 e 0,0382) e R (0,0261 e 0,0382).

A relação do status na colônia, o ninho a qual pertencia, e dos indivíduos utilizados nas análises de PCA encontram-se na tabela 2.

Na tabela 3 e na figura 11, pode-se observar que a primeira componente principal explica 69,51% da variabilidade total dos dados e tem como termos dominantes os comportamentos forragear (FOR) e permanecer imóvel (I), já que o valor da correlação entre eles é respectivamente 15,94239 e 11,75515. A segunda componente principal, que explica 26,35827% da variabilidade total dos dados, pode ser interpretada basicamente pelas variáveis permanecer imóvel (I), apresentando um alto valor de correlação igual a 9,71027 e self-grooming (SG), com valor de correlação igual a 1,64739. As duas primeiras componentes principais juntas explicam 95,87009% da variabilidade dos dados, sendo considerada uma boa porcentagem acumulada de variância. Sendo assim, na figura 12, analisaram-se os indivíduos de acordo com as duas primeiras componentes principais, e foi possível observar a formação de dois grupos distintos: o primeiro formado pelos indivíduos dominantes (em preto) de

colônias pós-emergentes circulado por uma linha contínua, e o segundo formando pelos indivíduos subordinados de colônias pós-emergentes (em azul) e pelas fundadoras solitárias de colônias pré-emergentes (em vermelho), circulado por uma linha tracejada.

A diferença entre esses dois grupos representados no gráfico da figura 12 podem ser explicadas basicamente pelos comportamentos permanecer imóvel (I) e forragear (FOR), que são os atos que apresentam a maior distância de valores entre os componentes principais 1 e 2, como pode ser visualizado na tabela 4 (distância de I = 6,091051; distância FOR = 6,321849).

O fato de não ocorrer distinção entre as categorias subordinadas e fundadoras solitárias na análise de PCA ressalta o fato das fundadoras terem que realizar todas as tarefas na colônia, inclusive o forrageamento, sendo que visualmente (figura 12) não é possível diferenciá-las das subordinadas nas colônias pós-emergentes de *M. paralleloграмmus*.

De maneira geral podemos verificar que as fêmeas dominantes, ficam mais tempo imóveis e realizando tarefas intranidais, já as fundadoras solitárias, que precisam exercer todas as tarefas da colônia na fase de pré-emergência, realizam com alta frequência o forrageamento, de forma que a diferença entre as frequências dos comportamentos entre os indivíduos dominantes de colônias pós-emergentes e as fundadoras solitárias foi significativa (Teste Mann-Whitney: $Z(U) = 1,8070$; $p = 0,0354$). . Giannotti (1999), também observou em colônias de *M. cerberus styx* que as dominantes ficam imóveis grande parte do tempo (55,1%) ou realizando o “self-grooming” (8,4%), enquanto que as fundadoras, apesar de também ficarem a maior parte do tempo imóveis (34,3%), realizam o forrageamento por néctar com alta frequência (23,5%). Em colônias de *M. consimilis*, tanto rainhas quanto operárias também permaneceram mais tempo imóveis (Torres *et al.* 2012)

Os machos de *M. paralleloграмmus* permaneceram mais da metade do tempo que foram observados imóveis (0,5357) (tabela 1), e tiveram participação quase nula nas tarefas de manutenção da colônia. O segundo ato comportamental mais frequente foi o forrageamento (0,1786), sendo que em apenas um dos retornos do forrageamento, o macho retornou com água (0,0357). Outros atos realizados pelos machos foram: dominar (D) (0,0714), SG (0,0357), CC (0,0357), trofalaxia entre adultos (TA-A) (0,0357), vibra as asas (VA) (0,0357), ser dominado (FD) (0,0357). Sendo assim, o comportamento dos machos foi significativamente diferente de todas as outras categorias

de indivíduos: dominantes ($Z(U) = 4,8288$; $p < 0,0001$), subordinadas ($Z(U) = 3,9832$, $p < 0,0001$) e fundadoras solitárias ($Z(U) = 3,1114$, $p = 0,0009$).

Referências bibliográficas

- Carpenter, J. M. & Marques, O. M. 2001. **Contribuição ao Estudo dos Vespídeos do Brasil**. Série Publicações Digitais, Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal da Bahia, 3, CD-ROM.
- Downing, H. A. 1991. The function and evolution of exocrine glands. p. 540-569. . In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia*, p. 149-190. In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Giannotti, E. 1999. Social organization of the eussocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** **33**, 325-338.
- Giannotti, E. & Machado, V. L. L. 1999. Behavioral castes in the primitively eussocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **43**: 185-190.
- Guimarães, D. L. 2008. **Biologia e ecologia comportamental da vespa social *Mischocyttarus cassununga* (Von Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae) em ambiente antrópico**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, MG, 78p.
- Jeanne, R. L. 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. **Science** **168**: 1465-1466.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** **144**(3): 63-150.
- Jeanne, R. L. 1986. The evolution of the organization of work in social insects. **Monitore Zoologico Italiano** **20**: 119-133.
- Litte, M. 1981. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. **Smithsonian Contributions of Zoology** **327**: 1-27.
- Markiewicz, D. A., & O'Donnell, S. 2001. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. **Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology** **187**, 327-333.
- Murakami, A. S. N., Desuó, I. C., Shima, S. N. 2013. Division of labor in stable social hierarchy of the independent-founding wasp *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga*, Von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** **60** (1), 114-122.

- Noda, S. C. M. 2005. **Determinação e diferenciação de castas em *Mischocyttarus* (*Mischocyttarus*) *drewezeni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados.** Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Pratte, M. & Jeanne, R. L. 1984. Antennal drumming behavior in *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Z. Tierpsychol.** **66**: 177-188.
- Richards, O. W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae.** London: British Museum (Natural History). 580p.
- Silveira, O. T. 2008. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia** **52**: 510-549.
- Smith, E. F. 2005. **Ecology and social biology of the paper wasp *Mischocyttarus collarellus* in a neotropical rain forest (Hymenoptera, Vespidae).** Tese de Doutorado. University of Kansas, USA, 204p.
- Suryanarayanan, S. & Jeanne, R. L. 2008. Antennal drumming, Trophallaxis, and colony development in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). **Ethology** **114**: 1201-1209.
- Togni, O. C. & Giannotti, E. 2007. Nest defense behavior against the attack of ants in colonies of pre-emergent *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** **50**(2): 1-20.
- Torres, V. O., Montagna, T. S., Raizer, J. & Antonialli-Junior, W. F. 2012. Division of labor in colonies of *Mischocyttarus consimilis*. **Journal of Insect Science** **12**(2): 1-15.
- West-Eberhard, M. J. 1969. **The Social Biology of Polistine Wasps.** Miscellaneous. Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan, No. 140. 101p.
- Wilson, E. O. 1971. **The Insect Societies.** Belknap, Cambridge, 548p.
- Zara, F. J. & Balestieri, J. B. P. 2000. Behavioural catalogue of *Polistes versicolor* Oliver (Vespidae: Polistinae) post-emergence colonies. **Naturalia** **25**: 301-319.

Tabela 1. Etograma comparativo dos comportamentos realizados por dominantes, subordinadas, fundadoras solitárias e machos de *Mischocyttarus parallelogrammus*

COMPORTAMENTOS	Dominantes	Subordinadas	Fundadoras	Machos
I	0.4740	0.3114	0.1847	0.5357
SG	0.1199	0.0414	0.0678	0.0357
FOR	0.0935	0.4156	0.4981	0.1786
CC	0.0553	0.0285	0.0382	0.0357
VC	0.0457	0.0308	0.0429	0.0000
R	0.0419	0.0261	0.0382	0.0000
D	0.0184	0.0085	0.0000	0.0714
A	0.0176	0.0120	0.0039	0.0000
TAN	0.0163	0.0082	0.0156	0.0000
TA-AR	0.0142	0.0012	0.0000	0.0357
TL-A	0.0101	0.0085	0.0148	0.0000
MPR	0.0088	0.0050	0.0062	0.0000
LLN	0.0075	0.0047	0.0047	0.0000
AL	0.0075	0.0167	0.0109	0.0000
BA	0.0067	0.0035	0.0078	0.0000
LCN	0.0063	0.0015	0.0000	0.0000
AC	0.0054	0.0026	0.0047	0.0000
DR	0.0054	0.0065	0.0117	0.0000
RND	0.0054	0.0091	0.0179	0.0000
CA	0.0050	0.0009	0.0016	0.0000
VA	0.0046	0.0006	0.0031	0.0357
RP	0.0034	0.0038	0.0008	0.0000
O	0.0029	0.0000	0.0000	0.0000
RA	0.0029	0.0023	0.0023	0.0357
EM	0.0025	0.0023	0.0016	0.0000
SP	0.0025	0.0026	0.0000	0.0000
M	0.0021	0.0006	0.0008	0.0000
FD	0.0017	0.0114	0.0000	0.0357
LME	0.0017	0.0006	0.0016	0.0000
BG	0.0017	0.0003	0.0000	0.0000
RNE	0.0017	0.0097	0.0094	0.0000
RPO	0.0017	0.0023	0.0039	0.0000
DC	0.0013	0.0006	0.0000	0.0000
CNC	0.0008	0.0000	0.0008	0.0000
MPO	0.0008	0.0006	0.0008	0.0000
LIC	0.0008	0.0000	0.0000	0.0000
AFM	0.0006	0.0009	0.0031	0.0000
OO	0.0004	0.0006	0.0000	0.0000
TA-AD	0.0002	0.0114	0.0000	0.0000
RPP	0.0000	0.0000	0.0008	0.0000
DP	0.0000	0.0009	0.0000	0.0000
RPR	0.0004	0.0056	0.0016	0.0000

Tabela 2. Relação dos indivíduos utilizados nas Análises de Componentes Principais e suas respectivas categorias na colônia

Indivíduo	Categoria do indivíduo	Ninho
AN6	Dominante	6
VN10	Dominante	10
AN37	Dominante	37
AN47	Dominante	47
VVN94	Dominante	94
BN6	Subordinada	6
VN6	Subordinada	6
VN47	Subordinada	47
AVN37	Subordinada	37
N94	Subordinada	94
SMN45	Fundadora Solitária	45
VVN28	Fundadora Solitária	28
AN42	Fundadora Solitária	42
RN44	Fundadora Solitária	44
LN49	Fundadora Solitária	49

Tabela 3. Correlação entre as 42 variáveis comportamentais observadas nas colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus* e as cinco componentes principais encontradas; porcentagem da variância total explicada pelas componentes principais (% variância); e a porcentagem acumulada da variância total explicada pelas componentes principais (% acumulada da variância)

COMPORTAMENTOS	COMPONENTES PRINCIPAIS				
	1	2	3	4	5
I	11.75515	9.71027	-0.950940	-0.057388	-0.024558
SG	1.86894	1.64739	2.223537	1.030052	0.564814
FOR	15.94239	-7.85106	-0.171664	0.023230	0.001521
CC	0.41850	0.75289	0.560347	-0.693540	0.519533
VC	1.01356	0.65091	2.012066	-0.073713	-0.595362
R	0.88052	0.59747	1.843780	-0.629104	-0.172215
D	-0.52850	0.43884	0.040879	-0.121133	-0.318501
A	-0.24614	0.23829	0.811092	-0.620737	0.110591
TAN	-0.61737	-0.06243	-0.173284	-0.254516	-0.083492
TA-AR	-0.78561	0.25984	-0.282315	0.340372	-0.222037
TL-A	-0.85484	-0.16936	0.090117	-0.124215	-0.049770
MPR	-0.70372	0.21866	-0.204967	0.458748	-0.382521
LLN	-0.71009	0.02893	-0.205536	-0.061346	-0.129967
AL	-0.49053	-0.05648	0.051678	0.186406	-0.460926
BA	-0.85546	-0.20481	-0.061101	-0.264588	0.109851
LCN	-0.90453	-0.11089	-0.139632	0.068061	0.187866
AC	-0.77594	-0.04213	-0.221653	-0.086452	-0.017668
DR	-0.72634	-0.11433	-0.082824	0.313423	-0.339957
RND	-0.72919	-0.42391	-0.292459	-0.063612	0.079421
CA	-0.96675	-0.12777	-0.090782	0.141591	0.053397
VA	-0.93620	-0.08051	-0.015866	0.289353	-0.025475
RP	-0.97805	-0.20584	-0.194630	-0.188887	-0.014904
O	-1.01261	-0.15815	-0.178104	0.069954	0.112636
RA	-0.91313	-0.20675	-0.138755	0.190741	0.003654
EM	-0.94753	-0.17687	-0.150541	0.174869	0.037817
SP	-1.01798	-0.20618	-0.137075	0.065915	0.004585
M	-1.01722	-0.21005	-0.175117	-0.055862	0.100936
FD	-0.94641	-0.31332	-0.330894	-0.041644	0.125973
LME	-1.04377	-0.19560	-0.242098	0.052604	0.070076
BG	-1.09619	-0.28242	-0.296207	-0.012044	0.068433
RNE	-0.66368	-0.34984	-0.052963	0.176220	0.303901
RPO	-0.96289	-0.23980	-0.257327	-0.093590	0.044584
DC	-1.04650	-0.20554	-0.202520	0.110221	0.037144
CNC	-1.09619	-0.28242	-0.296207	-0.012044	0.068433
MPO	-1.01622	-0.20814	-0.308582	-0.050993	0.009374
LIC	-1.06306	-0.23117	-0.233749	0.069466	0.047574
AFM	-1.09619	-0.28242	-0.296207	-0.012044	0.068433
OO	-1.08193	-0.28275	-0.263485	-0.034197	0.052154
TA-AD	-0.93012	-0.36127	-0.132701	-0.128753	-0.055244
RPP	-1.09619	-0.28242	-0.296207	-0.012044	0.068433
DP	-1.09619	-0.28242	-0.296207	-0.012044	0.068433
RPR	-0.95551	-0.38466	-0.243743	-0.027115	-0.016774
% variância	69.51182	26.35827	2.57748	0.53306	0.30369
% acumulada da variância	69.51182	95.87009	98.44757	98.98063	99.28432

Tabela 4. Valores das componentes principais 1 (t1) e 2 (t2) e suas distâncias para cada categoria comportamental (desvio padrão t1 = 3.229; desvio padrão t2 = 1.988).

	t1	t2	Distância
I	11.75515	9.71027	6.091051
SG	1.86894	1.64739	1.010649
FOR	15.94239	-7.85106	6.321849
CC	0.41850	0.75289	0.400210
VC	1.01356	0.65091	0.453528
R	0.88052	0.59747	0.405763
D	-0.52850	0.43884	0.274764
A	-0.24614	0.23829	0.142027
TAN	-0.61737	-0.06243	0.193752
TA-AR	-0.78561	0.25984	0.276169
TL-A	-0.85484	-0.16936	0.278099
MPR	-0.70372	0.21866	0.244109
LLN	-0.71009	0.02893	0.220388
AL	-0.49053	-0.05648	0.154543
BA	-0.85546	-0.20481	0.284244
LCN	-0.90453	-0.11089	0.285621
AC	-0.77594	-0.04213	0.241231
DR	-0.72634	-0.11433	0.232173
RND	-0.72919	-0.42391	0.310559
CA	-0.96675	-0.12777	0.306210
VA	-0.93620	-0.08051	0.292744
RP	-0.97805	-0.20584	0.320092
O	-1.01261	-0.15815	0.323521
RA	-0.91313	-0.20675	0.301298
EM	-0.94753	-0.17687	0.306624
SP	-1.01798	-0.20618	0.331873
M	-1.01722	-0.21005	0.332260
FD	-0.94641	-0.31332	0.332765
LME	-1.04377	-0.19560	0.337881
BG	-1.09619	-0.28242	0.367994
RNE	-0.66368	-0.34984	0.270554
RPO	-0.96289	-0.23980	0.321660
DC	-1.04650	-0.20554	0.340175
CNC	-1.09619	-0.28242	0.367994
MPO	-1.01622	-0.20814	0.331664
LIC	-1.06306	-0.23117	0.349143
AFM	-1.09619	-0.28242	0.367994
OO	-1.08193	-0.28275	0.363988
TA-AD	-0.93012	-0.36127	0.340561
RPP	-1.09619	-0.28242	0.367994
DP	-1.09619	-0.28242	0.367994
RPR	-0.95551	-0.38466	0.353534

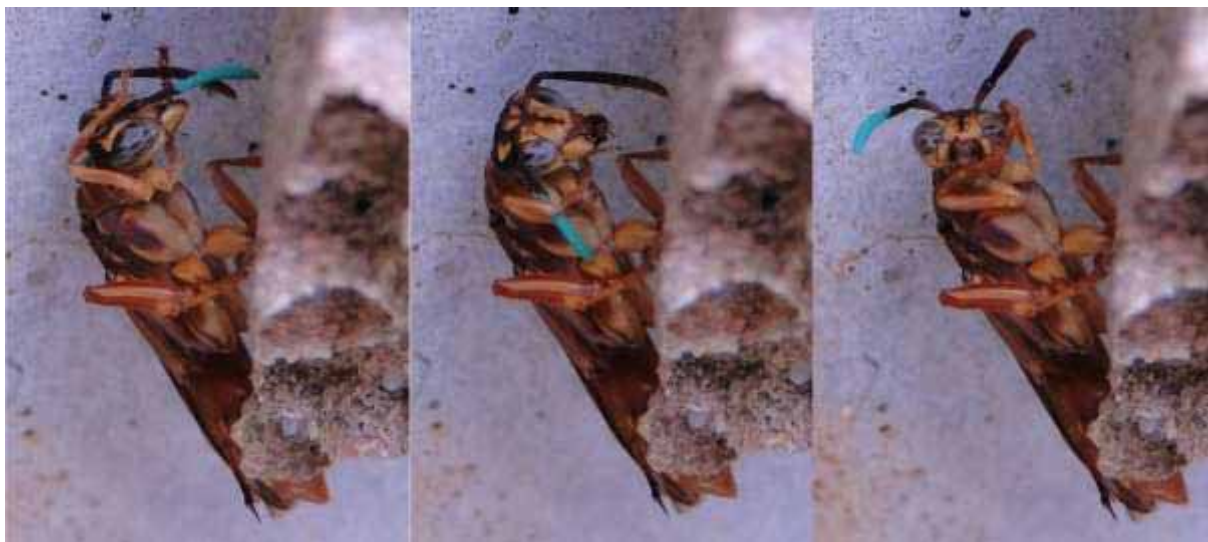


Figura 1. Sequência de imagens com uma fêmea da espécie *Mischocyttarus parallelogrammus* realizando o “self-grooming”



Figura 2. Indivíduo de *Mischocyttarus parallelogrammus* fotografado fora da colônia no ato de forrageamento



b



a

Figura 3. A forrageadora de *Mischocyttarus parallelogrammus* (a) macerou a presa após retornar do campo e (b) alimentou a larva



Figura 4. Fêmea de *Mischocyttarus parallelogrammus* lambendo a parede lateral do ninho



Figura 5. Sequência de imagens de fêmea dominante de uma colônia de *Mischocyttarus parallelogrammus* aumentando célula do ninho

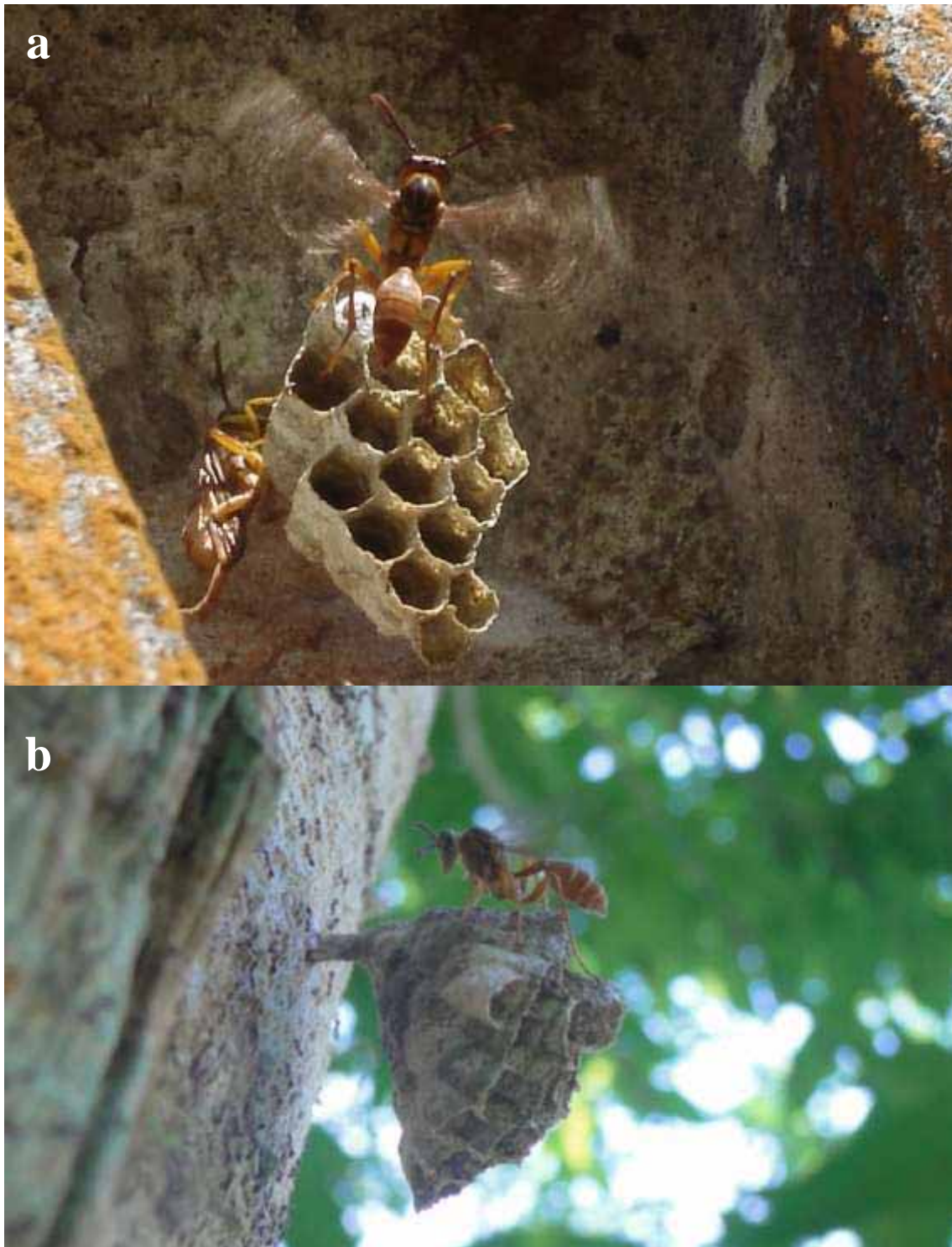


Figura 6. Fêmeas de *Mischoctytarus parallelogrammus* vibrando as asas (a) para resfriar a colônia e (b) defendendo a colônia contra a aproximação de formigas



Figura 7. Indivíduo da colônia de *Mischocyttarus parallelogrammus*, após retornar ao ninho com polpa de madeira, acrescentando material à parede lateral do favo



Figura 8. Parasitóide Ichneumonidae ovipositando em uma colônia de *Mischocyttarus parallelogrammus*



Figura 9. Fêmea dominante de *Mischocyttarus parallelogrammus* realizando a oviposição

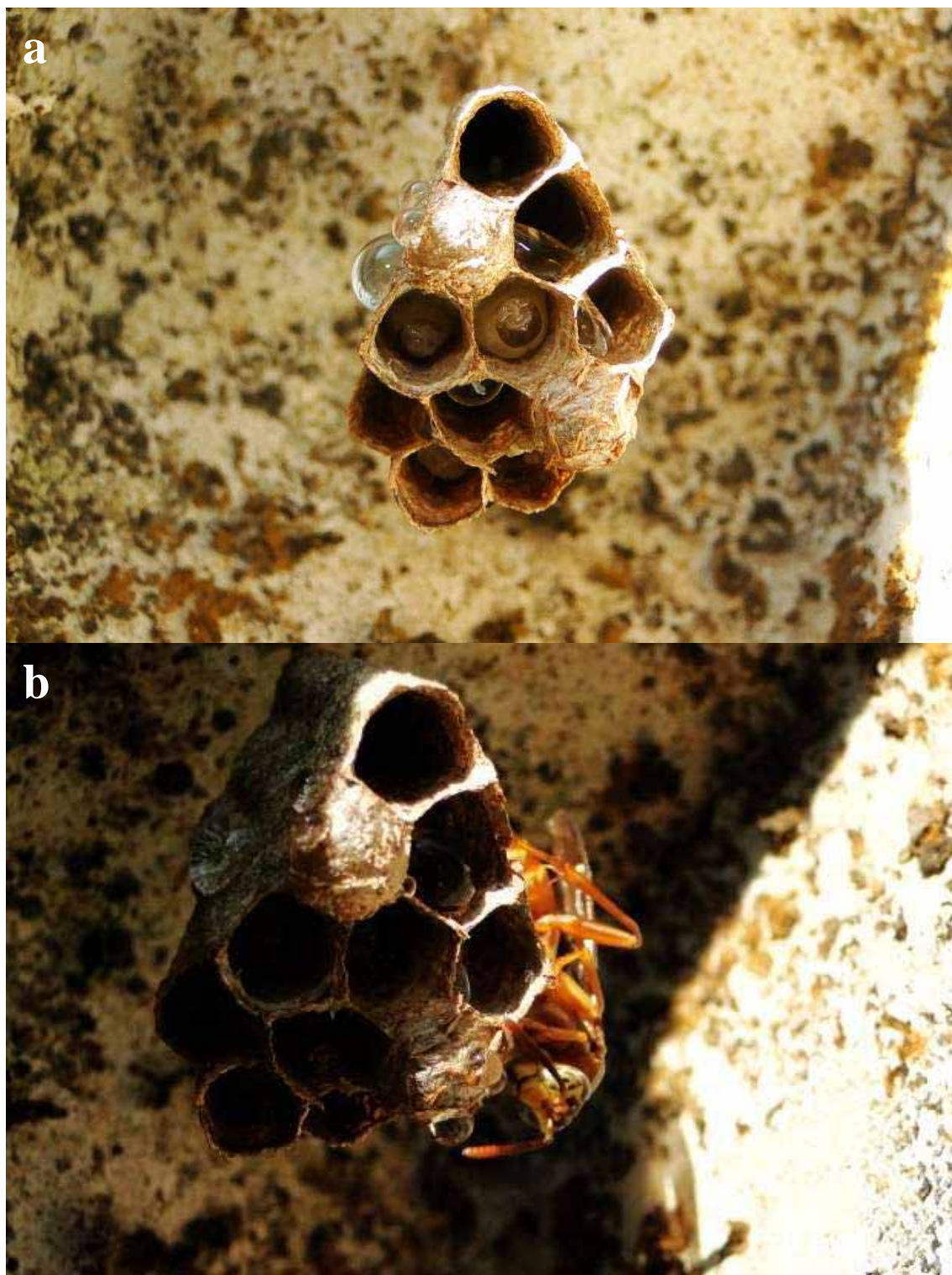


Figura 10. Colônia de *Mischocyttarus parallelogrammus* com (a) estoque de água no interior das células e nas paredes externas após (b) fêmea da colônia depositar gotas de água na estrutura do ninho

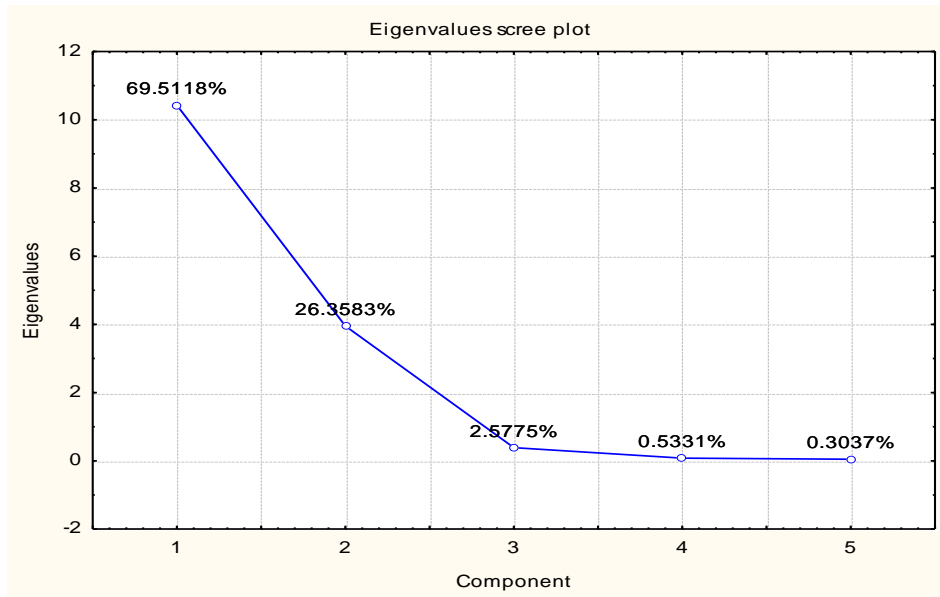


Figura 11. Porcentagem da variabilidade dos dados das cinco componentes principais calculadas para os atos comportamentais de *Mischoctytarus parallelogrammus*.

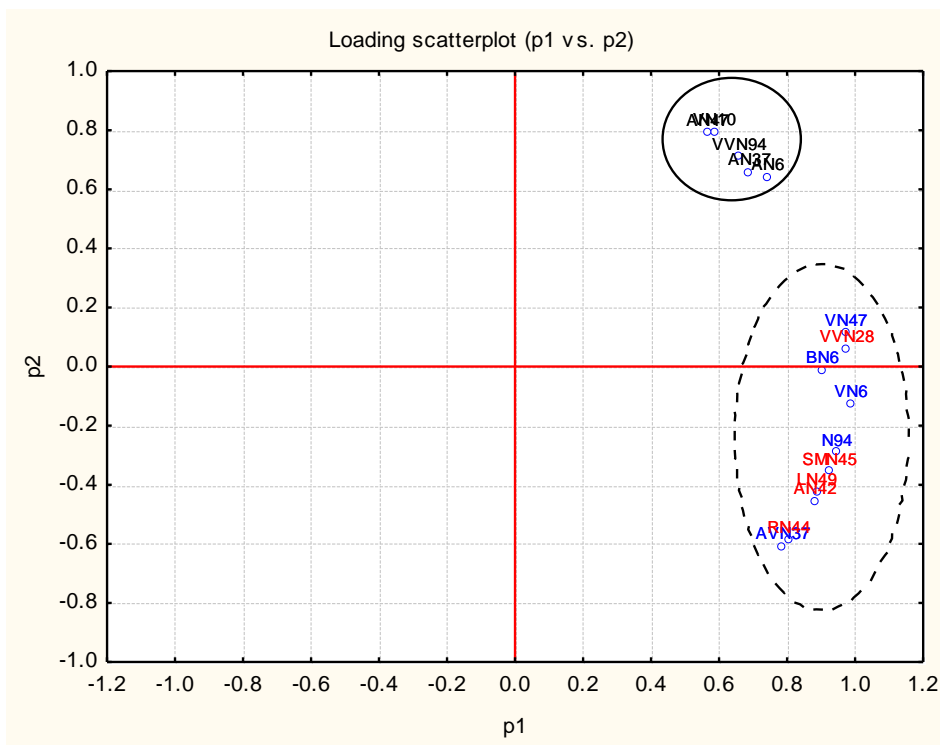


Figura 12. Gráfico de dispersão dos comportamentos das fêmeas de *Mischoctytarus parallelogrammus* analisadas individualmente, correlacionando sua categoria na colônia com as duas primeiras componentes principais

CAPÍTULO IV

Atividade forrageadora de *Mischocyttarus (Megacanthopus)* *parallelogrammus*

Resumo

A atividade forrageadora das vespas sociais, além de ser influenciada por fatores externos e o tipo de coleta, também é controlada por características coloniais de acordo com as exigências nutricionais. Levando em conta a importância da atividade forrageadora para o sucesso colonial, o objetivo desse trabalho foi avaliar a frequência diária do forrageamento em *M. parallelogrammus*, a frequência dos materiais coletados, a contribuição de cada categoria comportamental da colônia neste aspecto e que tipo de interação influencia na atividade das forrageadoras. Foram observadas 16 colônias localizadas na Fazenda Angelim Rainforest, Ubatuba, SP, Brasil, de agosto de 2010 a julho de 2011. O pico da atividade das colônias estudadas foi entre 10:00 e 16:00, com mais de 80% das saídas acontecendo neste período. Estas saídas foram influenciadas principalmente pelas interações com os imaturos. A maior parte dos retornos feitos pelas fêmeas de *M. parallelogrammus* foi com néctar (37,04%), sendo que 32,28% dos retornos foram infrutíferos, 11,64% com presa, 10,58% com polpa de madeira e 8,47% com água. A busca por alimento (néctar e presa) foi feita principalmente pelas subordinadas, enquanto que o material de construção foi conduzido à colônia igualmente por dominante e subordinadas.

Introdução

Nas vespas sociais de fundação independente, dentre as funções a serem realizadas para a manutenção da colônia, a atividade forrageadora, que consiste na saída do ninho para a coleta de recursos, é um aspecto crucial para elucidar questões relacionadas à evolução da socialidade (Silva 2002). Isto, provavelmente, se deve ao fato de que as suas principais interações comportamentais estão relacionadas à apreensão e distribuição dos recursos coletados entre os componentes da colônia (Rocha & Giannotti 2007).

O forrageamento pode ser limitado por fatores físicos (Spradbery 1973), como a intensidade luminosa, a temperatura ambiente, a umidade do ar e a velocidade do vento, sendo que, estudos demonstram que a temperatura é diretamente proporcional ao forrageio dos vespídeos sociais brasileiros, enquanto que a umidade do ar tem uma relação inversa (Giannotti *et al.* 1995, Silva & Noda 2000, Andrade & Prezoto 2001, Resende *et al.* 2001, Montagna *et al.* 2009). O período diário que as vespas realizam a forragem também varia, podendo ser observada uma diferenciação sazonal, já que nas estações mais quentes o período diário de atividade é mais longo (Silva & Noda 2000, Silva 2002).

Além dos fatores ambientais, o forrageamento está associado com o aprendizado, o tipo de orientação, a morfologia da espécie, a distância, a qualidade e a densidade do recurso e com o estado nutricional da colônia (Traniello 1989). O estágio em que se encontra a colônia influencia a atividade forrageadora, principalmente, pelo fato de que as vespas sociais se utilizam de diferentes recursos alimentares de acordo com a forma de desenvolvimento que se encontra um indivíduo. Os adultos, geralmente, se utilizam de recursos alimentares à base de carboidratos, enquanto que os alimentos de origem protéica são conduzidos ao ninho principalmente para a alimentação das larvas, embora estas possam receber, também, líquido contendo carboidratos (Edwards 1980).

Em vespas eussociais primitivas, além do tipo de coleta, as características coloniais geram variações na frequência das atividades de forragem, sendo maiores na pós-emergência. As exigências nutricionais de uma colônia na fase de pré-emergência são baixas, devido ao pequeno número de larvas, que exigem menor esforço de forrageio (Andrade & Prezoto 2001, Silva 2002).

Levando em conta a importância da atividade forrageadora para o sucesso colonial, o objetivo desse trabalho foi avaliar a frequência diária do forrageamento em *M. parallelogrammus*, a frequência dos materiais coletados, a contribuição de cada categoria comportamental da colônia neste aspecto e que tipo de interação influencia na atividade das forrageadoras.

Materiais e métodos

Para o estudo de aspectos da atividade forrageadora de *M. parallelogrammus*, foram observadas 16 colônias localizadas na Fazenda Angelim Rainforest, uma área de reserva natural de Mata Atlântica no município de Ubatuba, SP, Brasil (23° 23'S, 45° 03'O). As observações foram feitas de agosto de 2010 a julho de 2011 em intervalos de seis horas sem interrupção, das 6:00 às 12:00 e das 12:00 às 18:00, em 20 dias diferentes, totalizando 120 horas de observação.

Ao menos um dia antes de iniciar as observações, as vespas foram coletadas com uma rede entomológica, marcadas no tórax utilizando canetas de marcação e em seguida devolvidas ao ninho. Desta forma foi possível caracterizar os indivíduos em (1) dominantes, (2) subordinadas e (3) fundadoras. Os atos de oviposição e oofagia foram analisados com o intuito de identificar as dominantes nas colônias. Além de comportamentos agressivos entre as fêmeas, como, por exemplo, a movimentação brusca contra outro indivíduo, morder e se posicionar sobre a subordinada.

A determinação da frequência diária de forrageamento pelas fêmeas de *M. parallelogrammus* foi feita contabilizando as saídas em intervalos de uma hora no decorrer do dia pelo número de saídas total observado.

Foram feitas observações da duração das viagens e o tipo de material coletado, determinando a variação individual na forragem. O critério de observação visual para identificar o tipo de material coletado foi o mesmo utilizado em outros trabalhos com vespas sociais (Giannotti *et al.* 1995, Silva & Noda 2000, Montagna *et al.* 2009): (1) a coleta de néctar é caracterizada quando a vespa retorna ao ninho sem material aparente e realizar trofalaxia com outro adulto ou com larva, caracterizando assim que ela voltou com alimento líquido armazenado no papo; (2) a coleta de água foi considerada quando o líquido foi depositado diretamente nas paredes das células do ninho, sem contato com outra vespa; (3) a coleta de presa foi determinada quando a vespa retornou com uma massa sólida nas peças bucais e/ou nas pernas anteriores, sendo essa massa macerada e/ou dividida com outros adultos, para, posteriormente, ser oferecida às larvas; (4) a coleta de polpa foi caracterizada pelo retorno ao ninho com uma massa sólida de cor escura segura apenas pelas peças bucais, sendo macerada e incorporada às paredes das células; (5) a coleta infrutífera foi o retorno ao ninho sem nenhum material, sem efetuar trofalaxia ou deposição de qualquer substância no ninho.

Em um segundo momento, foram analisadas apenas as saídas das subordinadas forrageadoras. Os seus comportamentos realizados um minuto antes de saírem para o campo foram anotados e classificados como as seguintes interações: (1) interação com a dominante (ID), que foram os encontros considerados agonísticos e de dominância da dominante com relação a forrageadora ou a trofalaxia com a dominante; (2) interação com subordinada (IS), foram os comportamentos de tocar outra subordinada com as antenas, realizar a trofalaxia e dominar ou ser dominada por outra subordinada; (3) interação com imaturo (II), foi considerada qualquer tipo de contato da forrageadora com os imaturos da colônia, como trofalaxia larva-adulto, alimentar larva, *antennal drumming* e verificar células; e (4) sem interação (SI), foi quando a forrageadora realizou qualquer outro comportamento antes de sair da colônia que não teve contato com outros indivíduos. Esses tipos de interações foram contabilizadas e foi possível calcular suas frequências.

Resultados e discussão

Verificando a figura 1, é possível observar que no período diário das 6:00 às 18:00, ocorre um aumento da atividade forrageadora em colônias de *M. parallelogrammus* a partir das 10:00 com o pico da forragem entre 10:00 e 16:00, sendo que mais de 80% das saídas aconteceram neste período. Montagna *et al.* (2009) observaram uma frequência média de mais de 10 saídas em *M. consimilis* entre as 11:00 e 17:00h. Em estudos feitos com *Synoeca cyanea* e *Polistes simillimus* o pico da atividade forrageadora também foi das 10:00 às 16:00, período que coincidiu com as horas mais quentes do dia (Elisei *et al.* 2005, Elisei *et al.* 2008).

Outros estudos demonstram que a temperatura tem grande influência para o na atividade forrageadora das vespas sociais. Em Rio Claro, SP, o período da atividade forrageadora de *M. cerberus styx* (Silva & Noda 2000) e de *M. drewseni* (Silva 2002) na estação mais seca e fria é das 11:00 às 18:00h, enquanto que na estação mais quente é entre 7:00 e 18:00. Em colônias de *Polybia platycephala sylvestris* e de *Protopolybia exigua*, a atividade de forragem fica reduzida a pequenos períodos na estação fria e seca, ocorrendo somente das 11:00 às 13:30 (Lima & Prezoto 2003. Ribeiro Jr. *et al.* 2006).

Pode-se observar que as fêmeas de *M. parallelogrammus* retornaram mais frequentemente com néctar (37,04%), sendo que 32,28% dos retornos foram infrutíferos, 11,64% com presa, 10,58% com polpa de madeira e 8,47% com água (tabela 1).

Embora Cruz *et al.* (2006) tenham encontrado para *Angiopolybia pallens*, na Bahia, uma frequência semelhante na condução de três itens e Prezoto *et al.* (1994) tenham observado em *Polistes simillimus* uma maior proporção de coleta de água em relação aos demais recursos, de uma maneira geral, as vespas sociais conduzem néctar ao ninho com mais frequência (Giannotti *et al.* 1995; Resende *et al.* 2001; Andrade & Prezoto 2001; Silva 2002, Rocha & Giannotti. 2007, Montagna *et al.* 2009). A utilização mais intensa de néctar está relacionada ao fato de que este é um recurso utilizado tanto para a alimentação de imaturos quanto de adultos, além de ser encontrado pelas forrageadoras com menor custo energético do que a captura de presas (Edwards 1980; Prezoto *et al.* 1994; Giannotti *et al.* 1995; Andrade & Prezoto 2001).

O tempo médio das coletas que foram consideradas infrutíferas nas colônias de *M. parallelogrammus* foi de 59'. As coletas de néctar, de presa, de polpa de madeira e de água despenderam em média de 49' ± 40', 56' ± 54', 31' ± 28' e 24' ± 33', respectivamente. Na espécie estudada o tempo gasto para a coleta de néctar foi visivelmente maior do que o observado em outras espécies do gênero como *M. flavitarsis* (22,8') (Litte 1979), *M. cerberus styx* (22,6') (Giannotti 1999) e *M. consimilis* (36') (Montagna *et al.* 2009). Para coletar polpa de madeira para a construção do ninho, os indivíduos de *M. parallelogrammus* também gastaram um tempo maior do que *M. flavitarsis* (Litte 1979), *M. cerberus styx* (Giannotti 1999) e *M. consimilis* (Montagna *et al.* 2009), que levaram em média 7', 15,7' e 16', respectivamente. Já a coleta de presa foi semelhante aos 60,5' gastos por *M. cerberus styx* (Giannotti 1999), mas superior aos 35' em *M. consimilis* (Montagna *et al.* 2009), e aos 22,8' que Litte (1979) observou em *M. flavitarsis*. No entanto, *M. parallelogrammus* apresentou um tempo elevado para coleta de água em relação a *M. cerberus styx* que levou em média 10,5' (Giannotti 1999). Esse tempo, provavelmente estaria relacionado com a distância da fonte em relação ao ninho.

Como pode ser visto na figura 2, as subordinadas realizam com mais frequência a busca por alimento (néctar e presa), enquanto que o forrageio por polpa, se iguala ao das dominantes. Este resultado já foi observado em outros trabalhos com vespas do gênero

Mischocyttarus, em que geralmente, as fêmeas dominantes saem para forragear material para construir novas células e realizarem a oviposição, enquanto que as subordinadas ficam com a tarefa de conseguir alimentos para as larvas e outros adultos da colônia (Giannotti 1999, Montagna *et al.* 2009). Em *M. cerberus styx* (Giannotti 1999), e em *M. consimilis* (Torres *et al.* 2012), o forrageamento por presa foi realizado exclusivamente pelas operárias.

Diferentemente do que foi visto em *M. cerberus styx* (Giannotti 1999) e *M. consimilis* (Montagna *et al.* 2009) em que a coleta de água foi exclusiva das subordinadas, no presente estudo este comportamento foi mais frequente entre as dominantes (figura 2).

Ainda na figura 2, observa-se a baixa frequência de forrageio das fundadoras com, relação a qualquer material. Além da fase de pré-emergência ou fundação, exigir um menor esforço de forrageio, devido ao menor número de imaturos quando comparadas com colônias na fase de pós-emergência, outro fator responsável pela baixa frequência da atividade forrageadora nesta fase, ao menos em colônias de vespas eussociais primitivas, seria a presença de uma pequena quantidade ou apenas uma fundadora, que teriam que prover a colônia de recursos, bem como defendê-la (Andrade & Prezoto 2001, Silva 2002).

Diante do resultado de que a maior parte do forrageamento é feito pelas subordinadas, analisou-se as interações que ocorrem nas colônias de *M. parallelogrammus* que influenciam essas a sair para a forragem. Contatou-se que os comportamentos realizados um minuto antes de realizarem o forrageamento são principalmente atos que não tiveram interação com outros indivíduos da colônia (SI = 40,74%) (figura 3). No entanto, com relação às saídas posteriores a algum tipo de interação, as interações com os imaturos (II = 31,48%) foram as mais frequentes, seguidas das interações com as dominantes (ID = 16,67%) e finalmente com outras subordinadas (IS = 11,11%).

Um estudo com *Polistes versicolor* demonstrou que, mesmo em pequenas colônias de sociedades simples, como *Polistes* e *Mischocyttarus*, alguns aspectos de organização social, como a regulação da atividade forrageadora, não dependem da rainha e podem ocorrer mesmo na ausência dela, fortalecendo a idéia de que a saída das forrageiras pode ser regulamentada por acesso direto às necessidades da colônia (De Souza & Prezoto 2011).

Em *Polistes*, há evidências indiretas que a agressão pode ser usada pelas dominantes para regular forrageamento e outras atividades na colônia (Gamboa *et al* 1990, O'Donnell 1998, Sumana & Stark 2004). No entanto, em *P. instabilis*, a rainha não controla a divisão do trabalho, já que essa é afetada pela competição reprodutiva entre as operárias (O'Donnell 1998, Molina & O'Donnell 2009). Em *Ropalidia marginata*, além das necessidades da colônia, a agressão entre operárias é usada para estimular o forrageamento (Bruyndonckx *et al.* 2006, Gadagkar 2001, Lamba *et al.* 2008).

Sendo assim, pode-se concluir que, além das relações e interações de dominância tanto com a rainha como com outras operárias, o principal componente interno indutor da atividade forrageadora em *M. parallelogrammus* pode estar relacionado com a quantidade de larvas presentes nos ninhos (Silva 2002) e com a interação das forrageadoras com os imaturos, refletindo às necessidades das colônias (De Souza & Prezoto 2011).

Referências bibliográficas

- Andrade, F. R. & Prezoto, F. 2001. Horários de atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. **Revista Brasileira de Zoociências** 3: 117-128.
- Bruyndonckx, N.; Kardile, S. P. & Gadagkar, R. 2006. Dominance behaviour and regulation of foraging in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). **Behavioural Processes**. 72: 100-103.
- Cruz, J. D.; Giannotti, E.; Santos, G. M. M.; Bichara-Filho, C. C.; Resende, J. J. 2006. Daily activity resources collection by the Swarm-Funding Wasp *Angiopolybia pallens* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** 47 (3): 829-842.
- De Souza, A. R. & Prezoto, F. 2012. Regulation of worker activity in the social wasp *Polistes versicolor*. **Insectes Sociaux**. 59: Online.
- Edwards, R. 1980. **Social wasps: their biology and control**. Great Britain: Rentokil Ltda, 397p.
- Elisei, T.; Guimarães, D. L.; Ribeiro Jr., C. & Prezoto, P. 2005. Foraging activity and nesting of swarm-founding wasp *Synoeca cyanea* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Sociobiology** 46(2): 317-327.

- Elisei, T., Guimarães, D. L.; Ribeiro Jr., C.; Melo, A. C.; Grazinoli, D. J.; Lopes, J. F. S. & Prezoto, F. 2008. Influence of environmental factors on the activity of the paper wasp *Polistes simillimus* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** **51**(1): 219-230.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia*, p. 149-190. In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Gamboa G. J.; Wacker, T. L.; Scope, J. A.; Cornell, T. J. & Shellman-Reeve, J. S. 1990. The mechanism of queen regulation of foraging by workers in paper wasps *Polistes fuscatus*, (Hymenoptera, Vespidae). **Ethology** **85**: 335-343.
- Giannotti, E. 1999. Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** **33**: 325-338.
- Giannotti, E.; Prezoto, F. & Machado, V. L. L. 1995. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabri.) (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** **24**: 455-463.
- Lamba, S.; Chandrasekhar, K.; & Gadagkar, R. 2008. Signaling hunger through aggression - the regulation of foraging in a primitively eusocial wasp. **Naturwissenschaften** **95**: 677-680.
- Lima, M. A. P. & Prezoto, F. 2003. Foraging activity rhythm in the Neotropical swarm-founding wasp *Polybia platycephala sylvestris* Richards, 1978 (Hymenoptera: Vespidae) in different seasons of the year. **Sociobiology** **42**(3): 745-752.
- Litte, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. **Zeitschrift fur Tierpsychologie** **50**: 282-312.
- Molina, Y. & O'Donnell, S. 2009. Worker reproductive competition affects division of labor in a primitively social paper wasp (*Polistes instabilis*). **Insectes Sociaux**. **56**: 14-20.
- Montagna, T. S.; Torres, V. O.; Dutra, C. C.; Suárez, Y. R.; Antonialli Junior, W. F. & Alver Junior, V. V. 2009. Study of the foraging activity of *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** **53**(1): 131-140.
- O'Donnell S. 1998. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**: **43**: 327-331
- Prezoto, F.; Giannotti, E.; Machado, V. L. L. 1994. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta** **3**(1): 11-19.
- Resende, J. J.; Santos, G. M. M.; Bichara-Filho, C. C. & Gimenes, M. 2001. Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zociências** **3**: 105-115.
- Ribeiro-Junior, C.;Guimaraes; D. L.; Elisei, T. & Prezoto, F. 2006. Foraging activity rhythm of the neotropical swarm-fouding wasp *Protopolybia exigua*

- (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini) in different seasons of the year. **Sociobiology** **47**(1): 115-123.
- Rocha, A. A. & Giannotti, E. 2007. Foraging activity of *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in different phases of the colony cycle, at an area in the region of the Médio São Francisco River, Bahia, Brazil. **Sociobiology** **50**: 813-831.
- Silva, E. R. 2002. **Atividade forrageadora de *Mischocyttarus drewseni* de Saussure, 1857 (Hymenoptera: Vespidae)**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo. 166p.
- Silva, E. R. & Noda, S. C. M. 2000. Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. **Revista Brasileira de Zoociências** **2**(1): 7-20.
- Spradbery, J. P. 1973. **Wasps: An account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. Seattle: University of Washington Press, 408p.
- Sumana A. and Starks P.T. 2004. The function of dart behavior in the paper wasp, *Polistes fuscatus*. **Naturwissenschaften** **91**: 220-223.
- Torres, V. O., Montagna, T. S., Raizer, J. & Antonialli-Junior, W. F. 2012. Division of labor in colonies of *Mischocyttarus consimilis*. **Journal of Insect Science** **12**(2): 1-15.
- Traniello, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. **Annual Review Entomology** **34**: 191-210.
- Wenzel, J. W. & Carpenter, J. M. 1994. Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation, p. 79-101. *In*: Eggleton, P. & Vane-Wright, R. I. (eds.). **Phylogenetics and Ecology**, London, Academic Press, 378p.

Tabela 1. Frequência de retorno das fêmeas às colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus*

	Néctar	Coleta infrutífera	Presa	Polpa de madeira	Água
Frequência de saídas	37,04% n = 70	32,28% n = 61	11,64% n = 22	10,58% n = 20	8,47% n = 16
Tempo de coleta	49' ± 40' (3' – 181')	59' ± 69' (3' – 415')	56' ± 54' (7' – 220')	31' ± 28' (6' – 136')	24' ± 33' (1' – 97')

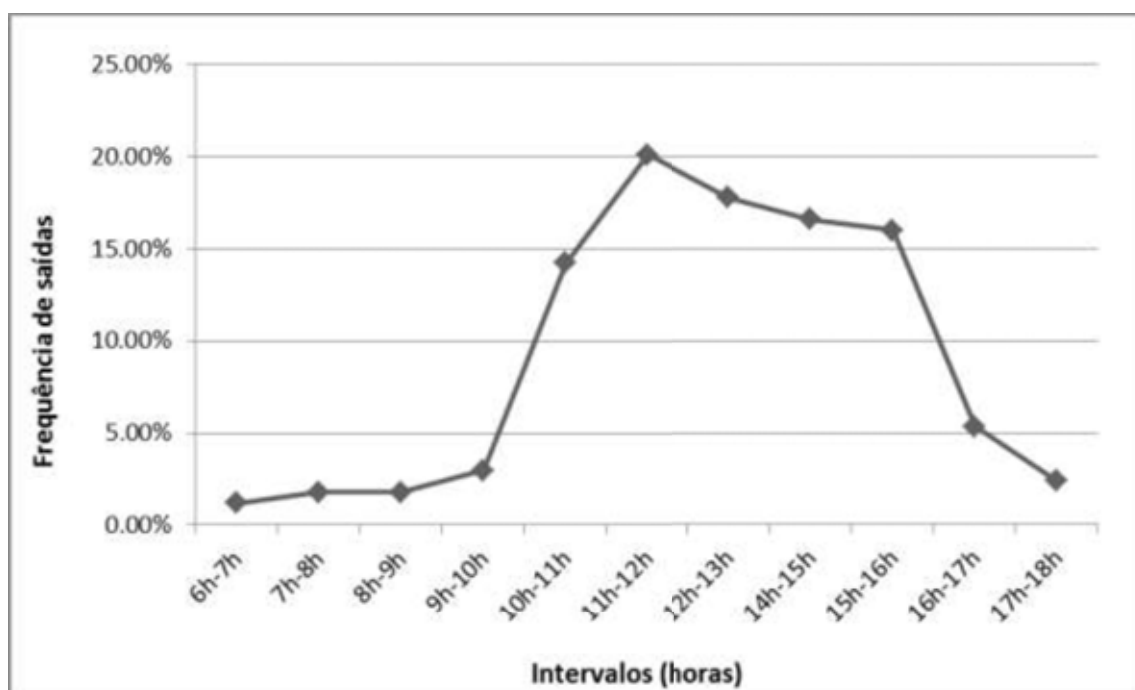


Figura 1. Frequência da atividade forrageadora de *Mischocyttarus parallelogrammus* no decorrer do dia

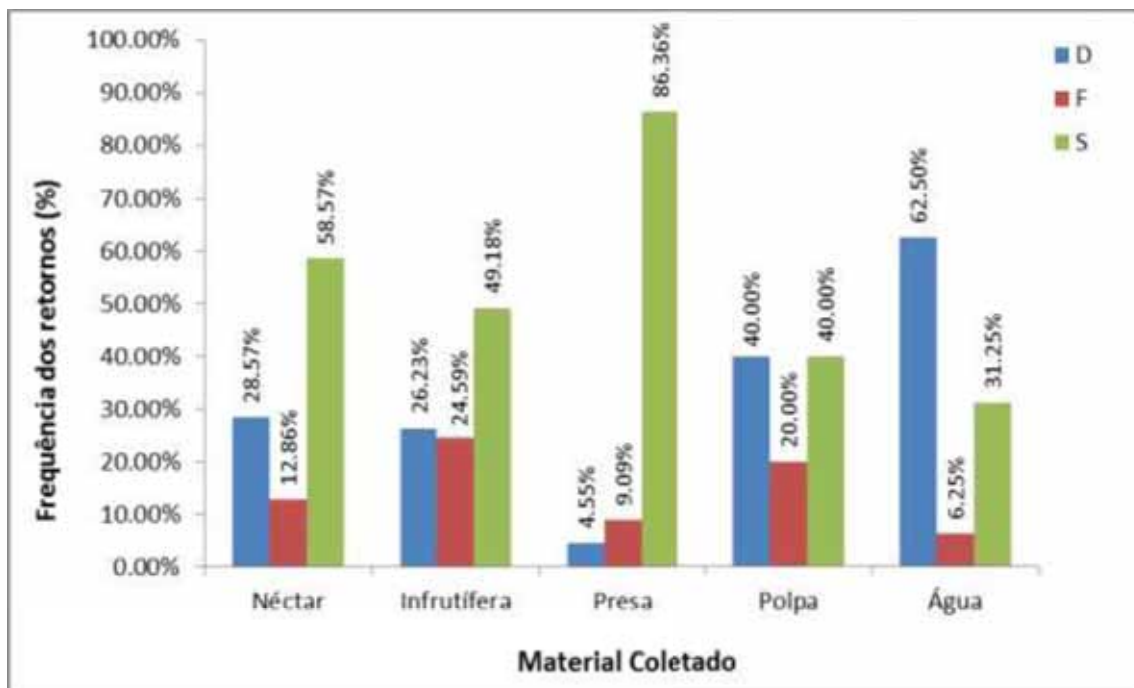


Figura 2. Frequência de material coletado pelas fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* de acordo com a sua categoria comportamental (D = dominante; F = fundadora; S = subordinada)

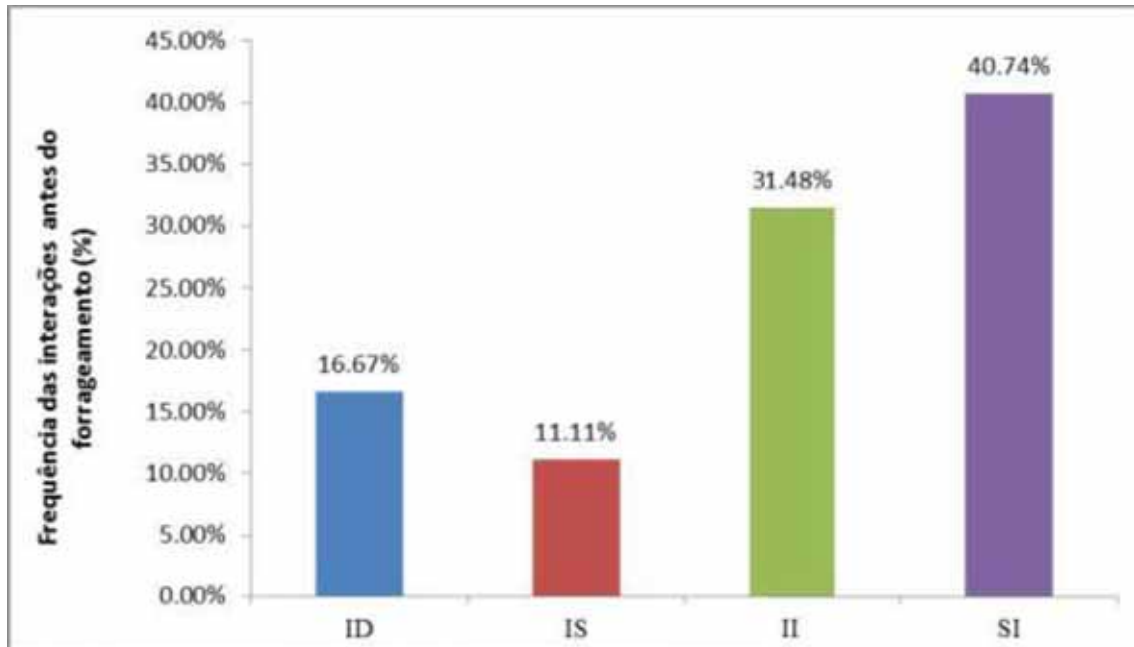


Figura 3. Frequência de interações das subordinadas de *Mischocyttarus parallelogrammus* antes da saída da colônia (ID = interação com dominante; IS = interação com subordinada; II = interação com imaturo; SI = sem interação com outros indivíduos da colônia)

CAPÍTULO V

Ocorrência de “antennal drumming” na vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus* (*Megacanthopus*) *parallelogrammus*

Resumo

As vespas sociais possuem uma interação alimentar entre os adultos e sua prole bem desenvolvida, sendo que em algumas espécies, o contato com a larva é acompanhado por alguma forma de sinal vibratório realizado pelos adultos. Colônias das vespas eussociais primitivas *Mischocyttarus parallelogrammus* foram acompanhadas na Fazenda Angelim Rainforest, Ubatuba, São Paulo, Brasil, com o objetivo de observar se os adultos realizam sinais vibratórios no contato com suas larvas. Durante o contexto de alimentação larval, foi possível observar que os adultos de *M. parallelogrammus* realizavam o “antennal drumming” no retorno com alimento para a colônia. Este comportamento foi mais observado em células contendo larvas a partir do terceiro instar. Com a utilização de um gravador profissional e um microfone direcional foi possível obter sonogramas, demonstrando a ocorrência de vibrações causadas pelas batidas das antenas no ninho. Um comportamento tão vigoroso, que dispense alta taxa energética, sugere uma função no mínimo relevante. Este comportamento provavelmente está relacionado com o oferecimento de líquido resultante do macerado da presa armazenado no papo à larva. No entanto, a função deste ato comportamental ainda é muito discutida, mas sabe-se que se trata de uma comunicação entre os adultos e os imaturos das vespas sociais, sendo que ainda não tinha sido descrito para o gênero *Mischocyttarus*.

Introdução

No reino animal, o cuidado da prole pelos adultos por meio do fornecimento de nutrientes levou a evolução do comportamento social em alguns grupos, notavelmente em alguns mamíferos e nos Hymenoptera sociais, sendo que em todas as espécies sociais, surgiram sinais para coordenar essa interação entre pais e filhos ou adultos e imaturos (Wilson 1975).

As vespas sociais tem uma interação alimentar entre os adultos e sua prole bem desenvolvida, mas com uma troca. Ao contrário dos vertebrados e abelhas melíferas, o fluxo de nutrientes acontece nos dois sentidos: a larva, assim como é alimentada pelos

adultos, produz pela glândula labial a secreção salivar, que é rica em açúcar e aminoácidos, sendo avidamente solicitada e embebida pelos adultos (Hunt *et al.* 1982).

Além disso, em algumas vespas sociais, o contato com a larva é acompanhado por alguma forma de sinal vibratório realizado pelos adultos (Reeve, 1991). Sinais de comunicações mecânicos são notáveis em vespas sociais de fundação independente: *Polistes*, *Mischocyttarus*, *Ropalidia* e *Belonogaster*. As fêmeas produzem esses sinais mecânicos vibrando rapidamente o corpo enquanto estão no ninho ou batendo alguma parte do corpo contra o ninho ou até mesmo em outro indivíduo da colônia. Quando estas vibrações são produzidas por batidas de alguma parte do corpo no ninho, são denominadas de *drumming* ou tamborilamento, como por exemplo, o tamborilamento antenal (*antennal drumming*) ou o tamborilamento gastral (*gastral drumming*) (Jeanne 2009).

As vespas sociais do Brasil estão representadas pelos Polistinae que abrangem 21 gêneros subdivididos nas tribos Mischocyttarini, Polistini e Epiponini. A tribo Mischocyttarini é formada pelo maior gênero de vespídeos sociais, *Mischocyttarus*, com 245 espécies distribuídas em nove subgêneros. As espécies de *Mischocyttarus* são consideradas eussociais primitivas, com fundação independente e sem diferenciação morfológica de castas. As colônias são fundadas independentemente por haplometrose ou pleometrose, são pouco populosas e semelhantes às de *Polistes* (Carpenter & Marques 2001, Silveira 2008).

Sendo assim, este trabalho teve como objetivo descrever a ocorrência de *antennal drumming* (AD) no gênero *Mischocyttarus*, por meio de estudos em colônias de espécies *Mischocyttarus* (*Megacanthopus*) *parallelogrammus* Zikán, 1949, a fim de compreender suas possíveis funções.

Materiais e métodos

O estudo foi realizado em uma população de *M. parallelogrammus* encontrada na Fazenda Angelim Rainforest, uma reserva natural de Mata Atlântica no município de Ubatuba, SP, Brazil (23° 23'S, 45° 03'O).

Inicialmente foi feita a localização dos ninhos de *M. parallelogrammus* e a marcação dos indivíduos pelo menos um dia antes de iniciar as observações comportamentais. As vespas foram coletadas com uma rede entomológica, marcadas no tórax com tinta de aerodelismo e em seguida devolvidas à colônia. Com essa

marcação foi possível estabelecer os indivíduos dominantes e subordinados nas colônias.

Foram observados 35 ninhos, totalizando 241 horas de observação. Nas colônias estudadas foram amostrados todos os contatos entre os adultos e as larvas, a fim de obter os seguintes dados: (1) quais vespas realizavam o contato com os imaturos, (2) que comportamentos estes indivíduos realizavam antes e depois do contato, (3) se ocorria ou não algum tipo de sinal vibratório realizado pelo adulto no momento de contato com o imaturo, e (4) como era esse sinal de comunicação.

Para confirmar a realização do *antennal drumming* (AD) foram utilizados em quatro colônias um gravador (Marantz) e um microfone (Senheiser) profissionais direcionais, verificando a ocorrência de sinais vibratórios nas colônias e captando sua frequência. Essas gravações totalizaram 10 registros que foram analisados e tratados com o programa Raven Pro 1.3, a fim de mensurar tais frequências.

No momento do contato do adulto com a larva, ou seja, quando o adulto colocava a cabeça no interior das células contendo imaturos, foi verificado se ocorria o AD, que era identificado e contabilizado toda vez que a vespa posicionava a cabeça sobre a abertura da célula contendo uma larva e batia rapidamente as antenas na parede interna da célula. Como as observações foram feitas utilizando o método de amostragem de todas as ocorrências, foi possível identificar, por meio de gravações utilizando uma câmera filmadora, quais comportamentos ocorreram antes de cada ato de AD. Desta forma, todas as ocorrências dos comportamentos realizados até 20 minutos antes do AD foram contabilizadas, de forma que pode haver mais de uma ocorrência de cada comportamento em cada ato de AD. Após o comportamento em questão, registraram-se apenas os comportamentos realizados até 5 minutos imediatamente depois do ato.

Para verificar diferenças na frequência de comportamentos realizados pelas classes dominantes e subordinadas de vespas, antes e depois do AD, foi feito o teste U de Mann-Whitney, utilizando o software gratuito BioEstat 5.3.

Os aspectos do ciclo de desenvolvimento, como o estágio em que se encontrava a colônia e o estágio de desenvolvimento dos imaturos foram considerados para verificar se influenciavam na ocorrência ou não do AD. A classificação dos estágios de desenvolvimento colonial foi a proposta por Jeanne em 1972: (1) estágio de pré-emergência, subdividido nos subestágios de ovo, larva e pupa, (2) estágio de pós-emergência, subdividido em subestágios de pré-macho e de pós-macho, e (3) o estágio de declínio da colônia.

Resultados

Durante o contexto de contato com a larva, foi possível observar que os adultos de *M. parallelogrammus* realizavam o *antennal drumming* (AD) no retorno com alimento para a colônia (80,00%) ou após receber alimento da vespa forrageadora (14,29%) (figura 1 e figura 2A). Após obter o alimento de algumas das formas anteriores, a vespa verifica as células, alimenta as larvas, caminha pelo ninho e realiza ou não o self-grooming, sendo que quando o alimento é uma presa, ocorre também o maceramento da mesma. Em seguida, o indivíduo bate suas antenas rapidamente e vigorosamente no interior das células, realizando, provavelmente, um sinal vibratório (figura 1). Geralmente, o indivíduo insere a cabeça no interior da célula realizando o AD, alimenta a larva, procura outra célula, realiza o AD novamente, alimenta a larva desta outra célula, podendo repetir a sequência de comportamentos várias vezes em diferentes células. Este contexto comportamental variou de 10 segundos até 10 minutos.

Com o uso do gravador e do microfone profissionais comprovou-se a ocorrência do AD. A partir das gravações foi possível fazer sonogramas (figura 3), enfatizando a ocorrência de vibrações causadas pelas batidas das antenas no ninho, encontrando uma média de $13 \pm 2,56$ batidas por segundo, com frequência mínima de 3771,7 Hz e frequência máxima de 18067,4 Hz (tabela 1).

O AD foi observado somente em células contendo larvas, sendo que dentre todas as ocorrências, apenas 7,84% ocorreram em células contendo larva pequena (L1 e L2), enquanto 41,18% continham larva média (L3 e L4) e 50,98% continha larva grande (L5) (figura 2B). Desta forma, nas colônias em que ocorreu o comportamento, 25,71% estava no estágio de pré-emergência subestágio de larva, 14,29% na pré-emergência subestágio de pupa, 51,43% na pós-emergência subestágio pré-macho e 8,57% eram colônias em pós-emergência no subestágio pós-macho (figura 2C).

Tanto subordinadas (51,43%) como as vespas dominantes (48,57%) realizaram o AD, sendo que a diferença das frequências da realização deste comportamento entre as castas foi irrelevante (figura 2D).

Os comportamentos realizados pelas vespas antes do AD foram: verificar células (VC), alimentar larva (AL), forragear (FOR), self-grooming (SG), macerar presa (MP), retornar com néctar (RN), receber alimento (RA), retornar com presa (RP), doar alimento (DA) e caminhar pelo ninho (C). Tais atos se encontram listados na figura 4 de acordo com a posição hierárquica dos indivíduos que os realizaram.

Observou-se, praticamente, em todas as ocorrências que as vespas verificavam as células antes do AD, sendo este o comportamento mais frequente, seguido do ato de alimentar as larvas, que foi mais realizado pelas subordinadas (figura 4).

Em apenas duas ocorrências de AD observadas no presente trabalho não foram verificados o forrageamento ou a divisão de alimentos pelos indivíduos antes do comportamento. No primeiro caso a vespa ovipositou, verificou as células e realizou contato com a larva antes de realizar o AD, e no outro caso, o indivíduo apenas verificou as células. Desta forma estas duas ocorrências do AD não foram consideradas nas análises, a fim de padronizar as amostras. Em ambos os casos os indivíduos realizaram o AD pelo menos 50 minutos após o forrageamento.

Na maior parte das vezes, a subordinada forrageava e, ao chegar à colônia com alimento, ela mesma realizava o AD, sendo que houve diferença significativa na frequência de forrageamento entre as castas, subordinada e dominante ($Z = 2.2778$; $p = 0.0114$). Em algumas ocorrências, a subordinada dividiu a presa coletada no campo com a dominante, que realizou o AD. Nos casos em que as subordinadas retornaram com néctar, foi observada apenas uma ocorrência de trofalaxia com a dominante, que realizou o AD em seguida. As dominantes também saíram pra forragear antes do AD, tanto por néctar quanto por presa (figura 4).

Desta forma, o forrageio e a divisão de alimento são comportamentos marcantes e determinantes para a ocorrência do AD, sendo que na maioria das vezes as vespas retornaram do forrageio com néctar (48,57%) e a troca de alimento entre os adultos ocorreu mais frequentemente com presas (11,43%) (figura 2A). Esta troca de alimento antes do AD aconteceu sempre da subordinada para a dominante, sendo representado pelos comportamentos receber alimento (RA), que só foi realizado pelas dominantes, e doar alimento (DA) sempre realizado pelas subordinadas (figura 4).

Além do comportamento RA, que foi exclusivo das dominantes, o ato de macerar presa (MP) também foi mais frequente nestes indivíduos, enquanto todos os outros comportamentos foram mais executados pelas subordinadas. Provavelmente, isto se deve ao fato de que as dominantes receberam mais presas do que néctar e logo, maceraram mais as presas antes do AD.

O comportamento mais frequente, após as vespas realizarem o AD, foi o self grooming (32,56%) e em seguida o forrageamento (25,58%), sendo que alguns

indivíduos verificaram as células (23,26%) e ficaram imóveis (18,60) (figura 1 e figura 2E).

Discussão

Em *Polistes fuscatus*, a rainha retorna para seu ninho pré-emergente com presa e macera ingerindo líquido da presa. Em seguida, alimenta as larvas grandes com pedaços da presa. Após se limpar, ela vai novamente, de célula em célula, agora batendo suas antenas rapidamente (realizando o *antennal drumming*) na borda de cada célula por aproximadamente um segundo. Depois de realizar uma sequência de “rondas” de célula em célula várias vezes, ela segue a sequência de AD, regurgitando o líquido da presa que estava armazenado em seu papo. Larvas de todos os tamanhos são alimentadas com este líquido. O contexto alimentar geralmente termina com o adulto se limpando (Pratte & Jeanne, 1984). Em *M. parallelogrammus* o contexto do AD é semelhante ao de *Polistes* e envolve a chegada ao ninho com alimento e a alimentação larval. No entanto, diferentemente do que ocorre em *Polistes*, tanto as dominantes como as operárias realizam o AD e toda a gama de comportamentos que ocorrem anteriormente a ele. Outra diferença notável é que as *M. parallelogrammus* frequentemente forrageiam por néctar antes do AD (figura 2A), o que não foi observado nos trabalhos realizados com *Polistes* (Pratte & Jeanne, 1984).

A partir dos sonogramas, gerados pelo uso do microfone nas colônias de *M. parallelogrammus*, foi possível enfatizar a ocorrência de vibrações causadas pelas batidas das antenas no ninho, sendo que pode ser comparado com os resultados observados em *P. fuscatus*, em que a frequência de batidas variou de 3 a 30 batidas/seg (Pratte & Jeanne, 1984).

Um comportamento tão vigoroso deve dispende alta taxa energética, sugerindo uma função no mínimo relevante. O propósito deste ato comportamental ainda é muito discutido, mas sabe-se que se trata de uma comunicação entre os adultos e os imaturos das vespas sociais, sendo que ainda não tinha sido descrito para o gênero *Mischocyttarus*. Jeanne (1972) observou que os adultos de *M. drewseni* vibram o gáster rapidamente para cima e para baixo contra o ninho, produzindo vibrações em um mesmo contexto do AD. As funções do drumming giram em torno de basicamente duas hipóteses: (1) estimular as larvas a produzirem saliva larval, desta forma o tamborilamento antenal seria uma forma de o adulto solicitar alimento às larvas, como observou Brennan (2005) em colônias de *P. dominulus* e (2) inibir a produção da saliva,

como um aviso para as larvas de que iriam receber alimento (Suryanarayanan & Jeanne 2008).

O AD não ocorreu em colônias pré-emergentes no subestágio de ovo de *M. parallelogrammus*, sendo que a presença de larva se mostrou um fator essencial e determinante para ocorrência de tal ato, enfatizando que se trata de um sinal vibratório entre adulto e a larva. A grande maioria das vezes, mais de 90% (figura 2B), o AD ocorreu em larvas a partir do terceiro instar, o que provavelmente está relacionado com o fato de neste instar começarem a produzir saliva larval. Sendo assim, a função deste comportamento estaria de fato relacionada com a produção de saliva larval. É importante notar que, dentre os comportamento realizados por *M. parallelogrammus* antes do AD, quase todos estão relacionados com o suprimento da colônia por alimentos, mais especificamente das larvas, sendo que apenas C, VC e SG, não estão envolvidos com a alimentação. No entanto, VC e SG podem estar indiretamente relacionados com a troca de alimentos. Provavelmente, em *M. parallelogrammus* a função do AD trata-se da segunda hipótese, já que, de todas as ocorrências observadas 94,29% tiveram como comportamentos anteriores ao AD o forrageamento ou o recebimento de alimento por outro indivíduo, que são atos diretamente relacionados à alimentação da colônia, lembrando que o comportamento alimentar larvas foi o segundo mais frequente neste contexto (figura 4). Além disso, em alguns trabalhos constataram que o fluxo de alimento durante este contexto é unidirecional e sempre do adulto para larva (Suryanarayanan & Jeanne 2008).

Dentre as situações em que ocorreu o AD e não ocorreram forrageamento ou a troca de alimento entre os adultos envolvidos, verificou-se que o forrageamento aconteceu até uma hora antes do AD. Neste caso, podemos considerar que após forragear por alimento a vespa armazena líquido deste alimento no papo para alimentar as larvas posteriormente, corroborando com Suryanarayanan & Jeanne (2008) que afirmam que, em *Polistes fuscatus*, este comportamento está relacionando com o oferecimento de líquido resultante do macerado da presa armazenado no papo.

No presente trabalho, notaram-se frequências maiores de AD em colônias pós-emergentes no subestágio pré-macho. Já em *Polistes fuscatus* a taxa de AD é bem mais elevada no estágio de pré-emergência e durante as primeiras semanas da pós-emergência (Suryanarayanan *et al.* 2011). De forma que os últimos trabalhos feitos com *Polistes* (Suryanarayanan & Jeanne 2008, Jeanne 2009, Suryanarayanan *et al.* 2011) sugerem que o AD não é apenas um sinal de inibição para o regurgitamento de saliva

larval, mas é um comportamento resultante de algum sinal emitido pela larva e que pode estar relacionado com seu desenvolvimento e até mesmo com a função que o adulto desempenhará na colônia (dominante ou subordinada).

Referências bibliográficas

- Brennan, B. J. 2005: **Vibratory communication in the social paper wasp *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae)**. PhD Dissertation, Cornell Univ., Ithaca.
- Carpenter, J. M. & Marques, M. 2001. **Contribuição ao estudo dos vespídeos do Brasil (Insecta, Hymenoptera, Vespidae)**. Universidade Federal da Bahia, Série Publicações Digitais, Cruz das Almas. 147p.
- Hunt, J. H.; Baker, I. & Baker, H.G. 1982. Similarity of amino acids in nectar and larval saliva: The nutritional basis for trophallaxis in social wasps. **Evolution** **36**: 1318-1322.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** **144**(3): 63-150.
- Jeanne, R.L. 2009. Vibrational signals in social wasps: A role in caste determination? In: **Organization of Insect Societies** (Gadau J. and Fewell J., Eds), Harvard University Press, Cambridge. pp 241- 263.
- Pratte, M. & Jeanne, R.L. 1984. Antennal drumming behavior in *Polistes* wasps. **Z. Tierpsychol.** **66**: 177-188.
- Reeve H.K. 1991. *Polistes*. In: **The Social Biology of Wasps** (Ross K.G. and Matthews R.W., Eds), Cornell University Press, Ithaca. pp 99-148.
- Silveira, O. T. 2008. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia** **52**: 510-549.
- Suryanarayanan, S. & Jeanne, R.L. 2008. Antennal drumming, trophallaxis, and colony development in the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). **Ethology** **114**: 1201-1209
- Suryanarayanan S.; Hantschel, C.; Torres, C. G. & Jeanne, R. L. 2011. Changes in the temporal pattern of antennal drumming behavior across the *Polistes fuscatus* colony cycle (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux** **58**: 97-106.
- Wilson, E. O. 1975. **Sociobiology: The New Synthesis**. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 720p.

Tabela 1. Características das vibrações causadas pelas batidas das antenas nas paredes das células captadas por gravador e microfone profissionais em colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus*

	Batidas/segundo	Intervalo entre batidas (s)	Frequência (Hz)
Mínimo	8,3530	0,0130	3771,7
Máximo	15,6939	0,4200	18067,4
Média	13,1994	0,0555	-
Desvio padrão	2,5611	0,0314	-

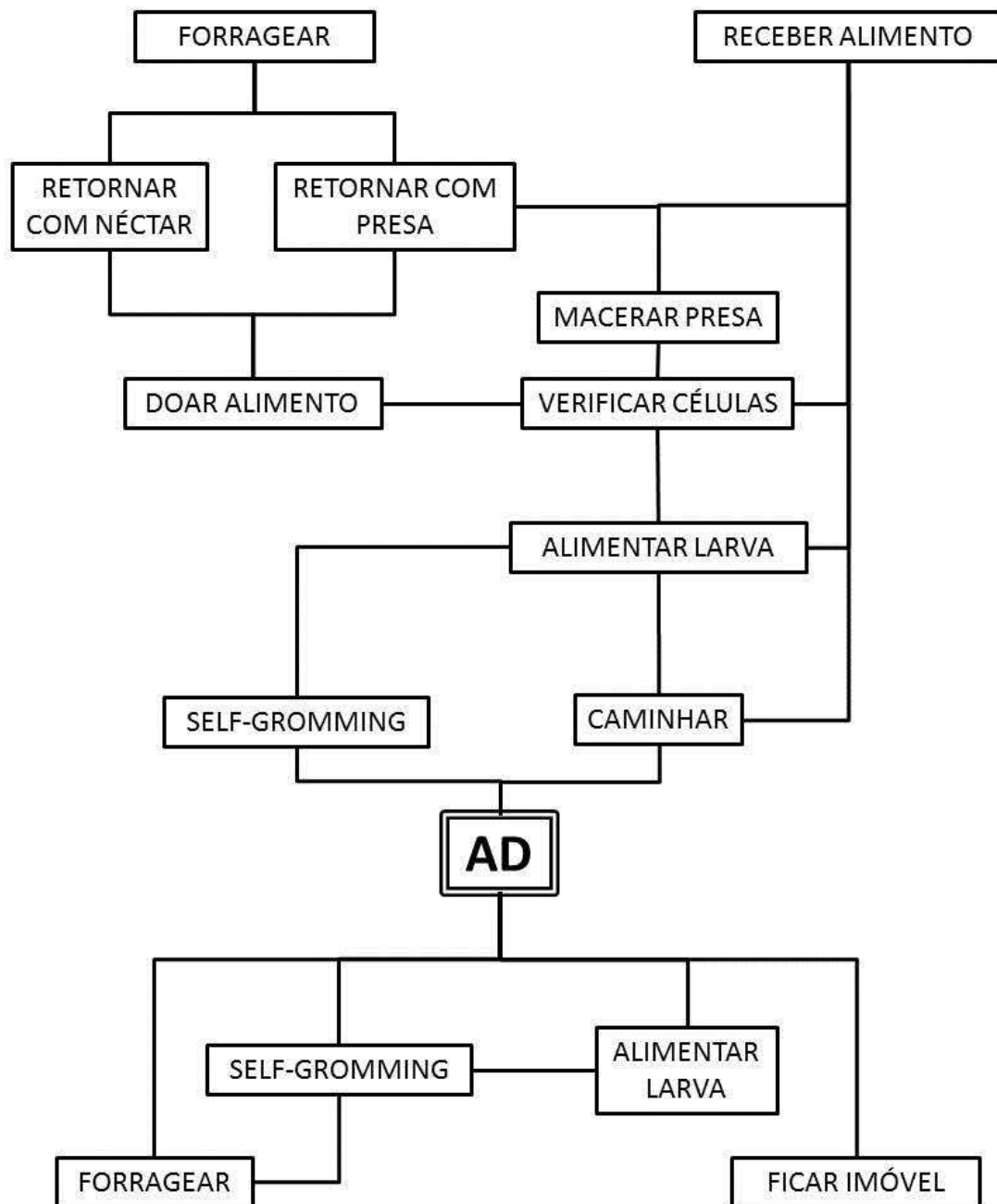


Figura 1. Fluxograma envolvendo as seqüências de atos comportamentais anteriores e posteriores ao *antennal drumming* (AD) em colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus*

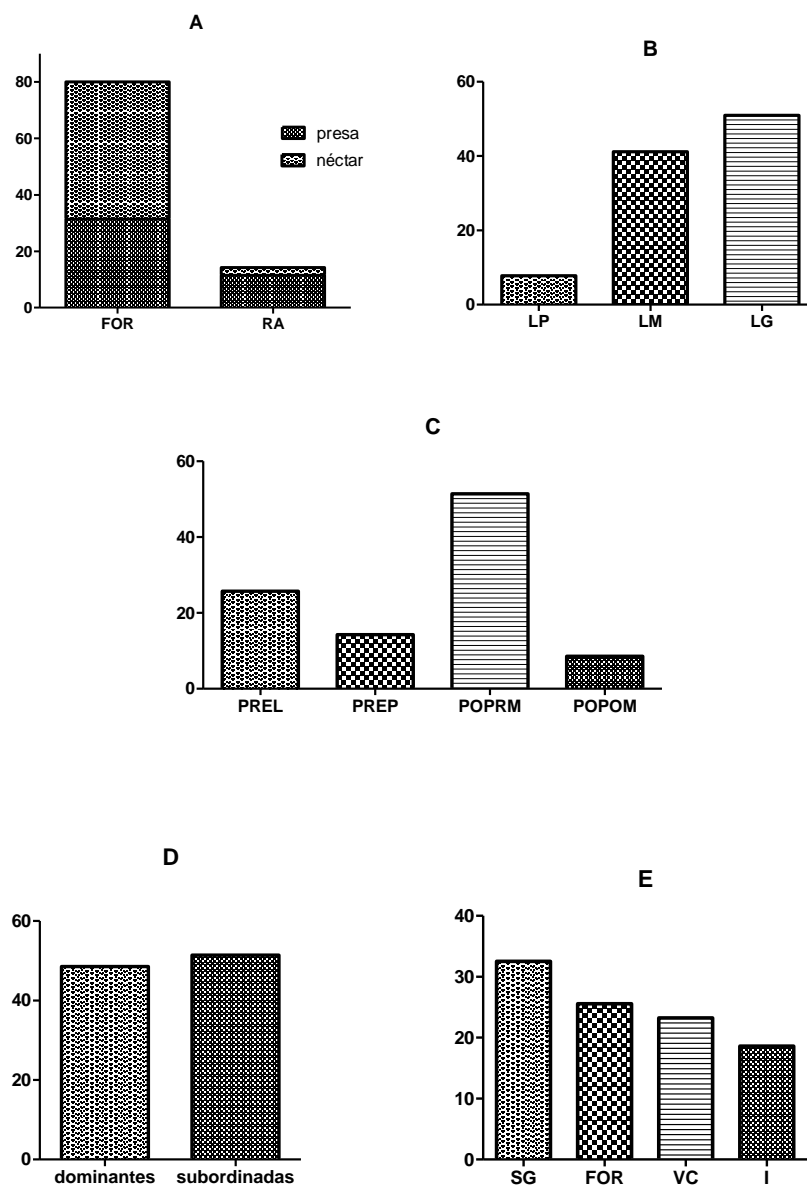


Figura 2. Gráficos de frequências (%): (A) da forma em que as vespas obtiveram o alimento (presa ou néctar) antes de realizarem AD por meio do forrageamento (FOR) ou recebimento do alimento (RA) de outro indivíduo; (B) do tamanho das larvas (LP = larva pequena, LM = larva média, LG = larva grande) presente nas células em que as vespas realizaram o AD; (C) do estágio das colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus* (PREL = Pré-emergência subestágio de larva, PREP = Pré-emergência subestágio de pupa, POPRM = Pós-emergência subestágio pré-macho, POPOM = Pós-emergência subestágio pós-macho), em que foram observadas as ocorrências de AD; (D) da posição hierárquica (dominante ou subordinada) da vespa que realizou o AD; (E) dos comportamentos realizados pelas vespas após o AD (SG = Self-grooming, FOR = Forrageou, VC = Verificou células, I = Permaneceu imóvel).

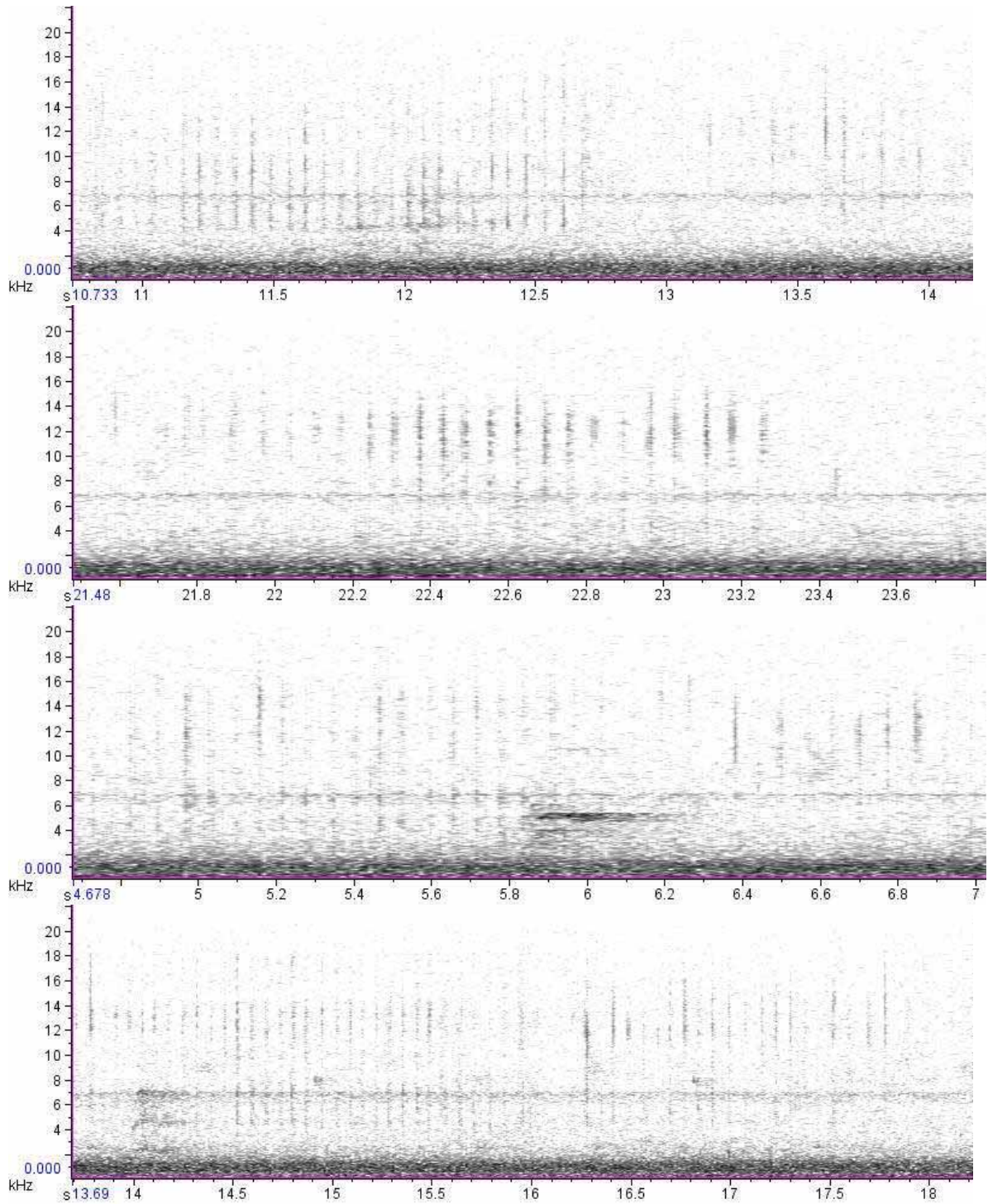


Figura 3. Sonogramas gerados a partir dos atos de AD realizados por fêmeas de *Mischoyctarus paralleloграмmus* em quatro colônias diferentes (gravações analisadas e tratadas com o programa Raven Pro 1.3)

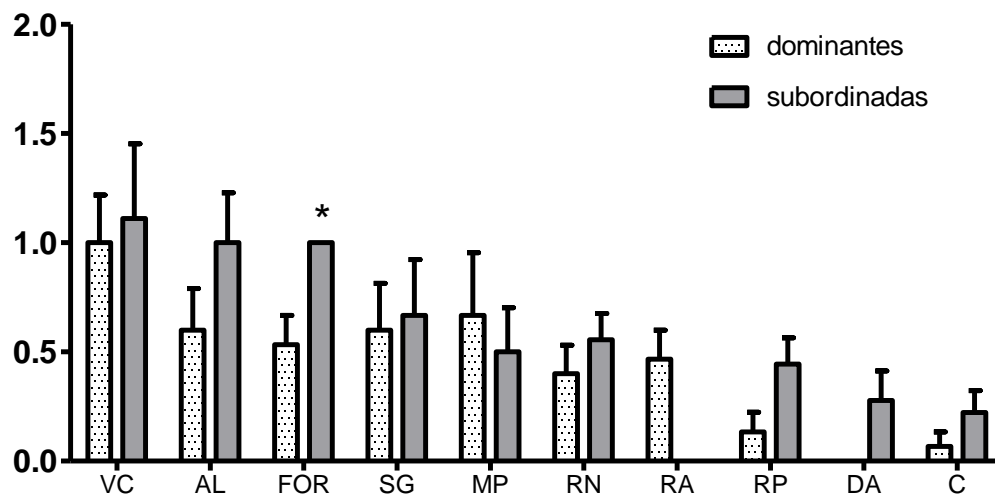


Figura 4. Frequência dos comportamentos realizados pelas vespas dominantes e subordinadas de *Mischocyttarus parallelogrammus* antes de cada ocorrência de AD: VC = verificar células, AL = alimentar larva, FOR = forragear, SG = self-grooming, MP = macerar presa, RN = retornar com néctar, RA = receber alimento, RP = retornar com presa, DA = doar alimento, C = caminhar pelo ninho. O gráfico apresenta a média dos comportamentos com seus erros padrões. Os asteriscos representam os comportamentos que apresentaram diferença significativa (teste U de Mann-Whitney) entre dominantes e subordinadas (FOR: $Z = 2.2778$; $p = 0.0114$)

CAPÍTULO VI

Hierarquia de dominância, comunicação química e visual de *Mischocyttarus* (*Megacanthopus*) *parallelogrammus*

Resumo

Na organização social de vespas sociais primitivas, apesar das diferenças morfológicas externas serem mínimas ou inexistentes, o relacionamento entre os indivíduos ocorre precisamente, de forma que cada indivíduo se comporta de maneira particular em relação aos outros membros da sua colônia de acordo com sua casta. Desta forma, estes indivíduos devem ser capazes de detectar sinais químicos específicos de modo a reconhecerem o papel de cada um. Entre a grande variedade de sinais químicos, os compostos conhecidos como hidrocarbonetos cuticulares apresentam grande relevância nos estudos sobre o processo de reconhecimento químico. Sendo assim, o objetivo do trabalho foi estudar colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus* relacionando características comportamentais, morfofisiológicas e bioquímicas. Foram identificados 80 hidrocarbonetos sendo que 13,75% eram alcanos lineares, 53,75% monometilalcanos e 31,25% dimetilalcanos. De maneira geral, podemos concluir que o perfil cuticular das fêmeas de *M. parallelogrammus*, além de apresentar função na identificação de co-específicos, está relacionado com o desenvolvimento ovariano e principalmente com o status hierárquico dos indivíduos, de forma que provavelmente os compostos cuticulares reflitam não só o estado fisiológico, mas também os comportamentos que realizam nas colônias. Apesar da variabilidade fenotípica em *M. parallelogrammus* ter sido observada somente com relação à diferenciação inter-colonial das fêmeas, é importante ressaltar que este e outros aspectos merecem estudos mais aprofundados, já que tais diferenças visuais ainda não tinham sido relatadas na comunicação do gênero *Mischocyttarus*.

Introdução

As vespas eussociais primitivas apresentam alta plasticidade comportamental, ocorrendo uma hierarquia de dominância estabelecida através de oofagia e interações

agonísticas entre as fêmeas (Gadagkar 1991, Silveira 2008). O estabelecimento desta hierarquia gera uma dinâmica social baseada no custo nutricional e nos benefícios dos comportamentos realizados: o indivíduo dominante evita executar atividades de alto custo energético, criando uma reserva nutricional, e desse modo, aumenta a sua capacidade reprodutiva na colônia, que, conseqüentemente, favorece a sua dominância em relação às outras fêmeas (Markiewicz & O'Donnell 2001).

No entanto, vale ressaltar que, devido ao pequeno número de indivíduos nas colônias de *Mischocyttarus* e ao fato de todos serem potencialmente reprodutivos, as fêmeas subordinadas e dominantes podem assumir qualquer função, de acordo com as suas necessidades (Jeanne 1986, Litte 1981, Murakami 2007).

Apesar das diferenças morfológicas externas serem mínimas entre as castas reprodutivas e não reprodutivas, a dissecação das fêmeas de espécies como *M. cassununga*, *M. cerberus styx* e *M. montei* revelam a presença de mais de uma fêmea inseminada e com ovário bem desenvolvido em qualquer período do ciclo da colônia (Murakami *et al.* 2009, Noda 2005, Oliveira 2007, Costa-Filho 2011), mesmo quando a hierarquia social é bastante estável e a longevidade da vespa dominante é bastante alta (Murakami & Shima 2010).

Nesta organização social, o relacionamento entre os indivíduos ocorre precisamente, de forma que cada indivíduo se comporta de maneira particular em relação aos outros membros da sua colônia de acordo com sua casta. Desta forma, estes indivíduos devem ser capazes de detectar sinais químicos específicos de modo a reconhecerem o papel de cada um, assim como identificar individualmente os companheiros da sua colônia, e diferenciar os intrusos ou invasores (Lorenzi *et al.* 1997, Singer & Espelie 1997).

Os sinais químicos responsáveis pelo reconhecimento dos indivíduos na colônia são determinados por componentes genéticos e ambientais (Ratnieks 1991, Page *et al.* 1991, Arnold *et al.* 1996, Gamboa, 1996). Entre a grande variedade de sinais químicos, os compostos conhecidos como hidrocarbonetos cuticulares apresentam grande relevância nos estudos sobre o processo de reconhecimento químico (Lorenzi *et al.* 1997). Dessa forma, além de proteger os insetos da dessecação, estes compostos também são considerados sinais primários no sistema de reconhecimento de insetos sociais (Singer 1998, Howard & Blomquist 2005). Por apresentarem elevado peso

molecular e não serem altamente voláteis, os insetos são capazes de percebê-los através do contato direto ou a curta distância, por exemplo, através da “antenação” (Lorenzi *et al.* 1997). Este ato de verificar o co-específico com as antenas foi considerado o principal comportamento no estabelecimento da hierarquia social de *M. cassununga*, sendo que tal comportamento de dominância pode ser considerado com baixa agressividade, e traz indícios da importância e utilização da comunicação química por meio dos hidrocarbonetos na espécie (Murakami & Shima 2010, Murakami 2012).

Dentre os diversos grupos de vespas eussociais primitivos, os principais estudos sobre reconhecimento químico tratam do gênero *Polistes*. Estes trabalhos têm mostrado que a composição dos hidrocarbonetos cuticulares nos insetos sociais pode apresentar um perfil de composição colônia-específica e das castas (Espelie & Hermann 1990, Espelie *et al.* 1990, Bonavita-Courgoudan *et al.* 1991, Layton *et al.* 1994, Singer 1998, Tannure-Nascimento *et al.* 2007).

Apesar dos hidrocarbonetos não serem compostos exclusivos da cutícula das vespas, uma vez que complexas misturas de substâncias protéicas podem também estar envolvidas na comunicação (Sledge *et al.* 2001, Dapporto *et al.* 2008), a maior parte dos estudos ainda concentram seus esforços no papel dessas substâncias na comunicação química social. Algumas pesquisas revelam que, além da mistura de hidrocarbonetos sob o favo ser a mesma da cutícula dos indivíduos da colônia (Espelie *et al.* 1990, Espelie & Hermann 1990), as vespas adultas e as larvas também apresentam perfis similares nos hidrocarbonetos cuticulares (Panek & Gamboa 2000). No entanto, existe uma variação entre os perfis individuais, refletindo a diferenciação reprodutiva entre os membros de uma colônia (Sledge *et al.* 2001, Dapporto *et al.* 2005).

As espécies do gênero *Mischocyttarus*, endêmico das Américas, que também podem ser consideradas modelos para se estudar a evolução do comportamento social nos vespídeos, podem apresentar aspectos bioquímicos interessantes relacionados com a organização colonial. Estes sinais podem estar relacionados com a diferenciação colônia-específica, na diferenciação das tarefas e nível hierárquico e com o estado reprodutivo dos indivíduos da colônia (Ferreira *et al.* 2012, Murakami 2012, Neves *et al.* 2012).

Outro aspecto interessante relacionado à comunicação no estabelecimento da hierarquia social em vespas eussociais primitivas são os sinais visuais. Em espécies do

gênero *Polistes* foram observadas variações e sinais visuais presentes na região facial das fêmeas que possibilitam que as companheiras se reconheçam dentro da colônia (Tibbetts 2002, Tibbetts & Dale 2004, Tannure-Nascimento *et al.* 2008). Em *M. cassununga* este tipo de sinalização visual não foi observado (Murakami 2012), no entanto, durante os estudos comportamentais em colônias de *M. parallelogrammus*, verificou-se uma variação fenotípica na coloração do clipeo dos indivíduos.

Sendo assim, o objetivo do trabalho foi estudar colônias de *M. parallelogrammus* relacionando características comportamentais, morfofisiológicas e bioquímicas, a fim de entender aspectos da organização social da espécie. O presente estudo visou a (1) identificação qualitativa e quantitativa dos hidrocarbonetos cuticulares que puderam ser encontrados e identificados em uma população da espécie; (2) a investigação da relação do perfil cuticular com o processo de reconhecimento e sinalização inter-colonial; (3) a identificação de possíveis diferenças do perfil cuticular das fêmeas conforme os padrões de desenvolvimento ovariano; (4) verificação da existência de diferenças químicas na cutícula das fêmeas de acordo com as posições na hierarquia social, a (5) caracterização química das diferentes categorias comportamentais previamente determinadas e a (6) verificação da relação da coloração do clipeo com o status social, o desenvolvimento ovariano, o comportamento e a colônia a qual pertencem as fêmeas estudadas.

Matérias e métodos

O estudo foi realizado utilizando-se dez colônias de *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus* de uma população localizada em uma área de Mata Atlântica na Fazenda Angelim Rainforest (23° 23'S, 45° 03'O), no município de Ubatuba, SP. As colônias foram mapeadas periodicamente para a determinação do seu estágio de desenvolvimento, pré-emergência ou pós-emergência. No total das colônias observadas, cinco eram colônias pré-emergentes, fundadas por pleometrose com dois indivíduos cada e as outras cinco eram colônias pós-emergentes, que apresentavam de três a oito indivíduos, totalizando 38 fêmeas analisadas (tabela 1).

Além disso, foram feitas observações comportamentais para definir as fêmeas dominantes e subordinadas, sendo que para fazer tal distinção, os indivíduos foram previamente marcados com caneta de marcação permanente. Os atos de oviposição e

oofagia, foram analisados com o intuito de identificar as dominantes nas colônias. Além disso, para verificar a hierarquia na colônia, principalmente os comportamentos agressivos entre as fêmeas foram considerados, como, por exemplo, a movimentação brusca contra outro indivíduo, morder e se posicionar sobre a subordinada. O forrageamento somente por material de construção e ficar a maior parte do tempo no centro da colônia sobre as células também são atos comportamentais que auxiliam a determinar a relação de dominantes e subordinadas na colônia (West-Eberhard 1969, Jeanne 1972, Noda 2005). Desta forma, as fêmeas das colônias pós-emergentes foram classificadas (1) alfa, as mais dominantes no ranking da hierarquia social, (2) beta, as segundas no ranking e as (3) subordinadas, que passaram o maior tempo forrageando e quando estavam imóveis na colônia, ficaram na lateral ou atrás do favo. Para as análises que incluíram as colônias pré-emergentes, estas foram classificadas como (1) fundadoras, enquanto que as fêmeas das colônias pós-emergentes foram divididas em (2) dominantes, que realizavam oviposição e (3) subordinadas.

Após as observações em campo, os indivíduos foram coletados, individualizados em frascos de vidro e mantidos em freezer até o momento das análises químicas. Feita a extração de hidrocarbonetos cuticulares, as fêmeas de *M. parallelogrammus* foram dissecadas para se estabelecer um padrão de seus desenvolvimentos ovarianos, que foram classificados como muito desenvolvido (MD), desenvolvido (D), pouco desenvolvido (PD) e sem desenvolvimento aparente (S) (figura 1) (adaptação de Murakami & Shima 2006).

Para a caracterização do perfil cuticular das fêmeas de *M. parallelogrammus*, os hidrocarbonetos foram extraídos por meio de banhos em 2 ml de solvente apolar (hexano com 95 % de pureza da marca Macron Chemicals), por 2 minutos. As amostras foram analisadas em um sistema de Cromatografia Gasosa Acoplada a Espectrometria de Massas SHIMADZU, modelo GCMS-QP2010. O protocolo de temperatura usado foi de: 150°C -280°C à 2°C /min, e as análises feitas em modo *splitless*. Todo o processo de identificação dos hidrocarbonetos foi realizado com o auxílio do programa *GCMS Solutions for Windows* (Shimadzu Corporation), em que os comprimentos de cadeias equivalentes foram determinados utilizando-se n-alcenos padrões (Sigma Chemical Co.), e quantificação foi baseada nas áreas de pico obtidas pelos cromatogramas (Singer *et al.*1992).

Os compostos identificados foram quantificados a partir da área sob o pico. Os picos de contaminação foram retirados da amostra e os valores das concentrações relativas foram recalculados. Para se evitar erros na composição dos dados amostrais (Aitchison 1986), a área de cada pico apontado pelo cromatograma foi transformada de acordo com a seguinte fórmula: $Z = \ln [A_p / g(A_p)]$, em que A_p é a área do pico, $g(A_p)$ é a média geométrica do pico em cada grupo de fêmeas e Z é a área transformada do pico. A análise de componentes principais (PCA) foi utilizada para definir os picos principais dos compostos comuns a todas as fêmeas a serem comparados.

As cabeças dos indivíduos analisados no estudo foram removidas e fotografadas sob estereomicroscópio óptico com sistema de captura de imagens. Com as imagens digitalizadas, foi possível calcular a porcentagem da área da mancha preta (área azul na figura 17) com relação à área total do clipeo das fêmeas (área vermelha na figura 17), utilizando o programa Adobe Photoshop CS 5, a fim de verificar a existência de diferenças significativas.

Posteriormente, foi feita uma análise de variância ANOVA para testar se os grupos experimentais formados (tabela 2) se diferem na concentração de hidrocarbonetos cuticulares. Também foi feita uma análise discriminante *stepwise*, observando os valores de λ de Wilks para verificar a contribuição individual de cada variável para o modelo e as distâncias de Mahalanobis entre as combinações possíveis entre os grupos. Além disso, foram feitos box-plot das variáveis que mais contribuíram para a diferenciação dos grupos e a análise canônica para a melhor visualização das diferenças. As análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa Statistica 8.0 (Statsoft, Inc.).

Resultados e discussão

1. Identificação qualitativa e quantitativa dos hidrocarbonetos cuticulares de fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus*

A análise dos compostos cuticulares das fêmeas de *M. parallelogrammus* identificou 80 hidrocarbonetos ou grupos de hidrocarbonetos, sendo que 13,75% eram alcanos lineares, 53,75% monometilalcanos, 31,25% dimetilalcanos, e 1,25% não foi identificado (figura 2). A tabela 3 apresenta os valores da média e desvio padrão da

concentração relativa baseada na porcentagem da área dos picos dos compostos encontrados, destacando os compostos comuns a todas as amostras.

Em *M. cassununga* foram encontrados 88 compostos sendo 36,20% metilcalcanos, 32,75% dimetilcalcanos, 14,65% alcanos lineares, 12,92% etilcalcanos e 3,48% compostos que não puderam ser identificados, e assim como no presente trabalho, nenhum alceno foi encontrado (Murakami 2012). A maior quantidade relativa de compostos ramificados sugere a presença de um sistema complexo de comunicação química. (Murakami 2012).

De acordo com os resultados do PCA, os compostos C24 ($0,3547 \pm 0,5528$); C28 ($0,2822 \pm 1,1304$); 13-Me C28 ($1,7772 \pm 2,1851$); 9-Me C28 ($0,2276 \pm 0,2486$); 7-Me C28 ($0,3360 \pm 0,4819$); 5-Me C28 ($0,7323 \pm 0,8407$); 9,13-DiMe C28 ($1,2173 \pm 1,1172$); C29 ($0,5853 \pm 0,6639$); 15-Me C29 ($0,6516 \pm 0,5258$); 5-Me C29 ($0,9648 \pm 0,5278$); C30 ($0,9648 \pm 0,5238$); 14,16-DiMe-C32 e 14,12-DiMe C32 ($2,3682 \pm 2,2716$); 12,8-DiMe C32 ($10,0503 \pm 7,1636$); 7,15-DiMe C32, 7,13-DiMe C32 e 7,11-DiMe C32 ($2,5303 \pm 2,0214$) contribuíram para a primeira e a segunda componentes em mais de 5%. É possível observar no cromatograma do perfil cuticular de *M. parallelogrammus* (figura 3) que os picos selecionados para as análises estatísticas, citados acima e indicados na figura com número azul, estão entre os picos com maiores concentrações e seus tempos de retenção estão no intervalo 11,149 a 28,418 minutos. Ainda na figura 3, pode-se verificar a existência de picos de contaminação, indicados por setas vermelhas, que foram excluídos das amostras e os valores de concentração relativos dos hidrocarbonetos identificados foram recalculados para as análises estatísticas a fim de os padrões químicos dos grupos determinados.

2. Comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus*

O resultado da ANOVA ($F = 2,488673$, $p = 0,000002$) revelou que existem diferenças significativas no perfil químico das colônias pós-emergentes do estudo: N1, N12, N21, N84 e N94. Além disso, foi possível separar significativamente os grupos através da análise discriminante *stepwise* (Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,0092483$; $F(32,60) = 4,849251$; $p < 0,00001$) (tabela 4). Segundo o teste, os principais hidrocarbonetos cuticulares responsáveis pela diferenciação entre as colônias foram: 13-Me C28; 5-Me C28; 15-Me C29; 12,8-DiMe C32; 7,15-, 7,13 e 7,11-DiMe C32 (F para

entrar $> 2,00$) (figura 4). Nos cromatogramas de cada de indivíduos das colônias é possível observar as diferenças na concentração dos picos referentes a esses compostos (figura 5).

Diversos estudos têm investigado o mecanismo de reconhecimento químico através do perfil cuticular nas vespas eussociais basais, principalmente estudando espécies do gênero *Polistes*. Alguns estudos testaram o efeito da concentração de algumas substâncias cuticulares durante o processo de reconhecimento entre co-específicos de *P. dominulus*, e constataram que a alteração do perfil cuticular das vespas de uma colônia, por meio de uma concentração distinta de metilalcanos ou alcenos, gera um conflito colonial em que os indivíduos com perfil alterado são atacados na colônia (Dani *et al.* 2001). Já os hidrocarbonetos lineares são importantes no reconhecimento co-específico em indivíduos jovens, (Lorenzi *et al.* 2004).

Assim, como no presente estudo, para *M. cassununga*, a análise discriminante revelou que, excluindo o C27, os compostos que mais contribuíram para caracterizar as diferenças entre os perfis coloniais foram alcanos ramificados (3-Me C27, 9-; 11-; 13-; 15-Me C29, 13,15, DiMe C29, 7,15-; 7,18-DiMe C29 e 11,16-DiMe C31) (Murakami 2012). Diferentemente, do que ocorreu em *P. satan*, em que os compostos mais importantes na separação dos indivíduos de acordo com a sua colônia foram o C27, C28, C33 e 11-Me C33, ou seja, a maioria compostos lineares (Tannure-Nascimento *et al.* 2007).

De acordo com a análise canônica ocorreu um agrupamento correto de 96,4286% dos indivíduos dentro de suas respectivas colônias (figura 6), sendo que segundo as distâncias de Mahalanobis apenas 20% das combinações possíveis entre os grupos não tiveram diferenças significativas (tabela 5).

Assim como as fêmeas de uma mesma colônia de *M. parallelogrammus* apresentam um perfil cuticular semelhante, a distinção colônia-específica por meio de comunicação química também foi observada em *M. cassununga* com 73,25% da alocação correta das fêmeas nas colônias (Murakami 2012). Esta sinalização química apresenta uma composição que possibilita que as fêmeas de uma determinada colônia reconheçam os seus co-específicos através do odor, como foi demonstrado em espécies de *Polistes*: *P. annularis* (Espelie & Hermann 1990), *P. metricus* (Espelie *et al.* 1990, Layton *et al.* 1994), *P. dominulus* (Bonavita-Courgoudan *et al.* 1991; Pickett *et al.* 2000; Lorenzi *et al.* 2004; Sumana *et al.* 2005), *P. fuscatus* (Gamboa *et al.* 1996; Panek

et al. 2001), *P. biglumis bimaculatus* (Lorenzi *et al.* 1997), e *P. satan* (Tannure-Nascimento *et al.* 2007).

Alguns estudos constataram que para espécies do gênero *Polistes* manter contato com o substrato do ninho é importante para que esses insetos possam reconhecer seus companheiros, já que os hidrocarbonetos presentes na superfície do ninho são encontrados em proporções semelhantes aos da cutícula dos indivíduos adultos (Pfennig *et al.* 1983, Gamboa *et al.* 1986, Espelie *et al.* 1990, Singer *et al.* 1992). A análise do perfil químico cuticular de três espécies de *Mischocyttarus* (*M. cerberus*, *M. consimilis* e *M. latior*) resultou em assinaturas químicas distintas quanto aos hidrocarbonetos lineares. De forma que os compostos químicos são mais próximos nas espécies que apresentam aspectos morfológicos e comportamentais semelhantes, possibilitando a interação de parasitismo facultativo que ocorre entre *M. cerberus* e *M. consimilis* (Ferreira *et al.* 2012).

3. Comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* com diferentes padrões de desenvolvimento ovariano

Os hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas de *M. parallelogrammus* em colônias pós-emergentes diferem significativamente com a variação dos seus desenvolvimentos ovarianos (ANOVA: $F = 3,172503$, $p = 0,00001$). De acordo com a análise discriminante *stepwise* (Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,00459671$; $F(30,44) = 2,765058$; $p < 0,0010$), os grupos de fêmeas, MD (fêmeas ovário muito desenvolvido), D (ovário desenvolvido), PD (ovário pouco desenvolvido) e S (fêmeas sem desenvolvimento ovariano), possuem diferenças químicas significativas, sendo que as diferenças se encontram principalmente nas concentrações relativas dos compostos 13-Me C28 e 7-Me C28 (F para entrar $> 1,00$) (figura 7). Segundo as distâncias de Mahalanobis, 33,33 % das combinações possíveis não tiveram diferenças significativas (tabela 6).

Pode-se observar na tabela 7 que o valor médio das % áreas dos picos que representam os compostos 13-Me C28 e 7-Me C28 são menores nas fêmeas com ovários mais desenvolvidos (MD: $0,020 \pm 0,1372$ e $0,0400 \pm 0,0158$, respectivamente, e D: $1,4400 \pm 2,9937$ e $0,1800 \pm 0,3426$) do que nas fêmeas que possuem pequeno desenvolvimento ovariano (PD: $3,3665 \pm 2,8407$ e $0,4114 \pm 0,2914$, e S: $2,1128 \pm$

0,9583 e 0.3507 ± 0.2148), sendo possível ver tais diferenças nos cromatogramas da figura 8.

Além disso, a análise canônica mostrou um agrupamento correto de 89,2857% dos indivíduos, com as raízes 1 e 2 representado 95,9580% da variabilidade (figura 9). Em *M. cassununga*, quando verificou-se os perfis cuticulares das fêmeas baseados no padrão de desenvolvimento do ovário (A = muito bem desenvolvido, B e C = bem desenvolvido, D = moderadamente desenvolvido. E = pouco desenvolvido), foi obtida uma correta alocação dos grupos em 78,67%, sendo que os resultados sugeriram que os metilalcanos e dimetilalcanos foram predominantes na separação das fêmeas conforme a sua capacidade reprodutiva (Murakami 2012). A maioria dos estudos sobre a comunicação química e o estado reprodutivo de vespas sociais se limita a diferenças encontradas entre os perfis químicos das fêmeas reprodutivas e não reprodutivas das espécies estudadas (Bonavita-Cougourdan *et al.* 1991, Layton *et al.* 1994, Sledge *et al.* 2001, Dani *et al.* 2004, Dapporto *et al.* 2004).

4. Comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* conforme os seus status hierárquicos

Para as análises feitas de acordo com o status hierárquicos das fêmeas das colônias pós-emergentes, alfa (A), beta (B) e subordinadas (S), pode-se observar a existência de diferenças químicas significativas segundo a ANOVA ($F = 3,178393$, $p = 0,0000001$). A análise discriminante *stepwise* (Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,1378193$; $F(14,38) = 4,597114$; $p < 0,0001$) demonstrou que os principais compostos químicos responsáveis pela diferenciação significativa das fêmeas de acordo com a hierarquia das colônias foram: C28, 15-Me C29, 5-Me C29, 15-Me C31 (F para entrar $> 1,00$) (tabela 8, figura 10). Os valores das distâncias de Mahalanobis revelaram que todas as combinações tiveram diferenças significativas (tabela 9), sendo que a análise canônica mostrou um agrupamento correto de 92,8571% dos indivíduos (figura 11). Na figura 12 é possível ver tais diferenças, sendo possível observar que os picos dos compostos responsáveis pela diferenciação dos níveis hierárquicos são maiores nas fêmeas subordinadas.

Em *M. cassununga* as fêmeas foram divididas em fêmeas dominantes na primeira posição, fêmeas na segunda posição, fêmeas na terceira posição e as demais subordinadas, e também ocorreu uma diferenciação significativa dos perfis cuticulares,

com uma alocação correta dos grupos em 63,95% (Murakami 2012). Nas fêmeas de *M. consimilis*, os hidrocarbonetos cuticulares das rainhas se diferenciaram significativamente das operárias, sendo que dentre os alcanos analisados, os que apresentaram grande concentração nas cutículas das dominantes foram: C27 e C29 e estes as separaram das subordinadas (Neves *et al.* 2012).

Sledge *et al.* (2001) notaram que ao remover fêmeas dominantes de colônias de *P. dominulus*, as fêmeas betas, assumiram o seu papel e apresentaram mudanças em seu desenvolvimento ovariano e no perfil de hidrocarbonetos, o qual se assemelhou ao indivíduo alfa. Em estudos com *P. satan*, Tannure-Nascimento *et al.* (2008) relatam que quatro compostos lineares (C31, C27, C29 e C25) e um metilalcano (3-MeC29) foram os principais responsáveis pela separação das fundadoras dominantes, fêmeas substitutas e outras subordinadas, e que o perfil químico das mesmas apresentaram uma relação com o estado reprodutivo dos indivíduos na colônia.

Provavelmente estas diferenças nos compostos químicos se dão pela atividade ovariana e pela tarefa de oviposição das dominantes, diferindo-as das demais, mas também deve estar relacionada com outros comportamentos divergentes, como o ato de permanecer no ninho e o forrageamento, já que tanto em *M. parallelogrammus* (tabela 1), como em *M. cassununga* (Murakami *et al.* 2009, Murakami 2012), é possível observar o desenvolvimento ovariano em fêmeas subordinadas.

Segundo Strassmann (1983), em ninhos maiores e com mais indivíduos, a capacidade da rainha de dominar fisicamente todas as subordinadas diminui, e em tais casos, algum grau de controle é perdido. Nestes casos em *Polistes fuscatus*, a rainha aumenta sua atividade para manter o controle, foca sua atenção em alguns indivíduos, os quais, por sua vez, regulam a atividade de outros subgrupos de adultos na colônia. Estas reguladoras podem ocupar um elevado posto hierárquico e, até mesmo, dividir a reprodução (Reeve & Gamboa 1983). Em *M. cassununga*, o número de fêmeas potencialmente reprodutivas aumenta na subfase pós-macho, embora a fêmea poedeira dominante não seja o único indivíduo inseminado na colônia durante a subfase pré-macho (Murakami 2007; Murakami *et al.* 2009).

5. Comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* de acordo com suas categorias comportamentais

Em um segundo momento, os dados amostrais das colônias pré-emergentes N8, N10, N15, N17 e N20 foram adicionados às análises a fim de verificar se existe um

padrão dos compostos químicos cuticulares das fêmeas fundadoras, quando comparadas com as dominantes e subordinadas das colônias pós-emergentes.

A ANOVA ($F = 3,42378$, $p = 0,0000$) demonstrou que existem diferenças significativas nos compostos cuticulares das diferentes categorias comportamentais (D = dominante, S = subordinada, F = fundadora) em que foram classificadas as fêmeas de *M. parallelogrammus*. As categorias puderam ser separadas significativamente pela análise discriminante *stepwise* (Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,4634635$; $F(10,62) = 2,907181$; $p < 0,0048$) (tabela 10), principalmente pelo composto 7-Me C28 (F para entrar $> 1,00$) (figura 13), sendo que essa diferença pode ser observada nos cromatogramas de fêmeas representantes de cada categoria comportamental (figura 14). Todas as combinações das distâncias de Mahalanobis tiveram diferenças significativas (tabela 11), sendo que a análise canônica mostrou um agrupamento correto de 86,8421% dos indivíduos (figura 15). A menor distinção entre os grupos de fundadoras e subordinadas, provavelmente é reflexo do comportamento semelhante destes grupos, já que durante a fase de pré-emergência as fundadoras, precisam realizar todas as tarefas da colônia.

Diante das comparações dos perfis cuticulares das fundadoras (FA) e das co-fundadoras (FB), não foi possível verificar diferenças significativas utilizando a ANOVA ($F = 1,085403$; $p = 0,378420$). No entanto, os resultados da análise discriminante *stepwise* discriminação dos dois grupos tratados (Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,1034962$; $F(3,6) = 17,32437$; $p < 0,023$), principalmente pelos compostos 5-Me C28, C29, e 14,16-DiMe C32 e 14,12-DiMe C32 (tabela 12) (figura 16).

Em *P. dominulus*, os alcanos e metilalcanos foram importantes na separação de operárias e fundadoras, sendo que durante as primeiras 72 horas após a emergência das fêmeas jovens, ocorrem mudanças nas proporções das três classes de hidrocarbonetos: a concentração dos alcanos lineares permanece relativamente constante enquanto dos alcenos diminui, ao passo que a concentração dos alcanos ramificados aumenta entre o segundo e terceiro dia (Sledge *et al.* 2001).

Segundo Sledge *et al.* (2004), nas fundações por pleometrose de *P. dominulus*, as fêmeas dominantes apresentam uma maior proporção de alcanos lineares, como o C32 e C33, assim como uma menor proporção de alcanos ramificados, quando comparadas com as fêmeas subordinadas. Diferentemente do que pode-se observar em *M. parallelogrammus*, em que as fundadoras apresentaram menos concentração de C29 e

maior concentração de 14,16-; 14,12-DiMe C32, quando comparadas com as co-fundadoras.

Alguns estudos demonstraram que em *P. dominulus* as diferenças entre os perfis cuticulares entre fêmeas fundadoras são mínimas durante as fundações poligínicas e passam a ser significativas somente num estágio mais avançado na fase de pós-emergência, devido à regressão ovariana por parte das fundadoras subordinadas (Sledge *et al.* 2001, Sledge *et al.* 2004, Dapporto *et al.* 2005). Tais resultados corroboram com os obtidos em *M. parallelogrammus*, em que as fêmeas das colônias pós-emergentes de diferentes categorias obtiveram diferenças mais concisas do que as diferenças entre as fundadoras.

De maneira geral, podemos concluir que o perfil cuticular das fêmeas de *M. parallelogrammus*, além de apresentar função na identificação de co-específicos, está relacionado com o desenvolvimento ovariano e principalmente com o status hierárquico dos indivíduos, de forma que provavelmente os compostos cuticulares reflitam não só o estado fisiológico, mas também os comportamentos que realizam nas colônias. Vale ressaltar também que os mecanismos de sinalização química de acordo com o padrão comportamental, provavelmente, devem-se à relação da divisão de trabalho com o estado fisiológico da fêmea, como foi visto em *M. cassununga* (Murakami 2012).

6. Variabilidade fenotípica do clipeo das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus*

Em *M. parallelogrammus* é possível observar uma variedade na coloração da face dos indivíduos (figura 18), sendo que a mancha preta presente nas vespas variou de 1,62% (figura 18a) a 34,26% (figura 18f) da área do clipeo, sendo a média aritmética igual a $13,91\% \pm 6,80\%$. Diferentemente do que já foi observado em algumas espécies de *Polistes*, não foi possível relacionar tal variabilidade fenotípica com o desenvolvimento ovariano nem com o status social que as fêmeas ocupam na colônia por meio de testes estatísticos.

No entanto, quando foram analisadas as colônias pós-emergentes, foi possível estabelecer uma diferenciação da coloração do clipeo de acordo com o ninho a qual pertence a fêmea (ANOVA: $F = 7,8780$; $p = 0,000375$). De acordo com a análise discriminante *stepwise* (Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,4219259$; $F(4,23) = 7,877986$; $p < 0,0004$), as fêmeas das colônias N1, N12, N21, N84 e N94 possuem diferenças na

coloração de seus clípeos. Segundo as distâncias de Mahalanobis, as diferenças significativas da porcentagem escura no clípeo das fêmeas ocorreram entre as colônias N1 e N12, N12 e N21, N12 e N84, N12 e N94, N21 e N84 (tabela 13). Para a colônia N1, a área pigmentada em preto variou de 6,67 a 14,22%, na colônia N12 entre 16,78 a 26,61%, na colônia N21 variou entre 1,62 a 12,11%, para a colônia N84 os valores foram entre 5,32 a 20,22% e na colônia N94 entre 6,44 e 18,08% (figura 19).

Essas diferenças podem ser mais bem visualizadas pela média, desvio padrão e erro padrão dos valores da pigmentação da área preta no clípeo, que demonstra uma maior discrepância nos valores da colônia N12 (figura 20).

Em *M. cassununga* não há indícios da presença de um sistema de sinalização visual, sendo que os indivíduos não apresentam variabilidade fenotípica aparente na região facial, diferindo apenas em algumas regiões do metassoma (Murakami *et al.* 2009, Murakami 2012). No entanto, em espécies de *Polistes* (*P. fuscatus*, *P. dominulus* e *P. satan*) existe uma diferenciação na pigmentação facial dos indivíduos e foi demonstrado que isto tem relação com o status social na colônia (Tibbetts 2002, Tibbetts & Dale 2004, Tannure-nascimento *et al.* 2008). Na espécie *P. satan*, ainda foi demonstrado que existe uma associação entre os sinais visuais e químicos (Tannure-nascimento *et al.* 2008).

Indícios da utilização da variabilidade fenotípica na comunicação no gênero *Mischocyttarus* ainda não tinham sido relatados. Mesmo que tais diferenças visuais tenham sido observadas somente com relação à diferenciação inter-colonial das fêmeas, é importante ressaltar que este e outros aspectos merecem estudos mais aprofundados. Na espécie *M. parallelogrammus*, estudos com maior número de colônias, incluindo fundações em haplo e pleometrose, ajudariam a verificar se o padrão da coloração do clípeo realmente não está relacionado com o estabelecimento da hierarquia social da colônia nesta espécie.

Referências bibliográficas

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

- Arnold, G.; Quenet, B.; Cornuet, J. M.; Masson, C.; Deschepper, B.; Estoup, A. E. & Gasquil, P. 1996. Kin recognition in honeybees. **Nature** **379**: 498.
- Bonavita-Cougourdan, A.; Theraulaz, G.; Bagnères, A. G.; Roux, M.; Pratte, M.; Provost, E. & Clément, J. L. 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. **Comparative Biochemistry and Physiology** **100B**: 667-680.
- Costa-Filho V. C.; Shima, S. N.; Desuó, I. C. & Murakami, A. S. N. 2011. The effects of the social hierarchy destabilization on the foraging activity of eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Psyche** **2011**: 1-8.
- Dani, F. R.; Jones, G. R.; Destri, S.; Spencer, S. H. & Turillazzi, S. 2001. Deciphering the recognition signature within the cuticular chemical profile of paper wasps. **Animal Behaviour** **62**: 165-171.
- Dani, F. R.; Foster, K. R.; Zacchi, F.; Seppa, P.; Massolo, A.; Carelli, A.; AreˆValo, E.; Queller, D. C.; Strassmann, J. E. & Turillazzi, S. 2004. Can cuticular lipids provide sufficient information for within-colony nepotism in wasps? **Proceedings of the Royal Society B** **271**: 745-753.
- Dapporto, L.; Theodora, P.; Spacchini, C.; Pieraccini, G. & Turillazzi, S. 2004. Rank and epicuticular hydrocarbons in different populations of the paper wasp *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux** **51**: 279-286.
- Dapporto, L.; Sledge, F. M. & Turillazzi, S. 2005. Dynamics of cuticular chemical profiles of *Polistes dominulus* workers in orphaned nests (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of Insect Physiology** **51**: 969-973.
- Dapporto, L.; Lambardi, D. & Turillazzi, S. 2008. Not only cuticular lipids: First evidence of differences between foundresses and their daughters in polar substances in the paper wasp *Polistes dominulus*. **Journal of Insect Physiology** **54**: 89-95.
- Espelie, K. E. & Hermann, H. R. 1990. Surface lipids of the social wasp *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel. **Journal of Chemical Ecology** **16**: 1841 – 1852.
- Espelie, K. E.; Wenzel, J. W. & Chang, G. 1990. Surface lipids of social wasp *Polistes metricus* Say and its nest and nest pedicel and their relation to nestmate recognition. **Journal of Chemical Ecology** **16**: 2229 – 2241.
- Ferreira, A. C.; Cardoso, C. A. L.; Neves, E. F.; Suarez, Y. R. & Antonialli-Junior, W. F. 2012. Distinct linear hydrocarbon profiles and chemical strategy of facultative parasitism among *Mischocyttarus* wasps. **Genetics and Molecular Research** **11**:4351–4359.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia*, p. 149-190. In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.

- Gamboa, G. J. 1996. Kin recognition in social wasps. p. 161-177. *In*: TURILLAZZI, S. e WEST-EBERHARD, M. J. (eds.). **Natural history and evolution of paper wasp**. Oxford University Press, Oxford.
- Howard, R. W. & Blomquist, G. J. 2005. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology* **50**: 371-393.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** **144**(3): 63-150.
- Jeanne, R. L. 1986. The evolution of the organization of work in social insects. **Monitore Zoologico Italiano** **20**: 119-133.
- Layton, J. M.; Camann, M. A. & Espelie, K. E. 1994. Cuticular lipid profiles of queens, workers and males of social wasp *Polistes metricus* Say are colony-specific. **Journal of Chemical Ecology** **20**: 2307-2321.
- Litte, M. 1981. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. **Smithsonian Contributions of Zoology** **327**: 1-27.
- Lorenzi, M. C.; Bagnères, A. G.; Clément, J. L. & Turillazzi, S. 1997. *Polistes biglumis bimaculatus* epicuticular hydrocarbons and nestmate recognition (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux** **44**: 123-138.
- Lorenzi, M. C.; Sledge, M. F.; Laiolo, P.; Sturlini, E. & Turillazzi, S. 2004. Cuticular hydrocarbon dynamics in young adult *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) and the role of linear hydrocarbons in nestmate recognition systems. **Journal of Insect Physiology** **50**: 935-941.
- Markiewicz, D. A. & O'Donnell, S. 2001. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. **Journal of Comparative Physiology A - Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology** **187**: 327-333.
- Murakami, A. S. N. 2007. **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. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo. 194p.
- Murakami, A. S. N. 2012. **Mediadores comportamentais e comunicação química da vespa eussocial basal *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo. 215p.
- Murakami, A. S. N. & Shima, S. N. 2006. Nutritional and Social Hierarchy Establishment of the Primitively Eusocial Wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and Related Aspects. **Sociobiology** **48**(1): 183-207.
- Murakami, A. S. N. & Shima, S. N. 2010. Factors regulating social hierarchy during the development of colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus*

(*Monocyttarus*) *cassununga*, Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **83**: 163–171

- Murakami, A. S. N.; Shima, S. N. & Desuó, I. C. 2009. More than one inseminated female in colonies of the independent-founding wasp *Mischocyttarus cassununga* Von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **53**(4): 653–662.
- Neves, E. F.; Andrade, L. H. C.; Suárez, Y. R.; Lima, S. M. & Antonialli-Junior, W. F. 2012. Age-related changes in the surface pheromones of the wasp *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Genetics and Molecular Research**, **11**(3), 1891-1898.
- Noda, S. C. M. 2005. **Determinação e diferenciação de castas em *Mischocyttarus (Mischocyttarus) drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho, Rio Claro, SP, 110p.
- Oliveira, V. C. 2007 **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei*, Zikán, 1903 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à regulação social das colônias**. 2007. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, SP. 159p.
- Page, R. E. Jr.; Metcalf, R. A.; Metcalf, R. L.; Erickson, E. H. Jr. & Lampman, R. L. 1991. Extractable hydrocarbons and kin recognition in honeybee (*Apis mellifera* L.). **Journal of Chemical Ecology** **17**(4): 745-756.
- Panek, L. M. & Gamboa, G. J. 2000. Queens of the paper wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera, Vespidae) discriminate among larvae on the basis of relatedness. **Ethology** **106**: 159-170.
- Panek, L. M.; Gamboa, G. J. & Espelie, K. E. 2001. The effect of a wasp's age on its cuticular hydrocarbon profile and its tolerance by nestmate and non-nestmate conspecifics (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Ethology** **107**: 55-63.
- Pfennig, D. W.; Reeve, H. K. & Shellman, J. S. 1983. Learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). **Animal Behaviour** **31**: 412 – 416.
- Pickett, K. M.; Mchenry, A. & Wenzel, J. W. 2000. Nestmate recognition in the absence of a pheromone. **Insectes Sociaux** **47**: 212-219.
- Ratnieks, F. L. W. 1991. The evolution of genetic odor-cue diversity in social Hymenoptera. **The American Naturalist** **137**(2): 202-226.
- Reeve, H. K. & Gamboa, G. J. 1983. Colony activity integration in the primitively eusocial wasps: the role of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** **13**: 63-74.

- Silveira, O. T. 2008. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia** **52**: 510-549.
- Singer, T. L. 1998. Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. **American Zoologist** **38**(38): 394-405.
- Singer, T. L. & Espelie, K. E. 1997. Exposure to nest paper hydrocarbons is important for nest recognition by a social wasp, *Polistes metricus* Say (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux** **44**: 245-254.
- Singer, T. L.; Camann, M. A. & Espelie, K. E. 1992. Discriminant analysis of cuticular hydrocarbons of *Polistes exclamans* Viereck and surface hydrocarbons of its nest paper and pedicel. **Journal of Chemical Ecology** **18**(5): 785-797.
- Sledge, M. F.; Boscaro, F. & Turillazzi, S. Cuticular hydrocarbons and the reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **49**: 401-409.
- Sledge, M. F.; Trinca, I.; Massolo, A.; Boscaro, F. & Turillazzi, S. 2004. Variation in cuticular hydrocarbon signatures, hormonal correlates and establishment of reproductive dominance in a polistine wasp. **Journal of Insect Physiology** **50**: 73-83.
- Strassmann, J. E. 1983. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** **56**(4): 621-634.
- Sumana, A.; Liebert, A. E.; Berry, A. S.; Switz, G. T.; Orians, C. M. & Starks, P. T. 2005. Nest hydrocarbons as cue for philopatry in a paper wasp. **Ethology** **111**: 469-477.
- Tannure-Nascimento, I. C.; Nascimento, F. S.; Turatti, I. C.; Lopes, N. P.; Trigo, J. R. & Zucchi, R. 2007. Colony membership is reflected by variations in cuticular hydrocarbon profile in a Neotropical paper wasp, *Polistes satan* (Hymenoptera, Vespidae). **Genetics and molecular research** **6**(2): 390-396.
- Tannure-Nascimento, I. C.; Nascimento, F. S. & Zucchi, R. 2008. The look of royalty: visual and odour signals of reproductive status in a paper wasp. **Proceedings of the Royal Society B** **11**: 1-8.
- Tibbetts, E. A. 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. **Proceedings of the Royal Society B** **269**: 1423-1428.
- Tibbetts, E. A. & Dale, J. 2004. A socially enforced signal of quality in a paper wasp. **Nature** **432**: 218-222.
- West-Eberhard, M. J. 1969. **The Social Biology of Polistine Wasps**. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan, No. 140. 101p.

Tabela 1. Colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus* e suas características individuais usadas nas análises do presente estudo

Ontogenia	Colônia	Indivíduo	Ovário	Status	Categoria	
Pré-emergência	N8	18	MD	alfa	fundadora	
		19	PD	beta	co-fundadora	
	N10	22	D	alfa	fundadora	
		23	S	Beta	co-fundadora	
	N15	20	MD	alfa	fundadora	
		21	D	beta	co-fundadora	
	N17	24	D	beta	co-undadora	
		25	MD	alfa	fundadora	
	N20	34	MD	alfa	fundadora	
		35	PD	beta	co-fundadora	
	Pós-emergência	N1	12	PD	subordinada	subordinada
			13	PD	subordinada	subordinada
14			D	subordinada	subordinada	
15			MD	alfa	dominante	
16			S	subordinada	subordinada	
17			MD	beta	subordinada	
27			MD	alfa	dominante	
28			S	subordinada	subordinada	
N12			29	PD	subordinada	subordinada
			30	PD	subordinada	subordinada
N21		31	D	beta	subordinada	
		32	S	subordinada	subordinada	
		36	D	subordinada	subordinada	
		39	D	beta	subordinada	
		40	S	subordinada	subordinada	
		41	D	subordinada	subordinada	
		42	D	subordinada	subordinada	
		43	S	subordinada	subordinada	
N84		44	PD	subordinada	subordinada	
		45	MD	alfa	dominante	
N94	02	S	subordinada	subordinada		
	04	MD	beta	subordinada		
N84	06	MD	alfa	dominante		
	07	S	subordinada	subordinada		
N94	08	PD	subordinada	subordinada		
	09	PD	subordinada	subordinada		
N94	10	D	alfa	dominante		
	11	PD	subordinada	subordinada		

Ontogenia = fase do ciclo colonial; **Colônia** = código de identificação das colônias; **Indivíduo** = número de identificação das fêmeas estudadas; **Ovário** = caracterização do desenvolvimento ovariano em muito desenvolvido (MD), desenvolvido (D), pouco desenvolvido (PD) e sem desenvolvimento aparente (S); **Status** = nível hierárquico da fêmea na organização social da colônia (alfa, beta ou subordinada); **Categoria** = categoria comportamental das fêmeas (dominante, subordinada ou fundadora/co-fundadora)

Tabela 2. Grupos de comparação dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus*

Comparações	Número de grupo	Grupos
1. Entre as colônias pós-emergentes	5	P1 x P12 x P21 x P84 x P94
2. Entre os padrões de desenvolvimento ovariano	4	MD x D x PD x S
3. Entre o status na hierárquica da colônia	3	Fêmeas alfa x Fêmeas beta x Subordinadas
4. Entre as categorias comportamentais	3 / 2	Dominantes x Subordinadas x Forrageadoras / Fundadoras X Co-fundadoras

Tabela 3. Hidrocarbonetos cuticulares presentes em fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus*

Número do composto	Composto	Tempo de retenção (min)	% área média do pico ± desvio padrão
1	C18	4,972	0,2581 ± 0,3326
2	C20	6,907	0,0888 ± 0,0925
3	C23	10,182	0,0895 ± 0,0901
4	7-Me C23	10,559	0,0357 ± 0,0355
5	5-Me C23	10,676	0,0156 ± 0,0200
6	3-Me C23	10,854	0,0088 ± 0,0153
7	C24	11,149	0,3547 ± 0,5528
8	5-Me C24	11,728	0,2348 ± 0,4774
9	C25	12,253	0,0180 ± 0,0221
10	7-Me C25	12,792	0,0191 ± 0,0258
11	3-Me C25	13,236	0,0445 ± 0,1250
12	C26	13,639	0,1759 ± 0,4432
13	7-Me C26	14,234	0,0246 ± 0,0328
14	5-Me C26	14,389	0,0325 ± 0,0694
15	5,7-DiMe C26	15,085	0,8420 ± 1,1304
16	13-; 11-Me C27	15,992	0,0982 ± 0,1657
17	7-Me C27	16,173	0,1447 ± 0,4202
18	5-Me C27	16,364	0,0057 ± 0,0136
19	3-Me C27	16,839	0,0765 ± 0,1402
20	C28	17,387	0,2822 ± 0,4638
21	13-Me C28	17,916	1,7772 ± 2,1851
22	9-Me C28	18,021	0,2276 ± 0,2486
23	7-Me C28	18,143	0,3360 ± 0,4819

continuação da tabela 3

24	5-Me C28	18,348	0,7323 ± 0,8407
25	13,17--DiMe C28 13,15-DiMe C28	18,511	0,2596 ± 0,3636
26	9,13-DiMe C28	18,605	1,2173 ± 1,1172
27	3,11-DiMe C28	18,770	0,3731 ± 0,8954
28	3-Me C28	18,987	1,2340 ± 1,6153
29	3,9-DiMe C28	19,016	1,6284 ± 2,2200
30	C29	19,599	0,5853 ± 0,6639
31	15-Me C29	20,192	0,6516 ± 0,5258
32	13-Me C29	20,343	0,0599 ± 0,1695
33	9-Me C29	20,435	0,0841 ± 0,1210
34	7-Me C29	20,563	0,0284 ± 0,0722
35	5-Me C29	20,797	0,6752 ± 0,5278
36	9,15-DiMe C29	20,980	0,0126 ± 0,0364
37	9,13-DiMe C29	21,087	0,0865 ± 0,0908
38	3-Me C29	21,389	0,1822 ± 0,2565
39	5, 17-DiMe C29	21,519	0,1410 ± 0,2175
40	C30	21,965	0,9648 ± 0,5238
41	17-Me C30 15-Me C30	22,082	0,3761 ± 2,2680
42	14-Me C30 13-Me C30	22,479	12,9013 ± 8,1192
43	12-Me C30 11-Me C30	22,712	4,1319 ± 1,4469
44	7-Me C30	22,991	1,5273 ± 1,8367
45	6-Me C30	23,060	2,6181 ± 3,1395

continuação da tabela 3

46	5-Me C30	23,146	7,6440 ± 6,2775
47	15,17 DiMe C30	23,410	1,9515 ± 2,3695
48	9,15-DiMe C30	23,561	3,8342 ± 1,3378
	9,13-DiMe C30		
	9,11-DiMe C30		
49	7,11--DiMe C30	23,698	5,9408 ± 5,7985
	7,9-DiMe C30		
50	3-Me C30	23,784	0,0279 ± 0,1039
51	N-C30	23,913	0,3685 ± 0,5280
52	3,9-DiMe C30	24,307	2,1578 ± 1,8790
53	C31	24,458	1,1332 ± 0,4944
54	17-Me C31	24,931	1,3406 ± 0,5775
55	15-Me C31	25,018	0,7088 ± 0,4618
56	13-Me C31	25,347	0,2045 ± 0,1862
	11-Me C31		
57	7-Me C31	25,591	2,0781 ± 1,6532
58	5-Me C31	25,855	0,1155 ± 0,1748
59	11,15 DiMe C31	26,048	0,2027 ± 0,2148
	7, 15-DiMe C31		
60	7,13-DiMe C31	26,287	0,3065 ± 0,3949
	7, 11-DiMe C31		
61	3-Me C31	26,471	0,3279 ± 1,4762
62	5,17 DiMe C31	26,607	0,5492 ± 0,6341
63	16-Me C32	27,138	0,0224 ± 0,0603
	14-Me C32		
64	8-Me C32	27,277	0,3781 ± 1,8148

continuação da tabela 3

65	7-Me C32	27,438	10,9780 ± 5,5932
	6-Me C32		
66	14,16-DiMe C32	27,785	2,3682 ± 2,2716
	14,12-DiMe C32		
67	12,8-DiMe C32	27,920	10,0503 ± 7,1636
68	7,17-DiMe C32	28,190	1,3548 ± 1,6269
69	7,15-DiMe C32	28,418	2,5303 ± 2,0214
	7,13-DiMe C32		
	7,11-DiMe C32		
70	7,9-DiMe C32	28,574	1,8203 ± 3,9177
71	5,9-DiMe C32	28,665	3,0393 ± 3,6560
	5,7-DiMe C32		
	3,9-DiMe C32		
72	3,7-DiMe C32	28,985	0,9136 ± 1,5529
	3,5-DiMe C32		
73	C33	29,576	0,4796 ± 0,6275
74	17-Me C33	30,440	0,1224 ± 0,2000
	15-Me C33		
	13-Me C33		
75	7-Me C33	30,706	0,0308 ± 0,1499
76	15,17-DiMe C33	31,126	0,0089 ± 0,0373
	13,17-DiMe C33		
77	7,13-DiMe C33	31,475	0,0087 ± 0,0275
	7,11-DiMe C33		
78	16-Me C34	32,439	0,2497 ± 1,0348
	14-Me C34		
79	8-Me C34	32,644	0,5864 ± 0,5312
80	12,18-DiMe C34	33,248	0,5053 ± 0,6054
	12,14-DiMe C34		

Tabela 4. Hidrocarbonetos cuticulares selecionados para a diferenciação do perfil químico das colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus*

Composto	RT (min)	média ± desvio padrão						
		N1 n = 6	N12 n = 6	N21 n = 8	N84 n = 5	N94 n = 3		
C24	11,149	0,1241 ± 0,0701	1,4221 ± 1,1619	0,3888 ± 0,3816	0,4768 ± 0,3455	0,1577 ± 0,0464		
C28	17,387	0,0934 ± 0,0579	1,0489 ± 0,7890	0,0987 ± 0,0905	0,1302 ± 0,1692	0,3333 ± 0,2669		
13-Me C28	17,916	0,6855 ± 0,7204	4,8282 ± 3,6323	1,0213 ± 1,0661	1,3639 ± 1,4525	2,0600 ± 1,6576		
9-Me C28	18,021	0,3019 ± 0,2878	0,1755 ± 0,1823	0,1350 ± 0,1589	0,1328 ± 0,1237	0,5733 ± 0,4373		
7-Me C28	18,143	0,1051 ± 0,1144	0,5255 ± 0,3773	0,1563 ± 0,1713	0,2905 ± 0,3334	0,3000 ± 0,2623		
5-Me C28	18,348	0,7123 ± 1,1035	0,6999 ± 0,3553	0,9037 ± 1,0051	0,2265 ± 0,2251	1,1367 ± 0,8550		
9,13-DiMe C28	18,605	2,1146 ± 1,7985	0,4039 ± 0,6246	0,5437 ± 0,2496	0,8251 ± 0,8753	2,5767 ± 1,2096		
C29	19,599	0,5688 ± 0,4125	0,1370 ± 0,1370	0,6012 ± 0,7143	0,2329 ± 0,2159	0,6667 ± 0,5687		
15-Me C29	20,192	0,5838 ± 0,5636	0,5365 ± 0,2624	0,3912 ± 0,2694	0,9979 ± 0,9820	1,0933 ± 0,6745		
5-Me C29	20,797	1,0073 ± 0,7756	0,3273 ± 0,3179	0,4100 ± 0,2786	0,6698 ± 0,6988	1,2467 ± 0,5869		
C30	21,965	0,4986 ± 0,0980	1,3785 ± 0,6634	1,0263 ± 0,2892	0,8921 ± 0,0,2795	1,9000 ± 0,5145		
15-Me C31	25,018	0,9240 ± 0,3607	0,3968 ± 0,4468	0,3987 ± 0,1668	0,7154 ± 0,3015	0,4767 ± 0,1514		
14,16-; 14,12-DiMe C32	27,785	3,0655 ± 3,2394	1,1377 ± 1,3142	2,0187 ± 1,4746	3,9202 ± 3,2005	1,8867 ± 2,6702		
12,8-DiMe C32	27,920	10,7904 ± 5,1357	3,2902 ± 3,3836	11,0676 ± 6,8019	17,5869 ± 9,1013	7,4067 ± 3,8760		
7,15-; 7,13-; 7,11-DiMe C32	28,418	3,3269 ± 1,4441	2,7620 ± 3,114	1,5300 ± 0,7503	1,6898 ± 0,9580	1,3467 ± 0,8084		

Modelo global: Wilks' λ = 0,0092483; F(32,60) = 4,849251; p < 0,00001; ■ hidrocarbonetos responsáveis pela diferenciação; F para entrar > 2,00; RT = tempo de retenção

Tabela 5. Distância de Mahalanobis nas comparações dos hidrocarbonetos cuticulares das colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus* (* valores significativos para $p < 0,05$)

Colônias	Distância de Mahalanobis	F	p
N1 x N12	26,46511	6,90394	0,000549*
N1 x N84	20,75633	4,92245	0,003303*
N1 x N94	21,84856	3,799749	0,011086*
N1 x N21	11,40894	3,40142	0,017765*
N12 x N84	49,16164	11,65889	0,000023*
N12 x N94	47,21268	8,210900	0,000202*
N12 x N21	37,80350	11,27061	0,000029*
N84 x N94	14,28351	2,328833	0,071438
N84 x N21	13,35581	3,57346	0,014450*
N94 x N21	8,16039	1,54822	0,217178

Tabela 6. Distância de Mahalanobis nas comparações dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas com diferentes desenvolvimentos ovarianos em colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus* (* valores significativos para $p < 0,05$)

Colônias	Distância de Mahalanobis	F	p
MD x D	12,52047	2,407783	0,060491
MD x PD	54,47170	10,47533	0,000044*
MD x S	37,62698	6,85908	0,000519*
D x PD	18,88569	4,72142	0,003652*
D x S	10,97567	2,560991	0,048816*
PD x S	6,49067	1,51449	0,0226418*

Tabela 7. Hidrocarbonetos cuticulares selecionados para a diferenciação do perfil químico das fêmeas com diferentes padrões de desenvolvimento ovariano em colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus*

Composto	RT (min)	média ± desvio padrão				
		MD n = 5	D n = 8	PD n = 8	S n = 7	
C24	11,149	0,4956 ± 0,2786	0,4955 ± 0,9848	0,7031 ± 0,9243	0,4540 ± 0,4568	
C28	17,387	0,0420 ± 0,0384	0,2712 ± 0,5940	0,6008 ± 0,6940	0,3012 ± 0,3231	
13-Me C28	17,916	0,2020 ± 0,1372	1,4400 ± 2,9937	3,3665 ± 2,8407	2,1128 ± 0,9583	
9-Me C28	18,021	0,0300 ± 0,0123	0,1463 ± 0,1592	0,4127 ± 0,3278	0,2438 ± 0,2114	
7-Me C28	18,143	0,0400 ± 0,0158	0,1800 ± 0,3426	0,4114 ± 0,2914	0,3507 ± 0,2148	
5-Me C28	18,348	0,1060 ± 0,0590	0,4550 ± 0,5276	1,1722 ± 0,8470	0,9568 ± 1,0007	
9,13-DiMe C28	18,605	0,3981 ± 0,2964	0,8051 ± 0,5328	1,8979 ± 1,5986	1,1003 ± 1,5572	
C29	19,599	0,1581 ± 0,1326	0,2938 ± 0,2057	0,6133 ± 0,4549	0,5946 ± 0,7942	
15-Me C29	20,192	0,1920 ± 0,0580	0,3700 ± 0,2370	1,0787 ± 0,6620	0,7959 ± 0,6154	
5-Me C29	20,797	0,2701 ± 0,1407	0,4888 ± 0,2830	1,0439 ± 0,7820	0,6806 ± 0,6484	
C30	21,965	0,7661 ± 0,2961	1,0350 ± 0,5103	1,2814 ± 0,8156	1,0388 ± 0,3607	
15-Me C31	25,018	0,6944 ± 0,3506	0,6301 ± 0,2601	0,4916 ± 0,4001	0,5253 ± 0,4645	
14,16-; 14,12-DiMe C32	27,785	5,8883 ± 1,7598	2,9602 ± 1,9203	0,5383 ± 0,4717	1,3143 ± 1,7415	
12,8-DiMe C32	27,920	17,9648 ± 6,9802	11,2305 ± 7,1502	5,5339 ± 2,8210	8,4629 ± 7,6544	
7,15-; 7,13-; 7,11-DiMe C32	28,418	2,9593 ± 0,9534	2,8869 ± 2,7317	1,3105 ± 0,7021	1,8409 ± 1,3621	

MD = fêmeas ovário muito desenvolvido; D = ovário desenvolvido; PD = ovário pouco desenvolvido; S = fêmeas sem desenvolvimento ovariano; Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,00459671$; $F(30,44) = 2,765058$; $p < 0,0010$; ■ hidrocarbonetos responsáveis pela diferenciação; F para entrar > 1,00; RT = tempo de retenção

Tabela 8. Hidrocarbonetos cuticulares selecionados para a diferenciação do perfil químico das fêmeas de acordo com o status hierárquico em colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus*

Composto	RT (min)	A		B		S	
		n = 5	n = 4	n = 4	n = 21		
C24	11,149	0,3364 ± 0,3095	1,0105 ± 1,3046	0,6439 ± 0,8118			
C28	17,387	0,0420 ± 0,0356	0,4675 ± 0,8486	0,4913 ± 0,6346			
13-Me C28	17,916	0,2400 ± 0,1173	2,4525 ± 4,2617	2,7652 ± 2,6300			
9-Me C28	18,021	0,0460 ± 0,0288	0,1900 ± 0,2290	0,2629 ± 0,2650			
7-Me C28	18,143	0,0340 ± 0,0195	0,3125 ± 0,4753	0,3538 ± 0,2816			
5-Me C28	18,348	0,1240 ± 0,0508	0,3600 ± 0,3682	0,9421 ± 0,8294			
9,13-DiMe C28	18,605	0,8442 ± 0,6192	0,2777 ± 0,2198	1,2541 ± 1,4059			
C29	19,599	0,1440 ± 0,1305	0,2026 ± 0,1595	0,5110 ± 0,5480			
15-Me C29	20,192	0,2240 ± 0,0770	0,3851 ± 0,3651	0,7962 ± 0,5921			
5-Me C29	20,797	0,5181 ± 0,2791	0,1876 ± 0,1051	0,7380 ± 0,6527			
C30	21,965	0,8960 ± 0,4736	0,9377 ± 0,5597	1,1878 ± 0,6180			
15-Me C31	25,018	0,7241 ± 0,2761	0,7430 ± 0,3560	0,4638 ± 0,3764			
14,16-; 14,12-DiMe C32	27,785	4,7424 ± 1,3529	4,0705 ± 3,6761	1,3324 ± 1,6280			
12,8-DiMe C32	27,920	12,8290 ± 2,3284	15,1938 ± 11,6973	7,7664 ± 6,6948			
7,15-; 7,13-; 7,11-DiMe C32	28,418	3,9430 ± 2,7589	2,0367 ± 1,6755	1,7412 ± 1,1682			

Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,1378193$; $F(14,38) = 4,597114$; $p < 0,0001$; ■ hidrocarbonetos responsáveis pela diferenciação; F para entrar $> 1,00$; RT = tempo de retenção

Tabela 9. Distância de Mahalanobis nas comparações dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas com diferente status hierárquico em colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus* (* valores significativos para $p < 0,05$)

Colônias	Distância de Mahalanobis	F	p
A X B	14,90231	3,595477	0,012355*
A x S	8,33247	3,580977	0,012582*
B x S	19,24427	6,904031	0,000368*

A = alfa; B = beta; S = subordinadas

Tabela 10. Hidrocarbonetos cuticulares selecionados para a diferenciação do perfil químico das fêmeas de diferentes categorias comportamentais em colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus*

Composto	RT (min)	D n = 5	S n = 23	F n = 10
C24	11,149	0,2560 ± 0,2342	0,4795 ± 0,6770	0,1170 ± 0,0585
C28	17,387	0,0420 ± 0,0356	0,3950 ± 0,5637	0,1430 ± 0,1441
13-Me C28	17,916	0,2400 ± 0,1173	2,3066 ± 2,5298	1,3282 ± 1,3134
9-Me C28	18,021	0,0460 ± 0,0288	0,2651 ± 0,2630	0,2321 ± 0,2504
7-Me C28	18,143	0,0340 ± 0,0195	0,3137 ± 0,2942	0,5380 ± 0,8034
5-Me C28	18,348	0,1240 ± 0,0508	0,8533 ± 0,8332	0,7582 ± 0,9816
9,13-DiMe C28	18,605	0,8442 ± 0,6192	1,1781 ± 1,3656	1,4940 ± 0,4857
C29	19,599	0,1440 ± 0,1305	0,4995 ± 0,5217	1,0032 ± 0,9045
15-Me C29	20,192	0,2240 ± 0,0770	0,7392 ± 0,6003	0,6641 ± 0,3632
5-Me C29	20,797	0,5181 ± 0,2791	0,6863 ± 0,6464	0,7280 ± 0,2684
C30	21,965	0,8960 ± 0,4736	1,0936 ± 0,5794	0,7030 ± 0,2938
15-Me C31	25,018	0,7241 ± 0,2761	0,5435 ± 0,3761	1,0811 ± 0,5226
14,16-; 14,12-DiMe C32	27,785	4,7424 ± 1,3529	1,8660 ± 2,2960	2,3360 ± 1,9332
12,8-DiMe C32	27,920	12,8290 ± 2,3284	9,5232 ± 7,9730	9,8730 ± 6,9382
7,15-; 7,13-; 7,11-DiMe C32	28,418	3,9430 ± 2,7589	1,8064 ± 1,2638	3,4890 ± 2,4581

Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,4634635$; $F(10,62) = 2,907181$; $p < 0,0048$; ■ hidrocarbonetos responsáveis pela diferenciação; F para entrar > 1,00; RT = tempo de retenção

Tabela 11. Distância de Mahalanobis nas comparações dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas dominantes, subordinadas e fundadoras das colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus* (* valores significativos para $p < 0,05$)

Colônias	Distância de Mahalanobis	F	p
D x S	3,974393	2,891574	0,029554*
D x F	6,203356	3,662934	0,010158*
F X S	2,142439	2,645123	0,041950 *

D = dominantes; S = subordinadas; F = fundadoras

Tabela 12. Hidrocarbonetos cuticulares selecionados para a diferenciação do perfil químico das fundadoras (FA) e co-fundadoras (FB) em colônias pré-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus*

Composto	RT (min)	FA n = 5	FB n = 5
C24	11,149	0.1020 ± 0.0779	0.1320 ± 0.0327
C28	17,387	0.0940 ± 0.0976	0.1920 ± 0.1766
13-Me C28	17,916	0.7320 ± 0.7071	1.9244 ± 1.5788
9-Me C28	18,021	0.1280 ± 0.1061	0.3361 ± 0.3206
7-Me C28	18,143	0.2500 ± 0.3230	0.8261 ± 1.0680
5-Me C28	18,348	0.5520 ± 0.6825	0.9645 ± 1.2632
9,13-DiMe C28	18,605	1.3920 ± 0.3657	1.5960 ± 0.6092
C29	19,599	0.5720 ± 0.3918	1.4344 ± 1.1057
15-Me C29	20,192	0.4600 ± 0.2149	0.8681 ± 0.3828
5-Me C29	20,797	0.7400 ± 0.2910	0.7160 ± 0.2775
C30	21,965	0.8580 ± 0.3047	0.5481 ± 0.2033
15-Me C31	25,018	1.0880 ± 0.6249	1.0741 ± 0.4731
14,16-; 14,12-DiMe C32	27,785	2.8560 ± 1.7678	1.8160 ± 2.1467
12,8-DiMe C32	27,920	10.6819 ± 7.5305	9.0642 ± 7.0688
7,15-; 7,13-; 7,11-DiMe C32	28,418	3.9000 ± 2.9839	3.0780 ± 2.0661

Modelo global: Wilks' $\lambda = 0,1034962$; $F(3,6) = 17,32437$; $p < 0,023$; ■ hidrocarbonetos responsáveis pela diferenciação; F para entrar $> 1,00$; Distância de Mahalanobis FA x FB = 27,71900; RT = tempo de retenção

Tabela 13. Distância de Mahalanobis nas comparações da porcentagem da mancha preta com relação ao clípeo das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* de acordo com suas colônias (* valores significativos para $p < 0,05$)

Colônias	Distância de Mahalanobis	F	p
N1 x N12	5,716741	17,15022	0,000396*
N1 x N21	0,245876	0,84300	0,368068
N1 x N84	0,735187	2,005055	0,170176
N1 x N94	0,110883	0,221765	0,642134
N12 x N21	8,333786	28,57298	0,000020*
N12 x N84	2,351746	6,413852	0,018605*
N12 x N94	4,235283	8,470566	0,007878*
N21 x N84	1,831393	5,635054	0,026336*
N21 x N94	0,686992	1,498891	0,233235
N84 x N94	0,275037	0,515695	0,479916



Figura 1. Padrões de desenvolvimento ovariano em *Mischocyttarus parallelogrammus*: MD = muito desenvolvido; D = desenvolvido; PD = pouco desenvolvido; S = sem desenvolvimento aparente

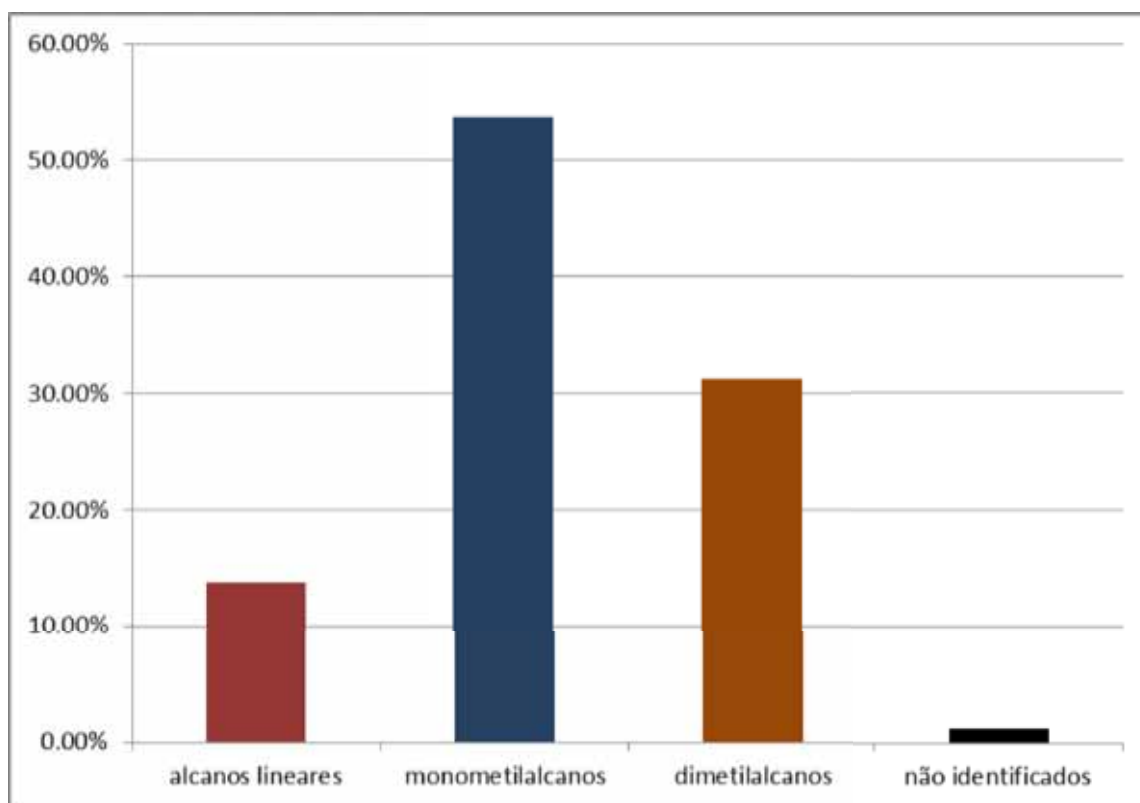


Figura 2. Frequência dos tipos de hidrocarbonetos encontrados na população estudada de *Mischocyttarus parallelogrammus*

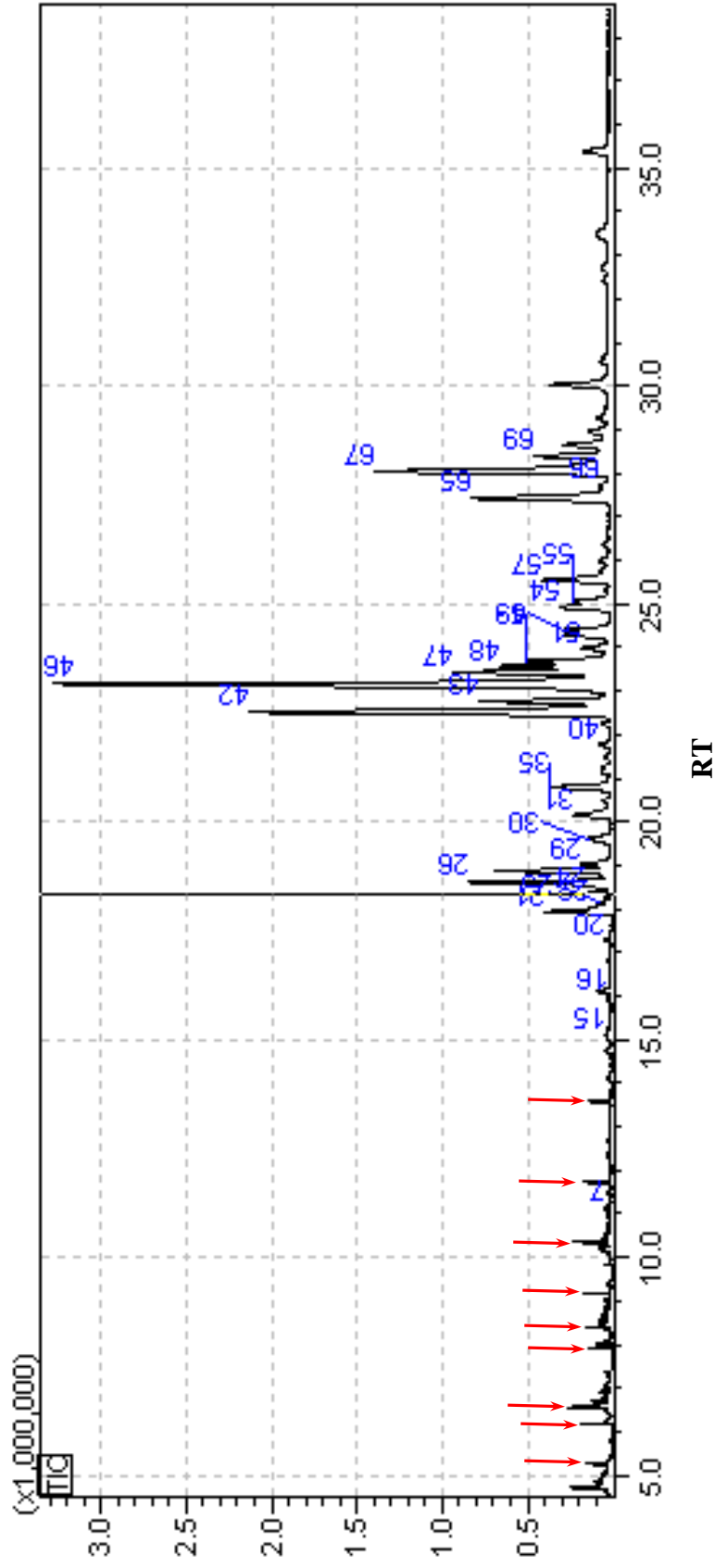


Figura 3. Cromatograma dos hidrocarbonetos cuticulares da espécie *Mischochyttarus parallelogrammus* (TIC = cromatograma de íons totais; RT = tempo de retenção; ↓ = picos de contaminação; N = compostos selecionados para as análises estatísticas)

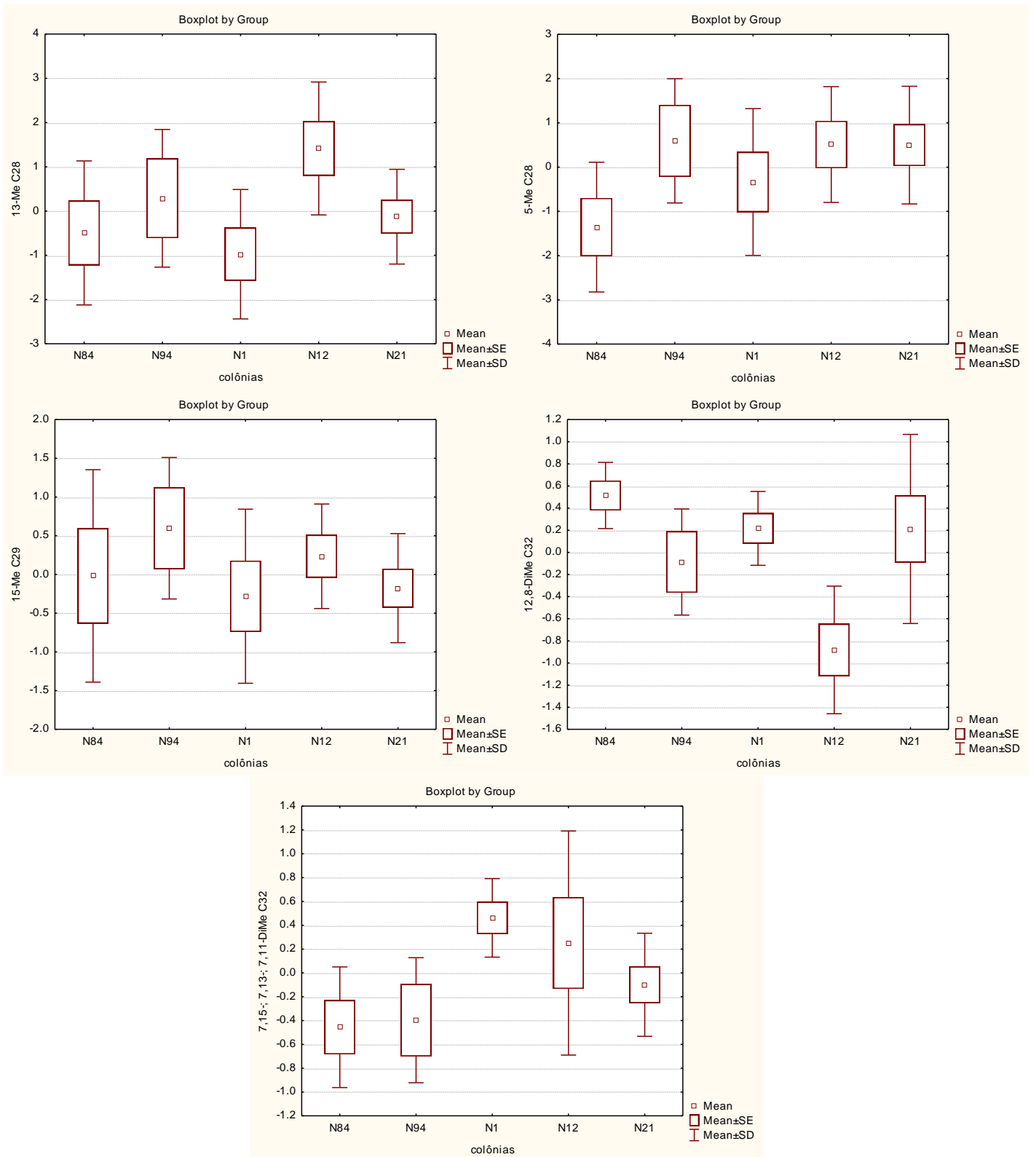


Figura 4. Box-plots indicando a média, erro padrão e desvio padrão dos hidrocarbonetos cuticulares responsáveis pela diferenciação das colônias de *Mischocyttarus parallelogrammus*

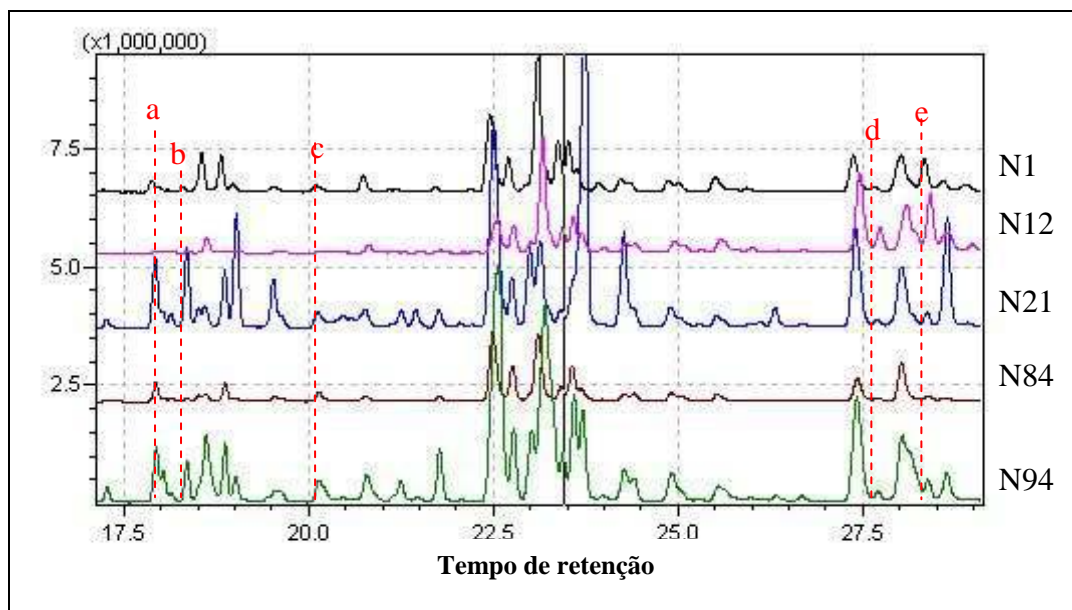


Figura 5. Cromatogramas de fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* representantes das colônias N1, N12, N21, N84 e N94 (a = 13-Me C28; b = 5-Me C28; c = 15-Me C29; d = 12,8-DiMe C32; e = 7,15-; 7,13-; 7,11-DiMe C32)

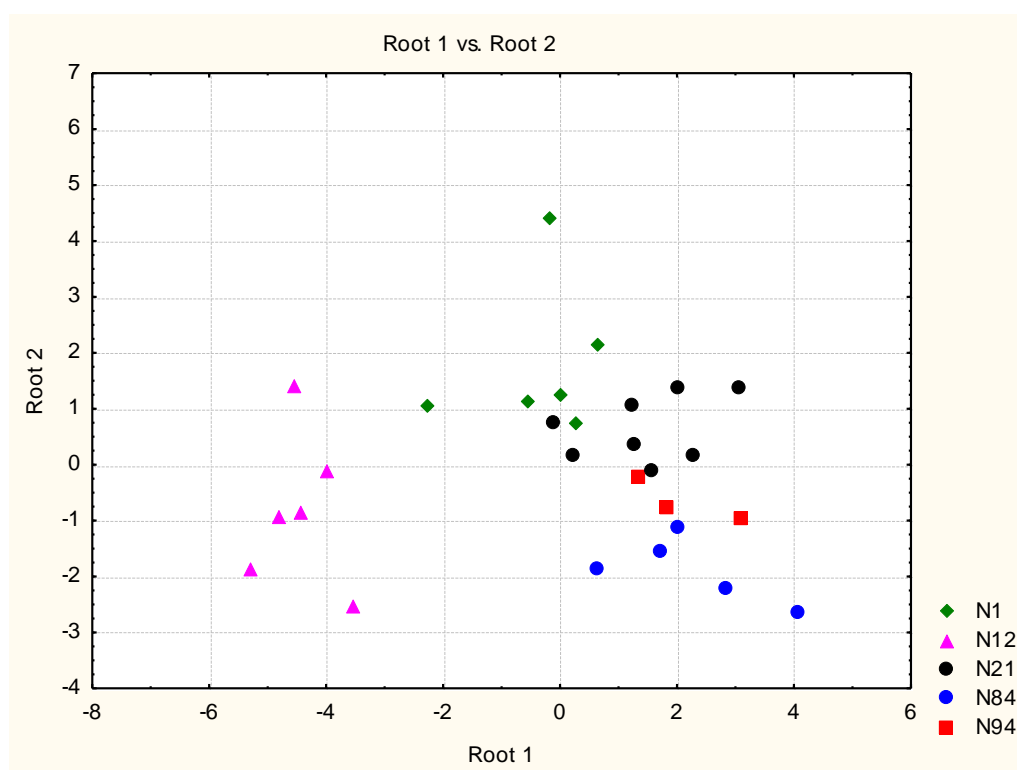


Figura 6. Análise canônica dos hidrocarbonetos cuticulares das colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus* (as duas primeiras raízes explicam juntas 81,07% da variabilidade das amostras)

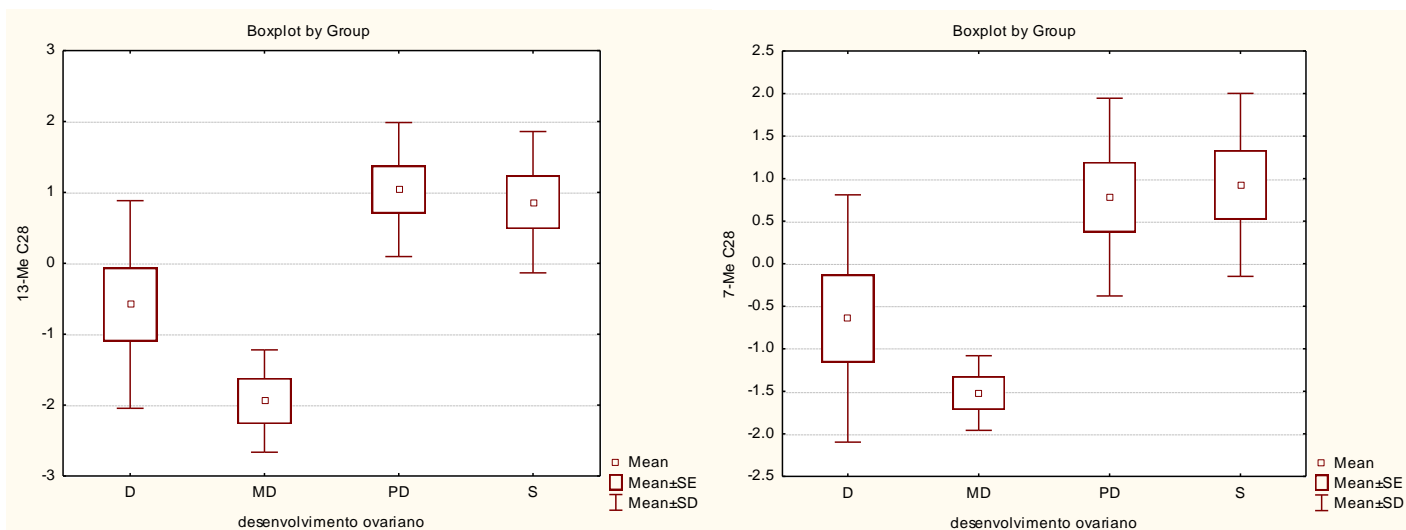


Figura 7. Box-plots indicando a média, erro padrão e desvio padrão dos hidrocarbonetos cuticulares responsáveis pela diferenciação das fêmeas de *Mischoctytarus parallelogrammus* de acordo com o desenvolvimento ovariano (MD = fêmeas ovário muito desenvolvido; D = ovário desenvolvido; PD = ovário pouco desenvolvido e S = fêmeas sem desenvolvimento)

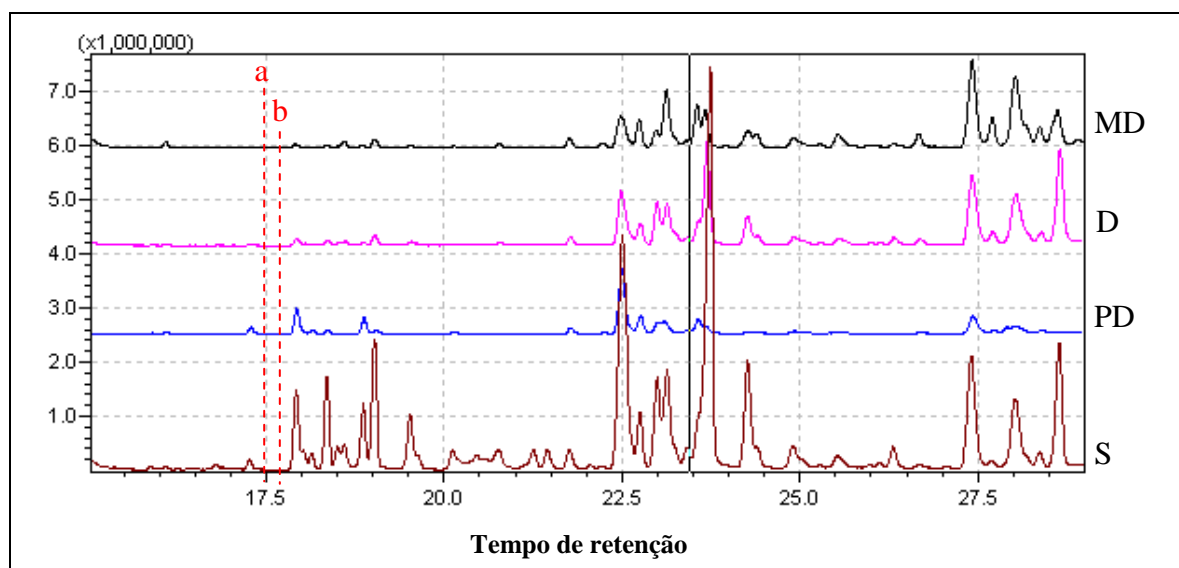


Figura 8. Cromatogramas de fêmeas de *Mischoctytarus parallelogrammus* com diferentes desenvolvimentos ovarianos (MD = fêmeas ovário muito desenvolvido; D = ovário desenvolvido; PD = ovário pouco desenvolvido; S = fêmeas sem desenvolvimento ovariano; a = 13-Me C28; b = 7-Me C28)

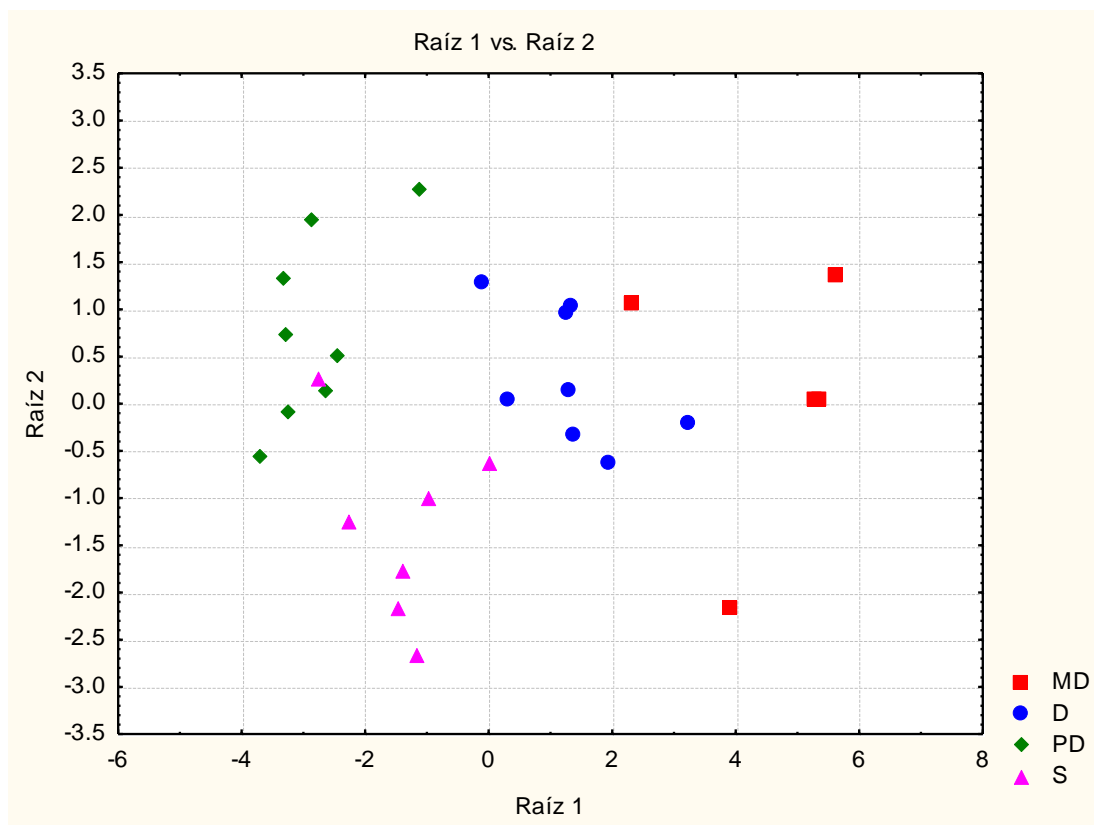


Figura 9. Análise canônica dos hidrocarbonetos cuticulares das fêmeas das colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus* com diferentes padrões de desenvolvimento ovariano: MD = muito desenvolvido; D = desenvolvido; PD = pouco desenvolvido; S = sem desenvolvimento aparente (as raízes 1 e 2 explicam juntas 95,9580% da variabilidade das amostras)

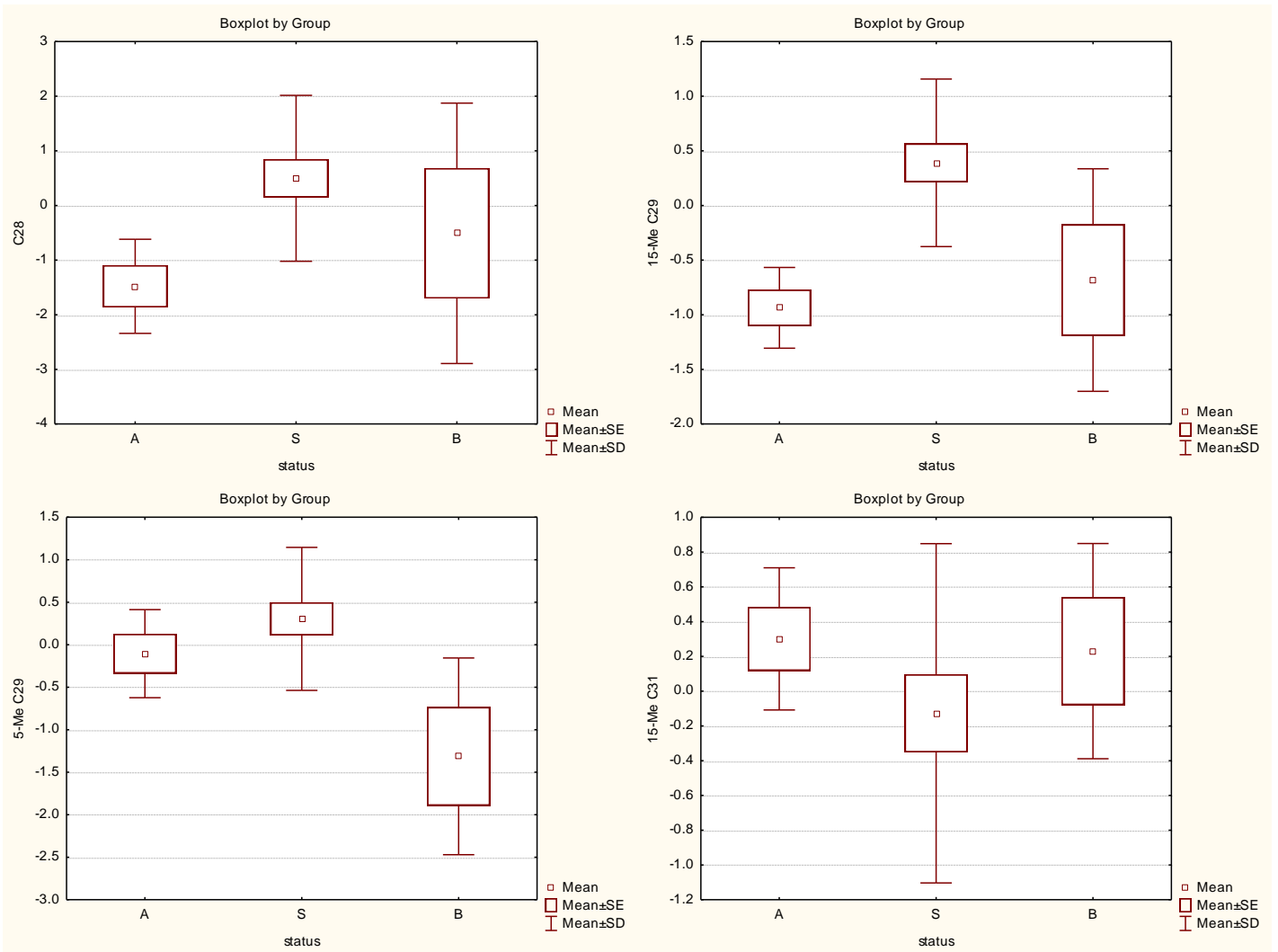


Figura 10. Box-plots indicando a média, erro padrão e desvio padrão dos hidrocarbonetos cuticulares responsáveis pela diferenciação das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* de acordo com o status hierárquico (A = alfa; B = beta; S = subordinadas)

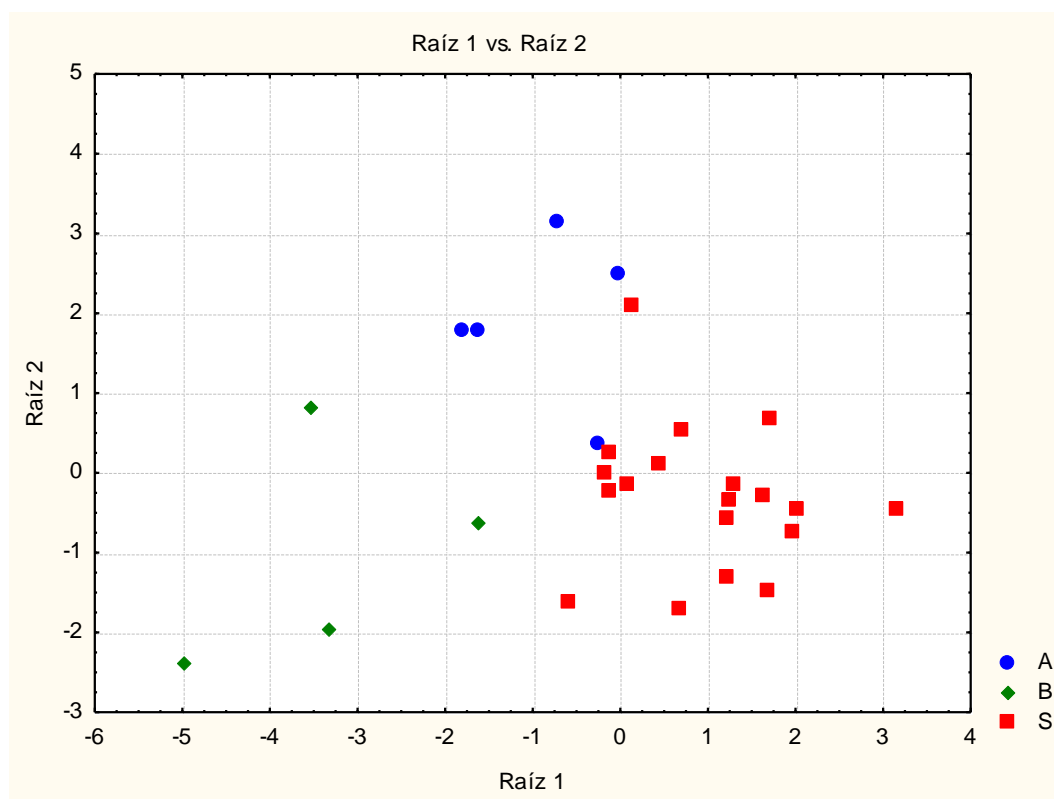


Figura 11. Análise canônica dos hidrocarbonetos cuticulares das colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus* de acordo com o status hierárquico das fêmeas (A= alfa; B= beta; S = subordinada; as raízes 1 e 2 explicam juntas 100% da variabilidade das amostras)

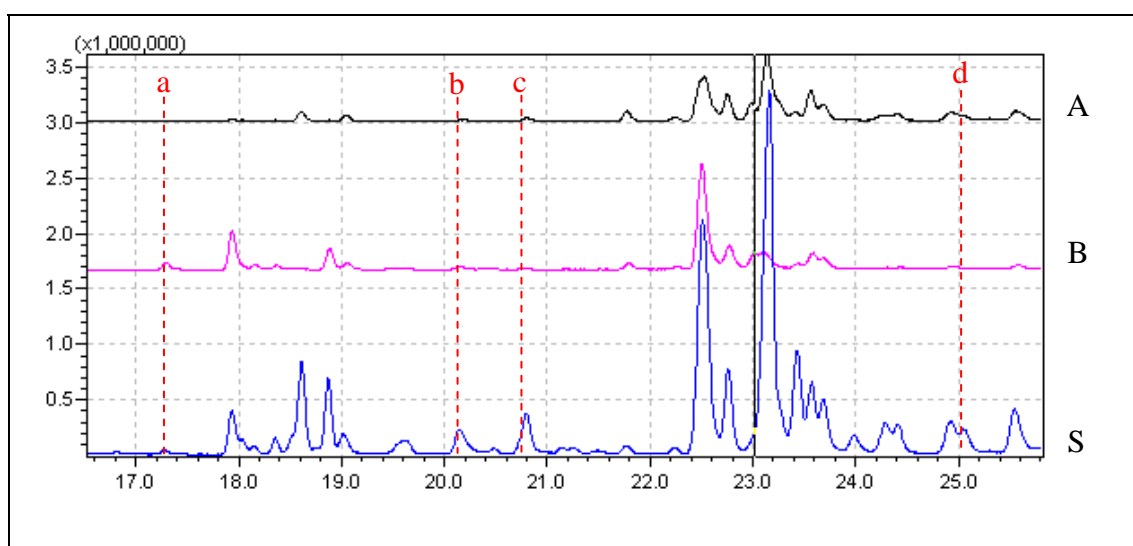


Figura 12. Cromatogramas de fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* de diferentes status hierárquicos (A = alfa; B = beta; S = subordinadas; a = C28; b = 15-Me C28; c = 5-Me C29; d = 15-Me C31)

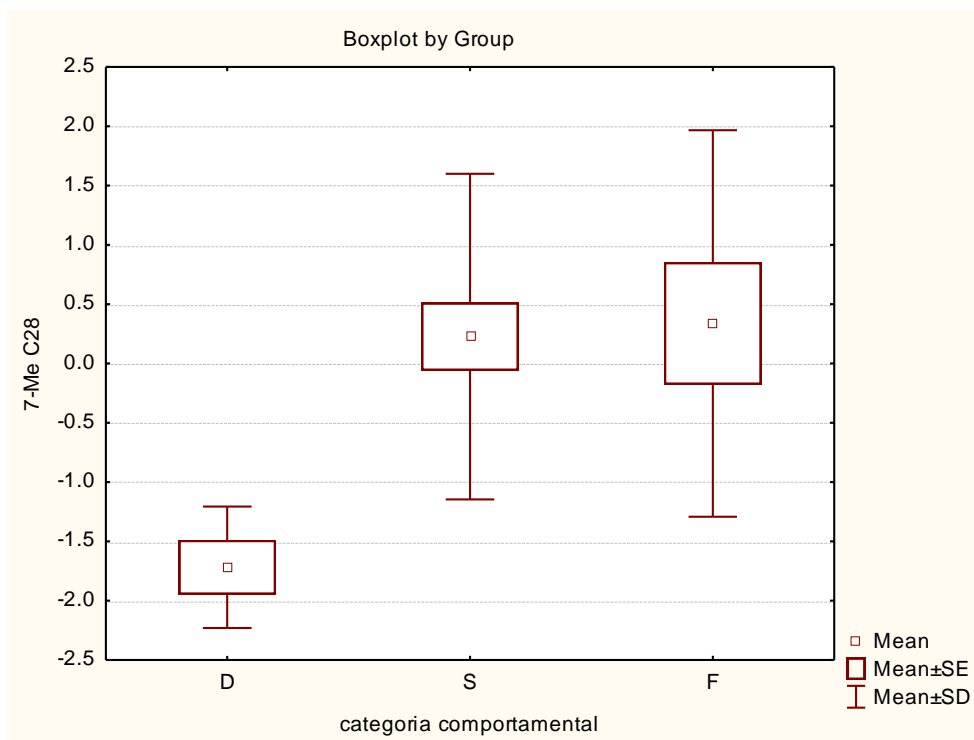


Figura 13. Box-plot indicando a média, erro padrão e desvio padrão do principal hidrocarboneto cuticular responsável pela diferenciação das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus* de diferentes categorias comportamentais (D = dominantes; S = subordinadas; F = fundadoras)

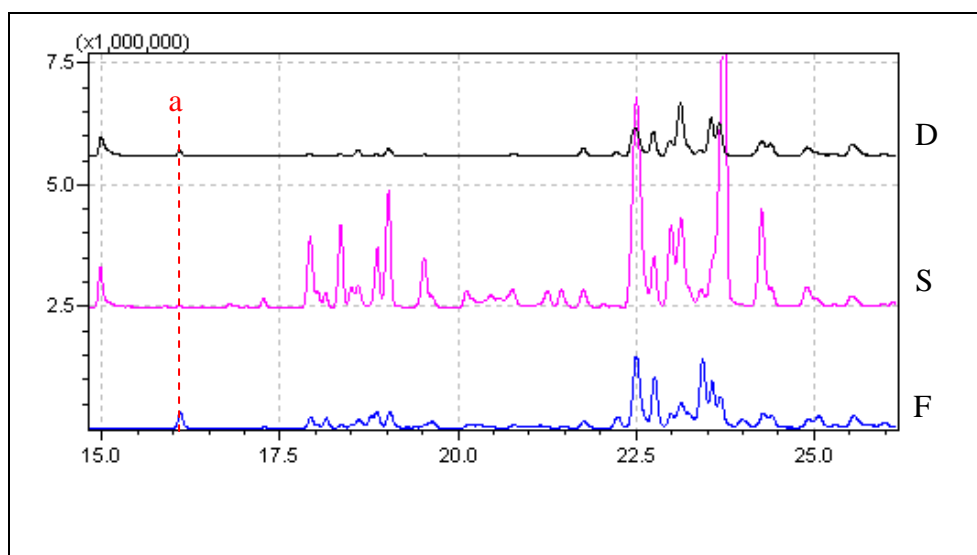


Figura 14. Cromatogramas de fêmeas de *M. parallelogrammus* de diferentes categorias comportamentais (D = dominantes; S = subordinadas; F = fundadoras; a = 7-Me C28)

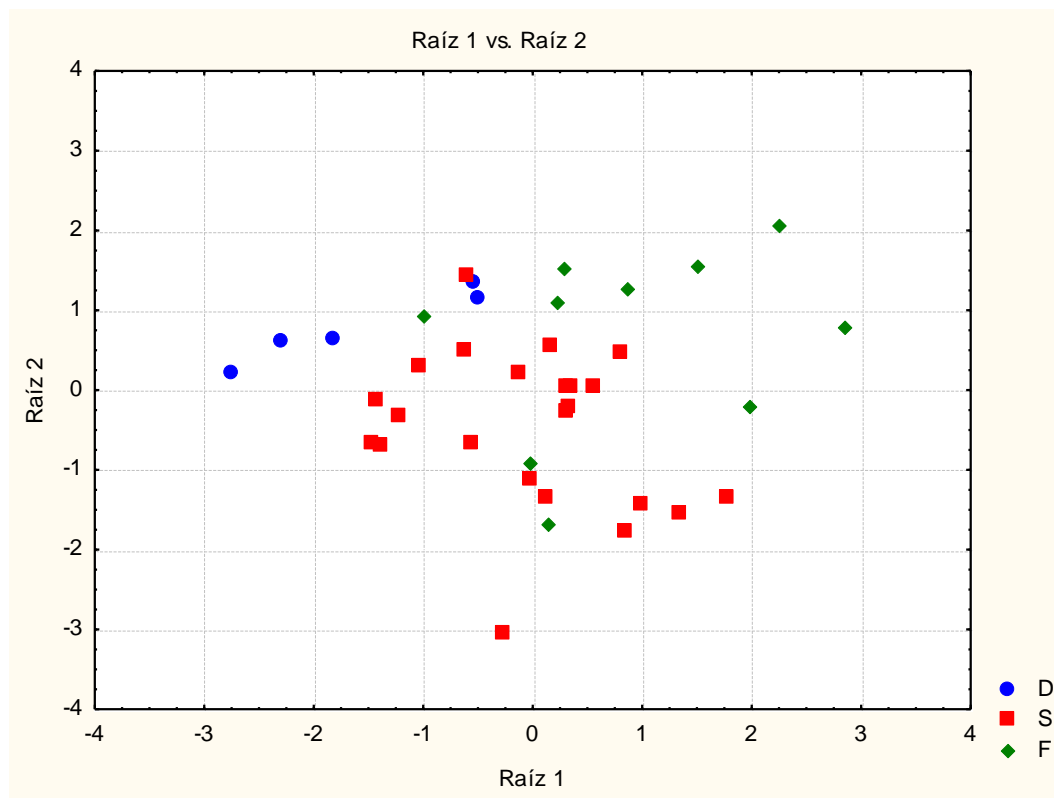


Figura 15. Análise canônica dos hidrocarbonetos cuticulares das colônias pós-emergentes de *Mischocyttarus parallelogrammus* de acordo com as categorias comportamentais das fêmeas (D = dominantes; S = subordinadas; F = fundadoras; as raízes 1 e 2 explicam juntas 100% da variabilidade das amostras)

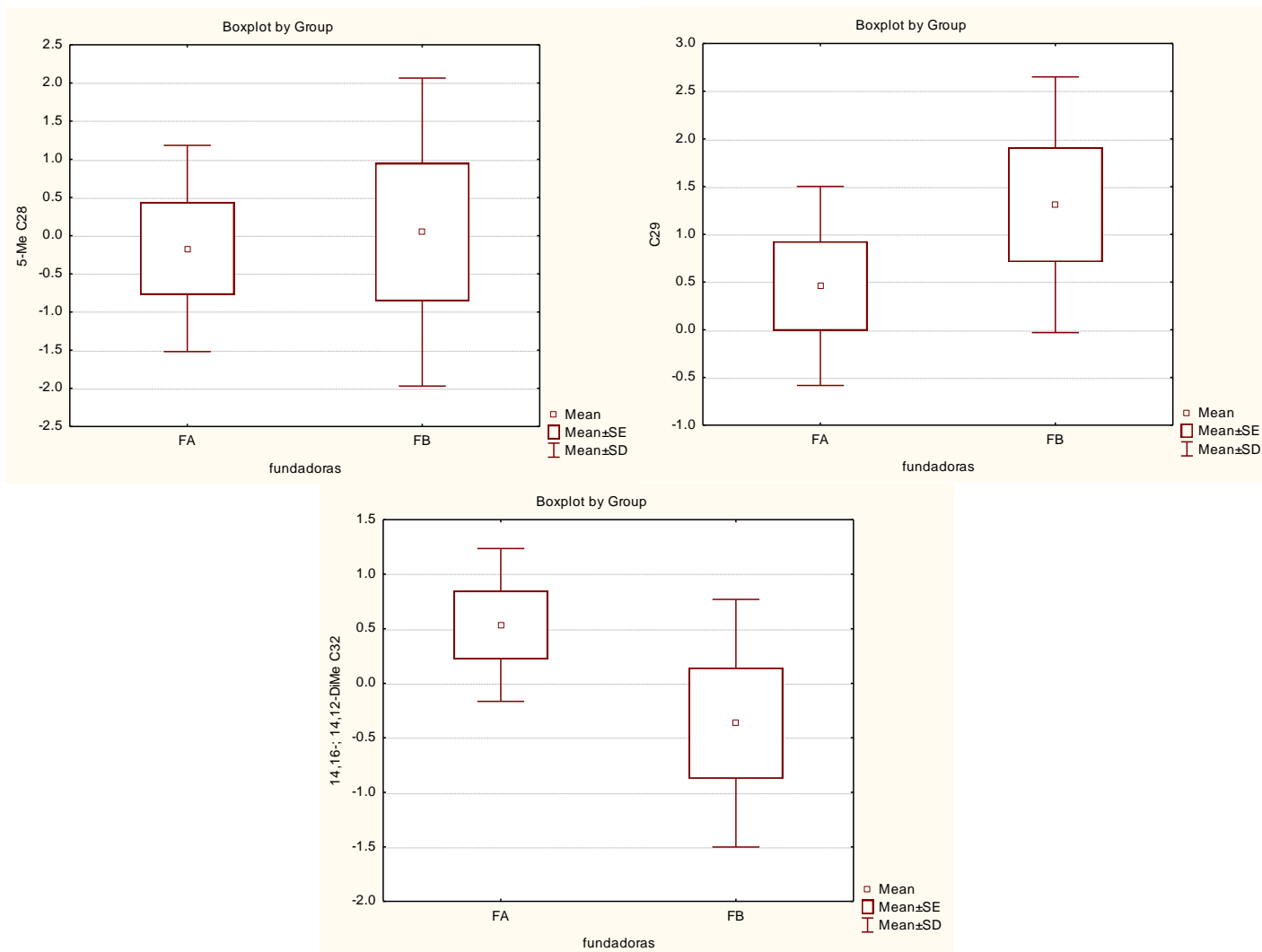


Figura 16. Box-plots indicando a média, erro padrão e desvio padrão dos hidrocarbonetos cuticulares responsáveis pela diferenciação das fundadoras (FA) e co-fundadoras (FB) de *Mischocyttarus parallelogrammus*

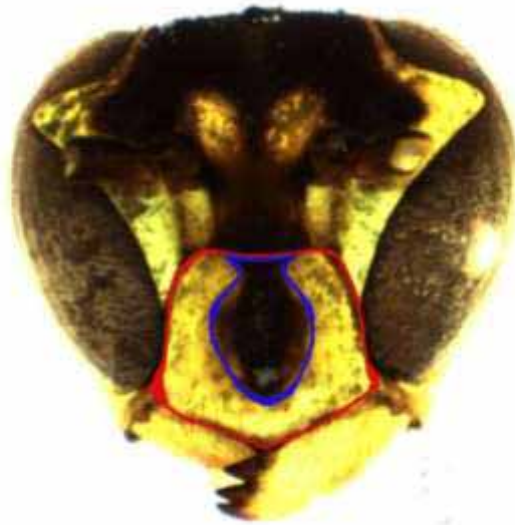


Figura 17. Cabeça de fêmea de *Mischocyttarus parallelogrammus* com áreas demarcadas para o cálculo da porcentagem da mancha preta no cípeo (área azul / área vermelha = % da macha preta)

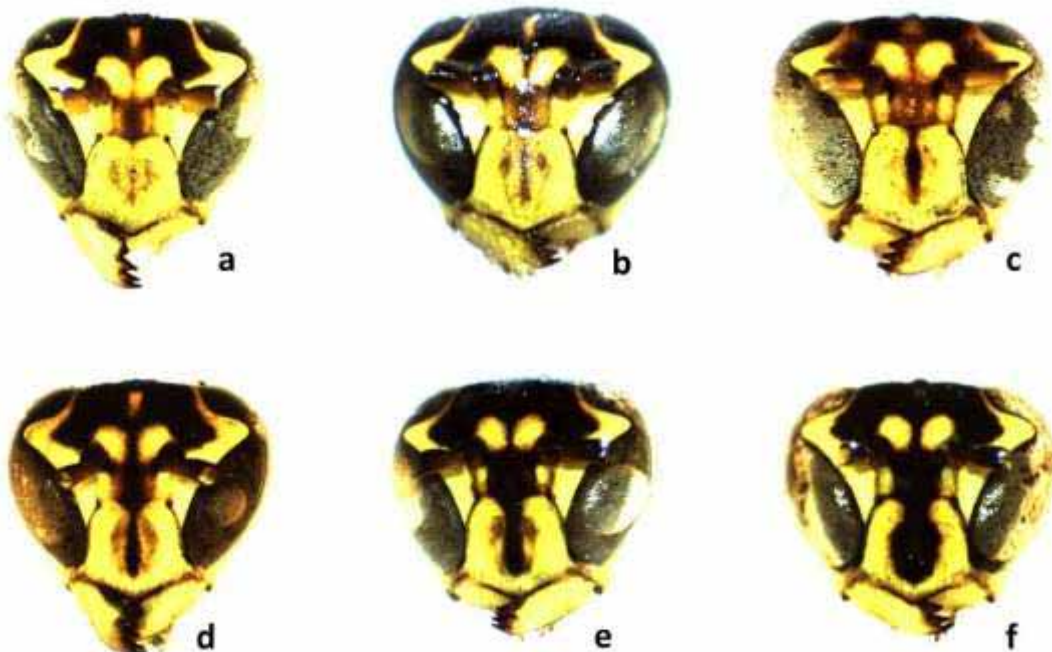


Figura 18. Variação fenotípica na coloração do cípeo das fêmeas de *Mischocyttarus parallelogrammus*

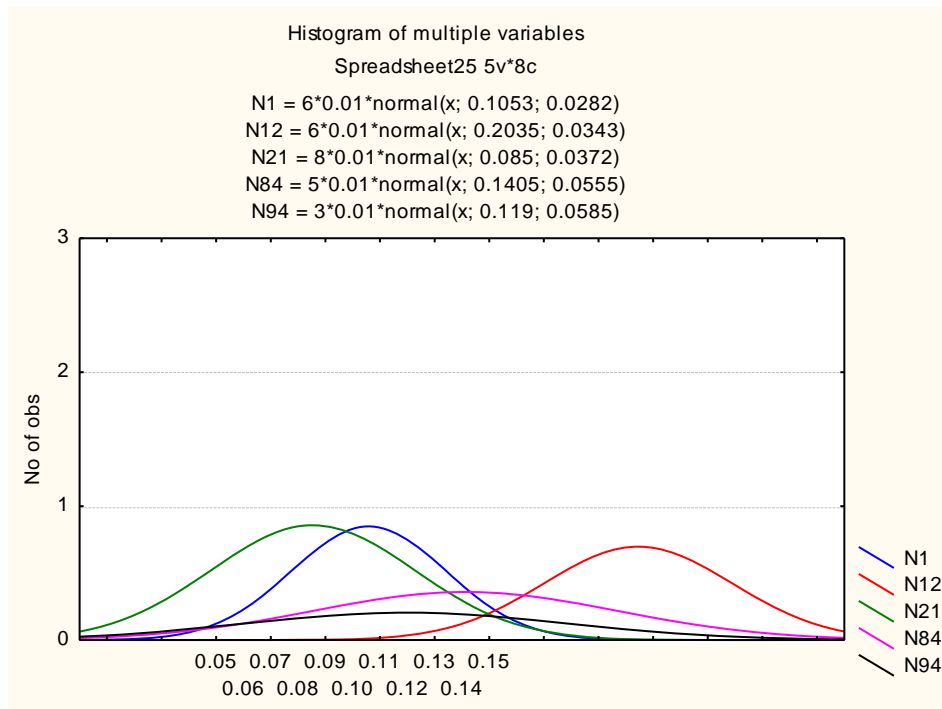


Figura 19. Histograma da distribuição da porcentagem de pigmentação preta no cílipeo das fêmeas de *Mischoctytarus parallelogrammus* de diferentes colônias

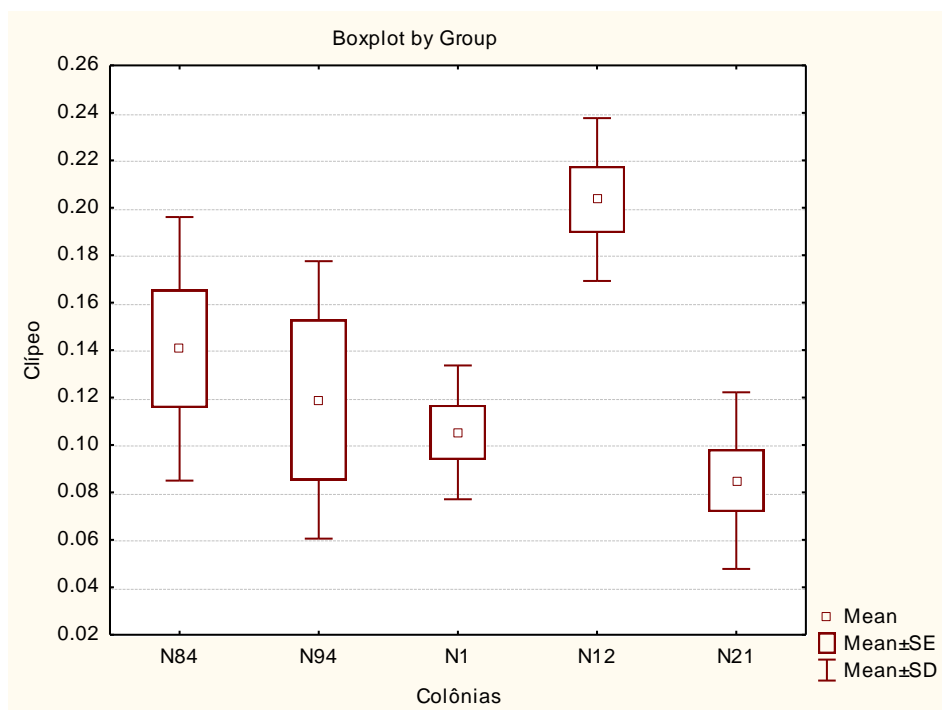


Figura 20. Box-plots indicando a média, erro padrão e desvio padrão da porcentagem de pigmentação preta no cílipeo das fêmeas de *Mischoctytarus parallelogrammus* de diferentes colônias

CONCLUSÕES

1. A assincronia no ciclo colonial de *Mischocyttarus parallelogrammus*, também observada em outras espécies tropicais (Litte 1977, Litte 1981, Giannotti 1998, Rocha *et al.* 2007) é contrastante com as populações de regiões temperadas, que exibem alta sincronia nas fundações das colônias (Litte 1979), enfatizando a importância dos dados de fenologia de vespas tropicais e sugerindo que os vespídeos eussociais de fundação independente, que representam uma fase evolutiva menos derivada da socialidade dos insetos, tenham surgido nos trópicos (Reeve 1991, O'Donnell & Joyce 2001).

2. O menor tempo de vida das fundadoras se dá, provavelmente, pelo fato de que a fundadora solitária precisa forragear e cuidar da defesa da colônia sozinha até a emergência dos primeiros indivíduos da sua prole, refletindo também no menor sucesso dessas colônias e, portanto no desaparecimento dessas fêmeas. Já a maior expectativa de vida das dominantes é reflexo do maior tempo que ficam no ninho, enquanto as subordinadas realizam o forrageamento.

3. Apesar da associação de fundadoras ter mais sucesso e aumentar a longevidade da colônia (Tibbetts & Reeve 2003), outros benefícios não são igualmente compartilhados entre fêmeas associadas, já que envolvem interações de dominância e subordinação que determinam a divisão reprodutiva de trabalho (De Souza *et al.* 2010). Sendo assim, se em *M. parallelogrammus*, as pressões de seleção são suficientemente baixas para permitir o sucesso de fundações por haplometrose, uma fêmea subordinada poderia aumentar seu fitness inclusive escolhendo tal estratégia, resultando na maior frequência deste tipo de fundação, mesmo não sendo a com maior sucesso.

4. O comportamento sinantrópico observado em *M. parallelogrammus*, e frequentemente visto em outras espécies de *Mischocyttarus*, representa uma preferência por construir ninhos nestes locais, que teoricamente fornecem maior proteção contra intempéries, ou podem refletir na facilidade de encontrá-los quando não estão em tronco de árvores, onde são quase imperceptíveis.

5. O ato de “reforçar lateral do ninho”, juntamente com “lamber a lateral do ninho” resultam em células pentagonais na extremidade do favo e em uma parede lateral mais espessa que o restante do ninho de *M. parallelogrammus*. As paredes externas

reforçadas podem estar relacionadas com fatores ambientais, fornecendo proteção contra precipitação ou funcionando como isolante térmico, já que altas temperaturas e altos índices de pluviosidade são frequentes na região em que foi realizado o trabalho (Ubatuba - SP). Outra possibilidade seria a proteção contra o parasitoidismo por Ichneumonidae, que inserem o ovipositor por fora do ninho para alcançar as larvas ou pupas para botar seus ovos. Neste caso a parede externa mais espessa e reforçada dificultaria esse tipo de parasitoidismo.

6. De maneira geral, as fêmeas dominantes de *M. parallelogrammus* saem para forragear material de construção para novas células para realizarem a oviposição, enquanto que as subordinadas ficam com a tarefa de conseguir alimentos para as larvas e outros adultos. Sendo assim, e verificando a alta frequência das interações com imaturos antes das saídas para o forrageio, pode ser que o principal componente interno indutor da atividade forrageadora em *M. parallelogrammus* esteja relacionado com a quantidade de larvas presentes nos ninhos (Silva 2002) e com a interação das forrageadoras com os imaturos, refletindo às necessidades das colônias.

7. O “antennal drumming” observado em *M. parallelogrammus*, se trata de um comportamento tão vigoroso, que dispense alta taxa energética, e, portanto sugere uma função no mínimo relevante. No entanto, a função deste ato comportamental ainda é muito discutida, mas sabe-se que se trata de uma comunicação entre os adultos e os imaturos das vespas sociais, sendo que ainda não tinha sido descrito para o gênero *Mischocyttarus*. De acordo com o contexto observado em *M. parallelogrammus*, a função deste comportamento estaria relacionada com o ato de inibir a produção da saliva larval, como um aviso para as larvas de que iriam receber alimento, já que, quase a totalidade das ocorrências observadas tiveram como comportamentos anteriores ao “antennal drumming”, o forrageamento ou o recebimento de alimento por outro indivíduo, que são atos diretamente relacionados à alimentação da colônia.

8. De maneira geral, podemos concluir que o perfil cuticular das fêmeas de *M. parallelogrammus*, além de apresentar função na identificação de co-específicos, está relacionado com o desenvolvimento ovariano e principalmente com o status hierárquico dos indivíduos, de forma que provavelmente os compostos cuticulares reflitam não só o estado fisiológico, mas também os comportamentos que realizam nas colônias. Apesar da variabilidade fenotípica em *M. parallelogrammus* ter sido observada somente com

relação à diferenciação inter-colonial das fêmeas, é importante ressaltar que este e outros aspectos merecem estudos mais aprofundados, já que ainda não tinham sido relatados na gênero *Mischocyttarus*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, F. R. & Prezoto, F. 2001. Horários de atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. **Revista Brasileira de Zoociências** **3**: 117-128.
- Carpenter, J. M. 1993. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two Views of Africa and South America, p. 139-155. In: GOLDBLATT, P. (ed.), **Biological Relationships between Africa and South America**. New Haven, Yale University.
- Carpenter, J. M. 2004. Synonymy of the genus *Marimbonda* Richards, 1978, with *Leipomeles* Mobius, 1856 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae), and a new key to the genera of paper wasps of the new world. **American Museum Novitates** **3456**: 1-16.
- Carpenter, J. M. & Marques, O. M. 2001. **Contribuição ao Estudo dos Vespídeos do Brasil**. Série Publicações Digitais, Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal da Bahia, 3, CD-ROM.
- Cooper, M. 1997. The subgenus *Megacanthopus* Ducke of *Mischocyttarus* de Saussure (Hym., Vespidae), with a key and three new species. **Entomologist's Monthly Magazine** **133**: 217-223.
- Edwards, R. 1980. **Social wasps: their biology and control**. Great Britain: Rentokil Ltda, 397p.
- Gadagkar, R. 1991. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and Independent-founding *Ropalidia*, p. 149-190. In: ROSS, K. G. & MATTHEWS, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Giannotti, E. 1998. The colony cycle of the social wasp *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** **41**: 217-224.
- Giannotti, E. 1999. Social organization of the eussocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** **33**, 325-338.
- Giannotti, E.; Prezoto, F. & Machado, V. L. L. 1995. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabri.) (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** **24**: 455-463.
- Itô, Y. 1985. A comparison of frequency of intra-colony aggressive behavior among five species of Polistine wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Zeitschrift für Tierpsychologie** **68**: 152-167.
- Jeanne, R. L. 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. **Science** **168**: 1465-1466.
- Jeanne, R. L. 1972. Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** **144**(3): 63-150.
- Jeanne, R. L. 1975. The adaptiveness of social wasps nest architecture. **The Quarterly Review of Biology** **50**: 267-287.
- Jeanne, R. L. & Morgan, R. C. 1992. The influence of temperature on nest site choice and reproductive strategy in a temperate zone *Polistes* wasp. **Ecological Entomology** **17**:135-141.

- Litte, M. 1977. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 2: 229–246.
- Litte, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. **Zeitschrift fur Tierpsychologie** 50: 282–312.
- Litte, M. 1981. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. **Smithsonian Contributions of Zoology** 327: 1–27.
- Manzoli-Palma, M. F. 1993. **Defesa da colônia, autotomia, morfologia comparativa do ferrão e suas implicações em Hymenoptera: Vespidae**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- Markiewicz, D. A., & O'Donnell, S. 2001. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. **Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology** 187, 327-333.
- Montagna, T. S.; Torres, V. O.; Dutra, C. C.; Suárez, Y. R.; Antonialli Junior, W. F. & Alver Junior, V. V. 2009. Study of the foraging activity of *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** 53(1): 131-140.
- Murakami, A. S. N. 2007. **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. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo. 194p.
- O'Donnell, S. & Joyce, F. 2001. Seasonality and colony composition in a montane tropical eusocial wasp. **Biotropica** 33:727–732.
- Rapôso-Filho, J. R. & Rodrigues, V. M. 1984. Habitat e local de nidificação de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae - Vespidae). **Anais de Sociedade Entomológica do Brasil** 13: 19–28.
- Reeve, H. K. 1991. *Polistes*, p.99-148. In: Ross, K. G. & Matthews, R. W. (eds.). **The Social Biology of Wasps**, Ithaca, Cornell University Press, 678 p.
- Resende, J. J.; Santos, G. M. M.; Bichara-Filho, C. C. & Gimenes, M. 2001. Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zoociências** 3: 105-115.
- Richards, O. W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum (Natural History). 580p.
- Rocha, A. A. & Giannotti, E. 2007. Foraging activity of *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in different phases of the colony cycle, at an area in the region of the Médio São Francisco River, Bahia, Brazil. **Sociobiology** 50: 813-831.
- Rocha, A. A.; Santos, G. M. M.; Bichara Filho, C. C.; Resende, J. J.; Melo, A. C. & Cruz, J. D. 2007. Population Fluctuations of *Mischocyttarus cearensis* (Hymenoptera: Vespidae) in Feira de Santana, Bahia, Brazil. **Sociobiology** 50(3): 803-811.
- Seeley, T. D. 1985. **Honeybee Ecology**. A Study of Adaptation in Social Life Monographs in Behavior an ecology. Princeton University Press.

- Silva, E. R. 2002. **Atividade forrageadora de *Mischocyttarus drewseni* de Saussure, 1857 (Hymenoptera: Vespidae)**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo. 166p.
- Silva, E. R. & Noda, S. C. M. 2000. Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. **Revista Brasileira de Zoociências** 2(1): 7-20.
- Silveira, O. T. 2008. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 52: 510-549.
- Simões, D.; Gobbi, N. & Batarce, B. R. 1985. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de 3 espécies do gênero *Mischocyttarus*. **Naturalia** 10: 89-105.
- Smith, E. F. 2005. **Ecology and social biology of the paper wasp *Mischocyttarus collarellus* in a neotropical rain forest (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese de Doutorado. University of Kansas, USA, 204p.
- Spradbery, J. P. 1973. **Wasps: An account of the biology and natural history of solitary and social wasps**. Seattle: University of Washington Press, 408p.
- Tannure, I. C. & Nascimento, F. S. 1999. Influência do conflito de dominância entre fundadoras em colônias de vespas sociais pertencentes ao gênero *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zoociências** 1(1): 31-40.
- Tibbets, E. A. & Reeve, H. K. 2003. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. **Behavioral Ecology** 14: 510-514.
- Togni, O. C. 2009. **Diversidade e vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae) na Mata Atlântica do litoral norte do Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP, 98p.
- Togni, O. C. & Giannotti, E. 2007. Nest defense behavior against the attack of ants in colonies of pre-emergent *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology** 50(2): 1-20.
- Togni, O. C. & Giannotti, E. 2008. Nest defense behavior against the attack of ants in post-emergent colonies of wasp *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). **Acta Ethologica** 11: 43-54.
- Traniello, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. **Annual Review Entomology** 34: 191-210.
- Wenzel, J. W. & Carpenter, J. M. 1994. Comparing methods: adaptive traits and tests of adaptation, p. 79–101. In: Eggleton, P. & Vane-Wright, R. I. (eds.). **Phylogenetics and Ecology**, London, Academic Press, 378p.
- West-Eberhard, M. J. 1969. **The Social Biology of Polistine Wasps**. Miscellaneous. Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan, No. 140. 101p.
- Wilson, E. O. 1971. **The Insect Societies**. Belknap, Cambridge, 548p.