
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

Biologia, Organização Social e Ecologia
Comportamental de *Mischocyttarus nomurae* Richards,
1978 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

AGDA ALVES DA ROCHA

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).

Março – 2017

AGDA ALVES DA ROCHA

**Biologia, Organização Social e Ecologia
Comportamental de *Mischocyttarus nomurae* Richards,
1978 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)**



Tese apresentada ao Instituto de Bociências 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: Prof. Dr. Edilberto Giannotti

Rio Claro – SP

595.798 Rocha, Agda Alves da
R672b Biologia, organização social e ecologia comportamental de
Mischoctytarus nomurae Richards, 1978 (Hymenoptera, Vespidae) / Agda
Alves da Rocha. - Rio Claro, 2017
152 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Bióciências de Rio Claro
Orientador: Edilberto Giannotti

1. Vespas sociais. 2. Polistinae. 3. Comportamento animal. 4.
Substituição de rainhas. 5. Hidrocarbonetos cuticulares. 6. Imaturos. I.
Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Biologia, organização social e ecologia comportamental de *Mischocyttarus nomurae* Richards 1978 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

AUTORA: AGDA ALVES DA ROCHA

ORIENTADOR: EDILBERTO GIANNOTTI

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:



Prof. Dr. EDILBERTO GIANNOTTI

Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. FABIO PREZOTO

Departamento de Zoologia - Instituto de Ciências Biológicas / Universidade Federal de Juiz de Fora / MG



Prof. Dr. FABIO SANTOS DO NASCIMENTO

Departamento de Biologia / USP - Ribeirão Preto/SP



Prof. Dr. ANDRÉ RODRIGUES DE SOUZA

Departamento de Biologia - Setor de Ecologia e Evolução / Universidade de São Paulo - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto / SP



Profa. Dra. GABRIELA DE ALMEIDA LOCHER

Pós-Doutoranda do Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Rio Claro, 13 de março de 2017

À minha avó Tercina (*l.m*),
à minha mãe Vera Lúcia e
à minha filha Malu,
dedico.

AGRADECIMENTOS

À minha família, sem a qual não teria completado o doutorado, sobretudo durante a fase da coleta de dados e finalização da tese. Participaram e conduziram comigo, carro, escadas, frascos coletores, filmadoras, trenas, pranchetas entre fracassos, frustrações e cansaço, mas também entre momentos felizes só pelo fato de estarmos juntos. Aí eu incluo meu pai Guarim Ferreira da Rocha, minha mãe, Vera Lúcia Alves da Rocha, meu irmão Gláucio Alves da Rocha e a minha cunhada Tatiane Oliveira.

Ao meu querido esposo, Alisson Cardos Rodrigues da Cruz por todo o apoio, carinho e compreensão durante todos esses anos e por ser o pai maravilhoso da nossa filha nas minhas inúmeras ausências.

Ao meu irmão Pablo Alves da Rocha, a minha cunhada Joseani Ávila e meus sobrinhos Ananda e Gustavo, pelo exemplo, apoio e carinho.

Ao meu orientador, “Beto”, a quem eu considero um verdadeiro mestre, por todo o apoio, respeito, paciência, compreensão e ensinamentos recebidos durante todos estes anos de vida acadêmica, desde o mestrado.

Aos meus queridos amigos, sem os quais a caminhada teria sido sem dúvida mais dura, Alessandra de Carvalho Vaz, Andréia Barroncas, Carla Fiais, Sheila Miranda Leão e suas respectivas famílias. A esta última também agradeço pelo envio de referências.

Aos amigos que tive o prazer de conhecer em Rio Claro, com quem passei momentos felizes de troca de receitas, listas de filmes e que deram força nos momentos em que estava distante da minha filha: Andriceli Richit, Marta Figueiredo, Graziane Praxedes, Marcelo Moraes, Lara Oliveira, Lidiane Ronsoni e Leda Cabral. A esta última, o meu eterno agradecimento pela companhia e suporte antes, durante e após a defesa.

À querida amiga, Janete Jane Resende por todo o apoio e por me acolher em sua casa durante a realização de disciplina em Feira de Santana-BA.

Aos meus sogros Maria Cardoso e Aureolino Cruz pelo carinho.

Aos “irmãos de orientação” Adolfo da Silva Melo, Gabriela Locher, Mateus Aparecido Clemente e Olga Togni pelas conversas, orientações, apoio, envio de bibliografia, caronas e estadia.

Ao professor Orlando Tobias Silveira pela atenção e gentileza de sempre, pela identificação da espécie, além da sugestão do objeto de estudo.

Ao Fábio Akashi pelo valioso suporte no registro de imaturos e pelo empréstimo do equipamento.

À equipe do Centro de Pesquisa Gonçalo Moniz, da Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ), Adriana Lanfredi Rangel, Maria Lúcia Vieira Moreno e Cláudio Pereira Figueira pela orientação e suporte durante o uso do microscópio de varredura.

À Juliana Gastaldello Rando, do Herbário da Universidade Federal do Oeste da Bahia (BRBA) pelo recebimento, identificação no nível de família e rápido encaminhamento de exemplares para especialista. Ao Benoît Francis Patrice Loeuille, da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), pela identificação dos espécimes de Asteraceae.

Ao Marcos Vaccaro e Leidiane, Sr. Farias, Tânia Trindade, por permitirem a realização dos estudos em suas propriedades. Em especial eu agradeço às queridas Dinha (Edna de Jesus de Jesus Novais) e Lili (Maria do Livramento Dourado) do Sítio Sá Fulô.

À equipe da Universidade Estadual do Mato Grosso do Sul (UEMS) pela imensa contribuição na parceria e orientação: Prof. William Fernando Antonialli Junior, Viviana de Oliveira Torres, Claudia Andrea Lima Cardoso, Eva Ramona Pereira Soares (UFGD) e Kamylla Balbuena Michelutti. Agradeço imensamente a essas duas últimas por toda a paciência em me conduzir no desconhecido mundo dos hidrocarbonetos e pelo incentivo.

Ao professor Marcos Vital e Andriceli Richit pelo esclarecimento de dúvidas em estatística e a Frederico Moreira pelo suporte estatístico do segundo capítulo.

Ao Instituto Multidisciplinar em Saúde, Campus Anísio Teixeira, da Universidade Federal da Bahia pela aprovação de afastamento para a conclusão do doutorado. Aos meus colegas e amigos de Instituto, Ana Carolina Rodrigues, Laize Tomazi, Elenir Santos, Mário Dantas, Márcio Borba, Ricardo Fraga, Andrea Karla Santos, Danila Coqueiro, Patrícia Belini, Patrícia Pires e Vinícius González.

Aos meus estagiários por todo o apoio, inclusive pelo importante suporte em campo no primeiro ano de estudo, em especial, Adriele França, Luisa Sodr e, Danielle Morais, Thatiana Andrade e Ramona Soares.

À todos os professores do programa de Pós-Graduação em Zoologia da Unesp, em especial a Ana Maria Costa Leonardo, Célio Haddad e Laurence Culot, por terem ensinado muito além do conteúdo da disciplina.

À todos os funcionários do Departamento de Zoologia da UNESP, em especial a Maria Cristina Crupi por toda a atenção.

Aos funcionários da Secretaria da Seção Técnica de Pós-Graduação, em especial, Ivana T. Brandt.

Aos professores André Rodrigues de Souza, Gabriela de Almeida Locher, Fábio Prezoto e Fábio Santos do Nascimento pelas preciosas correções e sugestões do texto da tese.

RESUMO

A vespa social basal *Mischocyttarus nomurae* Richards tem ocorrência exclusiva no Brasil e foi registrada nos estados do Ceará, Bahia e Minas Gerais. Na Bahia, ocorre em três municípios da Chapada Diamantina: Lençóis, Mucugê e Rio de Contas. Nesta última, foram estudadas populações com relação à sua biologia básica, buscando responder perguntas relacionadas aos seguintes aspectos: morfologia externa dos imaturos, perfis comportamental, morfofisiológico e químico, substituição de rainhas, arquitetura de ninhos e hábitos de nidificação. Com relação à morfologia dos imaturos, a taxa média de crescimento da larva foi de 1,48. Com exceção da larva de 1º instar, que revelou-se menor do que o ovo, a espécie apresentou o padrão do grupo: presença de lobos, estes em número de dois e projetados para a frente, só totalmente desenvolvidos quando a larva atinge o 5º instar; as mandíbulas das larvas de 5º instar apresentam um único dente alongado e o primeiro espiráculo é mais do que duas (3,1) vezes maior em diâmetro que os demais. As cápsulas cefálicas da larva de 5º instar e da pré-pupa não diferiram significativamente. Após os estudos dos perfis morfofisiológico, químico e comportamental, foi verificado que as fêmeas de *M. nomurae* não apresentam distinção em sua morfologia externa, mas cinco tipos de desenvolvimento ovariano foram observados, três menos desenvolvidos (A1, A2 e B) e dois mais desenvolvidos (C e D). Foram detectados 34 compostos na sua cutícula, cujas cadeias variaram de 18 a 33 átomos de carbono. Os compostos consistiram em alcanos lineares (9%), alcanos ramificados (89%) e alcenos (2%). Foram identificados três grupos de fêmeas: Operária 1, Operária 2 e Rainha e a análise discriminante do perfil dos hidrocarbonetos cuticulares relacionada a esses grupos de fêmeas apresentou um p-valor significativo (Wilks' lambda= 0,135, F= 1.665, p = 0,0227). Após oito dias da remoção da fêmea dominante do ninho, em todas as colônias, exceto uma, a fêmea era anteriormente a fêmea β . Fêmeas com ovários não desenvolvidos podem realizar comportamentos de fêmea dominante, assim como uma fêmea com ovário desenvolvido comportou-se como forrageadora típica. Houve diferença entre algumas atividades exercidas pelas fêmeas posicionadas em 2º lugar no ranking (fêmea β) e as demais fêmeas do ninho (3ª posição em diante), antes e após a remoção experimental da rainha. *M. nomurae* apresenta um sistema de gerontocracia flexível na sua substituição de

rainhas e suas fêmeas sucessoras tornam-se mais agressivas que as rainhas originais, assumindo tarefas de dominantes, mesmo sem estarem inseminadas. Como algumas espécies do gênero, a maioria das colônias apresentou hábitos de nidificação relacionados a ambientes antrópicos. Destes, 61,2% das colônias utilizaram material de origem vegetal (madeira e palha). A altura média de construção do ninho com relação ao solo foi elevada, semelhante as das demais espécies do gênero ($2,20 \pm 0,83$, 0,45 – 5,00m). A maioria dos ninhos foi construída com o favo voltado para baixo (70,15%) e em substrato horizontal (53,73%). O único favo do ninho pode ser arredondado ou elíptico, raramente retangular. O número de camadas de mecônio variou de zero a cinco e a espécie *M. nomurae* apresenta ninhos pequenos, com suas colônias apresentando um baixo número de adultos produzidos, embora haja uma alta taxa de reutilização de células.

Palavras-chave: Polistinae. Vespas sociais. Substituição de rainhas. Hidrocarbonetos cuticulares. Imaturos.

ABSTRACT

The basal social wasp *Mischocyttarus nomurae* Richards occurs exclusively in Brazil, having been recorded there in the states of Ceará, Bahia, and Minas Gerais. It is known to occur in three municipalities in the Chapada Diamantina mountains of Bahia State: Lençóis, Mucugê, and Rio de Contas. Population studies were undertaken in the latter municipality to address questions related to the basic biology of *M. nomurae*: the external morphologies of the immatures; their behavior; their morpho-physiological and chemical profiles; queen substitutions; nest architecture, and nidification habits. In terms of the morphologies of the immatures, the mean larval growth rate was 1.48. With the exception of the 1st instar larvae, which are smaller than the eggs, the species demonstrated the standard developmental pattern for the group: the presence of lobes (two) projected forward, those only becoming fully developed in the 5th instar stage; mandibles in the 5th instar *stage with a single elongated tooth, and the first spiracle with a diameter more than two (3.1) times greater than the others*. The cephalic capsules of the 5th instar larvae and pre-pupae do not significantly differ. Studies of the morpho-physiological, chemical, and behavioral profiles of those wasps indicated that the females of *M. nomurae* do not have distinct external morphologies, although five different types of ovarian development were observed: three less-developed types (A1, A2 and B); and two more developed types (C and D). Thirty-four distinct chemical compounds were detected in the cuticle, with carbon chains varying from 18 to 33 atoms. Those carbon compounds consisted of linear alkanes (9%), branched alkanes (89%), and alkenes (2%). Three groups of females were identified: Workers 1, Workers 2, and Queens. Discriminant analyses of the cuticular hydrocarbons of those female groups demonstrated a significant p-value (Wilks' lambda= 0.135, F= 1.665, p = 0.0227). Eight days after the removal of the dominant female from the nest, female substitutions were observed all of the colonies (except one) assuming the condition of a new queen (from the ranks of the β females). Females with undeveloped ovaries do not perform behaviors associated with dominant females, nor do females with developed ovaries behave as typical foragers. There were differences between some of the activities performed by second-rank females (β females) and other females in the same nest (from the 3rd position down), both before and after experimentally

removing the queen. *M. nomurae* demonstrates a flexible gerontocratic system in terms of queen substitutions, and the new queens become more aggressive than the original queens, assuming dominant roles even without being inseminated. As with many species of the same genus, most of the colonies nidify in anthropically modified environments. Of those colonies, 61.2% built nests using plant material (wood and leaves). The nests were constructed at reasonably high mean heights above ground level (2.20 ± 0.83 m; from 0.45 – 5.00 m), similar to other species of the genus. Most of the nests were affixed to horizontal substrates (53.73%) and constructed with the comb facing downward (70.15%). A nest comb can be rounded or elliptic, rarely rectangular. The numbers of meconium layers varied from zero to five. The nests of *M. nomurae* are generally small, with their colonies producing only small numbers of adults - although with high rates of comb cell reutilization.

Key-words: Polistinae. Social wasps. Queen substitutions. Cuticular hydrocarbons. Immatures.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	13
OBJETIVO GERAL	19
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	19

Capítulo I - External Morphology of Immatures during the Post-embryonic Development of *Mischocyttarus nomurae* Richards (Hymenoptera, Vespidae)..... 20

1. Abstract	21
2. Introduction	22
3. Objective.....	23
4. Material and Methods	24
5. Results and Discussion.....	26
Morphometry and Larval Instars.....	26
General Morphology	29
6. Conclusion.....	33
7. References	34

Capítulo II - Perfil Morfofisiológico, Químico e Comportamental de *Mischocyttarus nomurae* Richards (Hymenoptera, Vespidae).....37

1. Resumo	38
2. Introdução.....	39
3. Objetivo	42
4. Material e Métodos	43
Estudo Comportamental	43
Estudo Químico	45
Estudo Morfofisiológico	46
Análises Estatísticas	47
5. Resultados e Discussão.....	48
Perfil Químico da Espécie.....	48
Perfil Químico das Colônias.....	52
Perfil Químico e Parâmetros Comportamentais e Morfofisiológicos	53
6. Conclusão.....	60
7. Referências.....	61

Capítulo III - Quem assume o comando após a remoção experimental da rainha da vespa social *Mischocyttarus nomurae*? 68

1. Resumo	69
2. Introdução.....	70
3. Objetivo	73
4. Material e Métodos	74
5. Resultados.....	78
Ausência da fêmea dominante na Hierarquia.....	78
Ausência da fêmea dominante na Distribuição de Tarefas.....	88
Substituição de Rainha, <i>Status</i> Reprodutivo e Idade	92
6. Discussão	94
7. Conclusão.....	102
8. Referências.....	103

Capítulo IV - Arquitetura de Ninhos e Hábito de Nidificação de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978 (Hymenoptera, Vespidae) 107

1. Resumo	108
2. Introdução.....	109
3. Objetivos.....	112
4. Material e Métodos	113
Localização da Área de Estudo.....	113
Coleta de Dados	113
Análise de Dados.....	114
5. Resultados e Discussão.....	116
Locais de Nidificação	116
Arquitetura de Ninhos	122
Produtividade das Colônias.....	124
6. Conclusão.....	128
7. Referências.....	129

CONSIDERAÇÕES 135

REFERÊNCIAS 136

APÊNDICES..... 145

INTRODUÇÃO

A família Vespidae possui atualmente mais de 5000 espécies descritas e 262 gêneros, entre seis subfamílias (PICKETT & CARPENTER, 2010). A subfamília Polistinae com suas três tribos representativas para o Brasil (Mischocyttarini, Polistini e Epiponini) e Ropalidini, apresenta aproximadamente 960 espécies, compreendendo 26 gêneros reconhecidos (CARPENTER; MARQUES, 2001; CARPENTER, 2004; PICKETT & CARPENTER, 2010)

A tribo Mischocyttarini, representada pelo único gênero *Mischocyttarus* de Saussure, 1853, é uma das quatro tribos de vespas polistíneas e a mais diversa, com aproximadamente 250 espécies descritas (CARPENTER; MARQUES, 2001; CARPENTER, 2004; SILVEIRA, 2008; SILVEIRA et al., 2015). Seus representantes são distinguidos dos demais por apresentar o terceiro e quarto tarsômeros das pernas medianas e posteriores assimétricos, com os lobos internos maiores que os externos (RICHARDS, 1978).

Outros caracteres exclusivos das vespas do gênero estão nos imaturos. Suas larvas apresentam o primeiro esternito abdominal com um, dois ou três lobos fortemente projetados, com função desconhecida. Além disso, o primeiro espiráculo torácico das larvas é duas vezes maior que os demais e suas mandíbulas apresentam um único dente alongado (RICHARDS, 1978). Na maioria das espécies estudadas, as larvas apresentaram cinco ínstares em seu desenvolvimento (MACHADO et al., 1988; TECH; MACHADO, 1989; CARVALHO; SILVA, 1975; CECÍLIO et al., 2015).

Diferente da maioria das vespas eussociais da tribo Epiponini, as vespas Polistini e Mischocyttarini, que apresentam caracteres mais plesiomórficos e chamadas tradicionalmente de “eussociais primitivas”, fundam seus ninhos por haplometrose (fundação solitária) ou pleometrose (com a presença co-fundadoras) e apresentam ausência ou diferenciação morfológica mínima de castas (JEANNE, 1980; GADAGKAR, 1991; O’DONNELL, 1998; GIANNOTTI; MACHADO, 1999; NODA, 2005; TANNURE-NASCIMENTO et al. 2005; MURAKAMI & SHIMA, 2006; OLIVEIRA, 2007; GELIN et al., 2008; SILVA, 2008; MURAKAMI et al. 2009; DESUÓ et al. 2011; NOLL, 2013; TORRES et al. 2014; SOARES et al. 2014; MONTAGNA; ANTONIALLI-JUNIOR, 2016).

A diferenciação morfológica insignificante permite uma considerável flexibilidade no papel social que o adulto pode desempenhar e mesmo há uma

hierarquia de dominância entre as vespas adultas (CHANDRASHEKARA; GADAGKAR, 1991). A fêmea dominante requer, após seu estabelecimento na colônia, a manutenção da sua hierarquia (TORRES et al., 2012) e isso é feito através de interações de dominância agressivas (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969; JEANNE, 1972; GADAGKAR, 1991). Portanto, embora todas as fêmeas sejam potenciais poedeiras, devido ao grau de dominância, essa tarefa é realizada por poucos indivíduos (HUGHES; STRASSMANN, 1988; CHANDRASHEKARA; GADAGKAR, 1991). Segundo Murakami et al. (2009), a presença de mais de uma fêmea inseminada com ovário bem desenvolvido, portanto com capacidade de pôr ovos que darão origem a fêmeas, aumenta as chances de sucesso do ciclo colonial.

A hierarquia estabelecida pode se alterar e Pardi (1948) atribui as variações no status social a três motivos: morte, adição de novos indivíduos ou ainda a regressão na hierarquia social, após interações agressivas, principalmente entre indivíduos com mesmo *status*. Em casos de remoção experimental de rainhas ou desaparecimento natural da mesma, segundo O'Donnell (1998), há uma mudança na estrutura social das colônias, o que permite examinar a plasticidade nas funções sociais das fêmeas remanescentes no ninho.

São reconhecidos dois padrões de substituição das rainhas, o “padrão temperado” e o “padrão tropical”, que Suzuki (2003) resume em: fêmeas mais velhas substituindo as rainhas e fêmeas relativamente mais jovens assumindo o papel das fêmeas α originais, respectivamente. Não necessariamente as vespas dessas localidades comportam-se assim. Os trabalhos realizados com espécies de vespas subtropicais e tropicais do gênero *Polistes* e espécies de *Mischocyttarus*, por exemplo, indicam em sua maioria, que aqui ocorre também o sistema de gerontocracia, no qual vespas mais velhas costumam substituir as rainhas em caso de perda ou remoção experimental das mesmas (HUGHES; STRASSMANN 1988; GIANNOTTI; MACHADO, 1997; MURAKAMI; SHIMA, 2006).

Strassmann et al. (2004) discutem que a perda da rainha pode causar uma crise na colônia no momento de transição para a próxima rainha. Além de poder ocorrer canibalismo de imaturos, mudanças na dinâmica de construção de células do ninho e comportamentos intra e extra-nidais podem ocorrer após a remoção natural ou experimental de fêmeas dominantes (WEST-EBERHARD, 1969, JEANNE, 1972; LITTE, 1977, 1979; O'DONNELL, 1998; BRUYNDONCKX et al., 2006; GIANNOTTI; MACHADO, 1997; COSTA-FILHO et al. 2011; COSTA-FILHO, 2014).

Suzuki (2003) afirma que independente da dicotomia “temperada-tropical”, o modo de substituição das rainhas seria afetado proximamente pelo tempo do pico de maturação dos ovários das candidatas a novas rainhas. Hughes e Strassmann (1988) evidenciam que a condição ovariana é um excelente preditor da dominância na colônia.

Os hidrocarbonetos cuticulares são compostos importantes que podem funcionar como pistas no reconhecimento de co-específicos, o que, de acordo com Dani et al. (2001), se deve a sua estabilidade, baixa volatilidade e diversidade de estrutura. Essa comunicação química é essencial para o funcionamento das colônias de insetos sociais, pois pode estar envolvida, além da discriminação de indivíduos das colônias, no reconhecimento do seu potencial reprodutivo (MONNIN, 2006). Assim, estudos que buscam investigar como é a variação de HCs entre indivíduos reprodutores e não-reprodutores são muito importantes (BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1991; LAYTON et al., 1994; SLEDGE et al., 2001; DANI et al., 2004; SLEDGE et al., 2004; DAPPORTO et al., 2004).

Alguns estudos no Brasil têm sido utilizados com sucesso para estudar diversos aspectos relacionados à organização social de vespas sociais, a exemplo da verificação de existência de diferenciação dos hidrocarbonetos cuticulares de acordo com as funções exercidas nas colônias, determinação do tempo em que os adultos adquirem uma assinatura química e estudos sobre o grau de diferenciação entre indivíduos de colônias de populações distintas (TANNURE-NASCIMENTO et al., 2007; FERREIRA et al., 2012; NEVES et al., 2012; TOGNI, 2014; SOARES, 2014; SOARES et al. 2014, TORRES et al. 2014; MURAKAMI et al. 2015; SILVA et al. 2016; CUNHA et al. 2017; MICHELUTTI et al. 2017; BRITO et al. 2017).

Enquanto vespas do gênero *Polistes* desde os anos 80 têm sido estudadas com relação a diversos aspectos envolvendo os HCs, só recentemente o gênero *Mischocyttarus* tem recebido atenção a esse respeito, sendo que até o momento, apenas seis espécies tiveram seus HCs investigados: *M. bertonii* Ducke *M. consimilis* Zikán, *M. cerberus* Richards, *M. latior* (Fox), *M. parallelogrammus* Zikán e *M. cassununga* von Ihering (FERREIRA et al. 2012; NEVES et al. 2012; NEVES et al. 2013; TOGNI 2014; MURAKAMI et al. 2015; SOARES 2015; CUNHA et al. 2017), representando aproximadamente 2,4% do total de espécies registradas.

A maioria do reconhecimento dos indivíduos, seja visualmente ou quimicamente, ocorre sobre ou próximo ao ninho. É lá onde ocorre a maioria das suas

interações e onde a rainha estabelece a sua hierarquia (STARR, 1990). A função fundamental do ninho, como inferido por Jeanne (1975), é o de proporcionar um local individualizado para o desenvolvimento da prole. Estudar o hábito de nidificação em vespas sociais pode ajudar a compreender de que forma outras funções secundárias foram alcançando importância na evolução do grupo, como é o caso da defesa da colônia (O'DONNELL; JEANNE, 2002). A estrutura em si atua como uma fortaleza, mas também ninhos com tamanhos pequenos podem favorecer a camuflagem, representando uma defesa indireta (STARR, 1990; GIANNOTTI, 1999; BARBOSA et al., 2016).

Pelo menos dois tipos de pressão seletiva parecem influenciar a arquitetura de ninhos e seleção de habitat de nidificação em vespas sociais tropicais: as condições do tempo e uma forte taxa de predação por formigas e vertebrados (DEJEAN et al., 1998). São diversificados os substratos de nidificação utilizados por vespas e é amplamente registrado o alto grau de sinantropia que algumas espécies desenvolveram (JEANNE, 1972; LITTE, 1979; RAPOSO-FILHO; RODRIGUES, 1984; SIMÕES et al., 1985; MARQUES; CARVALHO, 1993; MARQUES et al., 1993; GIANNOTTI, 1999, LIMA et al.; 2000; ALVARENGA et al., 2010; SINZATO et al., 2011; SCOBIE; STAR, 2012; CASTRO et al., 2014).

Os ninhos pedunculados e sem envelope das vespas do gênero *Mischocyttarus* são geralmente pequenos e a maioria apresenta células de cria pequenas (menores que 4mm de diâmetro) comparadas com as vespas *Polistes* Latreille, 1802 (RICHARDS; RICHARDS, 1951; RICHARDS, 1972; WENZEL, 1998; SOMAVILLA et al., 2012). Estas células podem ser reaproveitadas, sobretudo em ninhos pequenos (GIANNOTTI, 1998) e esse reaproveitamento pode ser um dos fatores de sucesso entre as colônias, pois reduz o gasto energético na busca por material para construção do ninho disponibilizando-o para a busca por alimentos (CASTRO et al. 2014).

Não há, aparentemente, uma especificidade na seleção de espécies de plantas, quando são usadas para a nidificação (GORTON-JR, 1978; SANTOS; GOBBI, 1998; GIANNOTTI, 1999; ELISEI et al., 2005; SOUZA et al., 2015; SMITH, 2004) e podem ser construídos em substratos verticais, horizontais ou inclinados, com pedicelo vertical, horizontal ou oblíquo (WENZEL, 1998; SOMAVILLA et al. 2012; MONTAGNA et al., 2010). Sua forma pode ser geralmente alongada, discóide ou elíptica (RICHARDS, 1972; STARR, 1991; GIANNOTTI, 1999; SCOBIE; STARR, 2012). Mais recentemente, Silveira et al. (2015) descreveram espécies do grupo de *M. punctatus*

(Ducke, 1904), que apresentam ninhos bastante alongados, sendo sua estrutura formada por um filamento de células.

Richards (1945) considerou inicialmente cinco subgêneros para *Mischocyttarus*, adicionando na década de 70 mais três (RICHARDS, 1978). Hoje são reconhecidos nove subgêneros: *Mischocyttarus* s. str. de Saussure, 1853, *Clypeopolybia* Brèthes, 1923, *Haplometrobis* Richards, 1978, *Kappa* de Saussure, 1854, *Megacanthopus* Ducke, 1904, *Monogynoecus* Richards, 1941, *Omega* de Saussure, 1854, *Phi* de Saussure, 1854 e *Scytokeraia* Cooper, 1997 (SILVEIRA, 2008).

A espécie *Mischocyttarus nomurae* foi descrita por Richards em 1978 a partir da amostra de duas fêmeas coletadas em um ninho em Fortaleza – CE. Foi incluída no subgênero *Haplometrobis* Richards, 1978 que não é um agrupamento monofilético, mas agrupa oito clados (SILVEIRA, 2008). *M. nomurae* pertence ao grupo de *Mischocyttarus cerberus* (Ducke), com mais quatro espécies: *M. illusorius* Richards, *M. peruanus* Zikán, *M. dimorphus* Zikán e *M. narinensis* Cooper (SILVEIRA, 2004).

M. nomurae é uma vespa social basal endêmica do Brasil, que tem ocorrência no Ceará (CE), Bahia (BA) e Minas Gerais (MG) (RICHARDS, 1978; SILVEIRA, 2004; ANDENA; CARPENTER, 2014; SOUZA et al. 2015). Na Bahia, ela pode ser uma espécie amplamente distribuída na região da Chapada Diamantina, já que tem registro de ocorrência em três municípios: Lençóis, Mucugê e Rio de Contas (SILVEIRA, 2004; ANDENA; CARPENTER, 2014, ROCHA; GIANNOTTI, 2016).

São vespas, segundo Richards (1978), pretas com muitas manchas amareladas e margem frontal do proepisterno distintamente elevada. Silveira (2004) encontrou variação entre o exemplar de Lençóis (BA) daqueles coletados em Fortaleza (CE): clípeo ligeiramente mais largo e muito sutilmente bidentado, o segmento metassomal I um pouco mais curto e são indivíduos mais escuros, principalmente na frente e clípeo. Os machos apresentam, entre outras características, o clípeo e a placa superior coberta por uma camada densa de cerdas prateadas e apresenta o ápice da antena em forma de espiral, como as demais espécies do grupo (SILVEIRA, 2004).

O ninho único associado aos exemplares estudados por Richards (1978) em sua descrição, era pedunculado e sem envelope, como as demais espécies do

gênero, tinha pedicelo curto e foi construído com material marrom claro, com partículas achatadas de origem vegetal.

OBJETIVO GERAL

O objetivo do trabalho foi estudar aspectos da biologia da vespa social *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978, uma vespa social basal endêmica do Brasil, subsidiando o aumento do conhecimento das vespas sociais neotropicais.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estudar a morfologia externa dos ovos e imaturos (larva, pré-pupa e pupa) de *M. nomurae*, além de determinar o número de instares larvais da espécie.
2. Avaliar a relação entre a morfofisiologia, comportamento e os compostos químicos presentes na cutícula, que podem mediar as relações entre companheiras de ninhos da espécie.
3. Verificar o efeito da remoção experimental da rainha na hierarquia de dominância e na distribuição de tarefas. Além disso, caracterizar morfofisiologicamente as fêmeas sucessoras de suas colônias.
4. Descrever o hábito de nidificação, a arquitetura dos ninhos e produtividade de colônias, buscando responder se há preferência por tipo de substrato de nidificação, quais as dimensões e forma do ninho e taxa de produção de adultos da espécie.

Capítulo I

External Morphology of Immatures during the Post-embryonic Development of *Mischocyttarus nomurae* Richards (Hymenoptera, Vespidae)

Capítulo publicado no periódico *Sociobiology*: Rocha, A.A.; Giannotti, E. External Morphology of Immatures during the Post-embryonic Development of *Mischocyttarus nomurae* Richards (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology*, 63(3): 998-1004, 2016.
DOI: 10.13102/sociobiology.v63i3.988.

1. Abstract

We describe here the immatures of *Mischocyttarus nomurae* Richards from twenty colonies collected in the municipality of Rio de Contas in the Chapada Diamantina, Bahia State, Brazil. We determined the number of larval instars in post-embryonic development and measured 145 eggs, 353 larvae, 12 pre-pupae, and 59 pupae. Egg lengths varied from 0.80 to 1.33 mm and their widths from 0.33 to 0.50 mm. The average rate of growth of the larvae was 1.48. Cephalic capsule widths varied from 0.20 – 0.43 mm in the 1st instar larvae, from 0.47 – 0.63 mm in the 2nd instar, 0.67 – 0.83 mm in the 3rd instar, 0.87 – 1.20 mm in the 4th instar, and 1.37 – 1.73 mm in the 5th instar larvae. The cephalic capsule of the 1st instar larva was smaller than the width of the egg. The median widths of the 5th instar larvae and the pre-pupae cephalic capsules did not differ significantly. The species has two abdominal lobes that are highly projected forward, and the diameter of first thoracic spiracle is 3.1 times greater than the second. *M. nomurae* shows development patterns typical of the genus.

Keywords: Abdominal Lobe, Spiracles, Larvae, Polistinae, Social wasps.

2. Introduction

The species *Mischocyttarus nomurae* was described by Richards in 1978 from two females collected in Fortaleza, Ceará State (CE), Brazil; it was included in the *Mischocyttarus cerberus* group in a review published by Silveira (2004). The individuals are black, with many pale-yellowish gaster markings, with distinct stripes and frontal margin of the propisternum distinctly elevated (Richards, 1978). The males of that species were described by Silveira (2004) from samples collected in Lençóis (Chapada Diamantina), Bahia State (BA), Brazil. Among other features, the clypeus is covered by dense recumbent hairs with silvery reflections; the antenna is spirally rolled at the apex, with the last three segments elongated. Souza et al. (2015) recently recorded the occurrence of specimens of *M. nomurae* in Montes Claros, Minas Gerais State (MG), Brazil, captured in traps using passion fruit bait. These are the only references to the species in the literature.

Richards (1978) characterized the larvae of *Mischocyttarus* de Saussure representatives as having the first abdominal sternite with one, two or three lobes strongly projected, first thoracic spiracle twice as long as the others, and mandibles with only a single elongated tooth. Dias-Filho (1975) studied the 5th instar larvae of several wasp genera and characterized six species of the genus as having the labrum twice as wide as the mentum, tentorial pits located below the level of the antennae, and mandibles ending in a fine, single, curved tooth. Most of the species studied showed larvae with five instars (Giannotti & Fieri 1991; Giannotti & Trevisoli 1993; Cecílio et al., 2015) and two showed four instars (Raposo-Filho, 1981; Silva, 1984).

3. Objective

We describe here the external morphologies of the eggs and immatures of *Mischocyttarus nomurae* Richards during their post-embryonic development, and determine the number of larval instars of that species.

4. Material and Methods

The present study was conducted near the town of Rio de Contas in the Chapada Diamantina ecoregion, in south-central Bahia State, Brazil (SEI, 2011). The municipality of Rio de Contas covers 1082 km² (13°34'44''S x 41°48'41''W) and is located 612 km from the state capital of Salvador (IBGE, 2015). The regional climate is sub-humid to dry, with a mean annual temperature of 19.1 °C and mean annual rainfall rate of 813.2 mm (SEI, 2011).

Twenty colonies were collected in February/2013 without adults, and were subsequently maintained in plastic flasks. Following their sacrifice at low temperatures, the immatures were removed from the nest cells (using tweezers and a desk magnifying glass) and then fixed in Dietrich solution for 48h and preserved in 70% alcohol.

Eggs, larvae, pre-pupae and pupae were measured under a stereoscopic microscope, with the aid of an ocular micrometer, in the Zoology Laboratory of the Federal University of Bahia, Campus Anísio Teixeira (IMS-CAT-UFBA). The following aspects were examined: 1) the largest widths and lengths of the eggs; 2) the greatest widths of cephalic capsules of the larvae, pre-pupae and pupae; and 3) the diameters of the first two spiracles of the last instar larvae (Giannotti & Silva, 1993; Giannotti, 1995; 1998; Prezoto & Gobbi, 2005).

Photographic records of immatures and the cephalic capsules were made using a digital camera coupled to a stereoscopic microscope in the Zoology Department of the Júlio de Mesquita Filho State University of São Paulo (UNESP-Rio Claro).

Scanning electron microscopy of prepared samples of larvae of 5th instar was undertaken in December/2014 at the Gonçalo Moniz Research Center of the Oswaldo Cruz Research Foundation (FIOCRUZ) in Salvador, Bahia (BA), Brazil. The samples were prepared according to standard protocols used at that research center: five colony samples were fixed in a 2% glutaraldehyde solution in 0.1 M sodium cacodylate buffer (pH 7.4) for 2h at room temperature, and subsequently rinsed in 0.1 M sodium cacodylate buffer (pH 7.4) (3 rinses of 5 minutes each, at room temperature). The samples were then post-fixed in 1% osmium tetroxide in 0.1 M sodium cacodylate buffer for 1h at room temperature, and subsequently rinsed again with 0.1 M sodium cacodylate buffer (pH 7.4) (3 rinses of 10 minutes each, at room temperature). The

samples were then dehydrated in an ethanol series (30%, 50%, 70%, 90% and 100% for 40 min. each) and then submitted to critical point drying. After this procedure, the specimens were mounted on stubs, sputter coated with gold, and observed using a JEOL 6390LV scanning electron microscope.

The growth rates of the larvae were calculated (Dyar, 1890), and the non-normally distributed quantitative variables were compared among eight groups using the nonparametric Kruskal-Wallis test, followed by Dwass-Steel-Critchlow-Fligner post hoc test to obtain the adjusted p-values for each pairwise comparison in multiple-group analyses. Normality was assessed by visual inspection of histogram plots and using the Shapiro-Wilk normality test. All statistical analyses were performed with R Statistical Software (R Development Core Team, 2011). A p-value of <0.05 was considered to be statistically significant, and all reported p-values are two-sided.

5. Results and Discussion

Morphometry and Larval Instars.

145 eggs, 353 larvae, 12 pre-pupae, and 59 pupae from twenty colonies were measured and characterized. The eggs, with narrow and transparent chorion, had an average length of 1.03 ± 0.12 mm ($n= 145$, 0.80 – 1.33 mm) and an average width of 0.40 ± 0.03 mm ($n= 145$, 0.33 – 0.50 mm) (Table 1).

Table 1 – Descriptive statistics of the widths (mm) of the eggs and the cephalic capsules of the larvae (L1 – L5), pre-pupae (PP) and pupae (P) of *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae).

Immatures	n	Mean	SD	95% CI	Media	IQR*	Min	Max
Egg	145	0.40	0.03	(0.39; 0.40)	0.40	(0.40; 0.40)	0.33	0.50
L1	90	0.33	0.04	(0.32; 0.34)	0.33	(0.33; 0.33)	0.20	0.43
L2	46	0.51	0.04	(0.50; 0.53)	0.50	(0.50; 0.53)	0.47	0.63
L3	54	0.72	0.05	(0.71; 0.74)	0.71	(0.67; 0.77)	0.67	0.83
L4	53	1.03	0.07	(1.01; 1.05)	1.03	(1.00; 1.07)	0.87	1.20
L5	110	1.60	0.08	(1.58; 1.61)	1.60	(1.57; 1.67)	1.37	1.73
PP	12	1.58	0.07	(1.53; 1.62)	1.60	(1.52; 1.63)	1.47	1.67
P	59	1.85	0.07	(1.83; 1.87)	1.83	(1.80; 1.93)	1.67	2.03

*Interquartile Range

The 1st instar larvae differed in width from the eggs, being smaller ($p < 0.0001$; Dwass-Steel-Critchlow-Fligner test) (Table 1, Fig 1). This pattern was similar to that reported for *P. lanio* (Fabricius) (Giannotti, 1995) and differed from three other species of the genus that showed 1st instar larvae with dimensions similar to egg diameters: *M. cassununga* (von Ihering) (Giannotti & Fieri, 1991), *M. drewseni* (Giannotti & Trevisoli, 1993), and *M. latior* (Cecílio et al., 2015). The eggs were attached either to the side wall of the cell (Giannotti & Silva, 1993), or at the angle formed between two walls (Giannotti, 1995 and Prezoto and Gobbi, 2005).

The larvae specimens showed five instars, with differences in the median widths between the five groups ($p < 0.0001$, Kruskal-Wallis test) (Table 1, Fig 1, Fig 2). This is

similar to the situation observed with *M. cassununga* (Giannotti & Fieri, 1991), *M. drewseni* Saussure (Giannotti & Trevisoli, 1993), and *M. latior* (Fox) (Cecílio et al., 2015). Other species of other genera likewise follow this pattern, such as *Agelaia* Lepeletier (Giannotti, 1988), *Brachygastra* Perty (Machado et al., 1988), *Polistes* Latreille (Giannotti, 1995; 1997; Prezoto & Gobbi, 2005), *Polybia* Lepeletier (Tech & Machado, 1989; Carvalho & Silva, 1975; Solis et al., 2012), and *Protopolybia* Ducke (Silveira, 1994). Giannotti and Fieri (1993) associated high numbers of instars to the long post-embryonic development of social wasps. It is therefore probable that the development time of *M. nomurae* is longer than that of *M. atramentarius* Z. (Silva, 1984) and *M. extinctus* Z. (Raposo-Filho, 1981), which develop four instars, although that has not been directly studied.

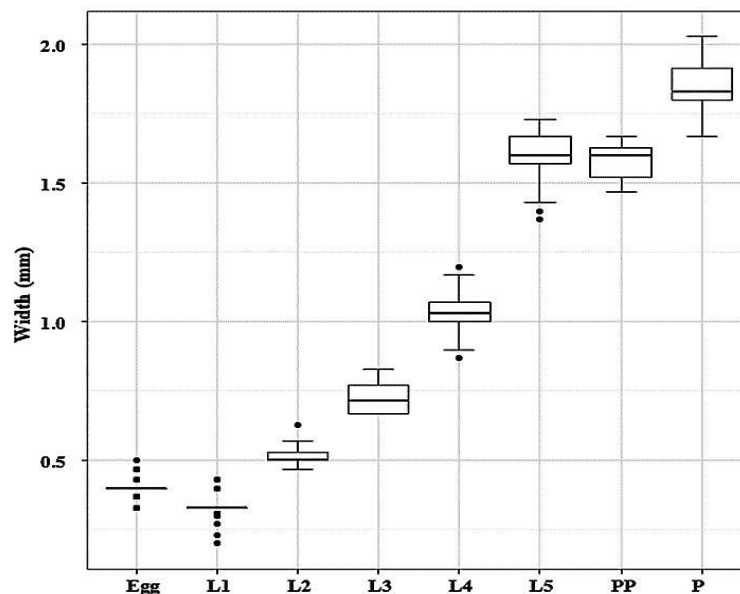


Fig 1. Box plots representing the widths (mm) of the eggs and the cephalic capsules of the larvae (L1 – L5), pre-pupae (PP), and pupae (P) of *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae).

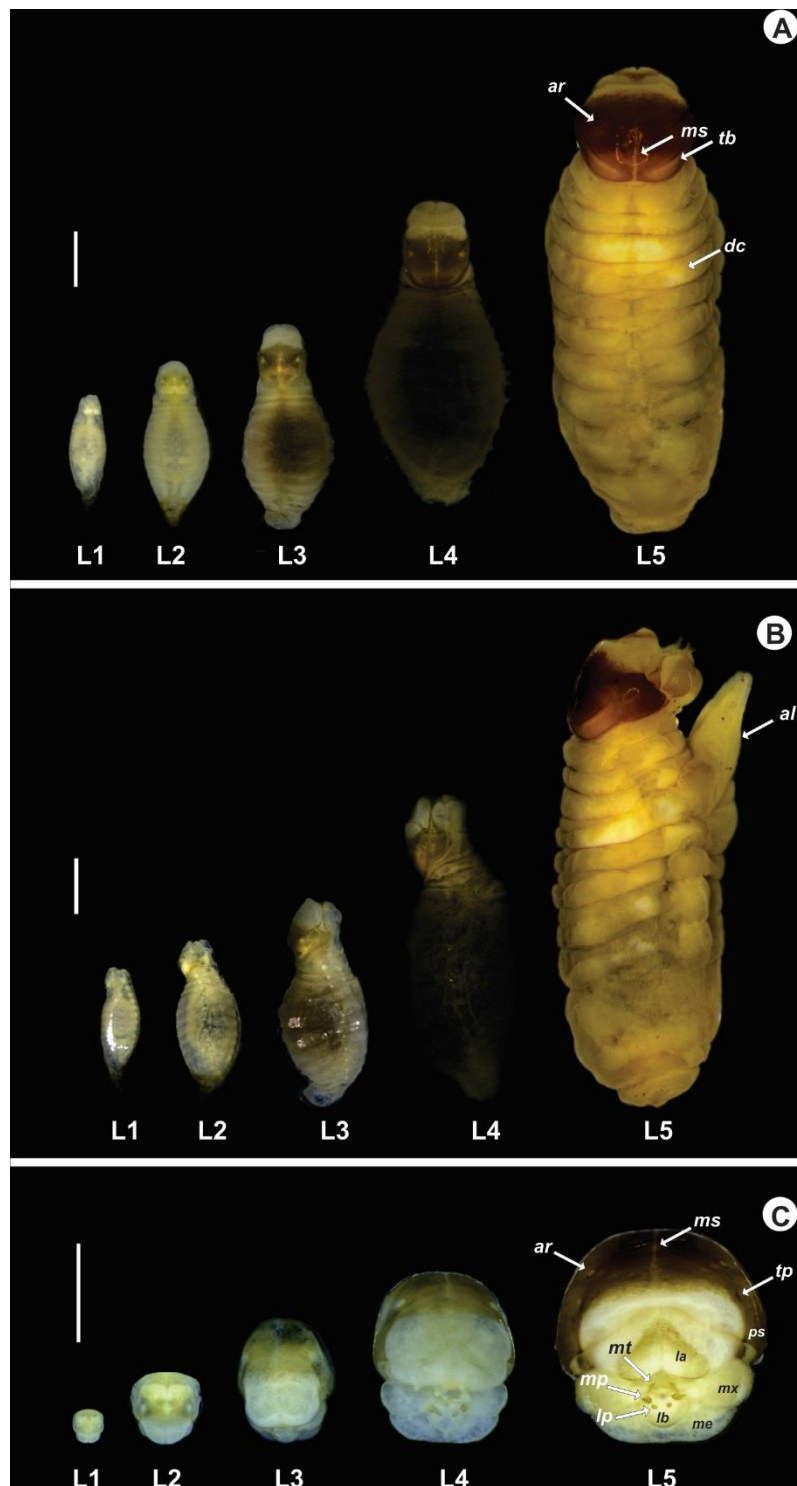


Fig 2. Dorsal (A), lateral (B) views of larvae and frontal view of cephalic capsules (C) of *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae): (L1 – L5) – 1st to 5th instar larvae respectively. *al* – abdominal lobe, *ar* – antenna ring, *dc* – dorsal crest, *la* – labrum, *li* – labium, *lp* – labial papilla, *me* – mentum, *mp* – maxillary papilla, *ms* – median suture, *mt* – mandible tooth, *mx* – maxilla, *ps* – pleurostome, *tb* – temporal band, *tp* – tentorial pit. Scale bar: 1 mm.

The average growth rate of the larvae was 1.48 (1.57 between L1 and L2, 1.38 between L2 and L3, 1.43 between L3 and L4, and 1.55 between L4 and L5). The highest rate, between L1 and L2, is similar to that observed in *M. latior* (Cecílio et al., 2015). The average growth rate is in accordance with Dyar's rule. The species showed a higher average growth rate than the other species of the genus. The ascending order of growth was: 1.37 in *M. latior* (Cecílio et al., 2015), 1.38 in *M. drewseni* (Giannotti & Trevisoli, 1993), 1.42 in *M. atramentarius* and *M. cassununga* (Silva, 1984; Giannotti & Fieri 1991, respectively), and 1.46 in *M. extinctus* (Raposo-Filho, 1981).

No differences were observed in the median width values among 5th instar and pre-pupae cephalic capsules ($p= 0.957$; Dwass-Steel-Critchlow-Fligner test). The elongated 5th instar larva is considered pre-pupae, not an instar. The data on the widths of the pupae cephalic capsules are shown in Table 1 and Fig 1.

General Morphology

Like the other species of wasps studied by Dias-Filho (1975), the vermiform larvae of *M. nomurae* had a light-yellow color, thorax with three segments, and abdomen with 10 segments. The abdomen showed a pair of dorsal crests on each segment, ventral lobes, and lateral humps arranged below the spiracle line (Fig 2-A: L5).

The anal slot, which is transversal, is found on last segment (the anal segment) (Fig 3-G). The L1 kept the chorion of the egg and the L2 to L4 larvae kept the exuviae of the previous instar fixed to the final portion of the abdomen (that served as the attachment to the cell wall) (Figs 2-B and 3-H). This differs from the L5 larvae, which are fixed to the cell wall by the dorsal crests and lateral humps.

The head, formed by the cephalic capsule and buccal pieces, is more sclerotized in L5 larvae. It has a median suture and a pair of temporal bands that are seen in all instars (Fig 2-A). The tentorial pits are located below the level of the antennae sockets and in the upper portion of the lateral margins of the clypeus (Fig 2-C), as was observed by Dias-Filho (1975) for other species of *Mischocyttarus*. The mandible is covered by the bilobate labrum in all of the instars, with only a single tooth, this being elongated, falcate, and thin, as is typical for the genus (Dias-Filho 1975; Giannotti & Silva, 1993). Both the pair of maxilla and the labium have a pair of elongated brownish papillae (Fig 2-C and 3-B).

The ten spiracles can be seen in Fig 3 (Larva L5). The first spiracle of the L5 larvae (located between the prothorax and the mesothorax) has a diameter of $0.26 \text{ mm} \pm 0.04$ ($n=47$, $0.12 - 0.32 \text{ mm}$), being 3.1 times larger than the second thoracic spiracle (between the mesothorax and the metathorax; $0.08 \pm 0.01 \text{ mm}$ [$n=47$, $0.06 - 0.09 \text{ mm}$]) (Fig 3-A to 3-D). It is therefore twice the diameter of the other spiracles (Richards, 1978). The other spiracles have similar diameters, with the third to the tenth being located in the 1st to the 8th abdominal segments respectively (Fig 3-A, 3-G).

The species shows two abdominal lobes on the first abdominal sternite that are strongly projected forward. They can be seen as small protuberances in L3, still little developed in L4, and fully developed in L5. (Fig 2-B). According to Silveira (2008), this character is widely observed in several subgenera of *Mischocyttarus*. The fact that *M. nomurae* bears two lobes differs it from *M. latior*, which has only a single lobe on the first abdominal sternite – this being a character of the subgenus *Kappa*. These lobes are vestigial in the second instar larvae of *M. latior*, and also in the third instar of *M. drewseni* (Giannotti & Trevisoli 1993; Silveira, 1998; Cecílio et al., 2015).

The lobes show ornamentations on their cuticles and bristles that increase in density from the base to the apex, what could indicate a sensorial function (Fig 3-A, 3-B, 3-E, 3-F). Giannotti and Silva (1993) disagreed with the suggestions of Reid (1942) and Wheeler and Wheeler (1979) that the lobes could be used to hold food before its ingestion, as they observed that the workers of *M. cassununga* delivered already macerated food directly to the buccal parts of the larvae. Jeanne (1972) reported larvae of *M. drewseni* using those lobes to help pump larval saliva to adults that had solicited it. Hunt (1988) designated this behavior “lobe erection”. Detailed studies of lobe ultrastructure have not yet been undertaken that could shed more light on its function(s).

As observed in *M. cassununga* and *M. drewseni*, the transparent cuticle of the elongated pre-pupae allows the thoracic appendixes of the pharate pupa (Giannotti & Silva, 1993; Giannotti & Trevisoli, 1993), and sometimes their compound eyes (Giannotti, 1995), to be seen. The lobes are now strongly projected rearwards as the larva prepares to metamorphosis (Fig 4-A).

The pupae become graded in color from milky white to dark as they became older, also becoming more sclerotized. Darkening initiated in the head and then advanced towards the thorax, while the eyes likewise darkened from reddish to dark brown, as had been reported for *P. lanio* (Giannotti, 1995).

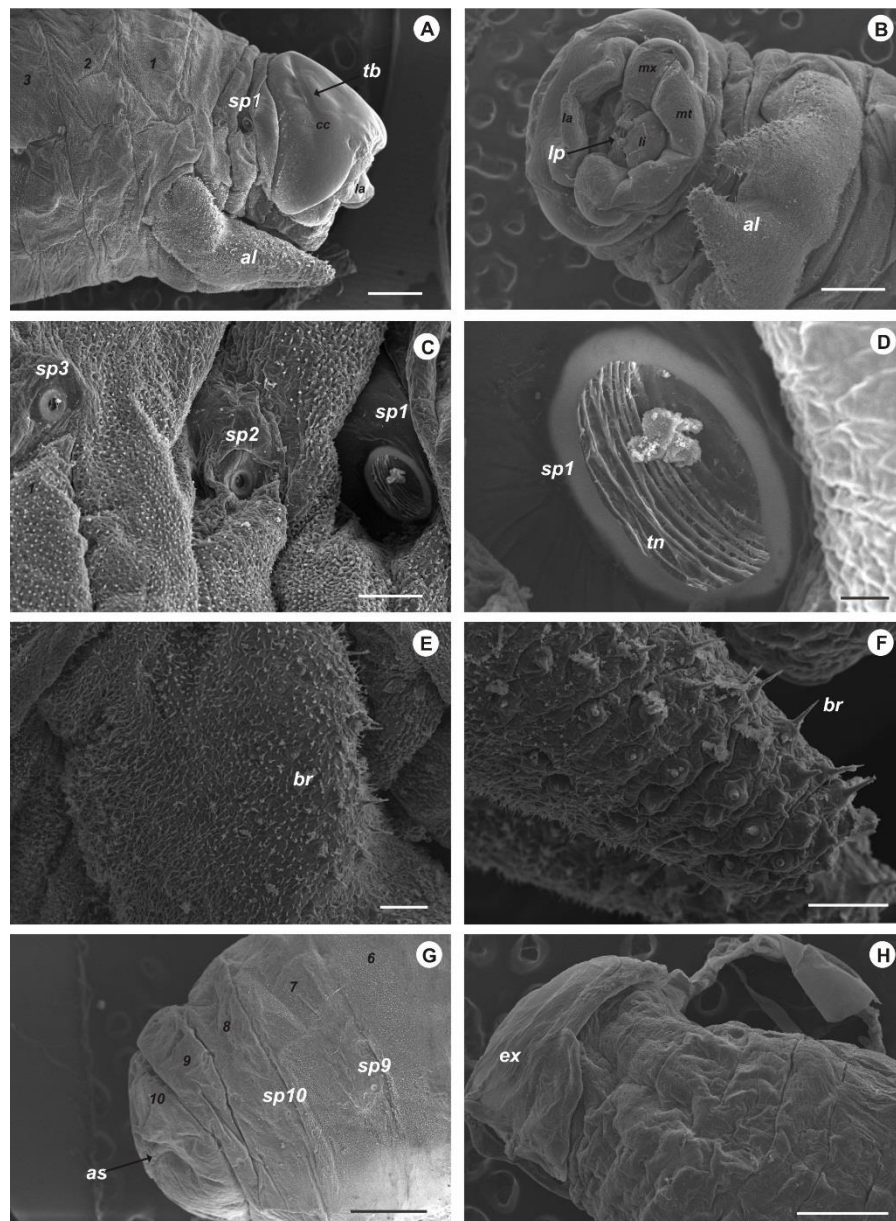


Fig 3. Larva 5 (A to G) and Larva 4 (H) of *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae): A – side view of the frontal region; B – ventral view of the frontal region; C – detail of the spiracles; D – detail of the 1st spiracle; E – basal portion of the right side abdominal lobe; F – apical portion of the right side abdominal lobe; G – detail of posterior region; H – detail of posterior region. **al** - abdominal lobe, **as** – anal slot, **br** – bristles of lobes, **cc** – cephalic capsule, **ex** – exuviae; **la** – labrum, **li** – labium, **lp** – labial papilla, **mt** – mentum, **mx** – maxilla, **sp1** – spiracle between the prothorax and the mesothorax, **sp2** – spiracle between the mesothorax and the metathorax, **sp3** – spiracle of the 1st abdominal segment, **sp9** – 9th spiracle, **sp10** – 10th spiracle, **tb** – temporal band, **tn** – taenidia. Numbers in black indicate the abdominal segments. *Scale bar*: A, B, G, H = 500 μ m; C, E, F = 100 μ m; D = 20 μ m.

The wings, which were shaped like filaments below the gaster, then became free and positioned over the gaster (Fig 4-B).



Fig 4. Lateral view of a pre-pupa (A) and dorsal view of a pupa (B) of *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae). **al** – abdominal lobe, **ey** – compound eye, **I1** – protothoracic leg, **I2** – mesothoracic leg, **I3** – metathoracic leg, **wg** – wing. Scale bar: 1 mm.

6. Conclusion

Thus, with the exception of the 1st instar larva, which is much smaller than the egg, *M. nomurae* shows development patterns typical of the genus: with the presence of abdominal lobes strongly projected forward, but only fully developed in the 5th instar; mandibles with a single elongated tooth; and the first spiracle twice the diameter of the others, as reported by Richards (1978).

7. References

- Carvalho, G.G. & Silva, M.T. (1975). Alguns aspectos do desenvolvimento larval de *Polybia paulista* Richards (Hymenoptera: Vespidae). *Studia Entomológica* 8: 555-568.
- Cecílio, D.S.S., Da Rocha, A.A. & Giannotti, E. (2015). Post-embryonic Development of *Mischocyttarus latior* (Fox) (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 62: 446-449. doi: 10.13102/sociobiology.v62i3.400.
- Cumber, R.A. (1951). Some observations on the biology of the Australian wasp *Polistes humilis* Fabr. (Hymenoptera, Vespidae) in North Auckland (New Zealand) with special reference to the nature of worker caste. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London* 26: 11-16.
- Dias-Filho, M.M. (1975). Contribuição à Morfologia de Larvas de Vespídeos sociais do Brasil (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 19: 1-36.
- Dyar, H.G. (1890). The number of molts of lepidopterous larvae. *Psyche* 5: 420-422.
- Giannotti, E. (1995). Immature Stages of *Polistes lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Biologia* 55: 527-531.
- Giannotti, E. (1997). Biology of the Wasp *Polistes (Epicnemius) cinerascens* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26: 61-67.
- Giannotti, E. (1998). On the nest of *Agelaia multipicta* (Haliday, 1836) and description of the mature larva (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 42: 97-99.
- Giannotti, E. & Fieri, S.R. (1991). On the brood of *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 35: 263-267.
- Giannotti, E. & Silva, C.V. (1993). *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae): external morphology of the brood during the post-embryonic development. *Revista Brasileira de Entomologia* 37: 309-312.
- Giannotti, E. & Trevisoli, C. (1993). Desenvolvimento pós-embrionário de *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). *Insecta* 2: 41-52.
- Hunt, J.H. (1988). Lobe erection behavior and its possible social role in larvae of *Mischocyttarus* paper wasps. *Journal of Insect Behavior* 1: 379-386.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2015). IBGE.Cidades: Bahia, Rio de Contas. Retrieved from: <http://cod.ibge.gov.br/1DWF>.

Jeanne, R.L. (1972). Social biology of the Neotropical Wasp *Mischocyttarus drewseni*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 144: 63-150.

Machado, V.L.L., Gravena, S. & Giannotti, E. (1988). Análise populacional e morfométrica em uma colônia de *Brachygastra lecheguana* (Latreille, 1824) na fase reprodutiva. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil 17: 491-506.

Prezoto, F. & Gobbi, N. (2005). Morfometria dos estágios imaturos de *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). Revista Brasileira de Zoociências 7: 47-54.

Raposo-Filho, J.R. (1981). Biologia de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae – Vespidae). (Master's Dissertation). Rio Claro: IB-UNESP, 163p.

R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07-0. Retrieved from: <https://www.r-project.org/>.

Reid, J.A. (1942). On the classification of the larvae of the Vespidae (Hymenoptera). Transactions of the Entomological Society of London 92: 285-331.

Richards, O.W. (1978). The social wasps of the Americas excluding the Vespinae. London: British Museum (Natural History) 580p.

SEI - Superintendência de Estudos Econômicos e Sociais da Bahia. (2011). Estatística dos municípios baianos – Volume 15: Território de Identidade Chapada Diamantina. Salvador: SEI, 434p.

Silva, M.N. (1984). Aspectos do desenvolvimento e do comportamento de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikan, 1949 (Hymenoptera - Vespidae) (PhD Thesis). Rio Claro: IBUNESP, 151p.

Silveira, O.T. (1994). External morphology of the larva of *Pseudochartergus chartergoides* (Gribodo) (Hym.,Vespidae, Polistinae). Entomologist's Monthly Magazine 130: 71-76.

Silveira, O.T. (1998). *Mischocyttarus (Mischocyttarus) aripuanaensis*. A new social wasp from western-central Brazil, and redescription of *Mischocyttarus lindigi* Richards (Hym., Vespidae, Polistinae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 40: 359–367.

Silveira, O.T. (2004). The male of *Mischocyttarus nomurae* Richards, with a re-examination of the limits and contents of the *M. cerberus* species group (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Mischocyttarini). *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 335-338.

Silveira, O.T. (2008). Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26: 61-67.

Solis, D.R.; Dias, N.B. & Fox, E.G.P. (2012). External Morphology of the Immatures of *Polybia paulista* (Hymenoptera: Vespidae). *Florida Entomologist* 95: 890-899. doi: <http://dx.doi.org/10.1653/024.095.0411>.

Souza, M.M., Pires, E.P., Eugênio, E. & Silva-Filho, R. (2015). New Occurrences of Social Wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Semideciduous Seasonal Montane Forest and Tropical Dry Forest in Minas Gerais and in the Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro. *EntomoBrasilis* 8: 65-68. doi:10.12741/ebrasilis.v8i1.359

Tech, G.M. & Machado, V.L.L. (1989). Análise morfométrica em colônias de *Polybia (Myraptera) fastidiosuscula* Saussure, 1854 (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 33: 447-454.

Wheeler, G.C. & Wheeler, J. (1979). Larvae of the social Hymenoptera. In H.R. Hermann (Ed.), *Social Insects* (pp. 287-338). New York: Academic.

Capítulo II

**Perfil Morfofisiológico, Químico e Comportamental de
Mischocyttarus nomurae Richards
(Hymenoptera, Vespidae)**

As citações e referências deste capítulo seguem as normas do periódico *Neotropical Entomology*

1. Resumo

Um tipo especial de feromônios, os hidrocarbonetos cuticulares (HCs), podem ser especialmente importantes em vespas sociais basais nas quais há pouca ou nenhuma diferenciação morfológica entre as companheiras de ninhos. Embora venham sendo ampliados no Brasil os estudos sobre a composição química cuticular de vespas sociais, aproximadamente apenas 2,4% das espécies de *Mischocyttarus* Saussure foram estudadas com relação a esse aspecto. O objetivo deste estudo foi avaliar a relação entre a morfofisiologia, comportamento e os compostos químicos presentes na cutícula, que podem mediar as relações entre companheiras de ninhos da espécie *Mischocyttarus nomurae* Richards. Foram analisadas do ponto de vista morfofisiológico, químico e comportamental 64 fêmeas de 11 colônias. As fêmeas não apresentam distinção morfológica e cinco tipos de desenvolvimento ovariano foram observados, três menos desenvolvidos (A1, A2 e B) e dois mais desenvolvidos (C e D). Foram detectados 34 compostos na cutícula de *M. nomurae*, cujas cadeias variaram de 18 a 33 átomos de carbono. Os compostos consistiram em alcanos lineares (9%), alcanos ramificados (89%) e alcenos (2%). Foram identificados três grupos de fêmeas: Operária 1, Operária 2 e Rainha e a análise discriminante do perfil dos hidrocarbonetos cuticulares relacionada a esses grupos de fêmeas apresentou um p-valor significativo (Wilks' lambda= 0,135, F= 1.665, p = 0,0227). Este fato evidencia que os compostos químicos parecem ter papel importante na sinalização dos indivíduos que compartilham a colônia.

Palavras-chave: Polistinae, hidrocarbonetos, hierarquia de dominância, ovário.

2. Introdução

As principais formas de comunicação entre insetos sociais são a visual, tátil e química e estas são utilizadas em diferentes contextos (Turillazzi 2012). O reconhecimento de um indivíduo como pertencente à mesma colônia ou a uma colônia estranha é um fator importante para os insetos sociais e entre os sinais utilizados para o reconhecimento dos indivíduos, os químicos (feromônios) são os mais importantes (Holldobler & Wilson 1990, Zweden & d’Ettorre 2010, Turillazzi 2013).

Um tipo especial de feromônios, os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) podem ser especialmente importantes em vespas sociais basais nas quais há pouca ou nenhuma diferenciação morfológica entre as companheiras de ninhos (Giannotti & Machado 1999, Noda 2005, Oliveira 2007, Silva 2008, Murakami *et al* 2009, Togni 2014, Soares *et al* 2014, Torres *et al* 2014). Estes compostos podem funcionar como pistas no reconhecimento de co-específicos, o que, de acordo com Dani *et al* (2001), se deve a sua estabilidade, baixa volatilidade e diversidade de estrutura. Além da discriminação de indivíduos das colônias, essa comunicação química é essencial para o funcionamento das colônias, pois pode estar envolvida também no reconhecimento do seu potencial reprodutivo, ajudando a regulá-lo, estabelecendo e mantendo a dominância reprodutiva (Monnin 2006; Soares *et al* 2014).

Em *Polistes satan* Bequaert, por exemplo, um padrão de pigmentação facial e distintos perfis cuticulares funcionariam em conjunto sinalizando o *status* reprodutivo e a fertilidade das fundadoras (Tannure-Nascimento *et al* 2008). Na ausência de pistas visuais, os outros mecanismos como a percepção do perfil comportamental também atrelado a comunicação química poderiam ser importantes (Torres *et al* 2014).

No Brasil, nos últimos anos vários estudos vêm trazendo informações sobre a composição química cuticular e sua variação intra e interespecíficas (Tannure-Nascimento *et al* 2007, Ferreira *et al* 2012, Neves *et al* 2012, Togni 2014, Soares *et al* 2014, Torres *et al* 2014, Soares 2015, Murakami *et al* 2015, Silva *et al* 2016, Cunha *et al* 2017, Michelutti *et al* 2017, Brito *et al* 2017).

Geralmente, poucos compostos presentes no perfil cuticular podem estar envolvidos na comunicação química, até porque sua função primária seria a de impermeabilização cuticular. Portanto, pode haver dificuldade em saber quais compostos efetivamente participam do reconhecimento entre indivíduos (Dani *et al* 2001, Howard & Blomquist 2005, Monnin 2006). Por outro lado, Howard & Blomquist

(2005), consideram que a função principal dos hidrocarbonetos cuticulares em artrópodes seria funcionar como sinais de reconhecimento entre dois ou mais indivíduos.

Dani *et al* (2001) avaliaram que em colônias de *Polistes dominulus* (Christ) os alcanos ramificados e alcenos são mais importantes como sinais de reconhecimento do que os alcanos lineares. Vários outros estudos também exploram os compostos responsáveis pelo reconhecimento intraespecífico em colônias de vespas sociais (Pfennig 1990, Gamboa *et al* 1991, Espelie *et al* 1994, Panek *et al* 2001, Bruschini *et al* 2011), avaliando a composição da assinatura química colonial e, até mesmo quando ela é adquirida pelo indivíduo (Neves *et al* 2012, Panek *et al* 2001, respectivamente).

Diferenças genéticas e ambientais entre colônias, podem afetar todos os lipídios epicuticulares e não apenas os compostos relevantes para o reconhecimento dos companheiros do ninho (Dani *et al* 2001). Neste mesmo trabalho, os autores afirmam que neste tipo de situação, o conjunto de hidrocarbonetos tende a ter fortes similaridades, considerando que são geograficamente e possivelmente geneticamente relacionadas. Se colônias de *P. dominulus* pertencem a mesma vizinhança, nem sempre é possível distinguir entre indivíduos da mesma colônia e oriundos de outras (Bonavita-Cougourdan *et al* 1991).

Outro fator que pode afetar a composição dos HCs são as interações, tanto, intra, quanto interespecíficas. Neves *et al* (2013), por exemplo, constataram que a interação entre duas espécies de vespas sociais do gênero *Mischocyttarus* Saussure afeta a composição cuticular, tanto da espécie hospedeira, quanto da parasita.

De fato, a função dos HCs como sinalizadores trocados durante as interações entre companheiras de ninhos em vespas sociais, já foi demonstrado em vários estudos, como o de Dapporto *et al* (2005), que demonstraram que os perfis dos compostos químicos cuticulares variam de acordo com o contexto.

Murakami (2012), por exemplo, avaliou que há uma relação entre a condição fisiológica, ranque hierárquico e os perfis de HCs das fêmeas de *M. cassununga* (von Ihering).

Neste contexto, a presença de mais de uma fêmea reprodutiva parece ser a regra em vespas sociais basais, embora as espécies estudadas ainda representem uma porcentagem muito baixa, considerando o número existente de espécies de *Mischocyttarus* e *Polistes* Latreille (Giannotti & Machado *et al* 1999, Tannure-Nascimento *et al* 2005, Oliveira 2007, Silva 2008, Murakami *et al* 2009, Torres *et al*

2014, Soares *et al* 2014). Ter dentro de uma mesma colônia, mais de uma fêmea que possui, além de um ovário desenvolvido, a capacidade de produzir ovos que irão dar origem a fêmeas, pode aumentar as chances de sucesso da colônia (Murakami *et al* 2009). Portanto, ter a possibilidade de reconhecer esses potenciais reprodutores é determinante para que as vespas consigam manter a coesão de suas colônias (Mitra *et al* 2014). Assim, estudos que buscam investigar como ocorre a variação de HCs entre indivíduos reprodutores e não-reprodutores são muito importantes (Bonavita-Cougourdan *et al* 1991, Layton *et al* 1994, Sledge *et al* 2001, Sledge *et al* 2004, Dani *et al* 2004, Dapporto *et al* 2004, Montagna & Antonialli-Junior 2016).

Enquanto vespas do gênero *Polistes*, desde os anos 80 têm sido estudadas com relação a diversos aspectos envolvendo os HCs (Dani 2009), só recentemente o gênero *Mischocyttarus* tem recebido atenção a esse respeito, sendo que até o momento, apenas seis espécies tiveram seus HCs investigados. Isso representa aproximadamente 2,4% do total de espécies registradas (Silveira *et al* 2008, Silveira *et al* 2015).

As espécies do gênero estudadas foram: *M. bertonii* Ducke *M. consimilis* Zikán, *M. cerberus* Richards, *M. latior* (Fox), *M. parallelogrammus* Zikán e *M. cassununga* von Ihering (Ferreira *et al* 2012, Neves *et al* 2012, Neves *et al* 2013, Togni 2014, Murakami *et al* 2015, Soares 2015, Cunha *et al* 2017). Recentemente, Michelutti *et al* 2017 estudaram a composição química cuticular dos diferentes estágios de desenvolvimento e do ninho de *M. consimilis* e perceberam que há diferentes perfis para cada um deles.

3. Objetivo

O objetivo deste estudo foi avaliar a relação entre a morfofisiologia, comportamento e os compostos químicos presentes na cutícula, que podem mediar as relações entre companheiras de ninhos da espécie *Mischocyttarus nomurae* Richards.

4. Material e Métodos

Foram utilizadas 11 colônias de *M. nomurae* em pós-emergência de duas populações no município de Rio de Contas, Bahia, Brasil: Sítio Sá Fulô (13°57'47"S, 41°82'49") e Olaria (13°58'03"S, 41°80'73"W). Destas, todas tiveram seus indivíduos avaliados do ponto de vista morfofisiológico e químico e em nove colônias foi realizado estudo comportamental (Tabela 1). As fêmeas que emergiram durante o período dos experimentos foram excluídas das análises (n= 4). Ao todo foram 64 fêmeas analisadas. A determinação do estágio em que as colônias encontravam-se seguiu Jeanne (1972).

Tabela 1 Informações a respeito das colônias de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978 estudadas.

Colônia	Sub-fase	Frequência da População/Ninho						Localidade	Nº de Indivíduos		
		F	M	Ovo	Larva	Pupa	Células		EC ¹	EM ²	EQ ³
C1	Pré-Macho	4	0	7	2	0	27	SF*	4	4	4
C2	Pós-Macho	4	1	12	9	7	31	OL**	4	4	4
C3	Pós-Macho	11	1	5	0	0	39	SF	0	11	11
C4	Pré-Macho	6	0	11	9	3	28	SF	5	5	5
C5	Pré-Macho	7	0	15	19	8	48	SF	6	6	6
C6	Pós-Macho	5	1	10	10	8	36	SF	5	5	5
C7	Pré-Macho	6	0	27	7	0	49	SF	0	6	6
C8	Pré-Macho	6	0	19	5	0	34	SF	6	6	6
C9	Pós-Macho	4	1	11	10	6	32	SF	3	3	3
C10	Pós-Macho	8	2	12	5	10	30	SF	7	7	7
C11	Pós-Macho	7	1	6	10	6	28	SF	7	7	7
Total		68	7	135	86	48	382	47	48	64	64

*Sítio Sá Fulô, **Olaria, ¹Estudo comportamental, ²Estudo Morfofisiológico, ³Estudo químico.

Estudo Comportamental

Para possibilitar o monitoramento dos repertórios comportamentais exibidos pelas fêmeas, todas receberam uma marcação colorida no mesoscuto com tinta atóxica para sua identificação.

Em cada colônia foi efetuado um período de observação de 6h para determinação da hierarquia social das fêmeas, por meio da observação e registro da frequência de comportamentos de dominância e subordinação *in situ* (Pardi 1948,

West-Eberhard 1969, Jeanne 1972). Assim, foram considerados os seguintes parâmetros:

Dominância:

Solicitar e receber alimento com mais frequência, morder, ferrear, tocar outro indivíduo com a antena, perseguir, atacar outro indivíduo com pernas anteriores ou imobilizar outro indivíduo.

Subordinação:

Fugir dos ataques de indivíduos dominantes (correr pelo ninho ou substrato ou voar), permanecer com corpo, antenas e pernas baixos no momento de ataque (“akinesis”, segundo Pardi 1948), doar alimento.

Após a quantificação das frequências dos comportamentos e construção de matrizes de dominância, foi calculado o Índice de Dominância (Premnath *et al* 1990) para o estabelecimento do *ranking* das fêmeas. O Índice é determinado pela seguinte fórmula:

$$ID = \sum_{i=1}^n B_i + \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n b_{ji} + 1 / \sum_{i=1}^n L_i + \sum_{j=1}^p \sum_{i=1}^n l_{ji} + 1$$

Na qual:

$\sum B_i$ é a taxa na qual o indivíduo demonstra comportamento de dominância contra outros membros da colônia;

$\sum b_{ji}$ é a taxa de todos os animais dominados pelo indivíduo, que por sua vez, dominam outros membros da colônia;

1 a m são os indivíduos para os quais o sujeito demonstra comportamento de dominância;

$\sum L_i$ é o somatório da taxa na qual o indivíduo mostra um comportamento subordinado em relação aos membros da colônia;

$\sum l_{ji}$ mede a soma das taxas em que os animais que dominam o indivíduo, mostram um comportamento subordinado em relação aos membros da colônia;

1 a p são os indivíduos para os quais o indivíduo demonstra comportamento subordinado. Ainda, segundo Premnath *et al* (1990), os indivíduos que não participam

de interações dominância-subordinação apresentam um índice de dominância de 1,0. Estes estão representados no ranking de dominância por X e não participaram das análises (APÊNCIDES B a J).

Dois estudos que avaliaram recentemente os índices para a construção de hierarquias de dominância em vespas sociais reconhecem o chamado “FDI” (*frequency-based dominance index*) como o melhor índice (Bang *et al* 2010, Souza *et al* 2011).

Após esse procedimento, as fêmeas foram classificadas em “Fêmeas α ” (as primeiras no ranking), “Fêmeas β ” (as segundas fêmeas no ranking) e “demais fêmeas” (todas as fêmeas a partir da 3ª posição no ranking) (APÊNDICES A a I).

Outros comportamentos, além da dominância e subordinação também foram registrados, para o estabelecimento das tarefas desempenhadas por cada fêmea nas colônias. Após a identificação da distribuição de tarefas, as fêmeas foram classificadas em “dominantes” (exercem prioritariamente atividades intranidais), “intermediárias” (exercem atividades intranidais, mas também forrageiam) e “forrageadoras” (exercem atividades essencialmente extranidais).

Estudo Químico

Após a realização dos estudos comportamentais, as colônias foram coletadas, eutanasiadas e mantidas em tubos *ependorf* (1,5 ml) em baixa temperatura, permanecendo em *freezer* até a finalização dos estudos. Os compostos cuticulares foram extraídos por contato de cada indivíduo durante 2 minutos em 2mL de hexano (Vetec, grau HPLC). Em seguida, cada extrato obtido foi seco e armazenado em *freezer* a -20°C até o dia da análise, sendo então solubilizados em 400 μL de hexano. Foram feitas extrações de até 11 indivíduos por colônia, número que variou de acordo com o número total de indivíduos em cada uma.

As análises foram realizadas em um sistema de cromatógrafo a gás acoplado à espectrometria de massa CG-MS (SHIMADZU, modelo GCMS-QP 2010) equipado com uma coluna DB5-MS (30.0 m de comprimento x 0,25 mm de diâmetro interno x 0,25 μm de espessura de filme) e rampa de aquecimento com temperatura inicial de 150°C alcançando 300°C à $3^{\circ}\text{C min}^{-1}$, permanecendo na temperatura final por 10 minutos. As injeções foram realizadas em modo *splitless* e a temperatura do injetor foi de 220°C . As temperaturas do detector e da linha de transferência foram 200°C e

250°C, respectivamente. Os parâmetros de varredura do espectrômetro de massas incluíram voltagem de ionização de impacto de elétron de 70 e V, na faixa de massa de 45 a 600 m/z e com intervalo de varredura de 0.3s.

Para identificação dos compostos analisados foram empregados os índices de retenção calculados (Van den Dool & Kratz 1963) empregando uma série de alcanos lineares, a biblioteca do equipamento (NIST21 e WILEY229) e análise dos espectros de massas. No caso dos alcanos lineares (C₈-C₄₀), também foram empregados os padrões destes compostos.

A área do pico de cada composto foi determinada por integração manual de cada cromatograma de íons totais (TIC). Em seguida todas as áreas foram transformadas em áreas percentuais relativas.

Estudo Morfofisiológico

Após extração dos compostos cuticulares, de cada fêmea foram tomados 13 parâmetros morfométricos (Shima *et al* 2000, Murakami *et al* 2009): largura da cabeça (HW), distância mínima interorbital (Idm), comprimento do mesoscuto (MSL), largura do mesoscuto (MSW), comprimento do mesoescutelo (MEL), altura basal do primeiro tergito metassomal (T1BH); altura apical do primeiro tergito metassomal (T1TH), comprimento do primeiro tergito metassomal (T1L), largura do terceiro tergito metassomal (T3W), altura do terceiro tergito metassomal (T3H), largura do quarto tergito metassomal (T4W), altura do quarto tergito metassomal (T4H) e comprimento da asa (WL).

Em seguida, as vespas foram dissecadas sob um microscópio estereoscópico associado a uma ocular micrométrica. Foram estudados os seguintes aspectos (Shima *et al.* 1994, 2000; Noda *et al.* 2003; Murakami & Shima 2006; Desuó *et al.* 2009; Murakami *et al.* 2009):

1. Idade relativa: através a coloração do apódema transversal do 3º esternito gastral. As vespas foram classificadas em “Jovem” (apódema com coloração amarela – AA), com desenvolvimento “Mediano” (apódema com coloração castanho clara – CC), “Velha” (apódema com coloração castanho-escuro – CE ou preta – PP).

2. Análise dos tipos de desenvolvimento ovariano apresentado pela espécie.

3. Inseminação – através da presença de espermatozoides na espermateca, visualizado a partir de sua opacidade (cheia - CH) e transparência (vazia - VA); uma lâmina foi preparada e a espermateca levemente pressionada por uma lamínula para observação em microscópio, em caso de dúvida.

4. Quantidade relativa de corpo gorduroso – quantidade pequena (Pq), cobertura aproximadamente abaixo de 50% das vísceras, quantidade moderada (Mq), cobertura de aproximadamente 50% dos órgãos internos e quantidade grande (Gq), aproximadamente 100% dos órgãos cobertos.

Análises Estatísticas

Foi realizado o Teste de Levene para avaliar a homogeneidade de variâncias e a normalidade foi avaliada por meio da inspeção visual da distribuição dos dados no gráfico de probabilidade normal (*Normal probability plot*) e confirmada com o teste de Shapiro-Wilk.

Para avaliar se há diferenças significativas entre cada um dos 13 parâmetros morfológicos e os diferentes tipos de desenvolvimento ovariano, foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis. Com relação à comparação entre os mesmos parâmetros morfológicos e a inseminação, foi utilizado o teste de Wilcoxon. Para avaliar se existem diferenças significativas entre os CHCs dos diferentes grupos, foram aplicadas análises discriminantes, utilizando os valores percentuais a partir das áreas relativas dos picos referentes a cada um dos compostos.

As análises e gráficos produzidos foram realizadas utilizando o Programa R versão 3.3.2 (R Core Team 2016). Todos os testes foram realizados utilizando um nível de 5% de significância.

5. Resultados e Discussão

Perfil Químico da Espécie

Foram detectados 34 compostos na cutícula de *M. nomurae*, cujas cadeias variaram de 18 a 33 átomos de carbono; desses, todos foram identificados (Tabelas 2, 3 e 4). Este foi o menor valor entre as espécies do gênero, *M. parallelogrammus*, por exemplo, apresentou 80 picos, de 18 a 34 átomos de carbono e *M. cassununga*, 88 picos de 16 a 36 átomos de carbono (Togni 2014, Murakami *et al* 2015). Soares (2015) identificou 61 compostos para *M. bertonii*, 60 picos para *M. consimilis* e 43 para *M. latior*. Trinta e quatro picos também foram identificados para a também vespa basal *Ropalidia marginata* (Lepletier) (Mitra *et al* 2014).

Os compostos consistiram em alcanos lineares (9%), alcanos ramificados (89%) e alcenos (2%). Aqueles com maiores concentrações relativas foram 7,17-Dimetilnonacosano (7,17-DiMeC₂₉), 15-;13-;9-;11-Metil-hentriacontano (15-;13-;9-;11-MeC₃₁) e 13,17-Dimetil-hentriacontano (13,17-DiMeC₃₁). Alcenos não foram registrados para *M. parallelogrammus*, que apresentou alcanos lineares, monometilalcanos e dimetilalcanos, nem para *M. cassununga*, que apresentou alcanos lineares, metilalcanos ramificados e dimetilalcanos ramificados em sua composição (Togni 2014, Murakami *et al* 2015). *M. consimilis*, *M. bertonii* e *M. latior* apresentaram em diferentes proporções metilalcanos, alcanos lineares, dimetilalcanos, além de alcenos em sua cutícula (Soares 2015).

Todas as espécies estudadas do gênero possuíam uma maior proporção de alcanos ramificados. Estudos realizados com outras espécies de vespas sociais evidenciam também a importância dos compostos ramificados na sinalização (Bonavita-Cougourdan *et al* 1991, Dani *et al* 1996, Lorenzi *et al* 1997). Entretanto, há alguns trabalhos que sinalizam a importância dos compostos lineares no reconhecimento, refletida pela sua alta abundância, como observado por Tannure-Nascimento *et al* (2007), sobretudo em indivíduos mais velhos (Lorenzi *et al* 2004). No caso de *M. consimilis*, *M. cerberus* e *M. latior*, Ferreira *et al* (2012) utilizaram apenas hidrocarbonetos cuticulares lineares e registraram 14 alcanos lineares responsáveis pela distinção entre as espécies.

Tabela 2 Valores médios de área relativa e seus desvios padrões de hidrocarbonetos cuticulares identificados nas colônias C1 a C4 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Compostos	Índice Calc.	C1	C2	C3	C4
		Média ± DP (%)	Média ± DP (%)	Média ± DP (%)	Média ± DP (%)
Octadecano	1800	0,49±0,13	0,53±0,06	0,4±0,12	0,52±0,21
Nonadecano	1900	0,47±0,16	0,61±0,08	0,43±0,11	0,67±0,27
Eicosano	2000	0,46±0,09	0,54±0,09	0,45±0,11	0,59±0,27
Heneicosano	2100	0,36±0,13	0,42±0,09	0,31±0,07	0,45±0,14
Docosano	2200	0,16±0,19	0,09±0,15	0,1±0,13	0,07±0,17
Tricosano	2300	0,34±0,12	0,49±0,24	0,73±1,24	0,5±0,31
X-Metiltricosano	2335	0,07±0,11	0,34±0,3	0,16±0,21	0,24±0,28
3- Metiltricosano	2369	0,04±0,08	0,09±0,16	0,07±0,08	-
Tetracosano	2400	0,24±0,2	0,33±0,3	0,82±1,95	0,13±0,21
X- Metiltetracosano	2469	0,14±0,28	0,2±0,18	0,38±1,15	0,1±0,15
Pentacosano	2500	0,97±0,26	1,47±0,97	2,04±4,19	1,52±0,84
X- Metilpentacosano	2528	-	-	0,24±0,78	-
5- Metilpentacosano	2549	4,87±0,51	4,03±0,32	5,43±1,35	6,36±2,73
3- Metilpentacosano	2568	0,5±0,09	0,65±0,7	1,06±1,21	0,62±0,41
Hexacosano	2600	-	-	0,29±0,54	1,61±1,29
Heptacosano	2700	0,1±0,12	0,14±0,13	0,03±0,1	-
3-Metilheptacosano	2767	0,19±0,13	0,16±0,14	0,21±0,18	-
Octacosano	2800	-	-	-	-
2-Metiloctacosano	2853	0,08±0,16	-	0,43±1,25	-
9-Nonacoseno	2868	-	-	-	-
Nonacosano	2900	1,54±0,68	2,47±0,5	1,15±0,51	0,61±0,95
Nonacoseno	2925	0,76±0,17	0,86±0,15	1,81±2,9	0,78±0,43
7,17-Dimetilnonacosano	2969	26,93±4,14	27,56±2,91	25,65±6,17	25,71±2,9
X-Metiltriacontano	3024	1,2±0,13	1,36±0,25	1,36±0,22	1,5±0,24
8, 14-Dimetiltriacontano	3052	3,04±0,22	2,32±0,58	2,57±0,6	1,55±0,36
Hentriacontano	3100	-	-	0,04±0,08	0,13±0,21
15-;13-;9-;11- Metil-hentriacontano	3126	24,06±1,38	27,93±2,13	24,46±3,83	30,82±2,05
13,17- Dimetil-hentriacontano	3150	16,72±2,35	13,13±0,28	14,62±4,4	11,45±2,49
3- Metil-hentriacontano	3169	0,66±0,18	1,04±0,21	0,75±0,36	1,54±0,28
Dotriacontano	3200	0,22±0,25	0,12±0,17	0,14±0,21	-
11-Metildotriacontano	3223	1±0,19	1,04±0,11	0,9±0,36	0,93±0,5
x-Metildotriacontano	3247	1±0,34	0,42±0,37	0,73±0,42	0,25±0,39
15 - Metiltritriacontano	3324	2,44±0,38	3,05±0,54	2,43±0,71	3,13±0,55
13, 17-Dimetiltritriacontano	3345	10,98±2,01	8,61±1,75	9,59±2,97	8,21±2,01

Tabela 3 Valores médios de área relativa e seus desvios padrões de hidrocarbonetos cuticulares identificados nas colônias C5 a C8 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Compostos	Índice Calc.	C5	C6	C7	C8
		Média ± DP (%)	Média ± DP (%)	Média ± DP (%)	Média ± DP (%)
Octadecano	1800	0,63±0,2	0,46±0,28	0,47± 0,06	0,44±0,16
Nonadecano	1900	0,75±0,23	0,67±0,14	0,52± 0,11	0,5±0,21
Eicosano	2000	0,77±0,32	0,61±0,08	0,49± 0,1	0,47±0,22
Heneicosano	2100	1,08±1,6	0,48±0,14	0,42± 0,1	0,37±0,13
Docosano	2200	0,15±0,19	0,25±0,2	0,25± 0,11	0,21±0,15
Tricosano	2300	1,66±3,37	0,91±0,51	0,36± 0,09	0,5±0,17
X-Metiltricosano	2335	-	0,33±0,3	0,18± 0,11	0,16±0,23
3- Metiltricosano	2369	-	0,05±0,12	0,08± 0,07	0,03±0,05
Tetracosano	2400	-	0,65±0,42	0,23± 0,06	0,24±0,08
X- Metiltetracosano	2469	0,04±0,11	1,22±2,71	-	0,05±0,13
Pentacosano	2500	1,18±0,45	3,19±1,9	0,86± 0,2	1±0,28
X- Metilpentacosano	2528	-	0,25±0,61	-	-
5- Metilpentacosano	2549	8,95±4,6	7,24±1	5,61± 0,59	6,37±1,42
3- Metilpentacosano	2568	0,07±0,18	0,74±0,38	0,39± 0,08	0,35±0,14
Hexacosano	2600	-	-	-	-
Heptacosano	2700	0,35±0,92	0,07±0,16	0,13± 0,08	0,07±0,08
3-Metilheptacosano	2767	0,04±0,1	-	0,2± 0,05	0,14±0,09
Octacosano	2800	-	-	0,03± 0,06	0,08±0,09
2-Metiloctacosano	2853	-	0,33±0,81	0,04± 0,09	0,06±0,1
9-Nonacosano	2868	-	-	0,02± 0,04	0,04±0,05
Nonacosano	2900	3,45±2,12	2,71±0,86	1,51± 0,17	1,94±0,58
Nonacosano	2925	0,95±0,47	3,93±8,62	1,07± 0,53	0,98±0,25
7,17-Dimetilnonacosano	2969	31,71±5,84	26,57±11,21	25,49± 0,22	25,65±1,81
X-Metiltriacontano	3024	1,15±0,53	1,3±0,76	1,63± 0,37	1,29±0,21
8, 14-Dimetiltriacontano	3052	2,06±1,01	3,06±1,35	2,82± 0,59	2,41±0,54
Hentriacontano	3100	-	0,26±0,64	-	0,03±0,08
15-;13-;9-;11- Metil-hentriacontano	3126	23,91±6,63	27,46±3,99	25,75± 1,58	25,51±2,04
13,17- Dimetil-hentriacontano	3150	11,63±5,39	9,02±3,74	15,34± 0,77	14,32±1,85
3- Metil-hentriacontano	3169	1,11±0,94	0,92±1,12	1,19± 0,33	0,53±0,59
Dotriacontano	3200	-	-	0,19± 0,26	0,07±0,17
11-Metildotriacontano	3223	0,56±0,54	-	1,29± 0,12	0,95±0,49
x-Metildotriacontano	3247	0,1±0,28	-	1,03± 0,25	0,79±0,42
15 - Metiltritriacontano	3324	1,94±1,03	2,14±1,28	2,93± 0,72	3,4±0,4
13, 17-Dimetiltritriacontano	3345	5,77±3,26	5,05±3,07	9,05± 1,54	11,04±1,64

Tabela 4 Valores médios de área relativa e seus desvios padrões de hidrocarbonetos cuticulares identificados nas colônias C9 a C11 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Compostos	Índice Calc.	C9	C10	C11
		Média ± DP (%)	Média ± DP (%)	Média ± DP (%)
Octadecano	1800	0,39±0,1	0,44±0,39	0,63±0,23
Nonadecano	1900	0,49±0,24	0,55±0,51	0,69±0,28
Eicosano	2000	0,52±0,33	0,51±0,45	0,76±0,32
Heneicosano	2100	1,33±2,28	1,39±2,53	2,02±3,03
Docosano	2200	0,44±0,52	0,35±0,41	0,61±0,74
Tricosano	2300	2,49±4,07	2,73±5,66	6,34±9,97
X-Metiltricosano	2335	0,54±0,78	0,55±1,03	0,96±1,46
3- Metiltricosano	2369	0,22±0,24	0,04±0,06	0,12±0,2
Tetracosano	2400	0,38±0,11	0,23±0,1	0,5±0,63
X- Metiltetracosano	2469	-	0,1±0,1	0,56±1,32
Pentacosano	2500	1,38±0,48	1,07±0,6	3,15±2,74
X- Metilpentacosano	2528	-	-	-
5- Metilpentacosano	2549	7,16±5,06	6,91±5,89	7,34±3,64
3- Metilpentacosano	2568	0,8±0,4	0,27±0,16	0,15±0,15
Hexacosano	2600	-	-	-
Heptacosano	2700	0,31±0,59	0,34±0,4	0,51±0,84
3-Metilheptacosano	2767	0,48±0,28	0,18±0,23	0,05±0,14
Octacosano	2800	0,03±0,06	0,04±0,08	0,02±0,04
2-Metiloctacosano	2853	0,07±0,1	0,04±0,09	0,1±0,3
9-Nonacosano	2868	0,09±0,13	0,06±0,1	-
Nonacosano	2900	2,18±1,61	2,51±0,87	3,85±2,04
Nonacosano	2925	1,18±0,93	1,19±0,75	2,9±6,5
7,17-Dimetilnonacosano	2969	29,54±3,8	31,28±5,95	28,21±9,63
X-Metiltriacontano	3024	1,02±0,6	1,19±0,66	1,23±1,04
8, 14-Dimetiltriacontano	3052	2,46±1,13	2,05±1,23	1,57±1,15
Hentriacontano	3100	0,18±0,4	-	0,13±0,27
15-;13-;9-;11- Metil-hentriacontano	3126	19,15±4,43	22,67±7,52	23,72±10,51
13,17- Dimetil-hentriacontano	3150	12,6±6,25	10,75±5,84	7,1±5,54
3-Metil-hentriacontano	3169	1,23±0,44	0,81±0,54	0,52±0,72
Dotriacontano	3200	-	0,2±0,22	-
11-Metildotriacontano	3223	0,82±0,49	0,95±0,58	0,42±0,58
x-Metildotriacontano	3247	1,05±0,64	0,66±0,48	0,08±0,23
15 -Metiltriacontano	3324	2,43±0,41	2,3±1,46	1,16±1,61
13,17-Dimetiltriacontano	3345	8,4±4,18	7,14±3,91	4,36±3,79

Layton *et al* (1994) afirmam que alcanos são normalmente registrados em baixas concentrações para fêmeas de vespas do gênero *Polistes* e que é provável que os mesmos sejam produzidos apenas por machos e adquiridos pelas fêmeas.

Perfil Químico das Colônias

Na fig 1 pode-se observar que, apesar das sobreposições, a análise discriminante evidencia que há diferenças significativas entre a composição química cuticular das colônias (Wilks' $\lambda = 0,001$; $F = 1,943$, $p = 0,0001$). As duas primeiras raízes respondem por 99,8% da variabilidade das amostras. O fato de que cada colônia apresenta uma assinatura química cuticular própria já foi descrito em estudos com outras espécies de vespas sociais basais (Espelie *et al* 1994, Lorenzi *et al* 1997, Sledge *et al* 2001, Tannure-Nascimento *et al* 2007, Pfennig 1983, Gamboa *et al* 1991, Bruschini *et al* 2011, Panek *et al* 2001, Mitra *et al* 2014).

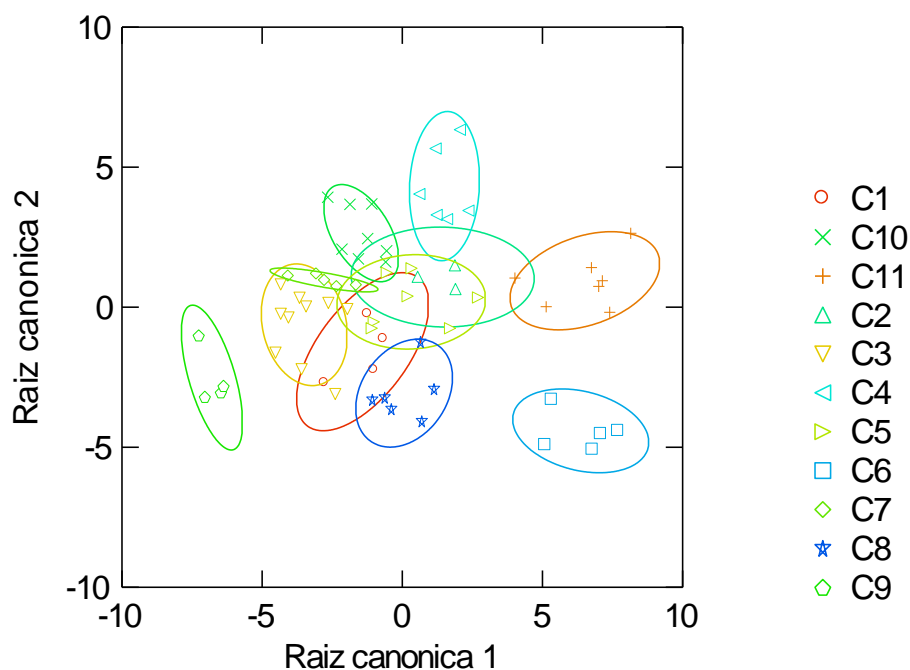


Fig 1 Gráfico de dispersão das diferentes colônias (C1 a C11) de *Mischoctytarus nomurae* Richards, 1978 (Raiz 1= 95,9 %, Raiz 2= 3,9%).

Os compostos importantes para análise foram em sua maioria alcanos lineares: Octadecano (C₁₈), Nonadecano (C₁₉), Eicosano (C₂₀), Heneicosano (C₂₁), Docosano

(C₂₂), Tetracosano (C₂₄), Hexacosano (C₂₆), Heptacosano (C₂₇), Octacosano (C₂₈) e Nonacosano (C₂₉), seguidos de alcanos ramificados: x-Metiltricosano (x-MeC₂₃), 3-Metiltricosano (3-MeC₂₃), x-Metiltetracosano (x-MeC₂₄), 5-Metilpentacosano (5-MeC₂₅), 3-Metilpentacosano (3-MeC₂₅), 3-Metilheptacosano (3-MeC₂₇), 2-Metiloctacosano (2-MeC₂₈), 7,17-Dimetilnonacosano (7,17-DiMeC₂₉) e alcenos: Nonacoseno e 9-Nonacoseno.

M. parallelogrammus e *M. cassununga* também tiveram hidrocarbonetos sinalizando indivíduos de distintas colônias, mas foram os alcanos ramificados os responsáveis por isso (Togni 2014, Murakami *et al* 2015). Soares (2015) encontraram também diferenças tanto quantitativas quanto qualitativas nos hidrocarbonetos de diferentes colônias de *M. latior*, *M. consimilis* e *M. bertonii*.

A utilização da sinalização química é importante na manutenção da coesão da colônia. Em experimento recente, Mitra *et al* (2014) observaram que fêmeas adultas que não compartilhavam o mesmo ninho eram recebidas com agressividade quando mantidas em contato. Por outro lado, em colônias de *P. dominulus*, por exemplo, nem sempre há diferenças significativas entre a composição química cuticular de indivíduos de colônias distintas, porém vizinhas (Bonavita-Cougourdan *et al* 1991), provavelmente devido a proximidade genética e geográfica. Dapporto *et al* (2004) avaliaram que os perfis químicos epicuticulares de fundadoras de *P. dominulus* são mais semelhantes entre si, de acordo com a proximidade de seus sítios de nidificação. Neste sentido, a sobreposição vista na fig 1, pode ser pelo fato de que quase todas as colônias pertenciam a mesma população, portanto, nidificavam próximas umas das outras.

Perfil Químico e Parâmetros Comportamentais e Morfofisiológicos

Foram identificados cinco tipos de desenvolvimento ovariano em *M. nomurae*: tipo A1 – ovário com ovariolos filamentosos (n= 26); tipo A2 – ovário no qual os ovariolos apresentam poucos oócitos de tamanho pequeno (n= 7); tipo B – ovário com ovariolos de desenvolvimento moderado, podendo apresentar até um oócito desenvolvido por ovariolo (n= 14); C – ovário bem desenvolvido apresentando ovariolos com poucos oócitos na sua região apical (n= 7) e D – ovários muito desenvolvidos, contendo ovariolos com oócitos de diversos estágios de desenvolvimento em toda ou quase toda a extensão do filamento (n= 10) (Fig 2).

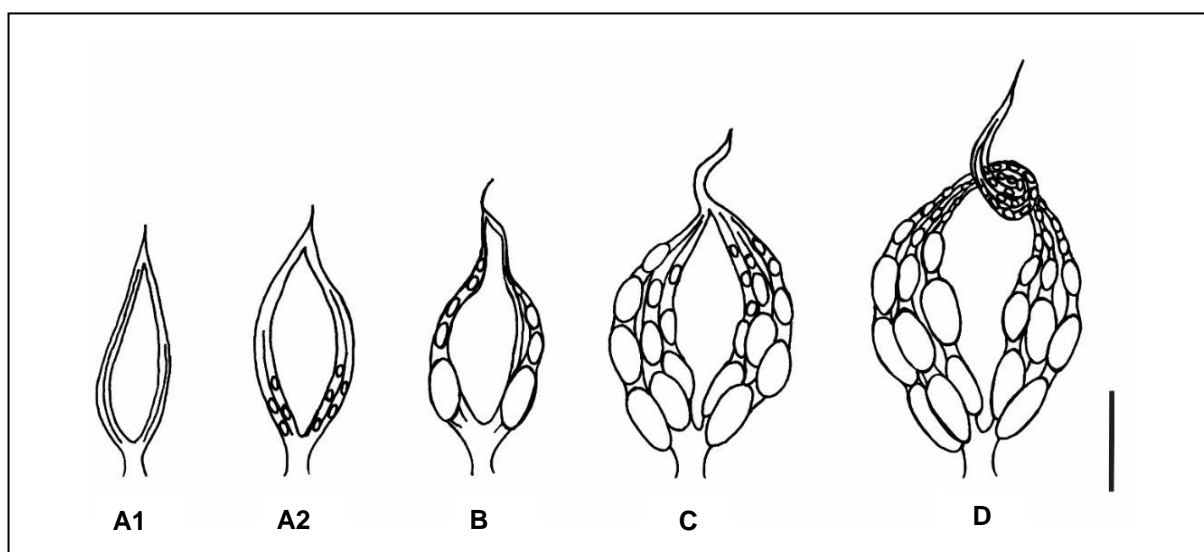


Fig 2 Tipos de desenvolvimento ovariano em *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978: A1: Filamentoso; A2: Filamentoso com oócitos pequenos; B: Moderado; C: Bem desenvolvido; D: Muito desenvolvido. Escala: 1mm.

Assim como *M. nomurae*, *M. drewseni* e *M. cassununga* também apresentam cinco tipos de desenvolvimento ovariano (Noda 2005; Murakami et al. 2009). Entretanto, em *M. cassununga* nenhum é filamentosos, todos os ovários possuem oócitos com algum grau de desenvolvimento (Murakami et al. 2009), semelhantes aos ovários das fêmeas de *M. cerberus styx* (Silva 2008). Por outro lado, Litte (1977) avaliou que fêmeas de *M. mexicanus* apresentam quatro tipos de desenvolvimento ovariano, assim como fêmeas de *M. parallelogrammus* (Togni 2014).

Os tipos de desenvolvimento ovariano parecem ser variáveis no gênero *Polistes* também, já que Giannotti & Machado (1999) registraram seis tipos de ovário para *P. lanio* e Gobbi et al 2006, cinco para *P. versicolor*. Tannure-Nascimento et al (2005) classificaram três tipos para *P. satan*. Mais recentemente, Soares et al (2014) também registraram três tipos para *P. ferreri*. Saussure. É necessário destacar que esta é uma questão subjetiva, pois depende da metodologia adotada e, por vezes, do próprio observador que pode agrupar em apenas uma categoria o que outro separaria em duas ou mais.

Em colônias de *M. nomurae* ocorrem em média $1,55 \pm 1,04$ (1 – 4, n=17) fêmeas inseminadas. Todas as fêmeas com ovário do tipo D estavam inseminadas e todas as fêmeas com ovários do tipo A1 e A2 tinham a espermateca vazia (APÊNDICES J e K). Todas as colônias, exceto uma, apresentaram fêmeas com ao menos um ovário do tipo D. A colônia C2 tinha como fêmea com ovário mais desenvolvido, uma com o

tipo C e a colônia C4 tinha uma fêmea com ovário do tipo B. Em ambos os casos estas eram as únicas fêmeas inseminadas na colônia.

Silva (2008) avaliou que em colônias de *M. cerberus styx*, em diferentes fases do desenvolvimento, há mais de uma fêmea com ovários desenvolvidos e que na maioria (cinco num total de seis) havia mais de uma fêmea inseminada. Múltiplas fêmeas inseminadas também são encontradas em colônias de *M. montei* (Oliveira 2007) e em colônias de *M. cassununga* (Murakami et al 2009). Em *M. drewseni* Saussure, Noda (2005) observou apenas uma colônia, de um total de 11, com duas fêmeas inseminadas.

Giannotti & Machado (1999) registraram que *P. lanio* apresenta em sua maioria colônias monogínicas, tendo duas fêmeas inseminadas quando as colônias apresentaram ninhos com favos múltiplos. Contudo, na maioria das espécies do gênero *Polistes* (Tannure-Nascimento et al 2005, Soares et al 2014, Torres et al 2014) parece haver mais de uma fêmea inseminada em suas colônias.

Ter dentro de uma mesma colônia, mais de uma fêmea que possui, além de um ovário desenvolvido, a capacidade de produzir ovos diplóides, pode aumentar as chances de sucesso no ciclo colonial, ao permitir respostas às pressões como predação e parasitismo (Murakami et al 2009). A inseminação, portanto, poderia ser um fator determinante na composição química cuticular das fêmeas, uma vez que saber quem é a poedeira é importante para manutenção da coesão das colônias. De fato, Murakami (2012) avaliou que fêmeas inseminadas e não inseminadas de *M. cassununga* apresentam perfis químicos cuticulares distintos e considerou que, dentre todos os parâmetros analisados, o conteúdo da espermateca e o desenvolvimento ovariano seriam os parâmetros mais importantes a influenciar os sinalizadores químicos do *status* social nesta espécie.

Não houve diferença significativa entre os 13 parâmetros morfológicos estudados e o tipo de desenvolvimento ovariano das fêmeas de *M. nomurae*, ou seja, fêmeas com ovários desenvolvidos não são diferentes morfológicamente de fêmeas com ovários menos desenvolvidos (Tabela 5). Do mesmo modo, fêmeas inseminadas não são diferentes morfológicamente de fêmeas não inseminadas. Isso indica que não há na espécie evidências de que haja determinação pré-imaginal de castas e então é possível que a hierarquia se estabeleça a partir de conflitos entre os indivíduos adultos envolvidos (O'Donnell 1998, Murakami & Shima 2006).

Tabela 5 Valores da mediana, mínimos e máximos dos parâmetros morfológicos analisados (mm) e resultado das análises entre os mesmos e o tipo de desenvolvimento ovariano e inseminação em fêmeas de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Caráter	Mediana	Mínimo	Máximo	Desenvolvimento Ovariano		Inseminação	
				Kruskal-Wallis qui-quadrado	P-valor	W	P-valor
WL*	3,77	3,46	4,20	5,776	0,217	369	0,644
MEL	3,46	3,08	4,00	4,846	0,304	338	0,346
T1BH	0,38	0,23	0,38	3,996	0,407	361	0,500
T1TH	0,54	0,38	0,69	4,559	0,336	306	0,130
T1L	1,92	1,54	2,23	3,963	0,411	365	0,592
MSW	1,46	1,77	2,54	4,399	0,355	353	0,474
MSL	1,62	1,38	2,23	4,049	0,399	345	0,391
T3W	2,00	0,85	2,54	0,447	0,978	374	0,700
T4W	1,77	0,54	2,38	1,407	0,843	352	0,472
T3H	1,08	0,77	2,15	3,454	0,485	400	1,000
T4H	0,77	0,31	1,77	4,136	0,388	333	0,310
HW	2,49	2,31	3,00	3,089	0,543	399	1,000
Idm	0,96	0,85	1,12	8,750	0,068	297	0,084

* WL: comprimento da asa; MEL: comprimento do mesoescutelo; T1BH: altura basal do primeiro tergito metassomal; T1TH: altura apical do primeiro tergito metassomal; T1L: comprimento do primeiro tergito metassomal; MSW: largura do mesoscuto; MSL: comprimento do mesoscuto; T3W: largura do terceiro tergito metassomal; T4W: largura do quarto tergito metassomal; T3H: altura do terceiro tergito metassomal; T4H: altura do quarto tergito metassomal; HW: largura da cabeça; Idm: distância mínima interorbital.

Os resultados de *M. nomurae* são semelhantes àqueles encontrados para *M. montei*, *M. cerberus styx*, *M. cassununga*, *P. ferreri* e *P. versicolor* (Oliveira 2007, Silva 2008, Murakami *et al* 2009, Soares *et al* 2014, Torres *et al* 2014). Silva (2008) considera que, uma vez que aparentemente não existem diferenças morfológicas entre dominantes e subordinados em vespas eussociais, todos os indivíduos podem potencialmente desenvolver sua capacidade reprodutiva e atingir o *status* de poedeira principal. Em colônias pequenas, como é o caso de muitas espécies de *Mischocyttarus* e *Polistes*, a não diferenciação morfológica pode favorecer, uma vez que distintas tarefas podem ser desempenhadas entre todos os indivíduos da colônia e permitir a sobrevivência da mesma se algo acontece com alguns de seus membros (Giannotti 1999). Esse fato pode ocorrer também com *M. nomurae*, considerando que além da não diferenciação morfológica, suas colônias em pós-emergência apresentaram um número baixo de fêmeas por ninho ($6,1 \pm 1,2$, 4 – 10, n=67).

Contudo, no gênero há algumas evidências de que possa haver, ao menos em parte, determinação pré-imaginal de castas, já que fêmeas adultas de *M. consimilis*

apresentam diferenças significativas em alguns parâmetros morfofisiológicos (Montagna & Antonialli Junior 2016).

Em *P. satan*, há variação nas dimensões corporais entre fêmeas inseminadas e subordinadas e essa variação é sazonal (Tannure-Nascimento *et al* 2005), enquanto que em *P. lanio* (Fabricius) apenas uma medida apresentou diferença (segundo tergito gastral) (Giannotti & Machado, 1999). *M. drewseni* apresentou fêmeas inseminadas com maior comprimento do mesoscuto e maior largura do tergito do que as fêmeas não inseminadas. A autora discute que isso indica uma predisposição destas fêmeas com tórax maior e gáster mais largo a se tornarem dominantes (Noda 2005). Por fim, em um interessante trabalho publicado recentemente, Montagna & Antonialli-Junior (2016) sugerem que tamanho do corpo e desenvolvimento ovariano estão relacionados a função desempenhada por fundadoras em *M. consimilis*.

Entre as 17 fêmeas inseminadas, 76,5% eram fêmeas velhas (APÊNDICES J e K). Entre as fêmeas com ovário desenvolvido (tipos C e D), 88,2% correspondiam a fêmeas também velhas. Murakami *et al* (2009) e Torres *et al* (2014) também avaliaram que as rainhas são as fêmeas relativamente mais velhas da colônia. No caso de perda ou remoção experimental das rainhas, geralmente são essas vespas mais velhas que costumam substituí-las, num sistema chamado de gerontocracia (Hughes & Strassmann 1988, Giannotti & Machado 1997, Murakami & Shima 2006).

Após as análises morfofisiológicas e comportamentais, as fêmeas de *M. nomurae* foram assim classificadas:

- **Operária 1** – aquelas fêmeas com ovários menos desenvolvidos e raramente inseminadas, com idade variada, predominantemente mais novas, com função de forrageadoras em sua maioria e tendo posições inferiores no ranking hierárquico. Podem se apresentar na posição beta na hierarquia e raramente desempenhar a função de dominante;
- **Operária 2** – fêmeas com ovários do tipo C, assumindo posições superiores no ranking e desempenhando tarefas variáveis na colônia, podendo ser forrageadoras, desempenharem funções de intermediárias ou dominantes (quando fêmeas com ovário do tipo D não estiverem presentes). São fêmeas mais velhas; podendo ou não estar inseminadas.
- **Rainha** – fêmeas com ovário do tipo D, sempre inseminadas, geralmente mais velhas, ocupando posição de alfa nas colônias e exercendo a função

de dominantes. Raramente exercem tarefas de forrageadoras e só ocupam posições inferiores no ranking quando existem mais de uma fêmea na colônia com status fisiológico igual ao seu.

A análise discriminante do perfil dos hidrocarbonetos cuticulares em fêmeas de *M. nomurae*, relacionada aos grupos de fêmeas (Rainha, Operária 1, Operária 2) apresentou um p-valor significativo (Fig 3). As duas raízes explicam 100% da variabilidade (Wilks' lambda= 0,135, F= 1.665, p = 0,0227). De todos os compostos registrados para a espécie, apenas o 13, 17-Dimethyltritriacontano não apresentou valores significativos para a análise.

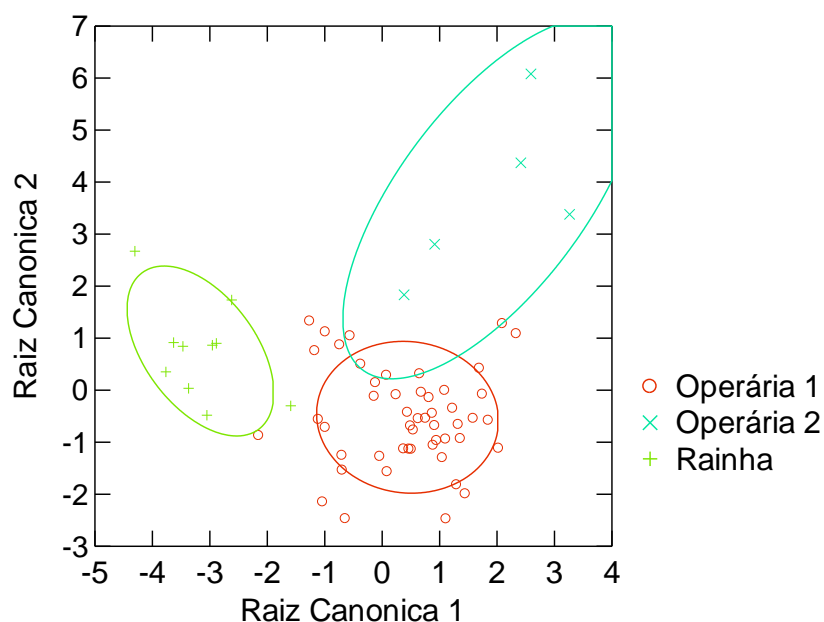


Fig 3 Gráfico de dispersão dos resultados da análise discriminante, mostrando as duas raízes canônicas da diferenciação dos hidrocarbonetos nos grupos de fêmeas de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978 (Raiz 1= 59,4%, Raiz 2: 40,6%).

Murakami (2012) não encontrou relação entre índice de dominância, que indica o *ranking* das fêmeas, de *M. cassununga* com seus perfis químicos cuticulares e concluiu que os hidrocarbonetos cuticulares aparentemente não são bons sinalizadores para indicar quanto a fêmea domina ou é dominada. Bonavita-Cougourdan *et al* (1991) em estudo realizado em colônias de *P. dominulus* também não conseguiram encontrar relação entre o índice de dominância apresentado pela fêmea e seu perfil químico cuticular.

Outros autores, por outro lado, conseguiram encontrar esta relação em outras espécies. Tanto para *P. versicolor*, quanto para *P. ferreri*, foi possível discriminar os três grupos de fêmeas, que foram baseados em estudos da morfofisiologia (Torres *et al* 2014, Soares *et al* 2014).

Mais recentemente, Togni (2014) conseguiu encontrar diferença significativa entre os compostos cuticulares, alcanos lineares e ramificados em fêmeas alfa, beta e subordinadas de *M. parallelogrammus* e os perfis refletiram as atividades que elas executam com mais frequência nas colônias.

As operárias 2 passavam mais tempo dentro do ninho que as operárias 1, e exerciam uma frequência alta de comportamentos de dominância, mas desempenhavam tarefas extranidais, com frequência maior que as rainhas. Estas comportavam-se como verdadeiras intermediárias (Richards; Richards, 1951), que são comuns em vespas Epiponini (Noda *et al* 2003, Noll *et al* 2004, Gelin *et al* 2008, Fellipotti *et al* 2007, Desuó *et al* 2011).

Em vespas sociais basais, fêmeas típicas forrageadoras podem ter comportamentos de dominância com relação às demais fêmeas do ninho e vir a substituir as rainhas, no caso de substituição das mesmas (Gobbi 1977, Litte 1979, 1981; Strassmann & Meyer 1983). Para as fêmeas de *M. nomurae*, portanto, parece ser importante distinguir as rainhas, daquelas que potencialmente se tornariam rainhas no caso de desaparecimento das mesmas.

6. Conclusão

As fêmeas de *Mischocyttarus nomurae*, como demais espécies do gênero estudadas não apresentam distinção morfológica, entretanto, do ponto de vista químico, foi possível distinguir três perfis, relacionados ao tipo de desenvolvimento ovariano, idade relativa e comportamento das fêmeas.

7. Referências

- Bang A, Deshpande S, Sumana A, Gadagkar R (2010) Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. *Animal Behaviour* 79: 631–636
- Bonavita-Cougourdan A, Theraulaz G, Bagnères AG, Roux M, Pratte M, Provost E, Clément JL (1991) Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comparative Biochemistry and Physiology* 100: 667–680
- Brito JHS, Antonialli-Junior WF, Montagna TS, Mendonça A, Sguarizi-Antonio D, Suárez YR, Cardoso CAL (2017) Linear Alkanes and Reproductive Status of *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae) Females in Winter Aggregates. *Sociobiology* 64: 327-333
- Bruschini C, Cervo A, Pieraccini G, Pontieri P, Signorotti L, Turillazzi S (2011) Cuticular Hydrocarbons Rather Than Peptides Are Responsible for Nestmate Recognition in *Polistes dominulus*. *Chemical Senses* 36: 715–723
- Cunha DAS, Menezes RST, Costa MA, Lima SM, Andrade, LHC, Antonialli-Júnior WF (2017) Integrated Analyses of Cuticular Hydrocarbons, Chromosome and mtDNA in the Neotropical Social Wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). *Neotropical Entomology* 46: 642-648
- Dani FR (2009) Cuticular lipids as semiochemicals in paper wasps and other social insects. *Annales Zoologici Fennici* 43: 500-514
- Dani FR, Turillazzi S, Morgan ED (1996) Dufour gland secretion of *Polistes* wasp: chemical composition and possible involvement in nestmate recognition (Hymenoptera: vespidae). *J. Insect Physiol.* 42: 541–548
- Dani FR, Jones GR, Destri S, Spencer SH, Turillazzi S (2001) Deciphering the recognition signature within the cuticular chemical profile of paper wasps. *Animal Behaviour* 62: 165-171
- Dani FR, Foster KR, Zacchi F, Seppa P, Massolo A, Carelli A, Are´Valo E, Queller DC, Strassmann JE, 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, 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, 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 Soc.* 51: 279-286
- Desuó IC, Murakami ASN, Oliveira VC, Shima SN. (2009). Overview of caste differentiation in the Polistinae, emphasizing the Neotropical swarm-founding Polistinae (Hymenoptera, Espidae, Epiponini). *Sociobiology*. 53: 851-889
- Desuó IC, Souza-Galheico CB, Shima SN, Santos GMM, Cruz JD, Bichara-Filho CC, Dias CTS (2011) An Adaptive View of Caste Differentiation in the Neotropical Wasp *Polybia (Trichothorax) sericea* Olivier (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropical Entomology* 40: 653-660
- Espelie KE, Gamboa GJ, Grudzien TA, Bura EA (1994) Cuticular hydrocarbons of the paper wasp, *Polistes fuscatus*: a search for recognition pheromones. *Journal of Chemical Ecology* 20: 1677-1687
- Felippotti GT, Noll FB, Mateus S. (2007) Morphological studies on castes of *Protopolybia chartergoides* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) observed in colonies during male production stage. *Revista Brasileira de Entomologia* 51: 494-500
- Ferreira AC, Cardoso CAL, Neves EF, Suarez YR, Antonialli-Junior WF (2012). Distinct linear hydrocarbon profiles and chemical strategy of facultative parasitism among *Mischocyttarus* wasps. *Genetics and Molecular Research* 11: 4351–4359
- Gamboa GJ, Foster RL, Scope JA, Bitterman AM (1991) Effects of stage of colony cycle, context, and intercolony distance on conspecific tolerance by paper wasps (*Polistes fuscatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29: 87-94
- Gelin LFF, Cruz JD, Noll FB, Giannotti E (2008) Morphological caste studies in the neotropical swarm-founding Polistinae wasp *Angiopolybia pallens* (Lepelletier) (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropical entomology* 37: 691-701
- Giannotti E (1999) Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 33: 325-338
- Giannotti E & Machado VLL (1997) Queen Replacement In Post-Emergent Colonies Of The Social Wasp, *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 41: 9-11

- Giannotti E & Machado VLL (1999) Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 43: 185-190
- Gobbi N (1977) Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). Tese DE Doutorado, Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Rio Claro, Brasil, p 229
- Gobbi N, Noll FB, Penna MAH (2006). “Winter” aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil *Naturwissenschaften* 93:487–494
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) The ants. Harvard University Press, Cambridge, UK.
- Howard RW, Blomquist GJ (2005) Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology* 50: 371-393
- Hughes CR, Strassmann JE (1988) Source Age Is More Important than Size in Determining Dominance among Workers in the Primitively Eusocial Wasp, *Polistes instabilis*. *Behaviour* 107(1/2)
- Jeanne RL (1972) Social biology of Neotropical wasps *Mischocyttarus drewseni*. *Bull of M of Comp Zoology* 144:63–150
- Layton JM, Camann MA, Espelie KE (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 (1977) Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2: 229–246
- Litte M (1979) *Mischocyttarus flavitarsus* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. *Z. Tierpsychol* 50: 282-312
- Litte M (1981) Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombia rain forest. *Contributions to Zoology* 317: 1-26
- Lorenzi MC, Bagnères AG, Clément JL, Turillazzi S (1997) *Polistes biglumis bimaculatus* epicuticular hydrocarbons and nestmate recognition (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes soc.* 44: 123 – 138
- Lorenzi MC, Sledge MF, Laiolo P, Sturlini, Turillazzi (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
- Michelutti KB, Cardoso CAL, Antonialli-Júnior WF (2017) Evaluation of Chemical Signatures in the Developmental Stages of *Mischocyttarus consimilis* Zikán

- (Hymenoptera, Vespidae) Employing Gas Chromatography Coupled to Mass Spectrometry. *Revista Virtual de Química* 9: 535-547
- Mitra AB, Ramachandran A, Gadagkar G (2014) Nestmate discrimination in the social wasp *Ropalidia marginata*: chemical cues and chemosensory mechanism. *Animal Behaviour*, 88: 13-124
- Monnin T (2006). Chemical recognition of reproductive status in social insects. *Annales Zoologici Fennici* 43: 515–530
- Montagna TS, Antonialli-Junior WF (2016) Morphological Differences between Reproductive and Non-reproductive Females in the Social Wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 63: 693-698
- Murakami ASN (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, Brasil, p 215
- Murakami ASN, Shima SN (2006) Nutritional and social hierarchy establishment of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and related aspects. *Sociobiology* 48:183- 207
- Murakami ASN, Shima SN, Desuó IC (2009) More than one inseminated female in colonies of the independent-founding wasp *Mischocyttarus cassununga* Von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 653–662
- Murakami ASN, Nunes TM, Desuó IC, Shima SN, Mateus S (2015) The Cuticular Hydrocarbons Profiles in the Colonial Recognition of the Neotropical Eusocial Wasp, *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology* 62: 109-115
- Neves EF, Andrade LHC, Suárez YR, Lima SM, Antonialli-Junior WF (2012) Age-related changes in the surface pheromones of the wasp *Mischocyttarus consimilis* (Hymenoptera: Vespidae). *Genetics and Molecular Research* 11: 1891-1898
- Neves EF, Montana TS, Andrade IHC, Suárez YR, Lima SM, Antonialli-Junior WF (2013) Social Parasitism and Dynamics of Cuticular Hydrocarbons in Paper Wasps of the Genus *Mischocyttarus*. *Journal of the Kansas Entomological Society* 86: 69-77
- Noda SCM (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, Rio Claro, Brasil, p 110

- Noda SCM, Shima SN, Noll FB (2003) Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenetic development of colonies. *Sociobiology* 41: 547–569
- Noll FB, Wenzel J, Zucchi R (2004) Evolution of caste in Neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). *American Museum Novitates* 3467: 24p
- O'Donnell S (1998) Effects of experimental forager removals on division of labour in the primitively eusocial wasp *Polistes intabilis* (Hymenoptera: Vespidae). *Behaviour* 135: 173–193
- Oliveira VC (2007) Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus (Monogynoecus) monteji*, Zikán, 1903 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à regulação social das colônias. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil, p 159
- Panek LM, Gamboa GJ, Espelie KE (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.
- Pardi P (1948) Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiological Zoology* 21: 1-13
- Pfennig DW, Reeve HK, Shellman JS (1983) Learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *Animal Behaviour* 31: 412 – 416
- Premnath S, Chandrashekara K, Chandran S, Gadagkar R (1990) Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp. In: Veeresh GK, Mallik B, Viraktamath CA (eds) *Social Insects and the Environment*. Oxford & IBH Publishing Co, New Delhi, p. 80
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>
- Richards OW, Richards MJ (1951) Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespida). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 102: 1-170
- Shima SN, Yamane S, Zucchi R (1994) Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). *Japan. Journal of Entomology* 64: 131 – 134

- Shima SN, Noll, FB, Zucchi R. (2000) Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps. *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Sociobiology* 35: 131 – 134
- Silva IM (2008) Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à dinâmica do estabelecimento da hierarquia social. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil, p 95
- Silva ERS, Michelutti KB, Antonialli-Júnio WF, Batistote M, Cardoso CAL (2016) Chemical signatures in the developmental stages of *Protopolybia exigua*. *Genetics and Molecular Research* 15: 1-12
- Silveira OT (2008) Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 52: 510-549
- Silveira OT, Silva SS, Felizardo SPS (2015) Notes on social wasps of the group of *Mischocyttarus (Omega) punctatus* (Ducke), with description of six new species (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*. 59: 154-168
- Sledge MF, Boscaro F, Turillazzi S (2001) Cuticular hydrocarbons and the reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 401-409
- Sledge MF, 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. *J. Insect Physiol.* Oxford 50: 73-83
- Soares ERP (2015) Variação inter e intraespecífica da composição química cuticular de vespas eussociais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, Brasil, p 64
- Soares ERP, Torres VO, Antonialli-Junior EF (2014) Reproductive Status of Females in the Eusocial Wasp *Polistes ferreri* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropical Entomology* 43: 500–508
- Souza AR, Figueiredo NNM, Ribeiro B, Pinheiro R, Justino L, Castro MM, Prezoto F (2011) The performance of dominance indices for constructing dominance hierarchies in *Mischocyttarus* and *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Florida Entomol.* 94 (4): 869-873

- Strassmann JE, Meyer DC (1983) Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Animal Behaviour* 31: 431–438
- Tannure-Nascimento IC, Nascimento FS, Turatti IC, Lopes NP, Trigo JR, 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 IC, Nascimento FS, 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
- Tannure-Nascimento IC, Nascimento FS, Zucchi R (2005) Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera Vespidae). *Ethology Ecology & Evolution* 17:105-119
- Togni OC (2014) *Biologia e ecologia comportamental da vespa eusocial primitiva Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus* (Hymenoptera, Vespidae). Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil, p 175
- Torres VO, Sguarizi-Antonio D, Lima SM, Andrade LH, Antonialli-Junior WF (2014) Reproductive Status of the social wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 61: 218-224
- Turillazzi S (2013) *The Biology of Hover Wasps*. Springer Berlin Heidelberg, 272p
- Van den Dool H, Kratz PD (1963) A generalization index system including linear temperature programmed gas-liquid chromatography. *J. Chromatogr.* 11: 463-471
- West-Eberhard MJ (1969) *The social biology of Polistine wasps*. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 140: 1-101
- Zweden JS & d'Ettorre P (2010) Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. In: Blomquist GJ & Bagn A (eds) *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry and chemical ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp.222–243

Capítulo III

**Quem assume o comando após a remoção experimental da
rainha em colônias da vespa social
Mischocyttarus nomurae?**

1. Resumo

Poucas espécies foram estudadas com relação à substituição de rainhas, sobretudo as do gênero *Mischocyttarus*, tanto do ponto de vista da variação da frequência dos comportamentos antes e após a substituição, quanto ao perfil morfofisiológico das fêmeas sucessoras. Com o objetivo de verificar o efeito da remoção experimental de rainhas na hierarquia de dominância e na distribuição de tarefas em colônias de *Mischocyttarus nomurae*, 47 fêmeas de oito colônias em pós-emergência foram estudadas comportamentalmente antes e após a remoção experimental das fêmeas α . Além disso, foram caracterizadas morfofisiologicamente as fêmeas quanto à idade relativa, inseminação, desenvolvimento ovariano e quantidade relativa de corpo gorduroso. Comportamentos de dominância e subordinação foram mais frequentes após a remoção de rainhas. Em todas as colônias, exceto uma, a fêmea que substituiu a dominante, após oito dias de sua remoção, era a fêmea β na situação controle. Fêmeas com ovários não desenvolvidos podem realizar comportamentos de fêmea dominante, assim como uma fêmea com ovário desenvolvido pode comportar-se como forrageadora típica. Houve diferença entre algumas atividades exercidas pelas fêmeas posicionadas em 2º lugar no ranking (fêmea β) e as demais fêmeas do ninho (3ª posição em diante), antes e após a remoção experimental da rainha. *M. nomurae* apresenta um sistema de gerontocracia flexível na sua substituição de rainhas e suas fêmeas sucessoras tornam-se mais agressivas que as rainhas originais, assumindo tarefas de dominantes, mesmo sem estarem inseminadas.

Palavras-chave: Polistinae, Mischocyttarini, dominância, hierarquia, gerontocracia.

2. Introdução

Uma das características mais evidentes das colônias de vespas sociais com caracteres mais basais (“primitivamente eussociais”) é a presença de uma hierarquia de dominância entre as fêmeas adultas (Chandrashekara & Gadagkar 1991). Após seu estabelecimento na colônia, a fêmea dominante necessita manter a sua hierarquia (Torres et al. 2012) e isso é feito através de interações de dominância e subordinação (Pardi 1948; West-Eberhard 1969; Jeanne 1972; Gadagkar 1991).

As vespas sociais mais basais, em geral, apresentam as rainhas e/ou demais fêmeas superiores no ranking como as mais agressivas do ninho (Pardi 1948; Kasuya, 1983; O'Donnell 1998; Noda et al. 2001; Sumana & Gadagkar 2001; Suzuki 2003; Prezoto et al. 2004; Torres et al. 2009; Oliveira et al. 2012; Torres et al. 2012; Murakami et al. 2013). Nessas espécies todas as fêmeas são potenciais poedeiras, mas devido ao grau de dominância, essa tarefa é realizada por poucos indivíduos (Hughes & Strassmann 1988; Chandrashekara & Gadagkar 1991). Exceções ocorrem, por exemplo, *Ropalidia marginata* e *Parapolybia indica*, cujas rainhas, comparado com as potenciais rainhas do ninho nem sempre são as primeiras no ranking de dominância de suas colônias (Sumana & Gadagkar 1991; Suzuki 2003). Murakami e Shima (2009) atribuem a fatores como longevidade da rainha, condições climáticas e ciclo colonial o fato de que a substituição de rainhas de *Mischocyttarus cassununga* ocorre sem disputa entre as fêmeas da colônia. Neste caso, outros mecanismos comportamentais como o uso de feromônios, pode ter substituído a agressão, conforme sugerido por Deshpande et al. (2006), ao observar rainhas não dominantes em *R. marginata*.

Pardi (1948) discute que a hierarquia estabelecida pode variar e ele atribui as variações no status social a três motivos: morte, adição de novos indivíduos ou ainda a regressão na hierarquia social, após interações agressivas, principalmente entre indivíduos com mesmo *status*. Naturalmente, segundo o mesmo autor, pode haver regressão social em colônias de *Polistes* quando a dominante torna-se velha ou fraca, sendo dominada pelo mesmo indivíduo que ela tinha dominado anteriormente.

Em casos de remoção experimental de rainhas ou desaparecimento natural da mesma, segundo O'Donnell (1996), há uma mudança na estrutura social das colônias, o que permite examinar a plasticidade nas funções sociais das fêmeas remanescentes no ninho. De fato, quando a fêmea que exerce a função de rainha desaparece por algum motivo, a nova rainha terá que estabelecer a sua dominância e prosseguir com

as atividades de comando e manutenção do ninho. Suzuki (2003) denomina essas fêmeas “rainhas de substituição”.

De acordo com Pardi (1948), o desaparecimento da rainha (fêmea alfa - α) é logo percebido pelas fêmeas de substituição, que eram originalmente fêmeas beta (β). Estas tratam de rapidamente aumentar os atos de dominância. A frequência de comportamentos de dominância das fêmeas sucessoras é normalmente maior após a remoção da rainha, do que antes da sua remoção (Jeanne 1972; Chandrashekara & Gadagkar 1991; Giannotti & Machado 1997).

Considerando a idade relativa das rainhas de substituição, são reconhecidos dois padrões de substituição em vespas sociais, o “padrão temperado” e o “padrão tropical”. Suzuki (2003) os resume em: fêmeas mais velhas substituindo as rainhas (“padrão temperado”) e fêmeas relativamente mais jovens assumindo o papel das fêmeas α originais (“padrão tropical”). Entretanto, as vespas originárias dessas localidades não comportam-se necessariamente assim. Os trabalhos realizados com espécies de vespas subtropicais e tropicais do gênero *Polistes* e espécies de *Mischocyttarus*, por exemplo, indicam em sua maioria, que não há esse padrão. O que tem se observado é que nessas regiões ocorre também o sistema de gerontocracia, no qual vespas mais velhas costumam substituir as rainhas em caso de perda ou remoção experimental das mesmas (Hughes & Strassmann 1988; Giannotti & Machado 1997; Murakami & Shima 2006).

Jeanne (1972) observou seis casos de substituição natural de rainhas e dois casos, no qual não conseguiu finalizar as observações. A média de idade de seis rainhas que substituíram as rainhas velhas foi de cinco dias em *M. drewseni*. Neste caso, é a fêmea jovem quem expulsa a antiga.

Strassmann e Meyer (1983) observaram a ocorrência natural de sucessão de rainhas em *P. exclamans* e constataram que nove, de 13 rainhas sucessoras eram as vespas mais velhas. Fato semelhante foi encontrado por Giannotti & Machado (1997), que acompanharam colônias de *P. lanio*, as quais, sob condições naturais as rainhas tinham sido substituídas. Estes autores perceberam que quase 70% das fêmeas sucessoras eram as mais velhas e as que exibiam maior frequência de comportamentos agressivos. Giannotti (1999) observou dois casos de substituição natural em *M. cerberus styx*. As rainhas sucessoras eram filhas que viviam no ninho, tinham idade de 14 e 49 dias e exerciam a função de forrageadoras. Depois da

sucessão das rainhas, foi observado canibalismo dos imaturos (oofagia e larvifagia), também observado por Giannotti e Machado (1997).

Além de poder ocorrer canibalismo de imaturos, mudanças na dinâmica de construção de células do ninho e comportamentos intra e extranidais podem ocorrer após a remoção natural ou experimental de fêmeas dominantes (West-Eberhard 1969, Jeanne 1972; Litte 1977, 1979; Bruyndonckx et al. 2006; Costa-Filho et al. 2011; Costa-Filho, 2014). Strassmann et al. (2004) discutem que a perda da rainha pode causar uma crise na colônia no momento de transição para a próxima rainha.

Hughes e Strassmann (1988) evidenciam que a condição ovariana é uma forma de reconhecimento da dominância na colônia. Segundo Murakami et al. (2009a), a presença de mais de uma fêmea inseminada com ovário bem desenvolvido, portanto com capacidade de pôr ovos que irão originar fêmeas, aumenta as chances de sucesso do ciclo colonial. Suzuki (2003) afirma que independente da dicotomia “temperada-tropical”, o modo de substituição das rainhas seria afetado proximamente pelo tempo do pico de maturação dos ovários das candidatas a novas rainhas.

Poucas espécies foram estudadas com relação à substituição de rainhas, sobretudo as do gênero *Mischocyttarus*, tanto do ponto de vista da variação da frequência dos comportamentos antes e após a substituição, quando ao perfil morfofisiológico das fêmeas sucessoras (Jeanne 1972; Litte 1979; Murakami e Shima; 2009).

3. Objetivo

O objetivo do trabalho foi verificar o efeito da remoção experimental da rainha na hierarquia de dominância e na distribuição de tarefas. Além disso, caracterizar morfofisiologicamente as fêmeas sucessoras em colônias de *Mischocyttarus nomurae*, uma vespa social basal endêmica do Brasil, com ocorrência no Ceará, Bahia e Minas Gerais (Richards 1978; Silveira 2004; Souza et al. 2015).

4. Material e Métodos

O estudo foi conduzido *in situ* em oito colônias de uma população de *M. nomurae* no Sítio Sá Fulô, propriedade particular do município de Rio de Contas, na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil (-13°34'44''S; 41°48'41''W). Ao todo foram estudadas 47 fêmeas em colônias na fase de pós-emergência, durante 112 horas, entre agosto e setembro de 2015. As colônias apresentaram em média 5,88 indivíduos (4 – 8) (Tabela 1).

Tabela 1 – Informações populacionais a respeito das colônias de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae).

Colônia	Sub-fase	Frequência da População/Ninho					
		♀	♂	Ovo	Larva	Pupa	Células
S1	PrM*	YY BB OO RR	0 (0)	5 (7)	2 (2)	0 (0)	25 (27)
S2	PrM	RG BB GG OB RR YY	0 (0)	18 (19)	5 (5)	0 (0)	33 (34)
S3	PrM	OO YY RB PP PB GB BR	0 (0)	12 (15)	22 (19)	6 (8)	45 (48)
S4	PrM	GG YY BB GB OO RR	0 (0)	14 (11)	11 (9)	4 (3)	27 (28)
S5	PoM**	BB YY RR OO	1 (0)	13 (11)	12 (10)	9 (6)	32 (32)
S6	PoM	RB GO OO RR OB	1 (0)	7 (10)	10 (10)	8 (8)	33 (36)
S7	PoM	YY BG OO BY BB PP PB	1 (0)	5 (6)	9 (10)	5 (6)	25 (28)
S8	PoM	RR YY PP BG YB BB YG RB	2 (0)	10 (12)	5 (5)	10 (10)	28 (30)

¹Letras em grifo indicam as fêmeas identificadas como dominantes e removidas experimentalmente; Valores em parênteses indicam condição no final do estudo; *PrM: Pré-macho; **PoM: Pós-macho.

Todos os indivíduos do ninho foram marcados no mesoescuto um dia antes do início do experimento, para o devido reconhecimento. A marcação consistiu de um código de cores utilizando canetas de tinta permanente e atóxica (Giannotti & Machado 1997; Prezoto et al. 2004; Togni 2014). Foram usadas cinco cores de tinta de porcelana e os indivíduos receberam duas marcações, indicadas pela inicial em inglês (e.g. BB, correspondendo a duas marcações azuis).

O experimento consistiu de observações diárias de uma hora para cada colônia, compreendendo 14 dias: seis de observação prévia e oito dias seguintes após manipulação, totalizando 14h por colônia. A manipulação consistiu da remoção da fêmea dominante após as observações prévias, com o auxílio de uma pinça. Para a comparação entre a frequência dos comportamentos antes e após a remoção experimental, foram consideradas seis horas de observação prévia (situação “controle”) e seis horas sem a presença da rainha (situação “teste”, correspondendo

do 3º ao 8º dia após a retirada experimental da fêmea dominante). O registro era feito de modo instantâneo, a cada 5 minutos, no qual cada indivíduo era observado e registrado o seu comportamento (Giannotti & Machado 1999; Martin & Bateson 2007).

Foram considerados os seguintes comportamentos, baseados nos estudos de Pardi (1948), West-Eberhard (1969) e Jeanne (1972):

Dominância:

Solicitar e receber alimento com mais frequência, morder, ferroar, tocar outro indivíduo com a antena, perseguir, atacar outro indivíduo com pernas anteriores ou imobilizar outro indivíduo.

Subordinação:

Fugir dos ataques de indivíduos dominantes (correr pelo ninho, pelo substrato ou voar), permanecer com corpo, antenas e pernas baixos no momento de ataque (“akinesis”, segundo Pardi 1948), doar alimento.

Após a quantificação das frequências dos comportamentos e construção de matrizes de dominância, foi calculado o Índice de Dominância (Premnath et al. 1990) para o estabelecimento do *ranking* das fêmeas. O Índice consiste da seguinte fórmula:

$$D = \sum_{i=1}^n B_i + \sum_{j=1}^m \sum_{i=1}^n b_{ji} + 1 / \sum_{i=1}^n L_i + \sum_{j=1}^p \sum_{i=1}^n l_{ji} + 1$$

Onde:

$\sum B_i$ é a taxa na qual o indivíduo demonstra comportamento de dominância contra outros membros da colônia;

$\sum b_{ji}$ é a taxa de todos os animais dominados pelo indivíduo, que por sua vez, dominam outros membros da colônia;

1 a m são os indivíduos para os quais o sujeito demonstra comportamento de dominância;

$\sum L_i$ é o somatório da taxa na qual o indivíduo mostra um comportamento subordinado em relação aos membros da colônia;

$\sum l_{ji}$ mede a soma das taxas em que os animais que dominam o indivíduo, mostram um comportamento subordinado em relação aos membros da colônia; 1 a p

são os indivíduos para os quais o indivíduo analisado demonstra comportamento subordinado. Ainda, segundo Premnath et al. (1990), os indivíduos que não participam de interações dominância-subordinado apresentam um índice de dominância de 1,0. Estes estão aqui representados por X no ranking de dominância.

Após esse procedimento, as fêmeas foram classificadas em “Fêmeas α ” (as primeiras no ranking), “Fêmeas β ” (as segundas fêmeas no ranking) e “demais fêmeas” (todas as fêmeas a partir da 3ª posição no ranking).

Outros comportamentos também foram registrados, para o estabelecimento das tarefas desempenhadas por cada indivíduo nas colônias antes e depois da manipulação: AL - Alimentar larvas, CC – Construir célula nova, OV – Ovipositar, OO – Oofagia, IC – Inspeccionar células, EG – Esfregar gáster no ninho, FS – Forragear alimento sólido e FL – Forragear alimento líquido. Diariamente, os ninhos foram mapeados para obter informações adicionais a respeito de oviposição, oofagia e construção de células novas.

Após a identificação das atividades exercidas, as fêmeas foram classificadas como “dominantes” (exercem prioritariamente atividades intranidais), “intermediárias” (exercem atividades intranidais, mas também forrageiam) e “forrageadoras” (exercem atividades essencialmente extranidais).

Após a realização das observações, as vespas foram coletadas, utilizando-se uma rede de filó. Estas foram eutanasiadas e mantidas sob baixa temperatura, todas individualizadas em tubos do tipo *eppendorf*. Posteriormente, cada uma foi dissecada utilizando um microscópio estereoscópico associado a uma ocular micrométrica.

Foram estudados os seguintes aspectos (Shima et al. 1994, 2000; Noda et al. 2003; Murakami & Shima 2006; Desuó et al. 2009; Murakami et al. 2009a):

1. Idade relativa: através a coloração do apódema transverso do 3º esternito gastral. As vespas foram classificadas em “Jovem” (apódema com coloração amarela – AA), com desenvolvimento “Mediano” (apódema com coloração castanho clara – CC), “Velha” (apódema com coloração castanho-escuro – CE ou preta – PP).

2. Análise dos tipos de desenvolvimento ovariano: ovários classificados em A – Filamentoso, A1 - Filamentoso com oócitos pequenos, B – Moderado, C – Bem Desenvolvido, D - Muito Desenvolvido (ver Capítulo III para detalhes).

3. Inseminação – através da presença de espermatozoides na espermateca, visualizado a partir de sua opacidade (cheia - CH) e transparência (vazia - VA); uma

lâmina foi preparada e a espermateca levemente pressionada por uma lamínula para observação em microscópio, em caso de dúvida.

4. Quantidade relativa de corpo gorduroso – quantidade pequena (Pq), cobertura aproximadamente abaixo de 50% das vísceras, quantidade moderada (Mq), cobertura de aproximadamente 50% dos órgãos internos e quantidade grande (Gq), aproximadamente 100% dos órgãos cobertos.

Os dados da frequência absoluta de comportamentos foram convertidos em frequência por hora para a realização das análises (Strasmmann & Meyer 1983; Costa-Filho et al. 2011). A normalidade foi verificada através da inspeção visual da distribuição dos dados no gráfico de probabilidade normal (*Normal probability plot*) e confirmada com o teste de Shapiro-Wilk.

Para verificar se existe diferença entre a frequência por hora de comportamentos na situação “Controle” e na situação “Teste” nas rainhas sucessoras (fêmeas que substituíram a fêmea dominante original) e nas demais fêmeas (aquelas que nunca vieram a ser rainhas), foi utilizado Teste t de Student para amostras pareadas. Naquelas amostras que não atenderam ao pressuposto da normalidade, foi utilizado o Teste de Wilcoxon para amostras pareadas (Zar, 2010).

Para avaliar o efeito da remoção experimental de rainhas na distribuição de tarefas nas colônias, foi utilizado o teste Correlação de Spearman na situação “Controle” e “Teste” do Índice de dominância e a frequência dos seguintes comportamentos executados por hora: Subordinação, Inspeccionar células, Esfregar gáster no ninho, Forragear alimento sólido e Forragear alimento líquido.

Foi adotado um nível de significância de 5% e todas as análises foram realizadas utilizando o Programa R versão 3.3.2 (R Core Team, 2016). Os gráficos foram produzidos usando o referido programa e o Microsoft Excel (2010).

5. Resultados

Ausência da rainha na Hierarquia

Nas Tabelas 2 a 4 são apresentados dados comportamentais e morfofisiológicos dos indivíduos das colônias de *M. nomurae*, evidenciando a variação do Índice de dominância e conseqüentemente do ranking das fêmeas das colônias.

Em nenhuma colônia houve vespa com indefinição no ranking após a remoção das rainhas. Na situação controle, uma fêmea da colônia S2 (YY) e uma da colônia S7 (RR) não participaram do ranqueamento devido à ausência de interação observada durante o estudo. Após a remoção, elas tiveram ao menos uma interação com as demais fêmeas.

Na maioria das colônias, os valores do índice de dominância foram muito superiores àqueles encontrados antes da remoção da rainha, assim como houve uma discrepância entre o índice de dominância da fêmea que assumiu a sua posição (rainha sucessora) e as demais do ninho.

Em todas as colônias houve um aumento da frequência de comportamentos de dominância e subordinação, após a remoção experimental da fêmea α . Diferente da situação controle, a rainha substituta não executou comportamento de subordinação, elevando o seu índice de dominância.

Em todas as colônias, exceto uma, a fêmea que substituiu a dominante, após oito dias de sua remoção, era a fêmea β da situação controle. Na colônia S7, a fêmea posicionada inicialmente em terceiro lugar no ranking (indivíduo OO) assumiu a posição de fêmea α .

A ordem da maioria das demais fêmeas do ranking (posicionadas a partir da 3ª colocação) sofreu mudanças. Considerando as fêmeas posicionadas em 3º lugar, em apenas três colônias foram mantidas as posições (fêmeas YY, YY e YG, das colônias S3, S5 e S8, respectivamente). Em três colônias as fêmeas de 3ª posição mantiveram hierarquia linear, ou seja, passaram a ser fêmeas β (indivíduo BB da colônia S1, indivíduo GB da colônia S4 e o indivíduo OB da colônia S6) e em um dos casos (RR, da colônia S2) a fêmea caiu uma posição, passando a ocupar o 4º lugar no ranking.

Com relação às demais fêmeas, após o 3º lugar no ranking, a variação foi grande, a exemplo da fêmea da colônia S7, RR, que antes não havia sido posicionada e que posteriormente passou a ocupar a função de fêmea β . As fêmeas GG e BB da

Tabela 2 – Dados morfofisiológicos e comportamentais na situação “Controle” e “Teste” das fêmeas das colônias S1 a S3 de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae).

Colônia	Indivíduo	Controle				Teste				Des. Ovariano	Inseminação	Idade Relativa	Corpo Gorduroso
		Ranking	ID	Dom/h	Sub/h	Ranking	ID	Dom/h	Sub/h				
S1	YY	1 ^a	1,67	1,50	0,17	n/a	n/a	n/a	n/a	D	CH	Velha	Mq
	OO	2 ^a	1,56	0,83	1,17	1 ^a	10	1,33	0	C	VA	Velha	Gq
	BB	3 ^a	0,33	0	0,17	2 ^a	2	0	0,50	A2	VA	Jovem	Pq
	RR	4 ^a	0,08	0	0,83	3 ^a	0,18	0	0,83	A1	VA	Velha	Pq
S2	RG	1 ^a	15	1,83	0	n/a	n/a	n/a	n/a	D	CH	Velha	Gq
	BB	2 ^a	0,86	0,50	0,67	5 ^a	0,07	0	1,33	B	VA	Velha	Mq
	GG	2 ^a	0,86	0,33	0,33	1 ^a	27	2,83	0	B	VA	Velha	Mq
	OB	4 ^a	0,14	0	0,33	2 ^a	0,71	0,33	1,50	B	VA	Jovem	Pq
	RR	3 ^a	0,07	0	1,33	4 ^a	0,42	0,67	0,83	A2	VA	Jovem	Gq
	YY	X	1	0	0	3 ^a	0,52	0,50	0,67	A1	VA	Velha	Mq
S3	OO	1 ^a	45	5,17	0	n/a	n/a	n/a	n/a	D	CH	Velha	Gq
	GB	2 ^a	0,74	0,83	2,33	1 ^a	40	6	0	B	VA	Velha	Pq
	YY	3 ^a	0,60	0,33	0,67	3 ^a	0,25	0	0,50	A1	VA	Velha	Mq
	RB	4 ^a	0,30	0,33	0,83	2 ^a	0,50	0,50	1,17	A1	VA	Mediano	Gq
	BR	6 ^a	0,11	0,33	1,00	6 ^a	0,04	0	2,17	A1	VA	Velha	Gq
	PP	5 ^a	0,15	0,17	0,83	4 ^a	0,11	0	1,33	A1	VA	Velha	Gq
	PB	7 ^a	0,04	0	1,50	5 ^a	0,06	0	1,33	A1	VA	Jovem	Pq

ID: índice de Dominância; n/a: fêmea removida; Dom/h: comportamentos de dominância por hora; Sub/h: comportamentos de subordinação por hora; Pq: pouca quantidade; Mq: quantidade moderada; Gq: grande quantidade; CH: espermateca cheia; VA: espermateca vazia.

Tabela 3 – Dados morfofisiológicos e comportamentais na situação “Controle” e “Teste” das fêmeas das colônias S4 a S6 de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae).

Colônia	Indivíduo	Controle				Teste				Des. Ovariano	Inseminação	Idade Relativa	Corpo Gorduroso
		Ranking	ID	Dom/h	Sub/h	Ranking	ID	Dom/h	Sub/h				
S4	GG	1 ^a	14	2	0	n/a	n/a	n/a	n/a	B	CH	Velha	Pq
	BB	2 ^a	0,50	0,17	0,50	1 ^a	39	5,67	0	A1	VA	Velha	Pq
	GB	3 ^a	0,40	0,17	0,67	2 ^a	0,25	0,17	1,17	A1	VA	Mediano	Pq
	RR	5 ^a	0,10	0	0,33	3 ^a	0,18	0,67	1	A1	VA	Jovem	Mq
	YY	2 ^a	0,50	0	0,17	4 ^a	0,04	0	2,50	A1	VA	Mediano	Mq
	OO	4 ^a	0,25	0	0,50	3 ^a	0,18	0,17	1,67	A1	VA	Jovem	Gq
S5	BB	1 ^a	16	2	0	n/a	n/a	n/a	n/a	D	CH	Velha	Mq
	RR	2 ^a	0,44	0,50	0,67	1 ^a	18	2,83	0	A2	VA	Mediano	Pq
	YY	3 ^a	0,11	0	0,67	3 ^a	0,09	0	1,67	A1	VA	Mediano	Pq
	OO	4 ^a	0,08	0	1,17	2 ^a	0,13	0	1,17	A1	VA	Jovem	Mq
S6	RB	1 ^a	19	2	0	n/a	n/a	n/a	n/a	D	CH	Velha	Gq
	OO	2 ^a	3,50	1	0,17	1 ^a	39	5,17	0	C	VA	Velha	Pq
	OB	3 ^a	0,50	0	0,17	2 ^a	1,60	1	0,67	A1	VA	Mediano	Pq
	GO	4 ^a	0,10	0	1,33	3 ^a	0,11	0,17	2,33	A1	VA	Velha	Mq
	RR	4 ^a	0,10	0	1,33	4 ^a	0,03	0	3,33	C	CH	Velha	Pq

ID: índice de Dominância; n/a: fêmea removida ; Dom/h: comportamentos de dominância por hora; Sub/h: comportamentos de subordinação por hora ; Pq: pouca quantidade; Mq: quantidade moderada; Gq: grande quantidade; CH: espermateca cheia; VA: espermateca vazia.

Tabela 4 – Dados morfofisiológicos e comportamentais na situação “Controle” e “Teste” das fêmeas das colônias S7 e S8 de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae).

Colônia	Indivíduo	Controle			Teste			Des. Ovariano	Inseminação	Idade Relativa	Corpo Gorduroso		
		Ranking	ID	Dom/h	Sub/h	Ranking	ID					Dom/h	Sub/h
S7	YY	1 ^a	2,80	3,50	0,17	n/a	n/a	n/a	n/a	D	CH	Velha	Mq
	OO	3 ^a	0,56	0,50	1,17	1 ^a	35	5	0	B	VA	Jovem	Gq
	BB	2 ^a	1,10	0,17	1,17	3 ^a	0,30	0,33	1,67	A1	VA	Velha	Pq
	BG	4 ^a	0,50	0,17	0,33	5 ^a	0,07	0	0,33	A1	VA	Mediano	Pq
	GG	4 ^a	0,50	0	0,67	6 ^a	0,05	0	1,83	A1	VA	Velha	Gq
	RR	X	1,00	0	0,00	2 ^a	1,50	0,33	0,17	A1	VA	Jovem	Mq
	BY	5 ^a	0,06	0	0,83	4 ^a	0,08	0	1,67	A1	VA	Velha	Gq
S8	RR	1 ^a	20	2,17	0	n/a	n/a	n/a	n/a	C	CH	Velha	Pq
	BG	2 ^a	3,00	0,67	0,17	1 ^a	34	5,33	0	C	CH	Velha	Gq
	RB	4 ^a	0,40	0,17	0,67	4 ^a	0,14	0	1,00	B	VA	Velha	Pq
	BB	6 ^a	0,30	0,17	0,83	4 ^a	0,14	0	1,33	B	VA	Jovem	Mq
	YB	7 ^a	0,13	0	0,50	2 ^a	0,50	0	0,17	D	CH	Mediano	Pq
	YG	3 ^a	0,50	0	0,17	3 ^a	0,40	0,17	0,67	B	VA	Velha	Gq
	YY	5 ^a	0,33	0	0,33	6 ^a	0,07	0	1,50	B	VA	Velha	Mq
	PP	8 ^a	0,11	0	0,50	5 ^a	0,13	0	1,17	C	CH	Velha	Gq

ID: índice de Dominância; n/a: fêmea removida; Dom/h: comportamentos de dominância por hora; Sub/h: comportamentos de subordinação por hora; Pq: pouca quantidade; Mq: quantidade moderada; Gq: grande quantidade; CH: espermateca cheia; VA: espermateca vazia.

colônia S2, que mostraram-se empatadas como fêmea β , passaram a ocupar a primeira e quinta posições do ranking, respectivamente. De fato, nessa colônia foi a fêmea de 4^o colocação que passou a exercer a função de fêmea β .

Ao observar a dinâmica da frequência de comportamentos de dominância executados pelas fêmeas ao longo dos oito dias de estudo, após a remoção das rainhas, percebe-se claramente uma frequência elevada para aquelas que vieram a se tornar as primeiras no ranking (Figs 1 e 2).

Analisando os dois primeiros dias de observação, as fêmeas que inicialmente eram as β do ranking das colônias S4, S5, S7 e S8 já apresentaram valores de dominância elevados, com relação às demais, assumindo e mantendo a sua posição de fêmea α até o 8^o dia (Figs 1 e 2). As colônias S1, S2 e S6 só passaram a aumentar a frequência de comportamentos de dominância, principalmente os agonísticos, após o segundo ou terceiro dia de observação sem a rainha.

Fato interessante o ocorrido na colônia S2. A fêmea BB, já citada anteriormente em empate na posição β com a fêmea GG e que posteriormente passou a ocupar a 5^a posição, foi a única fêmea a executar comportamento de dominância logo no primeiro dia, mantendo no segundo dia, quando as fêmeas GG e OB também aumentaram a frequência de dominância. Esta foi a única colônia cuja totalidade dos indivíduos executou ao menos um ato comportamental de dominância e cuja sucessora manteve uma tendência de aumento dos comportamentos de dominância no último dia de observação. Não houve abandonos do ninho por nenhum indivíduo ou pelas colônias, após oito dias de ausência da rainha.

Dominância e subordinação representaram juntos, após a remoção da rainha, 48,6% de todos os comportamentos executados. Houve o aumento da frequência de cada um desses comportamentos de 27,3 (20,7%) para 39,2 (24,3%). Em todas as colônias, exceto na S1, houve um aumento do número de comportamentos de dominância, após a remoção experimental da rainha (Tabela 2).

Se forem considerados os comportamentos executados pelas fêmeas sucessoras (n= 8), há um aumento na dominância e uma diminuição na subordinação significativos (Fig. 3). Com relação às demais fêmeas (n= 39), também houve aumento da dominância e subordinação, mas apenas este último foi estatisticamente significativo (Fig. 4). O comportamento de dominância foi exercido por poucas fêmeas,

após a remoção das rainhas, elevando o valor máximo que era de 1 dominância/h para 6. Os dados de subordinação tiveram uma distribuição menos assimétrica, mas é evidente que algumas poucas vespas tiveram valores mais elevados.

Na situação “controle”, em seis das oito colônias estudadas, as maiores frequências de comportamentos de submissão eram realizadas pelas fêmeas β e/ou de 3ª posição (colônias S1, S2, S3, S4, S7 e S8) (Tabelas 2 a 4). Em apenas duas colônias (S5 e S6) a maior frequência de comportamentos de submissão por hora eram realizados por fêmeas mais inferiores no ranking. O contrário ocorreu após a remoção de rainhas, em três colônias as fêmeas superiores no ranking sofriam dominância. Os comportamentos de dominância eram direcionados mais frequentemente às fêmeas de posição mais inferior na hierarquia (demais fêmeas).

Isso é confirmado pelo teste de correlação. Há uma correlação negativa entre o Índice de dominância e o comportamento de subordinação e essa relação é mais forte na situação teste (Tabela 5).

Tabela 5 – Resultado da correlação de Spearman entre o Índice de dominância (ID) e demais comportamentos de fêmeas de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae) na situação “Controle” (com a rainha) e na situação “Teste” (ausência experimental da rainha) ($p < 0,05$). *Resultados estatisticamente significativos.

Correlação de Spearman	Controle	Teste
ID X SB ¹	$\rho = -0,6550444$, $p < 0,0001^*$	$\rho = -0,816687$, $p < 0,0001^*$
ID X IC	$\rho = 0,3863294$, $p = 0,007313^*$	$\rho = 0,114227$, $p = 0,4887$
ID X EG	$\rho = 0,484281$, $p = 0,0005623^*$	$\rho = 0,4621692$, $p = 0,003056^*$
ID X FS	$\rho = -0,3769209$, $p = 0,009013^*$	$\rho = 0,4797872$, $p = 0,001996^*$
ID X FL	$\rho = -0,57142$, $p < 0,0001^*$	$\rho = -0,09909703$, $p = 0,5539$

¹SB: Subordinação, IC: Inspeccionar células; EG: Esfregar gáster no ninho; FG: Forragear alimento sólido; FL: Forragear alimento líquido.

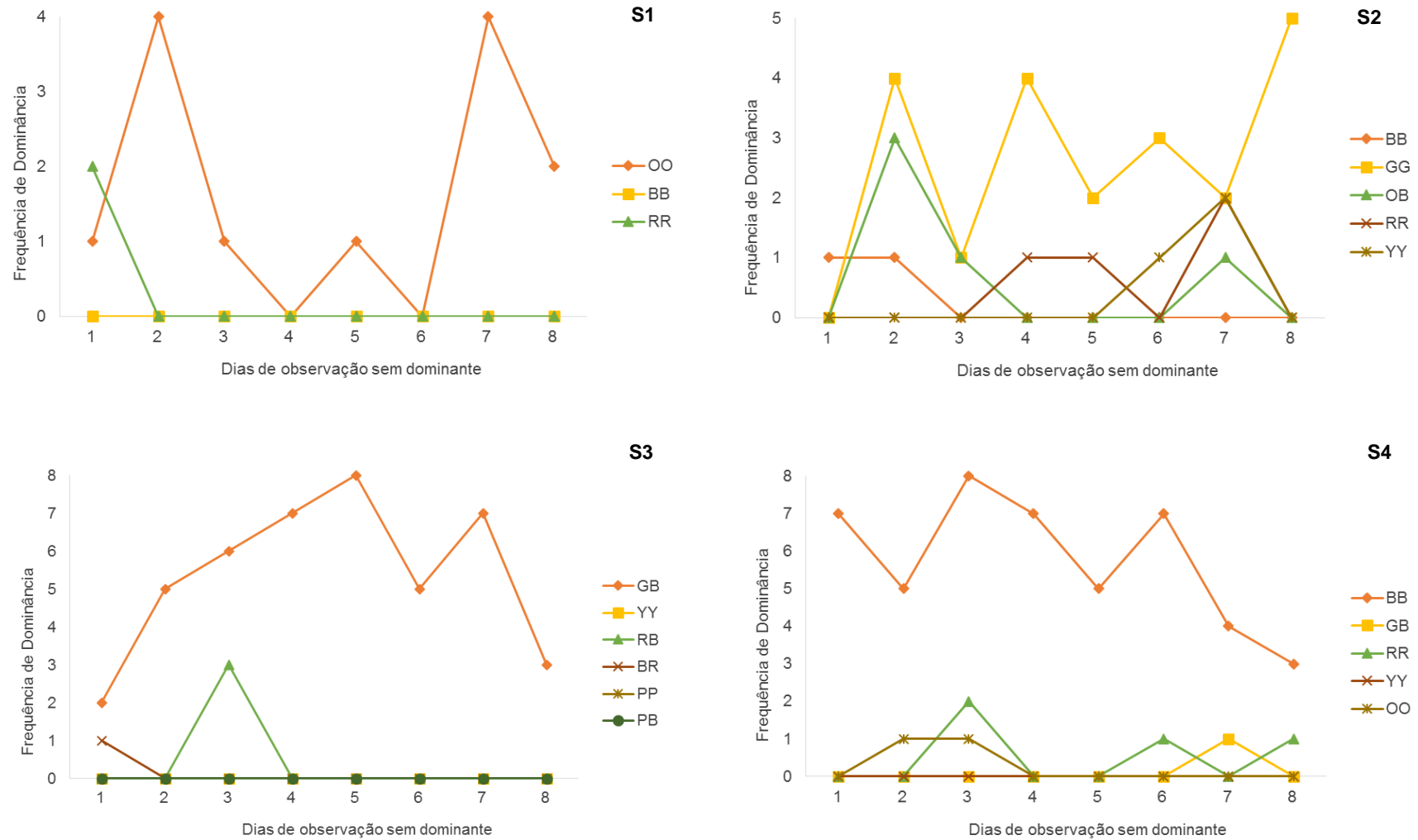


Fig. 1 – Frequência de comportamentos de dominância executados por dia pelas fêmeas das colônias S1, S2, S3 e S4 de *Mischoctytarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae), após a remoção da rainha.

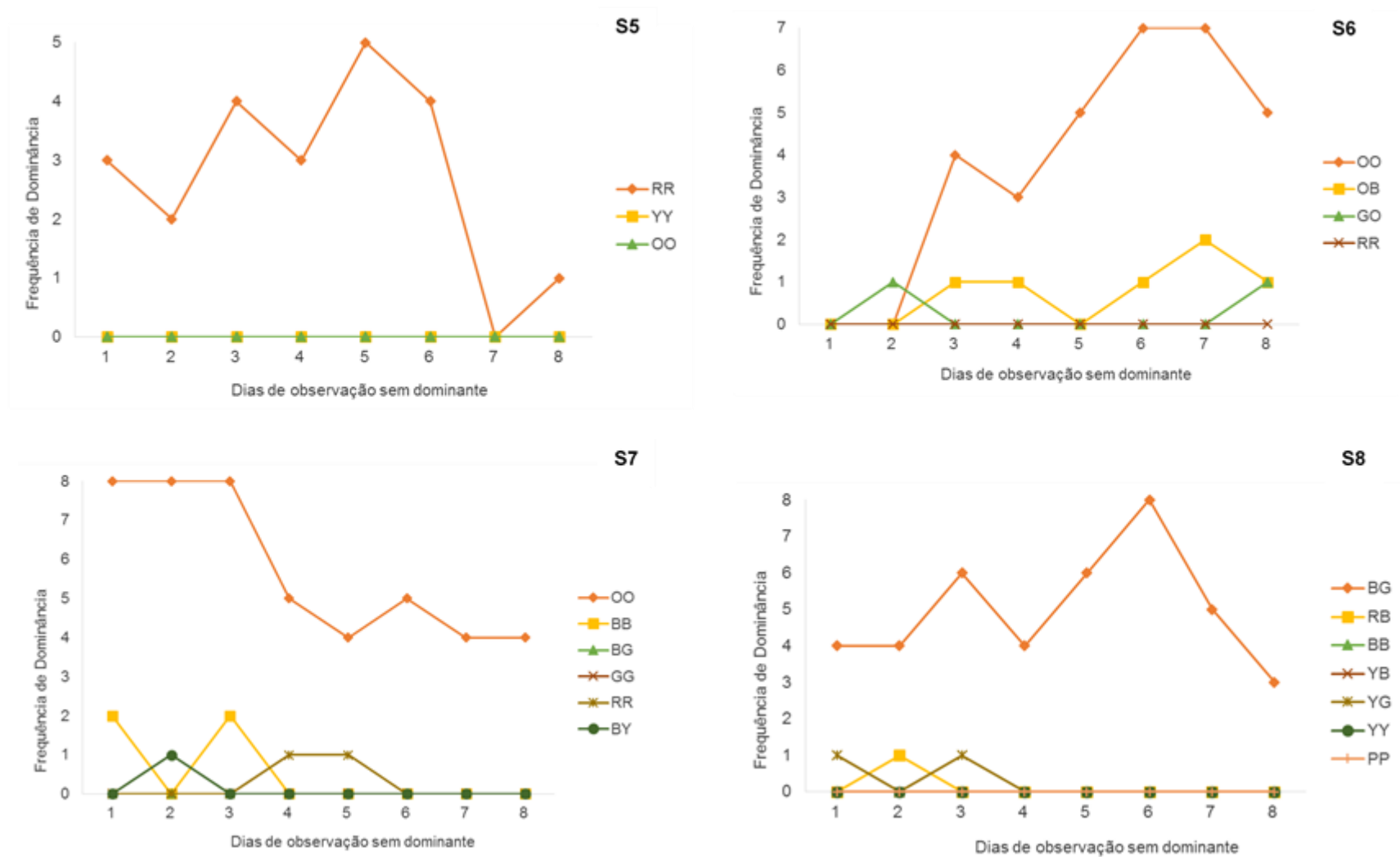


Fig. 2 – Frequência de comportamentos de dominância executados por dia pelas fêmeas das colônias S5, S6, S7 e S8 de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae), após a remoção da rainha.

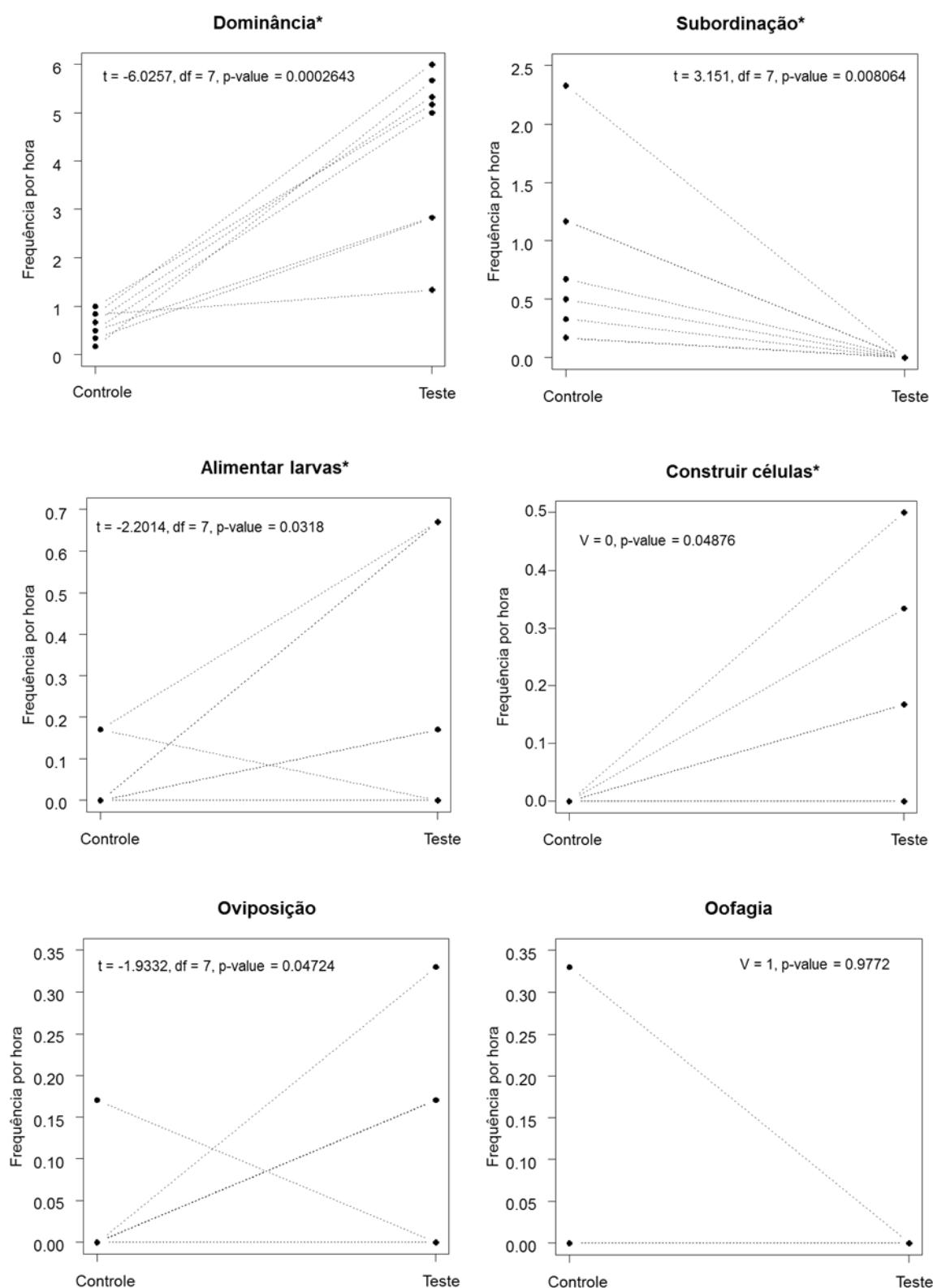


Fig. 3 – Frequência por hora dos comportamentos executados por fêmeas sucessoras de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae) na situação “Controle” (com a rainha) e na situação “Teste” (ausência experimental da rainha). *Resultados estatisticamente significativos ($p < 0,05$).

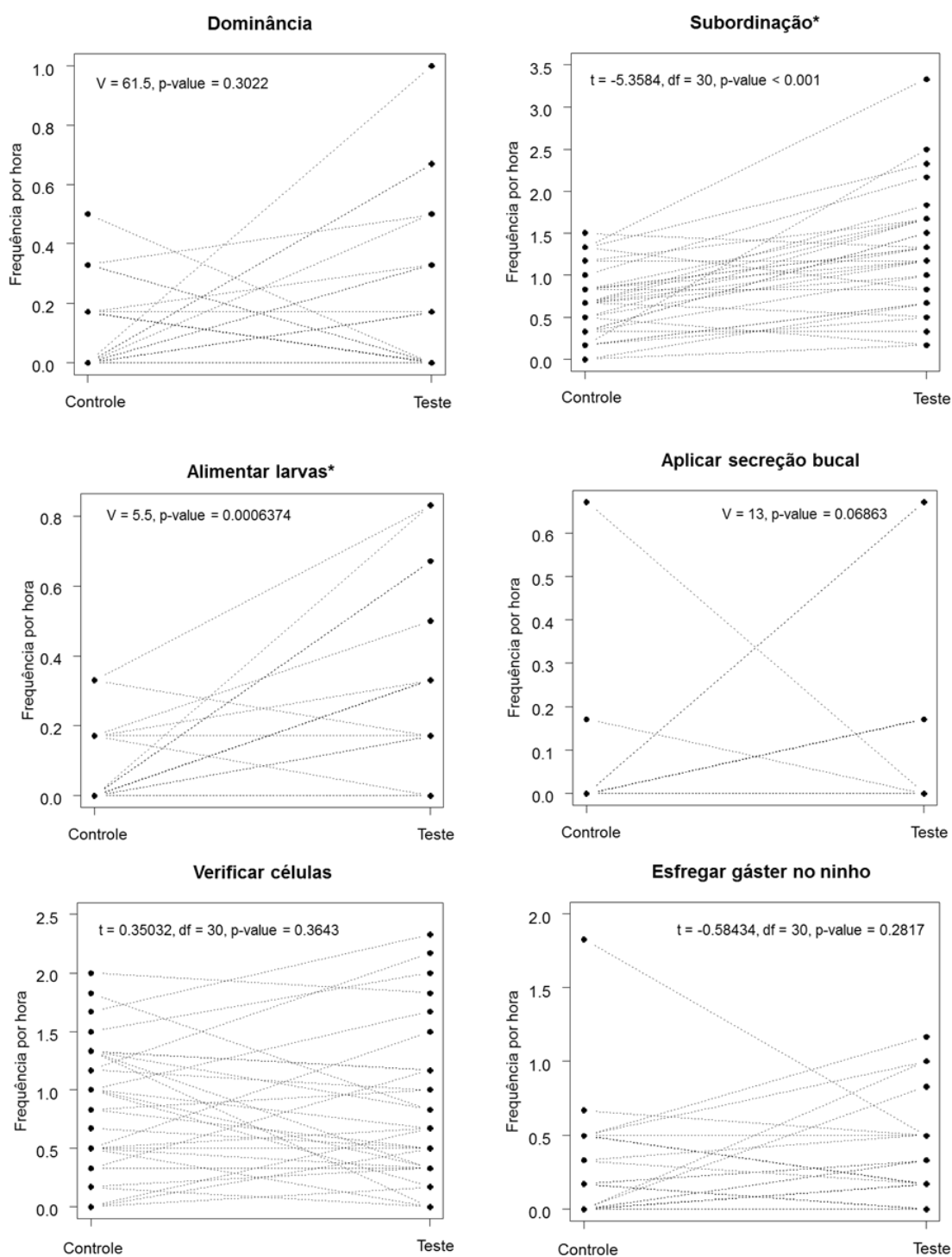


Fig. 4 – Frequência por hora dos comportamentos executados pelas demais fêmeas do ninho de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae) na situação “Controle” (com a rainha) e na situação “Teste” (ausência experimental da rainha). *Resultados estatisticamente significativos ($p < 0,05$).

Ausência da rainha na Distribuição de Tarefas

A taxa do comportamento de alimentar larvas (AL) aumentou de 1,7 (1,3%) para 9,2 (5,7%). O aumento foi significativo tanto para as fêmeas sucessoras, quanto para as demais (Figs 3 e 4).

Com relação ao comportamento de construir célula, não houve registro na situação controle e houve um aumento da taxa para 1,17 (0,7%). Esse aumento foi estatisticamente significativo e ocorreu apenas para as fêmeas sucessoras (Fig. 3).

A oviposição foi observada apenas três vezes nas observações controle (taxa de 0,5, correspondendo a 0,4%). Esta foi realizada duas vezes pela fêmea GG (α) e uma vez pela fêmea BB (β), ambas da colônia S4. Após a remoção experimental da rainha, a oviposição aumentou significativamente de três para seis eventos (taxa de 1,0, correspondendo a 0,6%). Todas foram realizadas por fêmeas sucessoras nas colônias S1, S3 (duas vezes), S6, S7 e S8 (Fig. 3).

A oofagia foi realizada duas vezes pela mesma fêmea (BB, fêmea β da colônia S4) na situação controle e apenas uma vez após a substituição de rainhas pela fêmea OO, sucessora da colônia S5 (Fig. 3). Suas taxas corresponderam a 0,33 (0,3%) antes da remoção e 0,17(0,1%) após a remoção. Na tabela 6 podem ser visualizados os registros da frequência absoluta de observações comportamentais e mapeamentos de oofagia, oviposição e construção de células novas.

Tabela 6 – Registros da frequência absoluta de observações comportamentais (O) e mapeamentos (M) de Oofagia (OO), Oviposição (OV) e Construção de células novas (CC) das colônias de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae).

Colônia	OO		OV		CC	
	(O)	(M)	(O)	(M)	(O)	(M)
S1	1	1	1	3	0	2
S2	0	0	0	1	0	1
S3	0	2	2	3	0	3
S4	3	3	0	1	0	1
S5	2	2	0	0	0	0
S6	0	1	1	3	3	3
S7	0	1	1	3	2	3
S8	0	1	1	2	1	2
Total	6	11	6	16	6	15

No geral, inspecionar células foi o comportamento mais frequente observado nas colônias e diminuiu de 48,8 (33,2%) para 34,83 (21,6%). Sua taxa aumentou entre as fêmeas sucessoras (de 16 para 19,7) e diminuiu pouco nas demais fêmeas do ninho (de 26,2 para 25) (Figs 4 e 5). Entretanto, essas diferenças não foram significativas.

O comportamento de esfregar gáster no ninho aumentou no geral (17 - 12,9% para 19,2 - 11,9%). Entre as sucessoras esse comportamento aumentou, sendo a diferença de 2,5 para 10,33 significativa (Fig. 5). Considerando apenas as demais fêmeas de *M. nomurae*, forrageadoras típicas, houve um aumento na taxa de 7,5 para 8,83, mas essa diferença não foi estatisticamente significativa (Fig. 4).

Não foi observado o forrageio por polpa antes da remoção da rainha, nem na situação teste nas colônias S1, S3 e S6. Nas demais, foi observado apenas na situação teste, quando foi observada uma taxa de 3 forrageios por hora (1,9%). Entre as fêmeas que substituíram as rainhas, uma teve a taxa de 0,50, outra de 0,33 e outra de 0,17 forrageios de polpa por hora (fêmeas OO da colônia S5, OO da colônia S7 e BG da colônia S8, respectivamente). No entanto, essa diferença não foi significativa estatisticamente (Figs 5 e 6). Diferente do que ocorreu entre as demais fêmeas, o aumento no forrageamento de polpa foi estatisticamente significativo. Seis fêmeas apresentaram uma taxa de 0,17 e três apresentaram uma taxa de 0,33.

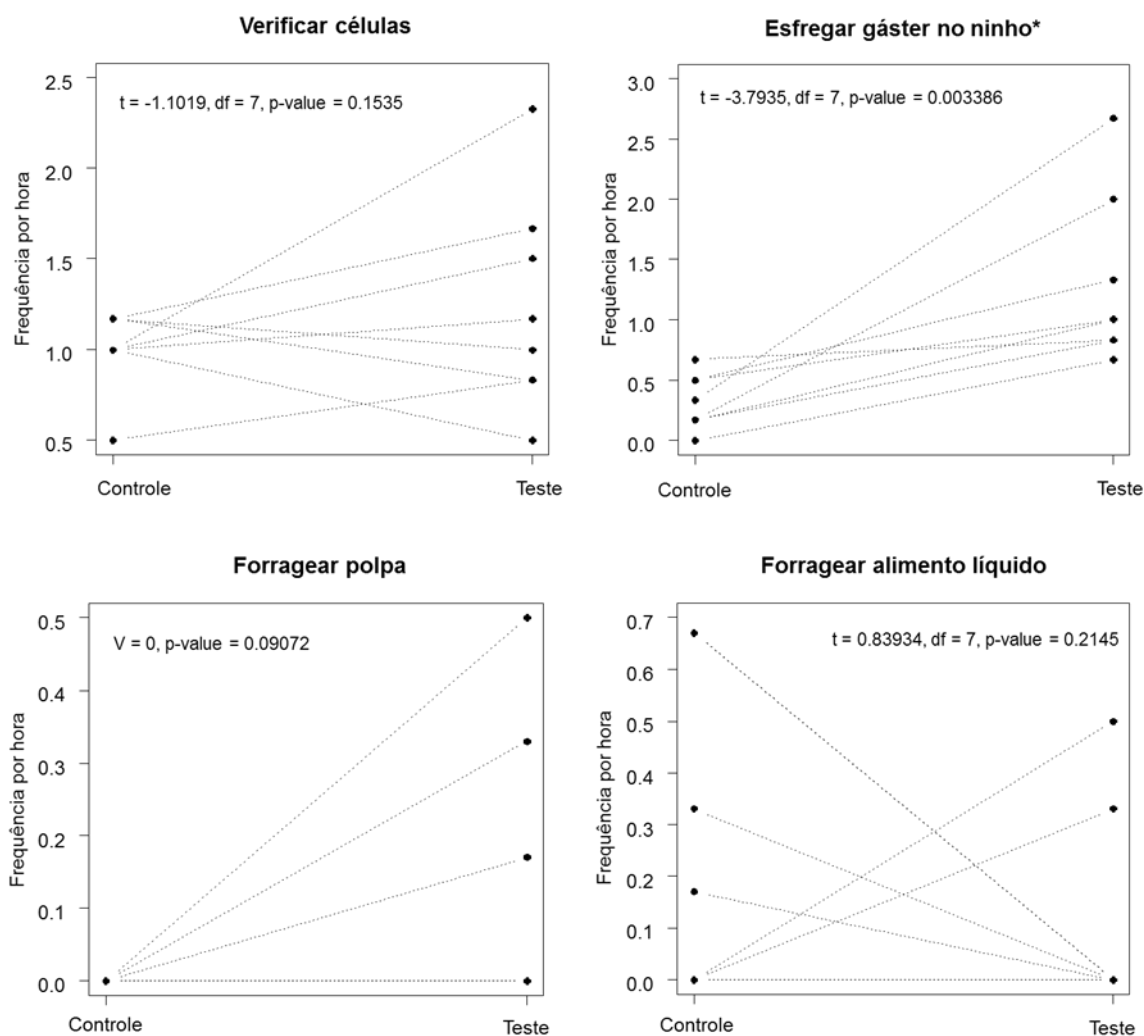


Fig. 5 – Frequência por hora dos comportamentos executados pelas fêmeas sucessoras de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae) na situação “Controle” (com a rainha) e na situação “Teste” (ausência experimental da rainha).
 *Resultados estatisticamente significativos ($p < 0,05$).

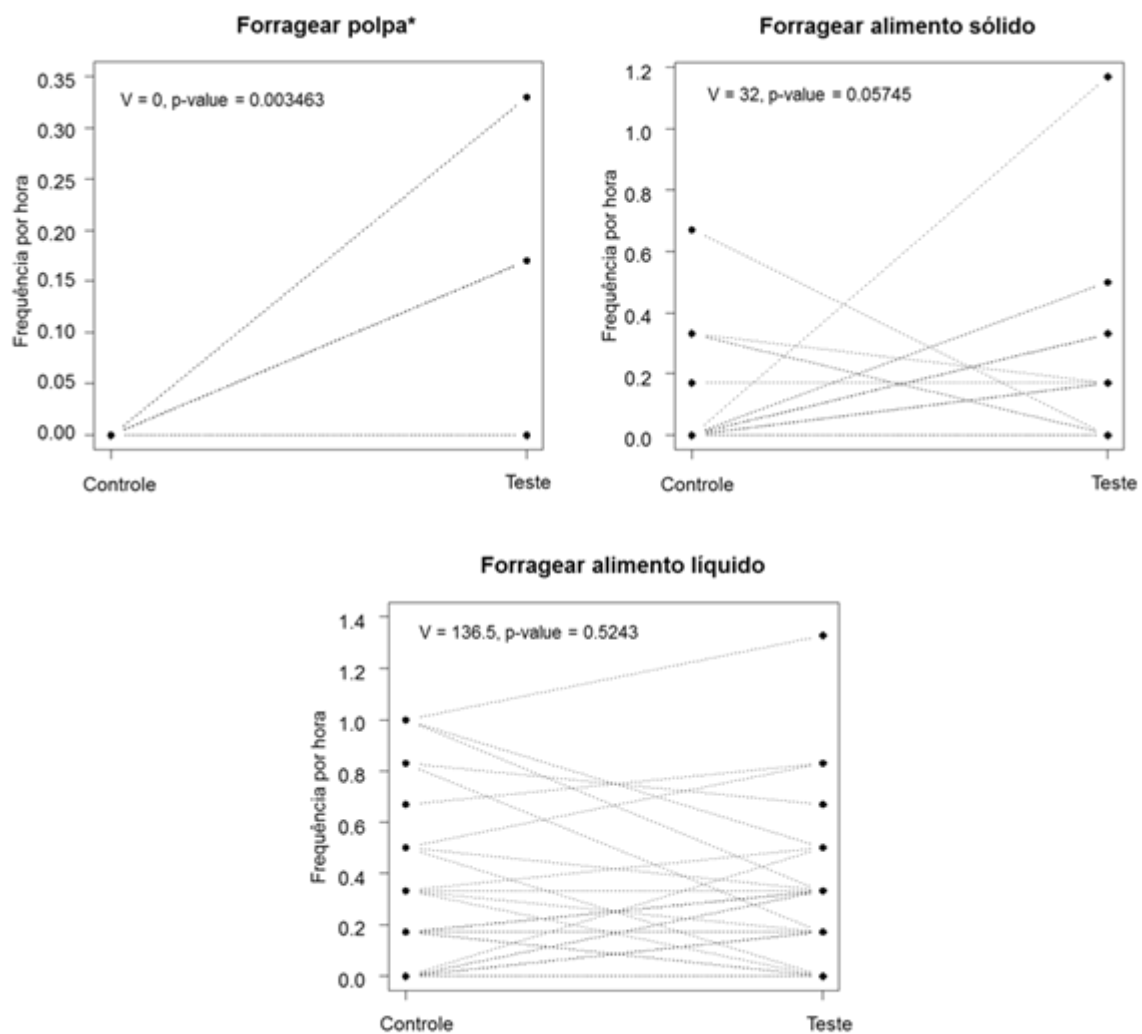


Fig. 6 – Frequência por hora dos comportamentos executados pelas demais fêmeas (aquelas que nunca foram rainhas) de *Mischocyttarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae) na situação “Controle” (com a rainha) e na situação “Teste” (ausência experimental da rainha) ($p < 0,05$). *Resultados estatisticamente significativos.

Substituição de Rainha, Status Reprodutivo e Idade Relativa

Nas tabelas 2 a 4 podem ser observadas as informações a respeito do tipo de desenvolvimento ovariano, inseminação, idade relativa e quantidade relativa de tecido gorduroso de cada fêmea por ninho. A figura 7 apresenta o perfil morfofisiológico das rainhas e sucessoras de *M. nomurae*.

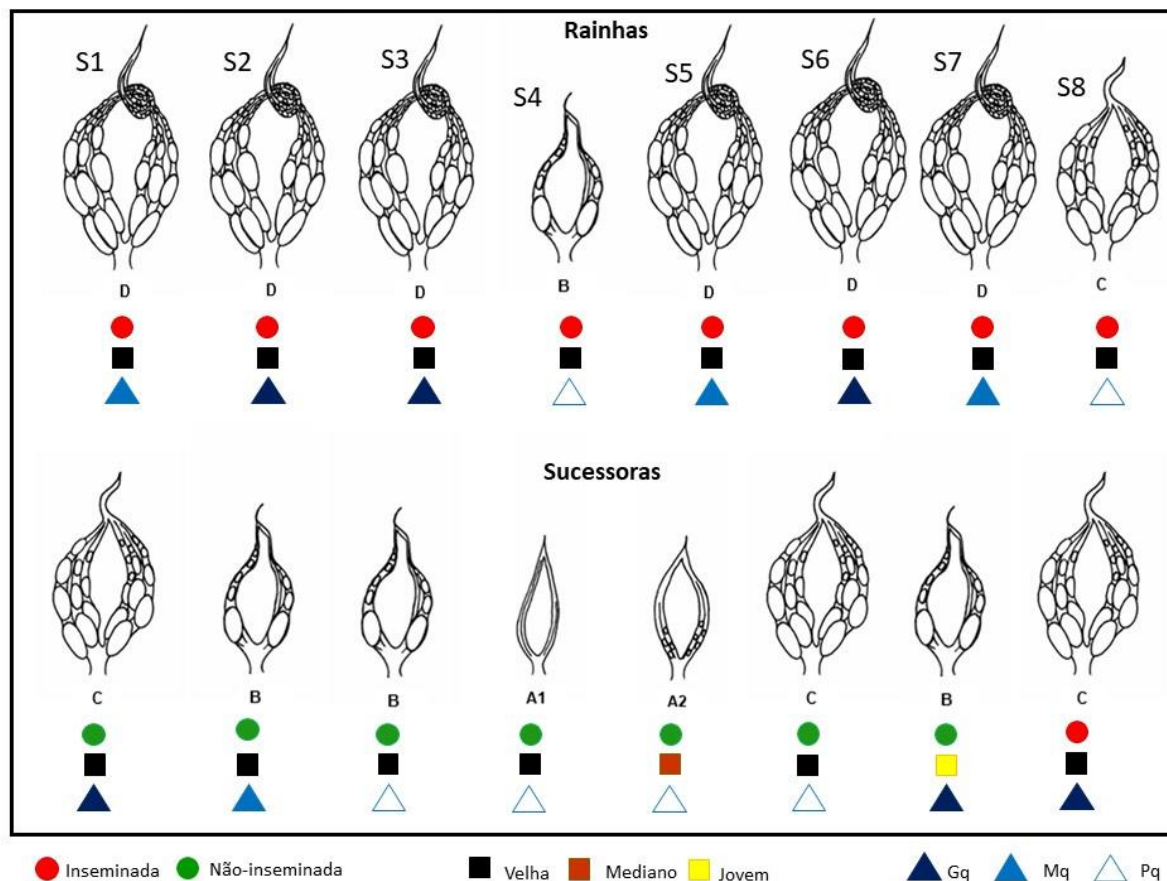


Fig. 7 – Perfil morfofisiológico de rainhas e sucessoras das colônias S1 a S8 de *Mischoctytarus nomurae* (Hymenoptera, Vespidae): Tipo ovariano (A1, A2, B, C, D); Inseminação (Inseminada, Não-inseminada); Idade Relativa (Velha, Mediano, Jovem); Quantidade relativa de tecido gorduroso (Grande quantidade, Quantidade moderada, Pequena quantidade) (Diagrama baseado em Murakami et al. 2009a)

Na colônia S1, após a remoção da rainha, a fêmea superior no ranking foi a fêmea OO, uma fêmea velha, com ovário C, mas com espermateca vazia (Tabela 2). Ela era uma fêmea intermediária, apresentava atividade de forrageamento, mas

passava a maior parte do tempo realizando tarefas intranidais. As demais eram forrageadoras típicas, que possuíam ovários filamentosos (A1 e A2).

A colônia S2 apresentou uma fêmea substituta que tinha comportamento de intermediária, era velha, com ovário do tipo B e não inseminada, no meio de mais outras duas fêmeas com o mesmo tipo ovariano, além de outras duas com ovário filamentoso (A1 e A2). A fêmea que disputava a segunda posição com a mesma na situação controle (BB) tinha as mesmas condições.

Na colônia S3, a única fêmea inseminada foi a rainha removida. A sua substituta, a fêmea GB, era a única com o ovário um pouco mais desenvolvido (B), no meio de fêmeas com ovário do tipo A1 e forrageadoras típicas.

Na colônia S4, apenas a rainha removida tinha ovário mais desenvolvido (do tipo B) e espermateca cheia, no meio de fêmeas com ovário do tipo A1 (Tabela 3). Portanto, a fêmea sucessora tinha ovário filamentoso, não tendo a possibilidade de oviposição naquele momento, embora tenha se comportado como uma dominante típica. Na colônia S5 algo parecido ocorreu, a única fêmea com ovário do tipo A2, não inseminada e de idade mediana, dominou as demais com ovário do tipo A1.

Após a remoção da fêmea α , a única fêmea inseminada da colônia S6 (RR) tinha um ovário do tipo C e era velha, mas se manteve na mesma posição de 4º lugar do ranking, comportando-se como uma forrageadora típica (Tabela 3). Ainda havia mais duas fêmeas com ovário filamentoso na colônia e a fêmea substituta (OO) foi uma fêmea igualmente com ovário C e velha, mas não inseminada.

Na colônia S7 a fêmea que substituiu a rainha (OO) era aquela com o ovário mais desenvolvido (tipo B) no meio de fêmeas com o ovário filamentoso, entretanto, além de não ser inseminada, era uma fêmea mais jovem, a mesma que tinha uma posição definida no ranking na situação controle (Tabela 4). A que passou a ser a segunda do ranking, também era mais jovem. Essa colônia diferiu de todas as demais.

Por fim, a colônia S8 apresentou uma fêmea substituta com ovário do tipo C, inseminada e mais velha. Nela, as demais fêmeas comportavam-se como forrageadoras, mas tinham ovário do tipo B, C e D, inclusive com duas inseminadas (YB e PP).

6. Discussão

Das fêmeas que não tinham mantido interação antes da remoção experimental da rainha, uma era relativamente mais velha (fêmea YY da colônia S2) e a outra jovem (fêmea RR da colônia S7); eram forrageadoras típicas e passaram a maior parte do tempo observado fora do ninho, além de terem retorno infrutífero do forrageio. A retirada de um indivíduo do ninho provavelmente permitiu que houvesse uma maior possibilidade de interação com as demais. Entretanto, é possível também que tenha havido interação antes da remoção, fora do período de observação.

O fato de haver valores superiores do índice de dominância na situação “teste” e além disso um aumento da disparidade no ranking entre dominantes e demais vespas do ninho, indica um aumento dos comportamentos agonísticos como resultado do desaparecimento da rainha. Litte (1979) observou que rainhas sucessoras de *M. flavitarsis* raramente forrageavam e tornaram-se mais agressivas que as rainhas originais. Em *M. nomurae*, o comportamento de dominância foi executado em sua totalidade pela fêmea substituta, enquanto os comportamentos de subordinação ficaram concentrados nas restantes. Em *P. lanio* isso também aconteceu (Giannotti & Machado 1997). Jeanne (1972) observou para *M. drewseni* uma dominância pelas fundadoras bem menor que a taxa das fêmeas que substituíram as rainhas. Chandrasbekara e Gadagkar (1991) e Murakami e Shima (2009) observaram o mesmo para *R. marginata* e *M. cassununga*, respectivamente, ou seja, as rainhas sucessoras foram mais agressivas do que as rainhas originais.

Segundo Prezoto et al. (2004), *M. cassununga* apresenta a maioria dos comportamentos agressivos sendo executados pelas fêmeas das primeiras posições do ranking, que são potenciais rainhas. Essa linearidade da hierarquia foi mantida em *M. nomurae*, se for considerado que a fêmea β assumiu a condição de fêmea α , após a remoção da rainha original e isso é evidenciado quando observam-se os comportamentos de dominância ao longo dos oito dias de estudo após a remoção da rainha. A fêmea sucessora desde o início já apresenta-se bastante agressiva quando percebe a ausência da fêmea dominante.

No único caso em que aparentemente havia um conflito (colônia S2) e que havia originalmente duas fêmeas β , a hierarquia demorou mais para se estabelecer, com mais fêmeas participando do conflito. Entretanto, este conflito parece ter ocorrido

entre quem seria a próxima fêmea β (RR ou OB), já que a fêmea sucessora não apresentou comportamentos de subordinação. Isso pode ter sido impulsionador do aumento de comportamentos agressivos da fêmea sucessora no 8º dia, já que a colônia apresentava mais fêmeas com comportamento de dominância elevado. Com relação às fêmeas posicionadas a partir do 3º lugar no ranking, não há um padrão do que ocorre após a remoção da rainha. Parece ser mais comum manter ou aumentar a posição, com poucas diminuindo o posicionamento no ranking.

Apenas a colônia S1 não aumentou frequência de comportamentos de dominância por hora. Esta era uma colônia pequena, ainda em fase de pré-macho, no qual restaram apenas três fêmeas. O pequeno número de indivíduos pode ter influenciado o baixo número de comportamentos de dominância, mas o fato de ser uma colônia ainda jovem pode ter sido o fator principal. Isso porque a colônia S5 também tinha o mesmo número de fêmeas e mesmo assim a frequência de comportamentos por hora aumentou. No caso da colônia S5, a sucessora foi a única a ter comportamento de dominância e o seu valor foi próximo ao da rainha original.

Há diferença acentuada quando são comparados os comportamentos de fêmeas sucessoras e as demais fêmeas, que são as fêmeas mais inferiores no ranking e nunca se tornaram rainhas durante o experimento. Com relação aos comportamentos de dominância e subordinação apenas o último aumentou significativamente nas demais fêmeas. De fato, se uma fêmea da colônia é mais agressiva, as subordinadas respondem com posturas passivas, como “akinesis” (Pardi 1948), fugir do ninho ou entregar alimento líquido quando solicitado. Poucas fêmeas subordinadas tiveram comportamentos de dominância e isso mais uma vez reflete a alta dominância das sucessoras.

Costa-Filho (2014) observou em colônias de *M. cerberus styx* que quando são retiradas as fêmeas hierarquicamente superiores, que apresentavam comportamento de intermediárias, o número de agressões na colônia diminuiu. O autor afirma também que fêmeas do 2º e 3º lugar do ranking são constantemente atacadas pela rainha. Antes da remoção das rainhas de *M. nomurae*, o padrão é semelhante ao observado para *M. cerberus styx*, com a maior frequência de comportamentos de subordinação, na maioria das colônias, de fêmeas mais superiores na hierarquia. Após a remoção da rainha, as fêmeas com posições mais inferiores passaram a sofrer mais investidas, sobretudo da fêmea sucessora. Quanto menor o índice de dominância, maior a chance da fêmea ser atacada por outra e responder de forma submissa e isso é mais

forte após a remoção da rainha. Isso não quer dizer que as fêmeas β e de 3º lugar também não sejam dominadas. Há um aumento de maneira geral.

Algumas tarefas intranidais tiveram aumento de sua frequência no ninho, mas nem todas apresentaram esse aumento significativo. Além de receber agressão com mais frequência, fêmeas intermediárias, que competem com as dominantes, são as que mais ovipositam, segundo Costa-Filho et al. (2011). Além da rainha, uma fêmea β também ovipositou. Após a remoção da rainha nas oito colônias, foi registrada a oviposição de cinco sucessoras. Litte (1979), estudando *M. flavitarsis* observou que a taxa de oviposição nas sucessoras era maior que das fêmeas rainhas originais, em média 1,4 vezes maior.

A oofagia é um comportamento geralmente realizado durante o período de estabelecimento da hierarquia na colônia (West-Eberhard 1969; Giannotti & Machado 1999; Zara & Balestieri 2000; Torres et al. 2009) e considerado por Costa-Filho et al. (2011) um indicativo de competição entre as fêmeas, no caso de substituição. Giannotti (1999) observou em duas colônias de *M. cerberus styx* onde as rainhas desapareceram, um número elevado de oofagia, assim como larvifagia, observados também em *P. lanio* por Giannotti e Machado (1997), na sub-fase de pré-macho. Litte (1977) observou para *M. mexicanus* que imediatamente após a remoção de rainhas, muitos ovos e larvas desapareceram do ninho e poucas células foram construídas. Uma semana depois a sucessora passou a pôr ovos.

Em *M. nomurae*, foi a fêmea sucessora que realizou oofagia após a remoção da rainha. Pode-se pensar que é possível que essa fêmea tenha feito oofagia com o ovo da rainha removida, mas os dados são mínimos para poder estabelecer qualquer padrão. Se forem levados em consideração os valores da frequência de oofagia, oviposição e construção de células novas através do mapeamento, percebe-se que os três são mais elevados do que aqueles observados. Isso evidencia a importância do mapeamento nesse tipo de estudo para complementar os dados comportamentais.

Segundo West-Eberhard (1969) a inspeção de células é o comportamento mais comum em fêmeas que se especializam em tarefas intranidais. Foi observado para *M. nomurae* que inspecionar células é um comportamento intranidal muito frequente entre as fêmeas dominantes, havendo uma relação direta entre o índice de dominância e essa atividade. Entretanto, é também atividade frequente entre as forrageadoras quando encontram-se no ninho, imediatamente antes da saída do mesmo. Esta foi uma atividade aparentemente não afetada pela substituição da

rainha, embora a relação entre a mesma e o índice de dominância passou a não ser significativa após a remoção.

Esfregar gáster no ninho é um comportamento intranidal executado mais frequentemente por fêmeas dominantes e consiste de friccionar a superfície ventral do gáster contra a superfície do ninho, liberando uma secreção repelente a formigas (Jeanne 1972; Giannotti 1999). Há uma relação direta entre o índice de dominância e essa atividade, confirmando mais uma vez a prevalência das fêmeas dominantes nas atividades intranidais. Assim como inspecionar células, esta é uma tarefa intranidal das mais frequentes (Giannotti 1999; Costa-Filho et al. 2011). Para *M. cerberus styx*, após a retirada não das rainhas, mas das fêmeas intermediárias, as forrageadoras típicas começaram a realizar com mais frequência este comportamento (Costa-Filho 2014). A retirada da rainha não induziu o aumento dessa atividade nas forrageadoras típicas de *M. nomurae*, enquanto que nas sucessoras aumentou significativamente.

As novas rainhas de *R. marginata* apresentaram baixas frequências do comportamento “alimentar larvas” (Chandrashekara & Gadagkar 1992). Por outro lado, Strassmann e Meyer (1983) consideram que, dado um pequeno número de operárias, as fêmeas forrageadoras contribuem otimamente com a alimentação das larvas. É o que parece ocorrer em *M. nomurae* com o comportamento de alimentar larvas, mesmo nas colônias maiores, pois muitas delas apresentavam um grande número de larvas. As fêmeas que forrageavam alimento sólido alimentavam diretamente as larvas ao chegar ao ninho, ou dividia antes as presas com as dominantes. As duas manipulavam a presa e posteriormente entregavam às larvas. Outro ponto importante é que a fêmea sucessora gastou muito do seu tempo executando comportamento de dominância, tendo uma menor frequência de comportamentos extranidais. Junta-se a isso o fato de que, com a retirada da rainha, que exercia essa função com muita frequência, houve a necessidade de dividir essa tarefa com as demais fêmeas, o que não aconteceu com o comportamento de construir células, que foi realizado somente após a remoção da rainha e pelas sucessoras.

Entre as tarefas extranidais, o forrageamento de polpa é considerado um comportamento de fêmea dominante, mesmo que fêmeas forrageadoras o façam em menor proporção, quando realizado para a construção de novas células (Giannotti 1999; Giannotti & Machado 1999; Zara & Balestieri 2000; Torres et al. 2009). Fêmeas (incluindo rainhas) frequentemente coletam polpa de madeira. Esse material

conduzido ao ninho por forrageadoras de *M. nomurae* era utilizado na construção e ampliação de células, que de acordo com alguns trabalhos realizados, é feita normalmente tanto por rainhas quanto por operárias (Giannotti & Machado 1999; Zara & Balestieri 2000, Torres et al. 2009). A maioria das colônias ampliou o ninho, considerando os dados sobre mapeamento. As fêmeas sucessoras não apresentaram forrageamento por polpa durante a situação controle, mas na situação teste sim, embora essa diferença nos valores não tenha sido significativa. Já as demais fêmeas de *M. nomurae*, inferiores no ranking forragearam polpa. Segundo West-Eberhard (1969), após o desaparecimento de uma rainha, as atividades de construção de novas células do ninho são interrompidas, mesmo que as células sejam aumentadas em tamanho, sendo retomadas posteriormente após a substituição por uma sucessora em *P. canadensis*. E quando isso acontece, as células são mais rasas que as da fêmea original, sendo observada essa diferença no ninho.

Como a coleta de presas é uma atividade que demanda mais tempo e energia do que as demais (Giannotti & Machado 1999; Andrade & Prezoto 2001), era esperado que houvesse uma diminuição, devido a necessidade de permanência da fêmea sucessora no ninho com maior frequência. E para *P. exclamans* o único comportamento que diminuiu em fêmeas sucessoras de foi o forrageio por lagartas (Strassmann & Meyer 1983). Entretanto, as rainhas sucessoras de *M. nomurae* não foram observadas forrageando alimento sólido, nem na situação controle. Para as demais fêmeas, no geral, houve um aumento, embora esses dados não tenham permitido concluir que essa diferença entre a situação “controle” e “teste” realmente ocorre. Essa atividade parece estar mais relacionada à demanda do ninho, devido a presença de larvas e seria necessário investigar de maneira mais detalhada.

Costa-Filho (2014) observou que em colônias de *M. cerberus styx* quando são retiradas as fêmeas intermediárias, as forrageadoras diminuem significativamente o número de atividades de forrageamento e assumem tarefas daquelas. Costa-filho et al. (2011), que estudaram a remoção de fêmeas inferiores e superiores no ranking, com exceção da rainha da mesma espécie, constataram que a atividade forrageadora é fortemente afetada pela remoção de fêmeas superiores. Entretanto, a ausência da rainha parece não interferir na atividade de forrageio de néctar em *M. nomurae*, embora, a relação entre a atividade forrageadora por líquidos, que era inversamente proporcional ao índice de dominância, passou a não ser significativa.

Das 13 fêmeas de substituição de *P. exclamans*, nove eram os indivíduos mais velhos da colônia, formando o sistema de substituição de rainhas do tipo gerontocracia (Strassmann & Meyer 1983). Em *P. lanio*, no estudo das colônias onde houve substituição de rainhas sob condições naturais, Giannotti e Machado (1997) perceberam que quase 70% das fêmeas sucessoras eram as mais velhas, caracterizando também a gerontocracia. No entanto, para essa espécie houve uma flexibilidade nessa sucessão, já que foram observadas quatro fêmeas intermediárias e uma fêmea jovem sucedendo uma rainha. Suzuki (2003) observou que em *Parapolybia indica*, fêmeas relativamente jovens, mas não necessariamente as mais jovens, substituíram as rainhas.

Costa-Filho et al. (2011) e Costa-Filho (2014) observaram indivíduos com o comportamento de forrageadoras típicas que assumiam a função de dominantes, inclusive realizando postura de ovos, após a remoção de fêmeas mais superiores no ranking. Numa situação de perda de mais fêmeas, essas fêmeas talvez pudessem assumir a função de fêmea β . Strassmann & Meyer (1983) estudaram casos de substituição de rainhas em distintos ninhos de *P. exclamans* e observaram que forrageadoras e não forrageadoras substituíram igualmente as rainhas.

Na situação controle, portanto, em todas as colônias, exceto a S4, a fêmea α tinha ovário do tipo C ou D, estava inseminada e era mais velha. Das oito colônias, três (S1, S6 e S8) apresentavam ao menos mais uma fêmea com ovário do tipo C ou D e possuíam mais de uma fêmea inseminada o ninho. Murakami et al. (2009a), que registraram a presença de mais de uma fêmea inseminada em todas as seis colônias estudadas de *M. cassununga*, sugerem que a presença de mais de uma fêmea inseminada no ninho durante todos os estágios do desenvolvimento colonial, seria uma condição estratégica dessa espécie contra predação ou parasitismo.

O que pode-se dizer então do perfil da rainha sucessora? Das oito fêmeas sucessoras, três tinham o ovário do tipo C, três apresentavam ovário do tipo B, uma tinha ovário do tipo A2 e outra tinha ovário do tipo A1. Em apenas uma ocasião ela estava inseminada. Em geral eram velhas, podendo concluir que o sistema que ocorre em *M. nomurae* é uma gerontocracia, embora com uma certa flexibilidade, já que duas fêmeas sucessoras eram mais jovens, como ocorre com *P. lanio* (Giannotti & Machado 1997). Percebe-se que o perfil das rainhas apresentado encaixa-se no padrão “Rainhas”, considerando o perfil químico da espécie (Veja capítulo III), com exceção da colônia S4, cuja rainha possui um perfil Operária 1. Contudo, com relação às

sucessoras, as fêmeas se enquadram no perfil Operária 1 (colônias S2, S3, S4, S5 e S7) ou Operária 2 (S1, S6 e S8).

Considerando, portanto, o *status* reprodutivo dessas fêmeas, era esperado que houvesse uma desestruturação no ranking e um colapso nas atividades realizadas, já que as fêmeas com condição de assumir o lugar da rainha não estavam inseminadas em sua maioria e em dois casos, não tinham um ovário que pudesse produzir a curto prazo ovos que viabilizassem a produção de fêmeas. Para que as funções da colônia se mantivessem, era necessária a continuação da postura, o que de fato foi observado nas colônias S1, S3, S6, S7 e S8. Entretanto, apenas na colônia S8 estes seriam viáveis na produção de outras fêmeas. Quando rainhas de *R. marginata* foram removidas, fêmeas classificadas como “*sitters*” e “*fighters*” assumiram a condição da mesma, enquanto que com forrageadora houve apenas um registro. Chandrashekarae e Gadagkar (1992) não dissecaram as vespas, mas em estudo prévio perceberam que esses dois tipos de vespa que assumiram a dominância são as que têm ovário mais desenvolvido (Chandrashekarae & Gadagkar 1991). Suzuki (2003) observou que em *P. indica*, uma vespa “primitivamente” eussocial asiática, nove de 10 fêmeas que foram consideradas rainhas de substituição continham oócitos maduros ou próximos da maturação.

É possível que, nas demais colônias de *M. nomurae*, os ovos poderiam ser tróficos ou dar origem a machos, induzindo, por exemplo, a antecipação do subestágio pós-macho nas colônias S1 e S3. Jeanne (1972), que acompanhou colônias de *M. drewseni* após substituição das rainhas velhas por fêmeas jovens, observou em alguns casos que essas últimas deram origem a uma prole de fêmeas e machos, provando que estavam fecundadas. Em um caso, havia uma colônia próxima com a presença de machos e o mesmo considerou que aquela teria sido fecundada por um deles. Em outra colônia, após a substituição de rainhas, a prole de 25 adultos produzidos era apenas de machos. O ninho persistiu por um tempo, mas não aumentou o número de células. Então conclui que não necessariamente a fêmea sucessora tem que estar inseminada, pois além de poder copular posteriormente, ela pode manter a colônia por um tempo com a prole crescente de machos.

Mas nas colônias S4 e S5 isso não poderia acontecer, já que as fêmeas sucessoras apresentavam ovário filamentosos. Murakami et al. (2009a) trazem uma discussão a respeito do papel do corpo gorduroso no desenvolvimento de oócitos em fêmeas com ovários menos desenvolvidos. As duas fêmeas sucessoras desses

ninhos tinham pouca quantidade de corpo gorduroso. Seria necessário, além da inseminação, um prazo mais longo para permitir que o corpo gorduroso atuasse no desenvolvimento ovariano. Strassmann et al. (2004) observaram que nos primeiros 12 dias de observação as rainhas de substituição de *P. dominulus* não tinham realizado oviposição, nem acasalado e poucas tiveram óvulos maduros em seus ovários. Entretanto, após um mês, as mesmas tinham acasalado e desenvolvido ovários.

7. Conclusão

Mischocyttarus nomurae apresenta um sistema de gerontocracia flexível na sua substituição de rainhas e suas fêmeas sucessoras tornam-se mais agressivas que as rainhas originais, assumindo tarefas de dominantes, mesmo sem estarem inseminadas. Estas são fêmeas com perfil Operária 1 ou Operária 2, que eram fêmeas beta originalmente.

8. Referências

- Andrade FR, 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 SP, Gadagkar, R. 2006. Dominance behaviour and regulation of Foraging in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). *Behavioural Processes*. 72: 100–103.
- Chandrasbekara K, Gadagkar R. 1991. Behavioural Castes, Dominance and Division of Labour in a Primitively Eusocial Wasp. *Ethology*. 87: 269-283.
- Chandrashekara K, Gadagkar R. 1992. Queen succession in the primitively eusocial tropical wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae) *J. Insect Behav.* 5:193–209. doi:10. 1007/BF01049289
- Costa-Filho VC. 2014. Estudo comparado sobre a flexibilidade comportamental das castas de duas espécies de vespas eussociais do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini). [Dissertação]. Rio Claro: UNESP.
- Costa-Filho VC, Shima SN, Desuó IC, Murakami AS. 2011. The Effects of the Social Hierarchy Destabilization on the Foraging Activity of Eusocial Wasp *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). *Psyche*. 1-8.
- Deshpande SA, Sumana A, Surbeck M, Gadagkar R. 2006. Wasp who would be queen: a comparative study of two primitively eusocial species. *Current Science*. 91: 332-336.
- Desuó IC, Murakami ASN, Oliveira VC, Shima SN. 2009. Overview of caste differentiation in the Polistinae, emphasizing the Neotropical swarm-founding Polistinae (Hymenoptera, Espidae, Epiponini). *Sociobiology*. 53: 851-889.
- Gadagkar R. 1991. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia* and independent-founding *Ropalidia*. In: Ross KG, Matthews RW (ed). *The Social Biology of Wasps*. Ithaca: Cornell University Press. p. 149-190.
- Giannotti E. 1999. Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*. 33: 325-338.
- Giannotti E, Machado VLL. 1997. Queen replacement in post-emergent colonies of the social wasp, *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). *Revta bras Ent*. 41: 9-11.

- Giannotti E, Machado VLL. 1999. Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera, Vespidae). *Revta Brasil Entomol.* 43: 185-190.
- Hughes CR, Strassmann JE. 1988. Age Is More Important than Size in Determining Dominance among Workers in the Primitively Eusocial Wasp, *Polistes instabilis*. *Behaviour.* 107: 1-14.
- Jeanne RL. 1972. Social biology of Neotropical wasps *Mischocyttarus drewseni*. *Bull of M of Comp Zoology.* 144:63–150.
- Kasuya E. 1983. Behavioral Ecology of Japanese Paper Wasps, *Polistes* spp. IV. Comparison of Ethograms between Queens and Workers of *P. chinensis antennalis* in the Ergonomic Stage. *J. Ethol.* 1: 34 45.
- Litte M. 1977. Behavioral Ecology of the Social Wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 229-246.
- Litte M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: Social and Nesting Biology of a Polistine Wasp. *Z. Tierpsychol.* 50: 282-312.
- Martin P, Bateson P. 2007. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Murakami ASN, Shima SN. 2006. Nutritional and social hierarchy establishment of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and related aspects. *Sociobiology.* 48: 183- 207.
- Murakami ASN, Shima SN, Desuó IC. 2009a. More than one inseminated female in colonies of the independent-founding wasp *Mischocyttarus cassununga* von Ihering (Hymenoptera, Vespidae) *Revta Brasil de Entomologia.* 53: 653–662.
- Murakami ASN, Shima SN. 2009b. Queen Replacement in *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini): a particular case. *Sociobiology* 53: 247-257.
- Murakami ASN, Desuó IC, Shima SN. 2013. Division of labor in stable social hierarchy of the independent-founding wasp *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga*, Von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology.* 60: 114-122.
- Noda SCM, Silva ER, Giannotti E. 2001. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology.* 38: 603-614.

- Noda SCM, Shima SN, Noll FB. 2003. Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenetic development of colonies. *Sociobiology*. 41: 547–569.
- O'Donnell S. 1996. Reproductive potential and division of labor in wasps: are queen and worker behavior alternative strategies? *Ethology Ecology & Evolution*. 8: 305-308. doi: 10.1080/08927014.1996.9522921
- O'Donnell S. 1998. Effects of experimental forager removals on division of labour in the primitively eusocial wasp *Polistes intabilis* (Hymenoptera: Vespidae). *Behaviour*. 135: 173–193.
- Oliveira VC, Desuó IC, Murakami AS, Shima SN. 2012. Dominance and Subordination Interactions Among Nestmates in Pre and Post-Emergence Phases of the Basal Eusocial Wasp *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*. 59: 999-1013.
- Pardi P. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps. *Physiol Zool*. 21: 1-13.
- Premnath S, Chandrashekara K, Chandran S, Gadagkar R. 1990. Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp. In: Veeresh GK, Mallik B, Viraktamath CA, editores. *Social Insects and the Environment*. New Delhi: Oxford & IBH Publishing Co, p. 80.
- Prezoto F, Vilela APP, Lima, MAP, D'Ávila S, Sinzato DMS, Andrade FR, Santos-Prezoto HH, Giannotti E. 2004. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology*. 44: 379–390.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.
- Richards OW. 1978. *The social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. London: British Museum (Natural History).
- Shima SN, Yamane S, Zucchi R. 1994. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). *Japan. Journal of Entomol*. 64: 131 – 134.
- Shima SN, Noll, FB, Zucchi R. 2000. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps. *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Sociobiology*. 35: 131 – 134.

- Silveira OT. 2004. The male of *Mischocyttarus nomurae* Richards, with a re-examination of the limits and contents of the *M. cerberus* species group (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Mischocyttarini). *Reva Brasil de Entomologia*. 48: 335-338.
- Souza MM, Pires EP, Eugênio R, Silva-Filho R. 2015. New Occurrences of Social Wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Semideciduous Seasonal Montane Forest and Tropical Dry Forest in Minas Gerais and in the Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro. *EntomoBrasilis*. 8: 65-68.
- Strassmann JE, Meyer DC. 1983. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. *Animal Behaviour*. 31:431–438.
- Strassmann JE, Fortunato A, Cervo R, Turillazzi S, Damon JM, Queller DC. 2004. Queen Loss in the Social Wasp *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kan Entomol Society*. 77: 343–355
- Sumana A, Gadagkar R. 2001. The structure of dominance hierarchies in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*. *Ethol. Ecol. Evol.* 13:273–281.
- Suzuki T. 2003. Queen replacement without gerontocracy in the paper wasp *Parapolybia indica* in temperate Japan. *Ethol Ecol & Evolution*. 15: 191-196. doi: 10.1080/08927014.2003.9522683
- Togni, OC. 2014. Biologia e ecologia comportamental da vespa eusocial primitiva *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus* (Hymenoptera, Vespidae). Tese Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- Torres VO, Antonialli-Junior WF, Giannotti E. 2009. Divisão de trabalho em colônias da vespa social neotropical *Polistes canadenses canadensis* Linnaeus (Hymenoptera, Vespidae). *Rev Bras Entomol*. 53:593–599.
- Torres VO, Montagna TS, Raizer J, Antonialli-Junior WF. 2012. Division of labor in colonies of the eusocial wasp, *Mischocyttarus consimilis*. *J of Ins Science*. 12: 1-15.
- West-Eberhard MJ. 1969. The social biology of Polistine wasps. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ Mich*. 140:1-101.
- Zar, JH. 2010. *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River: Pearson Prentice Hall.
- Zara FJ, Balestieri, JPB. 2000. Behavioural catalogue of *Polistes versicolor* Oliver (Vespidae: Polistinae) post-emergence colonies. *Naturalia* 25: 301–319.

Capítulo IV

**Arquitetura de Ninhos e Hábito de Nidificação de
Mischocyttarus nomurae Richards
(Hymenoptera, Vespidae)**

As citações e referências deste capítulo seguem as normas do periódico
Sociobiology.

1. Resumo

As únicas informações existentes sobre o ninho de *Mischocyttarus nomurae* Richards foram oriundas de um exemplar, quando da descrição da espécie. Neste trabalho foram estudados o seu hábito de nidificação, a arquitetura dos ninhos e produtividade das colônias em Rio de Contas, Chapada Diamantina-BA, de maio de 2015 a fevereiro de 2016. Foram realizadas buscas por ninhos, totalizando 100 horas de trabalho de campo, nas quais foram registradas informações (n= 67) *in situ* coletados aqueles abandonados (n= 37), para realização de morfometria e dissecação. A altura média de construção do ninho em relação ao solo foi elevada, semelhante a das demais espécies do gênero ($2,20 \pm 0,83$, 0,45 – 5,00m). A maioria dos ninhos foi construída com o favo voltado para baixo (70,15%) e em substrato horizontal (53,73%). A maioria das colônias apresentou hábitos de nidificação relacionados à ambientes antrópicos e destes, 61,2% das colônias utilizaram material de origem vegetal (madeira e palha). O único favo do ninho pode ser arredondado ou elíptico, raramente retangular. Seu pedicelo é curto e excêntrico e a espécie não o reforça a medida que o ninho cresce. As células são hexagonais e apresentaram uma altura média de $12,75\text{mm} \pm 4,72$ (1 – 27, n= 991) e um diâmetro médio de $3,33\text{mm} \pm 0,5$ (2 – 4, n= 991). O número de camadas de mecônio variou de zero a cinco e a espécie *M. nomurae* apresenta ninhos pequenos, com suas colônias apresentando um baixo número de adultos produzidos, mas há uma alta taxa de reutilização de células.

Palavras-chave: Polistinae, Mischocyttarini, seleção de habitat, produtividade

2. Introdução

A arquitetura de estruturas produzidas pelos animais é uma importante fonte de informação a respeito da evolução do comportamento dos mesmos e a função fundamental do ninho é a de proporcionar um local individualizado para o desenvolvimento da prole, além de ser o local onde os indivíduos apresentam a maioria das suas interações, onde a rainha estabelece a sua hierarquia no caso das vespas sociais (Starr, 1990; Wenzel, 1991; Jeanne, 1975).

Estudar o hábito de nidificação em vespas sociais pode ajudar a compreender de que forma outras funções secundárias foram alcançando importância na evolução do grupo, como é o caso da defesa da colônia (O'Donnell & Jeanne, 2002). A estrutura em si atua como uma fortaleza, protegendo a prole de maneira direta, embora estratégias indiretas de defesa também possam ser utilizadas, como a construção de ninhos com tamanhos pequenos e a deposição de polpa nos casulos e outros materiais alóctones, favorecendo a camuflagem (Jeanne, 1972; Starr, 1990; Giannotti, 1999; Togni, 2014; Furuichi & Kasuya, 2015; Barbosa et al., 2016).

Pelo menos dois tipos de pressão seletiva parecem influenciar a arquitetura de ninhos e seleção de habitat de nidificação em vespas sociais tropicais: as condições do tempo e uma forte taxa de predação por formigas e vertebrados (Dejean et al., 1998). Giannotti (1998a), que estudou a arquitetura de ninhos de *Agelaia multipicta* (Haliday), considerou que há uma preferência variável por locais de nidificação, além de uma grande diversificação na arquitetura da espécie, provavelmente em adaptação a disponibilidade de cavidades existentes na natureza. Em *Mischocyttarus extinctus* Zikán, a disponibilidade de substrato nas proximidades dos locais de nidificação representa um importante fator (Raposo-Filho & Rodrigues, 1984).

São diversificados os substratos de nidificação utilizados por vespas e é amplamente registrado o alto grau de sinantropia que algumas espécies desenvolveram (Marques & Carvalho, 1993; Marques et al., 1993; Lima et al., 2000; Alvarenga et al., 2010), a exemplo de *Mischocyttarus drewseni* Saussure (Jeanne, 1972; Simões et al., 1985), *Mischocyttarus flavitarsis* (Saussure) (Litte, 1979), *Mischocyttarus extinctus* Zikán (Raposo-Filho & Rodrigues, 1984), *Mischocyttarus cassununga* (von Ihering) (Simões et al., 1985; Castro et al., 2014), *Mischocyttarus cerberus styx* Richards (Simões et al., 1985), *Mischocyttarus baconi* Starr (Scobie & Star 2012) e *Polistes ferreri* Saussure (Sinzato et al., 2011).

Em geral, não há uma especificidade na seleção de espécies de plantas, quando são usadas para a nidificação (Gorton-Jr, 1978; Giannotti, 1999; Elisei et al., 2005; Souza et al., 2015; Santos & Gobbi, 1998). Na Costa Rica, Smith (2004) registrou a nidificação da vespa *Mischocyttarus collarellus* Richards em 15 espécies de plantas em área de floresta úmida primária e ecossistemas adjacentes. Em área de Mata Atlântica na Bahia, *Angiopolybia pallens* (Lepeletier) nidifica em áreas de clareiras utilizando como substrato plantas com folhas largas (Cruz et al., 2006). Também na Bahia, em área de Caatinga, *Polybia sericea* nidificou preferencialmente em espécies de cactáceas de grande porte (Bichara-Filho, 2003). *M. cerberus styx* apresentou como substratos mais frequentes plantas leguminosas de diversas espécies (Giannotti, 1999).

Os ninhos pedunculados e sem envelope das vespas do gênero *Mischocyttarus* Saussure apresentam em geral células de cria pequenas (menores do que 4mm de diâmetro) comparadas com as vespas *Polistes* Latreille (Richards & Richards, 1951; Richards, 1978; Wenzel, 1998; Somavilla et al., 2012). As células de *M. drewseni* (de Saussure) estão entre as maiores do gênero, correspondendo a uma média de 4,75mm.

Podem ser construídos em substratos verticais, horizontais ou inclinados, com pedicelo vertical, horizontal ou oblíquo (Wenzel, 1998; Somavilla et al., 2012; Montagna et al., 2010). A posição do pedicelo parece ser influenciada pela forma dos ninhos e essa localização (central ou mais periférica) influencia a distribuição dos ovos, que costumam ser postos na extremidade dos ninhos, distantes do pedicelo (Starr, 1991).

A forma do ninho pode ser alongada, discóide ou elíptica (Richards, 1972; Starr, 1991; Giannotti, 1999; Scobie & Starr, 2012). Mais recentemente, Silveira et al. (2015) descreveram espécies do grupo de *Mischocyttarus punctatus* (Ducke), que apresentam ninhos bastante alongados, sendo sua estrutura formada por um único filamento de células de cria.

Ainda são limitadas as informações a respeito da espécie *Mischocyttarus nomurae* Richards na literatura. Sua ocorrência está registrada nos estados do Ceará, Minas Gerais e na Bahia, ocorre na região da Chapada Diamantina, em Lençóis, Mucugê e Rio de Contas (Richards, 1978; Silveira, 2004; Andena & Carpenter, 2014; Souza et al., 2015).

O ninho único associado aos exemplares estudados por Richards (1978) em sua descrição, era pedunculado e sem envelope, como as demais espécies do gênero, tinha pedicelo curto e foi construído com material marrom claro, com partículas achatadas de origem vegetal.

3. Objetivos

Este trabalho teve como objetivo estudar o hábito de nidificação, a arquitetura dos ninhos e produtividade de colônias de *M. nomurae*, buscando responder se há preferência por tipo de substrato de nidificação, quais as dimensões e forma do ninho e taxa de produção de adultos da espécie.

4. Material e Métodos

Localização da Área de Estudo

O estudo foi conduzido em cinco propriedades no município de Rio de Contas, na Chapada Diamantina, região Centro Sul da Bahia, Brasil. O clima do município é Subúmido a Seco, com temperatura média anual de 19,1°C, pluviosidade anual de 813,2mm e período chuvoso de outubro a abril. Está situada a uma altitude média de 999m e sua vegetação é classificada como Refúgio Ecológico Montano e contato Cerrado-Caatinga (SEI, 2011).

Coleta de Dados

Foram realizadas buscas por ninhos, de maio de 2015 a fevereiro de 2016. Estas consistiram de dez horas por dia, vistoriando a vegetação em trilhas pré-existentes, afloramentos rochosos e construções humanas, totalizando 100 horas de trabalho de campo (Tabela 1).

Tabela 1. Carga horária de trabalho de campo de acordo com a localidade em Rio de Contas, Bahia.

Localidade	Coordenadas	Sigla	Característica	C.H.*
Cachoeira do Fraga	13°35'39"S, 41°49'41"W	CF	vegetação nativa/turismo	24
Chácara São Judas Tadeu	13°58'53"S, 41°81'62"W	CT	rural	20
Fazenda Vaccaro	13°53'23"S, 41°85'86"W	FV	vegetação nativa (Campo Rupestre)/agricultura orgânica/turismo	18
Paróquia do S. Sacramento de Rio Contas	13°58'56"S, 41°81'53"W	PR	urbano	8
Parque Sá Fulô	13°57'41"S, 41°82'42"W	SF	permacultura/turismo	30
Total				100

*C.H.: Carga horária de atividade em campo.

Os ninhos (n= 67) foram registrados, mapeados e fotografados com a utilização de uma câmera digital. Para cada um foram anotadas as seguintes informações: altura em relação ao solo, substrato de nidificação (cavidades pré-existentes, construções humanas, plantas, rochas), espécie de planta e parte da planta utilizada como substrato, além do direcionamento espacial, com o auxílio de uma bússola. Os espécimes de planta nativa utilizados como substratos de nidificação foram prensados no local, encaminhados a especialista para identificação e posteriormente depositados no Herbário da Universidade Federal do Oeste da Bahia (BRBA).

Como cada área era vistoriada mais de uma vez em diferentes coletas, ninhos ativos registrados anteriormente e que apresentaram em campanhas subseqüentes a suspeita de abandono, foram coletados, após a visita em dias e horários distintos para a sua confirmação. Dos ninhos registrados, 37 foram abandonados e posteriormente coletados, acondicionados em frascos plásticos com um código de identificação e conduzidos ao laboratório. Lá foram dimensionados, com a utilização de um paquímetro, o comprimento e largura do favo, o comprimento e largura do pedicelo (no ponto mais estreito e mais largo). Foi estimada também a área do ninho (cm²), de acordo com Giannotti (1999).

Após esse procedimento, foram dissecados para a contagem do número de células, registro de sua altura e largura, além do número de camadas de mecônio (Giannotti, 1992; 1997). A contagem de mecônios foi utilizada para estimar a produtividade da colônia (que corresponde ao número de adultos produzidos).

Análise de Dados

Através da inspeção visual da distribuição dos dados em gráfico de probabilidade normal (*Normal probability plot*) e confirmação com o teste de Shapiro-Wilk, foi verificada a normalidade.

Os dados foram transformados em log₁₀, buscando atender o pressuposto da normalidade. Após esse procedimento, foi aplicado o teste paramétrico de Correlação de Pearson ou o teste não-paramétrico de Correlação de Spearman para verificar a relação entre o: 1. número de camadas de mecônio e altura da célula; 2. número de camadas de mecônio e diâmetro da célula; 3. número total de células e o número total de adultos produzidos (produtividade da colônia); 4. número de células e a largura do

pedicelo (largura maior e menor) e 5. número de camadas de mecônio e a largura do pedicelo (largura maior e menor) (Zar, 2010).

Todas as análises foram realizadas utilizando o Programa R versão 3.3.2 (R Core Team, 2016), utilizando nível de significância de 5% e gráficos produzidos usando o referido programa e o Microsoft Excel (2010).

5. Resultados e Discussão

Locais de Nidificação

A altura de construção dos ninhos de *M. nomurae* com relação ao solo variou de 0,45 – 5,00m (mediana= 2,44m, IQR= 1,76 – 2,68, n= 67). A média ($2,20 \pm 0,83$) foi semelhante aos valores médios encontrados para as demais espécies do gênero estudadas (Simões et al., 1985; Giannotti, 1999; Castro et al., 2014; Togni, 2014). Os ninhos são construídos em locais altos, em sua maioria, embora alguns tenham sido encontrados fixados sob pias, cadeiras e mesas.

A altura máxima do solo (5m) foi registrada em um poste de iluminação na localidade Parque Sá Fulô. A altura máxima de nidificação de *M. cassununga*, 1903 foi de 7,5m (Castro et al., 2014). Nessa espécie, segundo os autores, o padrão de construção de ninhos está relacionado à proteção contra intempéries. Embora não testado, parece haver uma maior frequência de ninhos de *M. nomurae* em localidades situadas próximas à principal fonte de água (Rio Brumado). Entretanto, dentro dessas localidades, a disponibilidade de sítios de nidificação protegidos contra o sol e ação direta da chuva parecem influenciar a distribuição dos ninhos.

M. nomurae apresentou a maioria dos ninhos com o favo voltado para baixo (70,15%). Nos outros casos, a maioria apresentou uma leve inclinação para outras direções: Nordeste, Sudeste, Sudoeste, Oeste e Sul representaram, cada uma, valores abaixo de 5%; as direções Noroeste e Leste representaram, cada uma, 6% e o Norte não foi representado. Os ninhos de *M. drewseni*, *M. cassununga* e *M. cerberus styx* foram fundados tanto voltados para o leste quanto para o oeste, mas sempre em lugares sombreados (Simões et al., 1985).

A maioria dos ninhos (53,73%) foi construída em um substrato horizontal, com o pedicelo apresentando um ângulo de 90° em relação ao mesmo; 32,84% foi construído em substrato inclinado e 13,43% em substrato vertical, apresentando, em ambos os casos, até 45° de inclinação (Fig. 1).

Estes dados diferem dos encontrados para *Mischocyttarus consimilis* Zikán, que parece não ter preferência por um tipo específico de inclinação de substrato (Montagna et al., 2010). Diferem também de *M. collarellus* e de *Mischocyttarus parallelogrammus* Zikán, que apresentaram a maioria dos ninhos com pedicelos paralelos ao solo, tendo, portanto, preferência por substrato vertical (Smith, 2004; Togni, 2014).

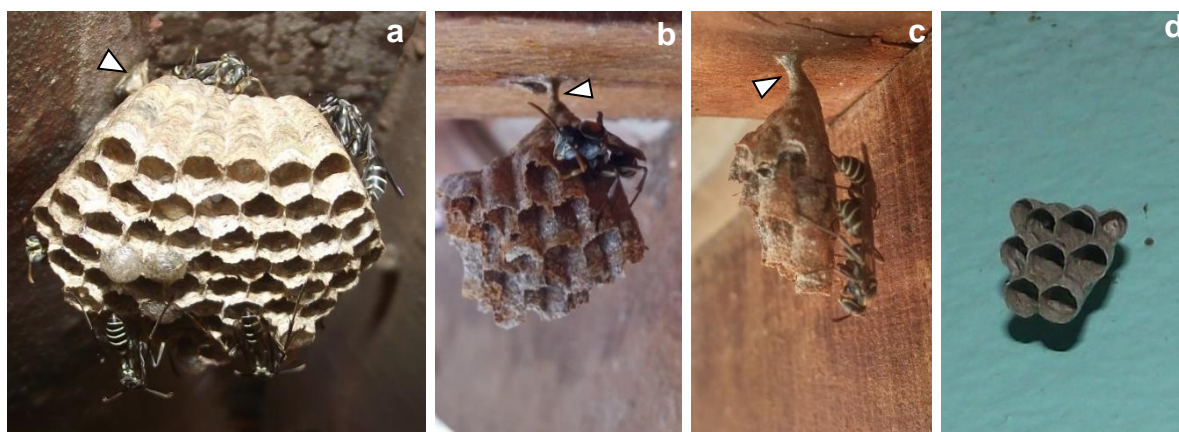


Fig. 1. Inclinação do substrato de nidificação de *Mischocyttarus nomurae* Richards em Rio de Contas, Bahia: a. Ninho grande com pedicelo largo (substrato inclinado); b. Ninho com pedicelo estreito (substrato horizontal); c. Ninho pequeno com pedicelo largo (substrato horizontal); d. Ninho pequeno (substrato vertical).

Se Dejean et al. (1998) afirmam que as principais pressões para a seleção de habitat de nidificação em vespas sociais tropicais são intempéries e predação, para *M. cerberus styx* a abundância de presas e presença da água, seriam as pressões mais importantes. E isso foi refletido pela face ao qual os ninhos estavam voltados; tanto *M. cerberus styx* quanto *M. paralelogrammus* apresentaram preferência por uma direção para a construção dos seus ninhos (Giannotti, 1999; Togni, 2014).

No caso de *M. cerberus styx*, em uma plantação de eucalipto, a preferência refletiu a distribuição espacial da vegetação, que representou uma barreira natural às demais direções e cujos substratos (trancos de árvores, em sua maioria) eram verticais. Já em outro trabalho, a mesma espécie não apresentou predileção pelas direções leste ou oeste, refletindo a importância das condições ambientais na construção dos ninhos desse grupo de vespas (Simões et al., 1985). Com relação à *M. paralelogrammus*, Togni (2014) discute a importância da incidência luminosa, mas pontua que a menor quantidade de obstáculos à saída para o forrageamento, pode ser o fator mais importante. Considerando *M. nomurae*, de certa forma, não há obstáculo à saída, já que a face do ninho está voltada para baixo. O impedimento se daria acima do ninho e não dos lados. Smith (2004) também sinaliza o sol, além destes, como importante fator influenciando a nidificação de *M. collarellus* em uma

estação de pesquisa na Costa Rica, sobretudo devido ao fato dessa espécie construir ninhos com o favo voltado para o lado e não para baixo.

A maioria das colônias apresentou hábitos de nidificação relacionados aos ambientes antrópicos (Tabela 2). Entretanto, 61,2% das colônias utilizaram material de origem vegetal, principalmente madeira e palha para a construção de seus ninhos (Fig. 2). Substratos de madeira também foram utilizados preferencialmente por *M. cerberus styx* (Simões et al., 1985). O que aqui denomina-se “palha”, refere-se aos telhados produzidos de folhas secas de coqueiros ou bananeiras. Estes telhados oferecem um sombreamento na área de nidificação, além da provável camuflagem. Estes dados diferem de *M. parallelogrammus*, cuja maioria dos ninhos foi construída em postes de concreto (Togni, 2014) e de espécies do gênero registradas por Lima et al. (2000), cujas colônias utilizaram uma pequena proporção da vegetação para a nidificação (2%).

É comum encontrar colônias de *Mischocyttarus* tendo preferência pela nidificação em edificações humanas, havendo a disponibilidade desses substratos artificiais nos ambientes próximos, como discutido por Giannotti (1999) e observado por Lima et al. (2000), Castro et al. (2014) e Togni (2014).

Oito colônias de *M. nomurae* utilizaram plantas vivas para nidificação: quatro construíram ninho em caule de *Cereus jamacaru* P. DC (Cactaceae) em área nativa próxima a uma pastagem, duas em folhas de mangueira e duas na parte adaxial de folhas de *Paralychnophora harleyi* (H. Rob.) D.J.N. Hind (Asteraceae). Esta última é uma espécie endêmica do Brasil e comum em áreas de Campo Rupestre na Chapada Diamantina (Loeuille 2016). Os ninhos encontravam-se na face adaxial da folha, que estavam mais ou menos dobradas longitudinalmente e curvadas lateralmente.

Castro et al. (2014) atribuem à fragilidade das plantas contra as intempéries, o fator principal influenciando a diminuta proporção desse tipo de substrato de nidificação utilizado por *M. cassununga* em ambientes antrópicos. As plantas utilizadas por *M. nomurae* são relativamente altas, diferente daquelas encontradas para *M. cassununga*. Este fato pode fornecer alguma proteção contra predação, mas, comparadas com substratos produzidos por humanos, elas deixam os ninhos da espécie mais susceptíveis ao vento e à chuva, por exemplo.

Do mesmo modo, embora tenham sido encontrados sob pias ou cadeiras, não foram registrados ninhos em arbustos. Dias (2015) encontrou oito espécies de *Mischocyttarus* construindo seus ninhos em exemplares de bromélias em um

fragmento de floresta próximo a área urbana em Minas Gerais e conclui que abrigo contra intempéries e predação por formigas são oferecidos pelas plantas estudadas. As duas populações estudadas de *M. collarellus* em área de floresta tropical na Costa Rica nidificaram preferencialmente em troncos e galhos grossos de espécies vegetais (Smith, 2004).

Foram variados os tipos de substrato, bem como o material do qual eram feitos (Fig 2). Materiais cerâmicos (cerâmica, barro), os concretos em geral (concreto, cimento, fibrocimento), vidros, fibras de vidro e polietileno também foram representados, entre os materiais produzidos por humanos.

Não foram registrados ninhos em afloramentos rochosos, que são comuns na região estudada (principalmente na Cachoeira do Fraga e Fazenda Vaccaro). Isso difere do observado para *Polistes canadensis canadensis* (Linnaeus) na região (dados não publicados), *M. extinctus* (Raposso-Filho & Rodrigues, 1984), *Mischocyttarus labiatus* (Fabricius) (Litte, 1981), além de várias espécies do gênero registradas em uma área de campo rupestre em Minas Gerais (Souza et al., 2010).

Tabela 2. Tipos de substratos de nidificação utilizados por *Mischocyttarus nomurae* Richards em Rio de Contas, BA.

Material	Substrato	Frequência	%	Localidade
Alumínio	Bocal de lâmpada	2	3.0	PR
	Janela de alumínio	1	1.5	PR
Barro	Batente de barro da janela (bioconstrução)	1	1.5	SF
Cerâmica	Telha de cerâmica próximo a churrasqueira	6	9.0	CF
Cipó	Lustre de cipó (dentro da cúpula)	3	4.5	CF
Concreto/ Cimento	Parede	2	3.0	CF
	Poste de iluminação	1	1.5	SF
Ferro	Arandela de ferro	2	3.0	SF
Fibra de vidro	Pia de fibra de vidro	2	3.0	SF
Fibrocimento	Telha de fibrocimento coberta com palha	3	4.5	CF
Madeira	Ripa de telhado	5	7.5	PR, SF, FV
	Batente superior de janela	3	4.5	CT, PR, FV
	Cadeira	3	4.5	SF, FV, SF
	Linha de telhado	2	3.0	PR, CT
	Mesa	2	3.0	SF
	Pilastra	1	1.5	CF
Mármore	Batente superior de janela	2	3.0	SF
Palha	Telhado de palha de <i>Musa</i> sp., Musaceae	4	6.0	CF, SF
	Telhado de palha de <i>Cocos nucifera</i> L., Arecaceae	10	14.9	CF, FV
Polietileno	Lustre de plástico (garrafa <i>pet</i>)	1	1.5	SF
	Caixa d'água	1	1.5	SF
Vegetal vivo	Caule de <i>Cereus jamacaru</i> P. DC (Cactaceae)	4	6.0	PR, CT
	Folha (face adaxial) de <i>Paralychnophora harleyi</i> (H.Rob.) D.J.N.Hind (Asteraceae)	2	3.0	CF
	Folha (face abaxial/adaxial) de <i>Mangifera indica</i> L. (Anacardiaceae)	2	3.0	SF
Vidro	Lâmpada dentro de lustre de cipó	1	1.5	CF
	Vidro de garrafa da janela (bioconstrução)	1	1.5	SF
Total		67	100	



Fig. 2. Locais utilizados por *Mischocyttarus nomurae* Richards (Hymenoptera, Vespidae) para a nidificação em Rio de Contas-BA: a. Lâmpada dentro de lustre de cipó; b. Palha de coqueiro suspensa; c. Telha de cerâmica; d. Janela de madeira; e. Folha de *Mangifera indica* L.; f. Mesa de madeira; g. Vidro de garrafa (anela de bioconstrução); h. Palha de banana suspensa; i. Arandela de ferro; j. Janela de barro (bioconstrução); k. Ripa de madeira do telhado; l. Porta de alumínio; m. Telhado de palha de coqueiro; n. Lustre de plástico (garrafa pet).

Arquitetura dos Ninhos

O único favo do ninho de *M. nomurae* pode ser arredondado ou elíptico, raramente retangular (APÊNDICE L). Este, apresentou uma variação de 7,0 – 51,0mm de comprimento (mediana= 18,0, IQR= 11– 23, n=37) e a largura variou de 6,0 – 33,0mm (mediana= 8,5, IQR= 13– 17, n=37). A área foi bastante variável, de 0,47 – 21,1cm² (mediana= 3,7, IQR= 1,54– 8,35, n=37). Estes valores foram superiores aos registrados para *M. cerberus styx* (Giannotti, 1999).

Richards (1978) descreveu o pedicelo do único ninho encontrado de *M. nomurae* como sendo curto e excêntrico, com dimensões de 3,50 X 1,5mm. Aqui também foi observado que o pedicelo único é construído, na maioria das vezes, na porção mais periférica do ninho, diferente do que ocorre com *M. consimilis* Zikán, 1949 cujo pedicelo é localizado centralmente no favo (Montagna et al., 2010).

As dimensões do pedicelo estão sumariadas na Tabela 3. Estes são, em média, mais compridos e largos que os de *M. cerberus styx*, semelhantes aos de *M. consimilis* e menores que *Polistes cinerascens* (Saussure) (Giannotti, 1997; 1999; Montagna et al., 2010).

Tabela 3. Dimensões do pedicelo em ninhos de *Mischocyttarus nomurae* Richards em Rio de Contas, Bahia (n=34).

Valores	Dimensões Pedicelo (mm)		
	Comprimento	Maior Largura	Menor Largura
Mediana	3,0	2,0	1,0
IQR*	3,0 – 7,0	1,5 – 2,0	1,0 – 3,0
Variação	1,0 – 7,0	1,0 – 4,0	0,5 – 3,0
Correlação de Pearson (log n° de células)	–	r= 0,0131 p=0,9387	r=0,0278 p=0,8703
Correlação de Spearman (log n° de camadas de mecônio)	–	rho= 0,1720 p= 0,3085	rho= 0,1328 p= 0,4331

*IQR - Variação inter-quartil.

Não houve relação entre o número de células, o número das camadas de mecônio e a largura do pedicelo de *M. nomurae* (Tabela 3). Isso indica que na espécie não há reforço do mesmo a medida de que o ninho cresce e se desenvolve. De fato, é comum encontrar ninhos maiores com reforço no pedicelo, deixando-o mais largo,

mas alguns ninhos pequenos também são encontrados com reforço (Fig. 1). Montagna et al. (2010) encontraram uma relação positiva entre o diâmetro do pedicelo e o número de células no favo.

Foram observados cinco ninhos com pedicelo incomum. Os mesmos foram fixados diretamente ao substrato, que foi envolvido pela massa de material vegetal. Um substrato foi um graveto preso ao telhado, que atravessava o ninho (Fig. 3). Foi adicionado também material vegetal para fixar o graveto à madeira subjacente (detalhe evidenciado pela seta branca). No segundo caso, que ocorreu com quatro ninhos, um folíolo de coqueiro foi usado como substrato. A extensão que envolvia o mesmo correspondia de quatro a seis células (10 a 17mm de comprimento, 8 a 10mm de largura maior e 5 a 7mm de largura menor) (APÊNDICE L). Destes, apenas três foram registrados (ninhos 1, 8 e 14), não sendo contabilizados nas dimensões e análises envolvendo o pedicelo. Em todos os casos, o substrato inicial de nidificação era frágil e pendente. O reforço ao redor do substrato pareceu ser uma forma de permitir uma maior sustentação do ninho.

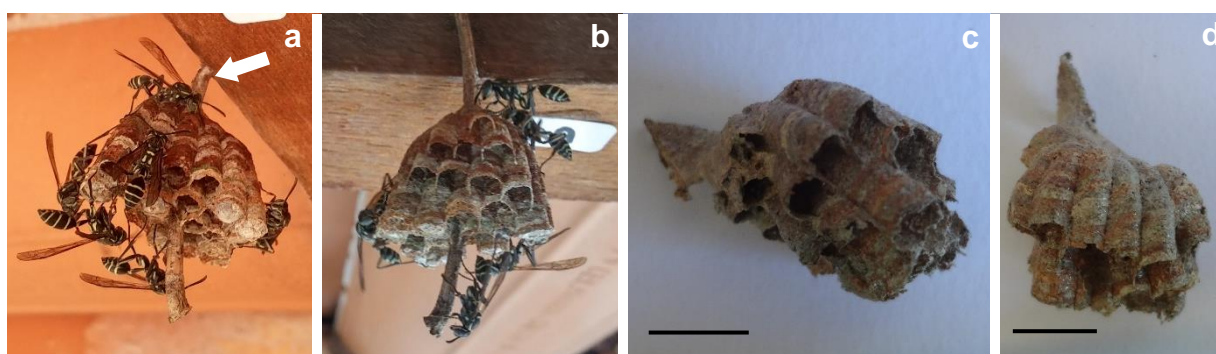


Fig. 3. Construções incomuns de ninhos de *Mischocyttarus nomurae* Richards em Rio de Contas, Bahia: a-b. Ninho ativo (seta indica o material vegetal adicionado ao graveto e à madeira); c-d. Ninho 14 com pedicelo reforçado. Escala: 10mm.

É comum encontrar nos pedicelos uma secreção de coloração prateada em sua superfície, bem como no substrato e na parte superior do ninho, deixando-o com uma aparência diferente do restante, fato também observado por Richards (1978). Wenzel (1998) registra a presença dessa secreção brilhante/acetinada para muitas espécies de vespas sociais. Giannotti (1999) registrou o mesmo para *M. cerberus styx*, mas de coloração escura e brilhante, que, segundo o mesmo é decorrente da secreção bucal

espalhada pelas vespas, para maior aderência ao substrato, além de enrijecimento e impermeabilização.

A espécie também pode camuflar o ninho cobrindo a seda das pupas com madeira raspada, sobretudo em ninhos mais expostos, como Jeanne (1972) também observou para *M. drewseni*, Giannotti (1999) observou em *M. cerberus styx* e Togni (2014) para *M. parallelogrammus*. Em ninhos que permanecem em locais escuros e escondidos, como no telhado de palha de coqueiro, isso não é comum. De acordo com Furuichi e Kasuya (2015), cobrir a seda das pupas com polpa é uma atividade que apresenta benefício, já que pode diminuir a predação, mas que também tem seus custos. Estes autores constataram que as fundadoras de *Polistes chinensis antenalis* Pérez aplicaram uma maior quantidade de polpa aos casulos quando o risco de predação por indivíduos da mesma espécie era alto.

Cobrir as pupas é, sem dúvida uma estratégia de defesa dessas espécies de vespas e a predação é o fator que impulsiona essa atividade de camuflagem. Um caso interessante é relatado por Barbosa et al. (2016) para *Mischocyttarus iheringi* Zikan, a qual recobre a superfície superior dos ninhos com briófitas, deixando os ninhos quase imperceptíveis aos predadores, como aves.

Produtividade das Colônias

O número de células no favo foi, assim como a área do ninho, bastante variável, de 3 – 101 células (mediana= 19, IQR= 8 – 31, n=37). Estes valores são maiores que aqueles observados para *M. parallelogrammus*, que registrou uma média de 15,05 células por ninho (Togni 2014), assemelham-se aos apresentados por *M. cerberus styx* em área de plantação de *Eucalyptus* (Myrtaceae) e em ambiente urbano (Giannotti, 1999; Simões et al., 1985, respectivamente). Entretanto, são menores daqueles encontrados por Castro et al. (2014) para *M. cassununga* e por Montagna et al. (2010) para *M. consimilis*.

As células são de uma maneira geral hexagonais e apresentaram uma altura média de 12,75mm \pm 4,72 (1 – 27, n= 991) e um diâmetro médio de 3,33mm \pm 0,5 (2 – 4, n= 991). Estes dados são semelhantes aos encontrados por Richards (1978) para a espécie, exceto pelas células, que considerou mais ou menos circulares. O mesmo autor observou que a célula mais antiga, de onde surgia o pedicelo tinha 18,0mm de

altura e 3,2mm de largura, enquanto as demais células apresentaram 8,0mm de altura.

O número de camadas de mecônio variou de zero a cinco, com uma maior proporção nas células próximas ao pedicelo (células mais antigas do ninho e de maior altura). Penna et al. (2007) encontraram uma taxa de três reutilizações por célula para *M. cassununga* e *M. cerberus*. Castro et al. (2014) e Montagna et al. (2010) encontraram células não produtivas localizadas mais periféricamente, enquanto que as produtivas, que foram reutilizadas, localizadas na região central, próximas a localização do pedicelo nas espécies estudadas.

Há uma relação positiva entre o número de camadas de mecônio e a altura da célula ($\rho = 0,8122$ $p < 0,0001$). Há também uma relação positiva, embora fraca, entre número de camadas de mecônio e diâmetro da célula ($\rho = 0,4369$ $p < 0,0001$). Estes dados indicam que células reutilizadas são aumentadas, fato também observado para *M. consimilis* (Montagna et al., 2010). Células de *M. cassununga*, *M. cerberus styx*, de *Polistes lanio* (Fabricius) também foram aumentadas em altura, mas a largura variou pouco ou foi invariável (Castro et al., 2014; Giannotti, 1992; 1999, respectivamente).

A porcentagem de células não produtivas foi de 61,88% e de células produtivas de 38,12% (Fig. 4). Giannotti (1998b) registrou 51,2 % das células produtivas em ninhos de *M. cerberus styx*. Os ninhos não produtivos de *M. nomurae* (em pré-emergência) tiveram, em média, $7,25 \pm 2,63$ células (3 – 13, $n = 12$), enquanto aqueles com a produção de, ao menos, um adulto (pós-emergência), tiveram, em média, $36,16 \pm 25,02$ células (7 – 101, $n = 25$).

Houve uma correlação positiva entre o número de células do ninho e o número de adultos produzidos ($r = 0,9271$ $p < 0,0001$) (Fig. 5). Como os ninhos não atingem grandes tamanhos, pode-se inferir, como concluído para *M. cassununga* e *M. cerberus styx*, que há uma grande chance de reutilização de células em colônias maiores/mais velhas (Penna et al., 2007).

O número médio de adultos produzidos por colônia foi $32,6 \pm 54,8$ (mediana = 10, IQR = 0 – 30, variação de 0 - 203, $n = 37$), representando aproximadamente a metade daquele encontrado para *M. cassununga* (Castro et al., 2014). Já o número médio de adultos produzidos por célula foi de $0,67 \pm 0,75$ (mediana = 0,38, IQR = 0 – 30, variação de 0 - 203, $n = 37$). Este foi apenas um pouco menor do que *M. cassununga* (0,78) e do que o encontrado para *M. cerberus styx* (0,87) (Giannotti, 1998b).

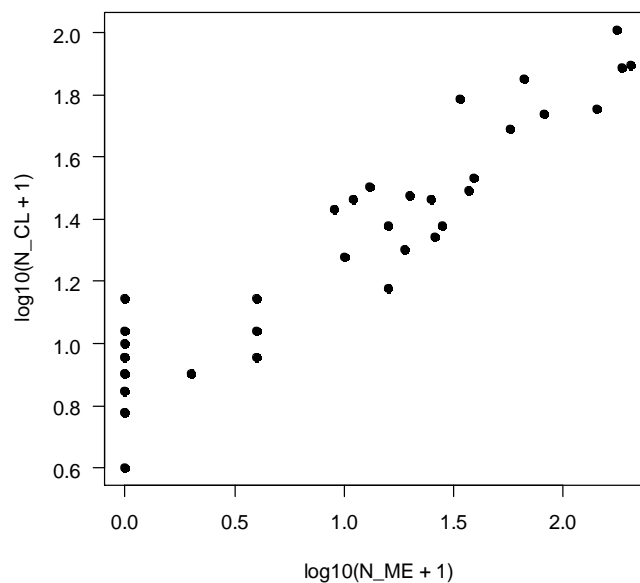


Fig. 4. Gráfico de barras representando a frequência relativa (%) de células produtivas (produção ao menos de um adulto) e improdutivas entre os ninhos de *Mischocyttarus nomurae* Richards em Rio de Contas, BA (n=991).

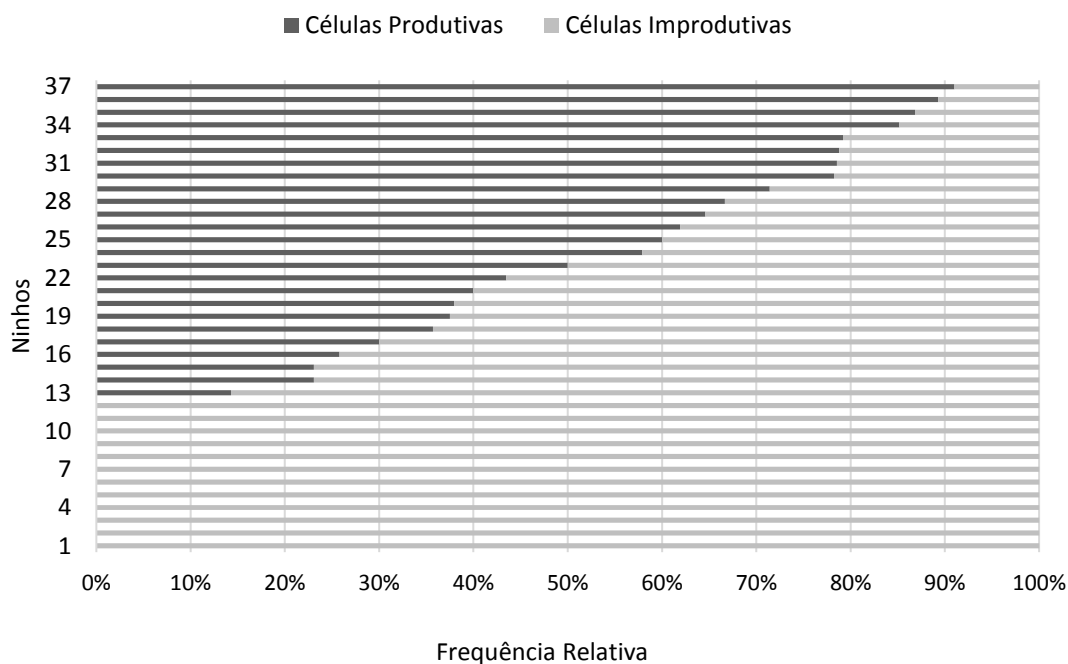


Fig. 5. Diagrama de dispersão representando a relação entre o número de adultos produzidos (número de camadas de mecônio) e o número de células em ninhos de *Mischocyttarus nomurae* Richards em Rio de Contas, BA (n=991).

Isso evidencia que, embora *M. nomurae* apresente um número pequeno de adultos produzidos por colônia, há uma alta taxa de aproveitamento das células. De

fato, como observado acima, suas colônias constroem ninhos muito menores do que *M. cassununga*. Giannotti (1998b) discute que ninhos pequenos normalmente têm células reutilizadas várias vezes para serem viáveis.

Castro et al. (2014) pontuam que a reutilização de células é um dos fatores que promovem o sucesso de *M. cassununga* em ambiente antrópico, pois reduz o gasto energético na busca por material para construção do ninho disponibilizando-o para a busca por alimentos. Os mesmos autores discutem que é difícil fazer comparações entre as espécies pelo fato de que as diferenças apresentadas pelas mesmas podem ser reflexo das características biológicas intrínsecas de cada uma e do ambiente no qual elas estão inseridas.

Se forem observados estudos realizados até com as mesmas espécies (ver, por exemplo, *M. cassununga* e *M. cerberus styx*), há grande variação nas informações sobre arquitetura de ninhos e/ou produtividade das colônias (Simões et al., 1985; Gobbi & Simões, 1988; Giannotti, 1998b; Penna et al., 2007; Castro et al., 2014; Torres et al., 2014). Curtis e Stamp (2006), que estudaram populações de *Polistes fuscatus* (Fabricius) e *Polistes dominulus* (Christ) não observaram diferenças na produtividade tanto de células, como de imaturos e adultos dessas espécies em ambientes mais ou menos antrópicos. Torres et al. (2014) também observaram variação na produtividade de colônias de *Polistes versicolor* (Olivier) quando comparados ambientes menos ou mais perturbados pela atividade humana. A taxa de reutilização de células, por exemplo, é maior em habitats mais alterados.

6. Conclusão

A espécie *M. nomurae* apresenta ninhos pequenos e suas colônias apresentam um baixo número de adultos produzidos, embora haja uma alta taxa de reutilização de células, o que otimiza a sua produtividade.

Na região estudada, a espécie nidificou com alta frequência em substratos produzidos por humanos, embora de origem vegetal. Estudos futuros sobre as estratégias de fundação das colônias podem fornecer mais informações a respeito do sucesso de nidificação da espécie nos ambientes estudados.

7. Referências

- Alvarenga, R.B., Castro, M. M., Santos-Prezoto, H. H. & Prezoto, F. (2010). Nesting of Social Wasps (Hymenoptera, Vespidae) in Urban Gardens in Southeastern Brazil. *Sociobiology*, 55: 445–452.
- Andena, S. R. & Carpenter, JM. (2014). Checklist das espécies de Polistinae (Hymenoptera, Vespidae) do semiárido brasileiro, pp. 169-180. *In*: Bravo, F. e A. Calor (eds.). *Artrópodes do Semiárido: Biodiversidade e Conservação*. Printmídia, Feira de Santana, Brasil. pp. 169–180.
- Barbosa, B.C., Dias, M.L, Vieira, K.M. & Prezoto, F. (2016). Cryptic nest of *Mischocyttarus iheringi* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) with description of camouflage. *Florida Entomologist*, 99: 135-138.
- Bichara-Filho, C. C. Aspectos da biologia e ecologia de *Polybia sericea* (Olivier, 1791) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) no semi-árido baiano, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto. 2003.
- Castro, M.M., Avelar, D.G. de A., Souza, R. & Prezoto, F. (2014). Nesting substrata, colony success and productivity of the wasp *Mischocyttarus cassununga*. *Revista Brasileira de Entomologia*, 58: 168–172.
- Cruz, J. D.; Giannotti, E. & Santos, G.M.M.; Bichara-Filho & Rocha, A. A. da. (2006). Nest Site Selection and Flying Capacity of Neotropical Wasp *Angiopolybia pallens* (Hymenoptera:Vespidae) in the Atlantic Rain Forest, Bahia State, Brazil. *Sociobiology*, 47: 739-749.
- Curtis, T.R.N. & Stamp, E. (2006). Effects of human presence on two social wasp species. *Ecological Entomology*, 31: 13–19.
- Dejean, A., Cordoba, B & Carpenter, J.M. (1998). Nesting site selection by wasp in the Guianese rain forest. *Insectes Sociaux*, 45: 33–41.

Dias, M. L. (2015). Interações entre vespas e bromélias em um fragmento urbano de Floresta Atlântica. Dissertação Mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora.

Elisei, T., Guimarães, D.L., Ribeiro Jr, C. & Prezoto, E.F. (2005). Foraging activity and nesting of swarm-founding wasp *Synoeca cyanea* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). *Sociobiology*, 46: 317-327.

Furuichi, S & Kasuya, E. (2015). Construction of Nest Defensive Structure According to Offspring Value and Its Effect on Predator's Attack Decision in Paper Wasps. *Ethology*, 121:1–8.

Giannotti, E. (1992). Estudos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). Tese Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Giannotti, E. (1997). Biology of the wasp *Polistes (Epicnemius) cinerascens* Saussure (Hymenoptera, Vespidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 26: 61–66.

Giannotti, E. (1998a). On the nest of *Agelaia multipicta* (Haliday, 1836) and description of the mature larva (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 42: 97–99.

Giannotti, E. (1998b). The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 41: 217–224.

Giannotti, E. (1999). Arquitetura de ninhos de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (HYMENOPTERA, VESPIDAE). *Revista Brasileira de Zootecias*, 1: 7–18.

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.

Gorton-Jr, R. (1978). Observations on the nesting behavior of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Vespidae: Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. *Insectes Sociaux*, 25: 197–204.

- Jeanne, R. L. (1972). Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni* Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 144: 63–150.
- Jeanne, R. L. (1975). The adaptiveness of social wasp nest architecture. The Quarterly Review of Biology, 50: 267–287.
- Lima, M.A.P., Lima, J.R. & Prezoto, F. (2000). Levantamento dos gêneros, flutuação das colônias e hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae), no campus da UFJF, Juiz de Fora, MG. Revista Brasileira de Zoociências, 2: 69–80.
- 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*. Smithsonian contributions to zoology, Washington, United States.
- Loeuille, B. (2016). *Paralychnophora* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB16226>).
- Marques, O.M. & Carvalho, C. A. L. (1993). Hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera-Vespidae) no município de Cruz das Almas – Estado da Bahia. Insecta, 2: 23–40.
- Marques, O.M., Carvalho, C. A. L. & Costa, J.M. (1993). Levantamento das espécies de vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) no município de Cruz das Almas – estado da Bahia. Insecta, 2: 1–9.
- Montagna, T.S., Torres, V.O., Fernandes, WD. & 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: 1–12.
- Nascimento, F.S., Tannure-Nascimento, I.C. & Mateus, S. (2008). Vespas Sociais Neotropicais: padrões comportamentais, regulação social e arquitetura de ninho, p. 47-67. In: E. F Vilela; I. A. dos Santos; J. H. Schoederer; J. E. Serrão; L. A. de O. Campos & J. Lino-Neto (Eds). Insetos sociais: da biologia à aplicação. Viçosa, Editora UFV, 442 p.

- O'Donnell, S. & Jeanne, R.L. (2002). The nest as fortress: defensive behavior of *Polybia emaciata*, a mud-nesting eusocial wasp. *Journal of Insect Science*, 2: 1–5.
- Penna, M.A.H., Gobbi, N., Giacomini, H.C., Prezoto, F. & Gonçalves, F.M.F. (2007). Comparative productivity of *Mischocyttarus cerberus styx* (Richards, 1940) and *Mischocyttarus cassununga* Saussure (von Ihering, 1903) in an anthropic environment as evaluation for differences in ecological strategies. *Revista Brasileira de Zoociências*, 9: 205–212.
- R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raposo-Filho, J.R. & Rodrigues, V.M. (1984). Habitat e local de nidificação de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *extinctus* ZIKÁN, 1935 (POLISTINAE- VESPIDAE). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 13: 19–28.
- Richards, O.W. (1978). The social wasps of the Americas excluding the Vespinae. British Museum (Natural History), London, United Kingdom.
- Richards, O.W. & Richards, M.J. (1951). Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 102:1-169.
- Santos, G.M.M. & Gobbi, N. (1998). Nesting habits and colonial productivity of *Polistes canadensis canadensis* (L.) (Hymenoptera - Vespidae) in a caatinga area, Bahia State - Brazil. *Journal of Advanced Zoology*, 19: 63–69.
- Scobie, A.A. & Starr, CK. (2012). Nest Structure of the Neotropical Social Wasp *Mischocyttarus baconi* (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology*, 59: 235-239.
- (SEI) – Superintendência de Estudos Econômicos e Sociais da Bahia. (2011). Estatísticas dos municípios baianos – Volume 15: Território de Identidade Chapada Diamantina. Salvador, Brasil.
- Silveira, O.T. (2004). The male of *Mischocyttarus nomurae* Richards, with a re-examination of the limits and contents of the *M. cerberus* species group (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Mischocyttarini). *Revista Brasileira de Entomologia*, 48: 335–338.

Silveira, O.T., Silva, S.S. & Felizardo, S.P.S. (2015). Notes on social wasps of the group of *Mischocyttarus* (*Omega*) *punctatus* (Ducke), with description of six new species (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 59: 154-168.

Simões, D., Gobbi, N. & Batarce, B.R.M. (1985). Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). *Naturalia*, 10: 89–105.

Sinzato, D.M.S., Andrade, F.R., Souza, A.R.S, 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.

Somavilla, A.; Oliveira, M.L & Silveira, O.T. (2012). Guia de identificação dos ninhos de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 56: 405-414.

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: 457–469.

Souza, M.M., Ladeira, T.E., Assis, N.R.G., Campos, A.A., Carvalho, P. & Louzada, J. N.C. (2010). Ecologia de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae) no Campo Rupestre na Área de Proteção Ambiental, APA, São José, Tiradentes, MG. *MG.BIOTA*, 3: 15-32.

Souza, M.M., Pires, E.P, Eugênio, E. & Silva-Filho, R. (2015). New Occurrences of Social Wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Semideciduous Seasonal Montane Forest and Tropical Dry Forest in Minas Gerais and in the Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro. *EntomoBrasilis*, 8: 65–68.

Starr, C.K. (1990). Holding the fort: Colony defense in some primitively social wasps, pp. 421-463 *In*: D.L. Evans e J.O. Schimidt (eds.), *Insect Defenses: Adaptative Mechanisms and Strategies of Prey and Predators*. Suny Press, New York, United States.

Starr, C.K. (1991). The nest as the locus of social life, pp. 520-539 *In*: K.G. Ross e R.W. Matthews (eds.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell Univ. Press, Ithaca, United States.

Togni, O.C. (2014). *Biologia e ecologia comportamental da vespa eusocial primitiva *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus* (Hymenoptera, Vespidae)*. Tese Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

Torres, R.F., Torres, V.O.; Suárez, Y.R. & Antonialli-Junior, W.F. (2014). Habitat Alteration by Human Activity on Colony Productivity of the Social Wasp *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae). *Sociobiology*, 61: 100–106.

Wenzel, J.W. (1991). Evolution of nest architecture, pp. 480–519. *In*: K. G. Ross e R. W. Matthews (eds.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca, United States.

Wenzel, J.W. (1998). A Generic Key to the Nests of Hornets, Yellowjackets, and Paper Wasps Worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). *American Museum of Natural History*, 3224: 1–39.

CONSIDERAÇÕES

Com exceção da larva de 1º instar, que apresentou-se menor do que o ovo, a espécie apresentou o padrão do gênero *Mischocyttarus*: presença de lobos, estes em número de dois e projetados para a frente, só totalmente desenvolvidos quando a larva atinge o 5º instar. As mandíbulas das larvas de 5º instar apresentam um único dente alongado e o primeiro espiráculo é mais do que duas vezes maior em diâmetro que os demais, como registrado por Richards (1978) para as espécies do gênero.

Como as demais espécies do gênero até aqui estudadas, as fêmeas de *M. nomurae*, não apresentam distinção na sua morfologia externa. Apresentaram cinco tipos de desenvolvimento ovariano e considerando os três aspectos analisados (morfofisiológico, químico e comportamental) podem ser reconhecidas em três grupos: Rainhas, Operárias 1 e Operárias 2.

Das oito fêmeas sucessoras das rainhas de *M. nomurae*, três tinham o ovário do tipo C, três apresentavam ovário do tipo B, uma tinha ovário do tipo A2 e outra tinha ovário do tipo A1. Em apenas uma ocasião a sucessora estava inseminada. Em geral eram fêmeas velhas, podendo concluir que o sistema que ocorre em *M. nomurae* é uma gerontocracia, embora com uma certa flexibilidade, já que duas fêmeas sucessoras eram mais jovens, como ocorre com *P. lanio lanio* (GIANNOTTI & MACHADO, 1997).

M. nomurae comporta-se semelhante a *M. cassununga* e *M. cerberus styx* (COSTA-FILHO, 2014), nas quais fêmeas com ovários não desenvolvidos podem realizar comportamentos de fêmea dominante, assim como uma fêmea com ovário desenvolvido pode comportar-se como forrageadora típica.

A espécie *Mischocyttarus nomurae* apresenta ninhos pequenos, em geral, e suas colônias apresentam um baixo número de adultos produzidos, embora apresentem uma alta taxa de reutilização de células, otimizando a sua produtividade. Tem preferência por substratos de madeira e palha, mesmo nidificando em ambientes antrópicos.

REFERÊNCIAS

- ALVARENGA, R.B., M. M. CASTRO, H. H. SANTOS-PREZOTO E F. PREZOTO. 2010. Nesting of Social Wasps (Hymenoptera, Vespidae) in Urban Gardens in Southeastern Brazil. **Sociobiology**. 55: 445–452.
- ANDENA, S. R., CARPENTER, JM. 2014. **Checklist das espécies de Polistinae (Hymenoptera, Vespidae) do semiárido brasileiro**, pp. 169-180. In: Bravo, F. e A. Calor (eds.). Artrópodes do Semiárido: Biodiversidade e Conservação. Printmídia, Feira de Santana, Brasil. pp. 169–180.
- BARBOSA, B.C., M.L DIAS, K.M. VIEIRA, F. PREZOTO. 2016. Cryptic nest of *Mischocyttarus iheringi* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) with description of camouflage. **Florida Entomologist**.99: 135-138.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A.; THERAULAZ, G.; BAGNÈRES, A. G.; ROUX, M.; PRATTE, M.; PROVOST, E.; CLÉMENT, J. L. 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization **British Museum (Natural History)**. 580p.
- BRITO, J.H.S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; MONTAGNA, T. S.; MENDONÇA, A.; SGUARIZI-ANTONIO, D.; SÚAREZ, Y. R.; CARDOSO, C. A. L. 2017. Linear Alkanes and Reproductive Status of *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae) Females in Winter Aggregates. **Sociobiology** 64(3): 327-333.
- 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.
- 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. New York: **The American Museum of Natural History**, n. 3465, 16p.
- 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.
- CARVALHO, G.G.; SILVA, M.T. 1975. Alguns aspectos do desenvolvimento larval de *Polybia paulista* Richards (Hymenoptera: Vespidae). **Studia Entomológica** 8: 555-568.

- CASTRO, M. M., D. G. DE AVELAR, A. R. SOUZA; F. PREZOTO. 2014. Nesting substrata, colony success and productivity of the wasp *Mischocyttarus cassununga*. **Revista Brasileira de Entomologia**. 58: 168–172.
- CECÍLIO, D.S.S.; DA ROCHA, A.A.; GIANNOTTI, E. 2015. Post-embryonic Development of *Mischocyttarus latior* (Fox) (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology** 62: 446-449.
- CHANDRASHEKARA K.; GADAGKAR R. 1991. Behavioural Castes, Dominance and Division of Labour in a Primitively Eusocial Wasp. **Ethology**. 87: 269-283.
- COSTA-FILHO VC. 2014. **Estudo comparado sobre a flexibilidade comportamental das castas de duas espécies de vespas eussociais do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. [Dissertação]. Rio Claro: UNESP.
- COSTA-FILHO VC, SHIMA SN, DESUÓ IC, MURAKAMI AS. 2011. The Effects of the Social Hierarchy Destabilization on the Foraging Activity of Eusocial Wasp *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Psyche**. 1-8.
- CUNHA, D.A.S.; MENEZES, R.S.T.; COSTA, M.A.; LIMA, S.M.; ANDRADE, L.H.C.; ANTONIALLI-JUNIOR, W.F. 2017. Integrated Analyses of Cuticular Hydrocarbons, Chromosome and mtDNA in the Neotropical Social Wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). **Neotropical Entomology**, 46: 642-648.
- 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.; AREVALO, 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**. 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.
- DEJEAN, A., B. CORDOBA E J. M. CARPENTER. 1998. Nesting site selection by wasp in the Guianese rain forest. **Insectes Sociaux**. 45: 33–41.

- DESUÓ, I. C.; SHIMA, S. N.; LIMA, A. C. O.; GOMES, B.; DIAS, C. T. S. 2011. Caste Asymmetries in the Neotropical Swarm-Founding Wasp *Polybia (Trychothorax) ignobilis* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, v. 57, p. 57-59.
- ELISEI, T., D. L. GUIMARÃES, C. RIBEIRO JR. E F. PREZOTO. 2005. Foraging activity and nesting of swarm-founding wasp *Synoeca cyanea* (Hymenoptera: Vespidae: Epiponini). **Sociobiology**, 46: 317-327.
- 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**, v. 11, p.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.
- GELIN, L.F.F.; CRUZ, J. D.; NOLL, F. B.; GIANNOTTI, E.; SANTOS, G. M. M.; BICHARA-FILHO, C. C. 2008. Morphological caste studies in the neotropical swarm-founding Polistinae wasp *Angiopolybia pallens* (Lepeletier) (Hymenoptera: Vespidae). **Neotropical Entomology**, v.37, n.6, p. 691-701.
- 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 eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 33, n. 3, p. 325-338.
- GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. 1997. Queen Replacement In Post-Emergent Colonies Of The Social Wasp, *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 41, n. 1, p. 9-11.
- GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. 1999. Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 43, n. 3-4, p. 185-190.
- GORTON-JR, R.1978. Observations on the nesting behavior of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Vespidae: Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. **Insectes Sociaux**. 25: 197–204.
- HUGHES CR, STRASSMANN JE. 1988. Age Is More Important than Size in Determining Dominance among Workers in the Primitively Eusocial Wasp, *Polistes instabilis*. **Behaviour**. 107: 1-14.

- JEANNE, R. L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v.144, p. 63-150.
- JEANNE, R. L. 1975. The adaptiveness of social wasps nest architecture. **The Quarterly Review of Biology** 50: 267-287.
- JEANNE, R. L. 1980. Evolution of Social Behavior in the Vespidae. **Annual Review of Entomology**, v. 25, p. 371-96.
- 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**, v. 20, p. 2307-2321.
- LIMA, M. A. P., J. R. LIMA E F. PREZOTO. 2000. Levantamento dos gêneros, flutuação das colônias e hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae), no campus da UFJF, Juiz de Fora, MG. **Revista Brasileira de Zociências**. 2: 69–80.
- LITTE, M. 1977. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 2, p. 229–246.
- LITTE, M. 1979. *Mischocyttarus flavitarsus* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. *Z. Tierpsychol*, v. 50, p. 282-312.
- MACHADO, V.L.L., GRAVENA, S.; GIANNOTTI, E. 1988. Análise populacional e morfométrica em uma colônia de *Brachygastra lecheguana* (Latreille, 1824) na fase reprodutiva. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, v. 17, p: 491-506.
- MARQUES, O. M. E C. A. L. CARVALHO. 1993. Hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera-Vespidae) no município de Cruz das Almas – Estado da Bahia. **Insecta**. 2: 23–40.
- MARQUES, O. M., C. A. L. CARVALHO E J. M. COSTA. 1993. Levantamento das espécies de vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) no município de Cruz das Almas – estado da Bahia. **Insecta**. 2: 1–9.
- MICHELUTTI, K.B.; CARDOSO, C.A.L.; ANTONIALLI-JÚNIOR, W.F. 2017 Evaluation of Chemical Signatures in the Developmental Stages of *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae) Employing Gas Chromatography Coupled to Mass Spectrometry. **Revista Virtual de Química** 9: 535-547
- MONNIN, T. Chemical recognition of reproductive status in social insects. **Annales Zoologici Fennici**, v.43, p.515–530, 2006.

- MONTAGNA, T. S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. 2016. Morphological Differences between Reproductive and Non-reproductive Females in the Social Wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 693-698.
- MONTAGNA, T. S., V. O. TORRES, W. D. FERNANDES; W. F. ANTONIALLI-JUNIOR. 2010. Nest Architecture, Colony Productivity, and Duration of Immature Stages in a Social Wasp, *Mischocyttarus consimilis*. **Journal of Insect Science**. 10: 1–12.
- 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**, v.48, p.183- 207.
- MURAKAMI ASN, SHIMA SN, DESUÓ IC. 2009. More than one inseminated female in colonies of the independent-founding wasp *Mischocyttarus cassununga* von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). **Revista brasileira de Entomologia**. 53: 653–662.
- MURAKAMI, A.S.N.; NUNES, T. M.; DESUÓ, I. C.; SHIMA, S. N.; MATEUS, S. 2015. The Cuticular Hydrocarbons Profiles in the Colonial Recognition of the Neotropical Eusocial Wasp, *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, v. 62, n. 1, p. 109-115.
- NEVES, E. F.; ANDRADE, L. H. C.; SÚAREZ, 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**, v. 11, n. 3, 1891-1898.
- NEVES, E. F.; MONTAGNA, T. S.; ANDRADE, L. H. C.; SÚAREZ, Y. R.; LIMA, S. M.; ANTONIALLI-JR, W. F. 2013. Social Parasitism and Dynamics of Cuticular Hydrocarbons in Paper Wasps of the Genus *Mischocyttarus*. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 86, n. 1, p. 69-77.
- 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, Rio Claro, SP.
- NOLL, F.B. 2013. “Marimbondos”: a review on the neotropical swarm-founding polistines. **Sociobiology**, 60: 347-354.

- O'DONNELL, S. 1998. Effects of experimental forager removals on division of labour in the primitively eusocial wasp *Polistes intabilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Behaviour**, v. 135, p. 173–193.
- O'DONNELL, S. e R. L. JEANNE. 2002. The nest as fortress: defensive behavior of *Polybia emaciata*, a mud-nesting eusocial wasp. **Journal of Insect Science**. 2: 1–5.
- 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**. 159f. Mestrado (Mestrado em Zoologia) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.
- PARDI P. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology**, v. 21, n. 1, p. 1-13, 1948.
- PICKETT, K. M.; J. M. CARPENTER. 2010. Simultaneous analysis and the origins of sociality in the Vespidae (Insecta: Hymenoptera). **Arthropod Systematics and Phylogeny 68**: 3-33.
- RAPOSO-FILHO, J. R.; V. M. RODRIGUES. 1984. Habitat e local de nidificação de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* ZIKÁN, 1935 (POLISTINAE-VESPIDAE). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**. 13: 19–28.
- RICHARDS, O. W. 1945. A revision of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymen., Vespidae). Transactions of the Royal Entomological Society, London 95: 295–462.
- RICHARDS, O. W.; M. J. RICHARDS. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London**. 102:1-169.
- RICHARDS, O.W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum (Natural History).
- ROCHA, A. A.; GIANNOTTI, E. 2016. External Morphology during the Post-embryonic Development of Immatures of *Mischocyttarus nomurae* Richards (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 63, p. 998-1004.
- SANTOS, G. M. M.; N. GOBBI. 1998. Nesting habits and colonial productivity of *Polistes canadensis canadensis* (L.) (Hymenoptera - Vespidae) in a caatinga area, Bahia State - Brazil. **Journal of Advanced Zoology**. 19: 63–69.

- SCOBIE, A.A.; STARR, CK. 2012. Nest Structure of the Neotropical Social Wasp *Mischocyttarus baconi* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**. 59: 235-239.
- SILVA, I.M. 2008. **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à dinâmica do estabelecimento da hierarquia social**. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil, p 95
- SILVA, E.R.S.; MICHELUTTI, K.B.; ANTONIALLI-JÚNIOR, W.F.; BATISTOTE, M.; CARDOSO, C.A.L. 2016. Chemical signatures in the developmental stages of *Protopolybia exigua*. **Genetics and Molecular Research** 15: 1-12
- SILVEIRA, O.T. 2004. The male of *Mischocyttarus nomurae* Richards, with a re-examination of the limits and contents of the *M. cerberus* species group (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Mischocyttarini). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 48, n. 3, p. 335-338.
- SILVEIRA, O. T. 2008. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia** v. 52, n.4, p. 510-549.
- SILVEIRA, O. T., S. S. SILVA E FELIZARDO, S. P. S. 2015. Notes on social wasps of the group of *Mischocyttarus* (Omega) punctatus (Ducke), with description of six new species (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia**. 59: 154-168.
- SIMÕES, D., N. GOBBI E B. R. M. BATARCE. 1985. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia**. 10: 89–105.
- SINZATO, D. M. S., F. R. ANDRADE, A. R. DE SOUZA, K. DEL-CLARO E F. PREZOTO. 2011. Colony cycle, foundation strategy and nesting biology of a Neotropical paper wasp. **Revista Chilena de História Natural**. 84: 357–363.
- SLEDGE, M. F.; BOSCARO, F.; TURILLAZZI, S. 2001. Cuticular hydrocarbons and the reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 49, p. 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**, v. 50, p. 73-83.

- 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: 457–469.
- SOARES, E.R.P. 2015. **Varição inter e intraespecífica da composição química cuticular de vespas eussociais**. Dissertação de mestrado, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, Brasil, 64p.
- SOARES, E. R. P; TORRES, V. O.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. 2014. Reproductive Status of Females in the Eusocial Wasp *Polistes ferreri* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropical Entomology*, v. 43, p. 500–508, 2014. **Sociobiology**, v. 49, p. 401-409.
- SOMAVILLA, A.; M.L. OLIVEIRA E O.T. SILVEIRA. 2012. Guia de identificação dos ninhos de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) na Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**. 56: 405-414.
- SOUZA, M. M., E. P. PIRES, EUGÊNIO, E.ER. SILVA-FILHO. 2015. New Occurrences of Social Wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Semideciduous Seasonal Montane Forest and Tropical Dry Forest in Minas Gerais and in the Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro. **EntomoBrasilis**. 8: 65–68
- STARR, C.K. 1990. **Holding the fort: Colony defense in some primitively social wasps**, pp. 421-463 In: D.L. Evans e J.O. Schmidt (eds.), *Insect Defenses: Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predators*. Suny Press, New York, United States.
- STARR, C.K. 1991. **The nest as the locus of social life**, pp. 520-539 In: K.G. Ross e R.W. Matthews (eds.), *The Social Biology of Wasps*. Cornell Univ. Press, Ithaca, United States.
- STRASSMANN JE, FORTUNATO A, CERVO R, TURILLAZZI S, DAMON JM, QUELLER DC. 2004. Queen Loss in the Social Wasp *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomology Society**. 77: 343–355
- SUZUKI T. 2003. Queen replacement without gerontocracy in the paper wasp *Parapolybia indica* in temperate Japan. **Ethology Ecology & Evolution**. 15: 191-196.
- TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S; ZUCCHI, R. 2005. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera Vespidae), **Ethology Ecology & Evolution**, 17:2, 105-119.

- 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**, 3: 390-396.
- TECH, G.M.; MACHADO, V.L.L. 1989. Análise morfométrica em colônias de *Polybia (Miraptera) fastidiosuscula* Sasseur, 1854 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 33: 447-454.
- TOGNI, O. C. 2014. **Biologia e ecologia comportamental da vespa eusocial primitiva *Mischocyttarus (Megacanthopus) parallelogrammus* (Hymenoptera, Vespidae)**. 157f. Doutorado (Doutorado em Zoologia) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.
- TORRES, V.O.; MONTAGNA, T.S.; RAIZER, J.; ANTONIALLI-JUNIOR, W.F. 2012. Division of labor in colonies of the eusocial wasp, *Mischocyttarus consimilis*. **Journal of Insect Science**. 12: 1-15.
- TORRES, V. O.; SGUARIZI-ANTONIO, LIMA, S. M.; ANDRADE, L. H. C.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. 2014. Reproductive Status of the social wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 61, n. 2, p. 218-224.
- WENZEL, J. W. 1998. A Generic Key to the Nests of Hornets, Yellowjackets, and Paper Wasps Worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). **American Museum of Natural History**. 3224: 1–39.
- WEST-EBERHARD MJ. 1969. The social biology of Polistine wasps. **Miscellaneous publications/ University of Michigan**. 140:1-101.

APÊNDICES

APÊNCIDE A. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C1 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C1		Dominância				Total	Ranking	ID
		CHYY	CHOO	CHBB	CHRR			
Subordinação	CHYY		7	1	1	9	1 ^a	1,67
	CHOO	1		0	4	5	2 ^a	1,56
	CHBB	0	0		0	0	3 ^a	0,33
	CHRR	0	0	0		0	4 ^a	0,08
	Total	1	7	1	5	14		

APÊNCIDE B. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C2 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C2		Dominância				Total	Ranking	ID
		DTBB	DTRG	DTRB	DTYY			
Subordinação	DTBB		17	5	2	24	1 ^a	1,75
	DTRG	1		6	2	9	2 ^a	1,13
	DTRB	0	1		0	1	3 ^a	0,35
	DTYY	0	0	0		0	4 ^a	0,04
	Total	1	18	11	4	34		

APÊNCIDE C. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C4 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C4		Dominância						Total	Ranking	ID
		N1L4	ABB	AGB	ARR	AYY	AOO			
Subordinação	N1L4		3	4	0	1	3	11	1 ^a	14
	ABB	0		0	1	0	0	1	2 ^a	0,50
	AGB	0	0		1	0	0	1	3 ^a	0,40
	ARR	0	0	0		0	0	0	5 ^a	0,10
	AYY	0	0	0	0		0	0	2 ^a	0,50
	AOO	0	0	0	0	0		0	4 ^a	0,25
	Total	0	3	4	2	1	3	13		

APÊNCIDE D. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C5 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C5		Dominância						Total	Ranking	ID	
		EDOO	EDGB	EDYY	EDRB	EDBR	EDSPF1				EDSPF2
Subordinação	EDOO		13	3	5	2	1	7	31	1 ^a	45
	EDGB	0		1	1	1	1	1	5	2 ^a	0,74
	EDYY	0	1		0	1	0	1	3	3 ^a	0,60
	EDRB	0	0	0		1	1	0	2	4 ^a	0,30
	EDBR	0	0	0	0		2	0	2	6 ^a	0,11
	EDSPF1	0	0	0	0	1		0	1	5 ^a	0,15
	EDSPF2	0	0	0	0	0	0		0	7 ^a	0,04
	Total	0	14	4	6	6	5	9	44		

APÊNCIDE E. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C6 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C6		Dominância					Total	Ranking	ID
		NNRB	NNOO	NNOB	NNGO	NNRR			
Subordinação	NNRB		1	1	6	4	12	1 ^a	19
	NNOO	0		0	2	4	6	2 ^a	3,50
	NNOB	0	0		0	0	0	3 ^a	0,50
	NNGO	0	0	0		0	0	4 ^a	0,10
	NNRR	0	0	0	0		0	4 ^a	0,10
	Total	0	1	1	8	8	18		

APÊNCIDE F. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C8 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C8		Dominância						Total	Ranking	ID
		CJRG	CJBB	CJSP1	CJSP2	CJRR	CJYY			
Subordinação	CJRG		3	1	1	6	0	11	1 ^a	15
	CJBB	0		1	1	1	0	3	2 ^a	0,86
	CJSP1	0	1		0	1	0	2	2 ^a	0,86
	CJSP2	0	0	0		0	0	0	4 ^a	0,14
	CJRR	0	0	0	0		0	0	3 ^a	0,07
	CJYY	0	0	0	0	0		0	X	1
	Total	0	4	2	2	8	0	16		

APÊNCIDE G. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C9 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C9		Dominância				Total	Ranking	ID
		CMBB	CMRR	CMM1	CMOO			
Subordinação	CMBB		4	3	5	12	1 ^a	16
	CMRR	0		1	2	3	2 ^a	0,44
	CMM1	0	0		0	0	3 ^a	0,11
	CMOO	0	0	0		0	4 ^a	0,08
	Total	0	4	4	7	15		

APÊNCIDE H. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C10 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C10		Dominância							Total	Ranking	ID	
		DBRR	DBBG	DBRB	DBBB	DBYYG	DBYG	DBYY				DBBG
Subordinação	DBRR		1	4	2	2	1	1	2	13	1 ^a	20
	DBBG	0		0	3	0	0	1	0	4	2 ^a	3,00
	DBRB	0	0		0	1	0	0	0	1	4 ^a	0,40
	DBBB	0	0	0		0	0	0	1	1	6 ^a	0,30
	DBYYG	0	0	0	0		0	0	0	0	7 ^a	0,13
	DBYG	0	0	0	0	0		0	0	0	3 ^a	0,50
	DBYY	0	0	0	0	0	0		0	0	5 ^a	0,33
	DBBG	0	0	0	0	0	0	0		0	8 ^a	0,11
	Total	0	1	4	5	3	1	2	3	19		

APÊNCIDE I. Frequência de comportamentos de dominância e subordinação, Ranking e Índice de Dominância das fêmeas da colônia C11 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978.

Colônia C11		Dominância						Total	Ranking	ID	
		EJYY	BSP2	BBB	BBG	BOO	BSP1				BBY
Subordinação	EJYY		7	5	2	4	0	3	21	1 ^a	2,80
	BSP2	0		2	0	0	0	1	3	3 ^a	0,56
	BBB	1	0		0	0	0	0	1	2 ^a	1,10
	BBG	0	0	0		0	0	1	1	4 ^a	0,50
	BOO	0	0	1	0		0	0	1	4 ^a	0,50
	BSP1	0	0	0	0	0		0	0	X	1,00
	BBY	0	0	0	0	0	0		0	5 ^a	0,06
Total		1	7	8	2	4	0	5	27		

APÊNDICE J. Dados comportamentais e morfofisiológicos das fêmeas das colônias C1 a C6 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978 (n= 64).

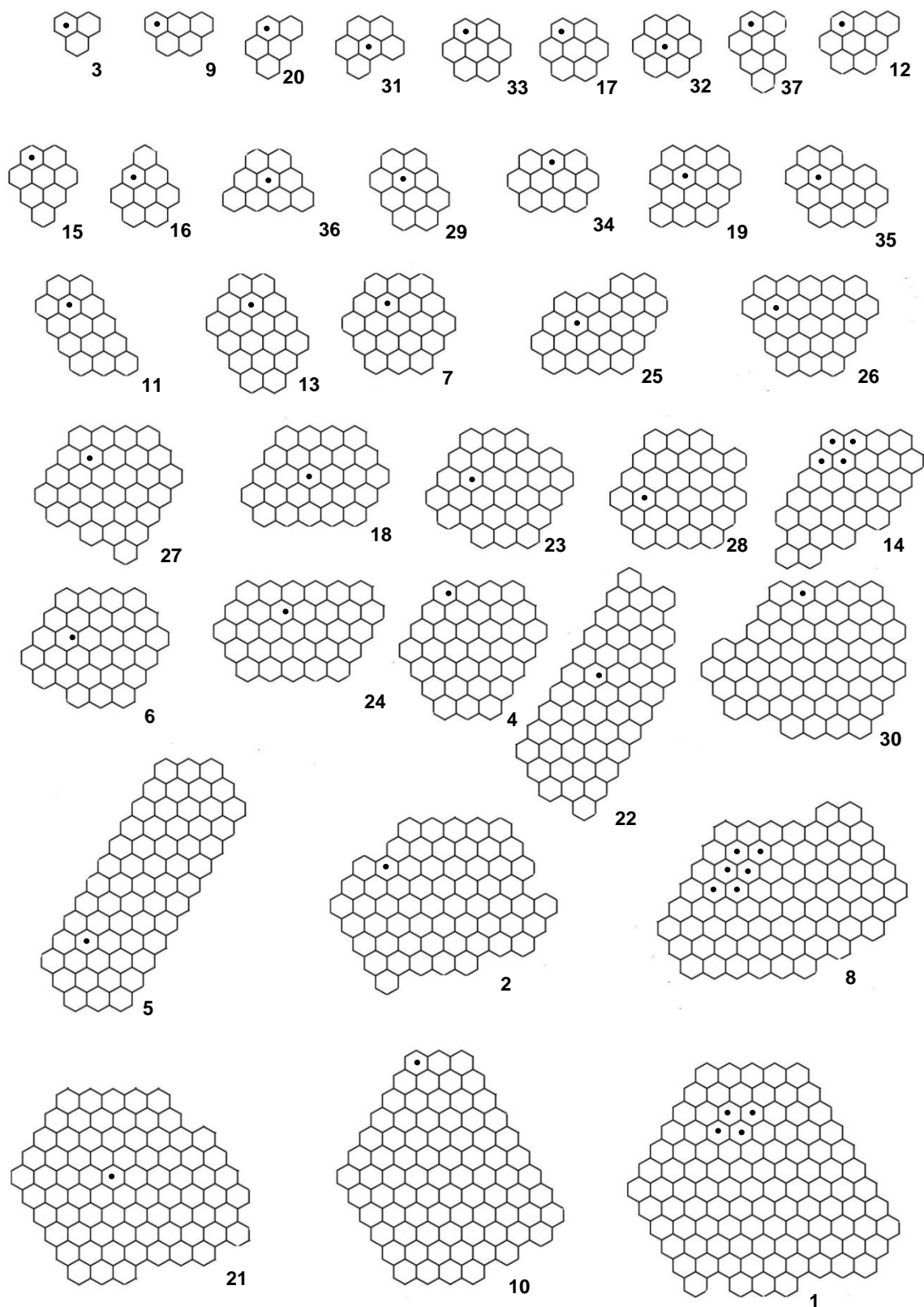
Colônia	Indivíduo	ID	Ranking	Distribuição de Tarefas	Tipo Ovariano	Insemin.	Idade Relativa
C1	CHYY	1.67	α	Dominante	D	CH	Velha
	CHOO	1.56	β	Intermediária	C	VA	Velha
	CHBB	0.33	Demais	Forageadora	A2	VA	Jovem
	CHRR	0.08	Demais	Forageadora	A1	VA	Velha
C2	DTBB	1.75	α	Dominante	C	CH	Velha
	DTRG	1.13	β	Intermediária	A2	VA	Velha
	DTRB	0.35	Demais	Forageadora	A2	VA	Velha
	DTYY	0.04	Demais	Forageadora	A1	VA	Mediano
C3	EBF1	N/A*	N/A	N/A	A1	VA	Mediano
	EBF2	N/A	N/A	N/A	A2	VA	Mediano
	EBF3	N/A	N/A	N/A	A2	VA	Jovem
	EBF4	N/A	N/A	N/A	A1	VA	Velha
	EBF5	N/A	N/A	N/A	B	CH	Jovem
	EBF6	N/A	N/A	N/A	D	CH	Velha
	EBF7	N/A	N/A	N/A	D	CH	Velha
	EBF8	N/A	N/A	N/A	A1	VA	Velha
	EBF9	N/A	N/A	N/A	A1	VA	Velha
	EBF10	N/A	N/A	N/A	A1	VA	Mediano
C4	N1L4	14	α	Dominante	B	CH	Velha
	ABB	0.50	β	Forageadora	A1	VA	Velha
	AGB	0.40	Demais	Forageadora	A1	VA	Mediano
	ARR	0.10	Demais	Forageadora	A1	VA	Jovem
	AYY	0.50	β	Forageadora	A1	VA	Mediano
C5	EDOO	45	α	Dominante	D	CH	Velha
	EDGB	0.74	β	Forageadora	B	VA	Velha
	EDYY	0.60	Demais	Forageadora	A1	VA	Velha
	EDRB	0.30	Demais	Forageadora	A1	VA	Mediano
	EDBR	0.11	Demais	Forageadora	A1	VA	Velha
	EDSPF1	0.15	Demais	Forageadora	A1	VA	Velha
C6	NNRB	19	α	Dominante	D	CH	Velha
	NNOO	3.50	β	Intermediária	C	VA	Velha
	NNOB	0.50	Demais	Forageadora	A1	VA	Mediano
	NNGO	0.10	Demais	Forageadora	A1	VA	Velha
	NNRR	0.10	Demais	Forageadora	C	CH	Velha

N/A: fêmeas não estudadas comportamentalmente; ID: índice de dominância; α : “Fêmeas α ” (as primeiras no ranking); β : “Fêmeas β ” (as segundas fêmeas no ranking); Demais: “demais fêmeas” (todas as fêmeas a partir da 3ª posição no ranking); A1: Filamentoso; A2: Filamentoso com oócitos pequenos; B: Moderado; C: Bem desenvolvido; D: Muito desenvolvido; CH: espermateca cheia; VA: espermateca vazia; Jovem: apódema com coloração amarela; Mediano: apódema com coloração castanho claro; Velha: apódema com coloração castanho-escuro ou preto.

APÊNDICE K. Dados comportamentais e morfofisiológicos das fêmeas das colônias C7 a C11 de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978 (n= 64).

Colônia	Indivíduo	ID*	Ranking	Distribuição de Tarefas	Tipo Ovariano	Insemin.	Idade Relativa
C7	CGF1	N/A	N/A	N/A	A1	VA	Velha
	CGF2	N/A	N/A	N/A	A1	VA	Jovem
	CGF3	N/A	N/A	N/A	B	VA	Velha
	CGF4	N/A	N/A	N/A	B	VA	Velha
	CGF6	N/A	N/A	N/A	D	CH	Velha
	CGF5	N/A	N/A	N/A	B	VA	Velha
C8	CJRG	15	α	Dominante	D	CH	Velha
	CJBB	0.86	β	Intermediária	B	VA	Velha
	CJSP1	0.86	β	Forrageadora	B	VA	Velha
	CJSP2	0.14	Demais	Forrageadora	B	VA	Jovem
	CJRR	0.07	Demais	Forrageadora	A2	VA	Jovem
	CJYY	1	X	Forrageadora	A1	VA	Velha
C9	CMBB	16	α	Dominante	D	CH	Velha
	CMRR	0.44	β	Forrageadora	A2	VA	Mediano
	CMM1	0.11	Demais	Forrageadora	A1	VA	Mediano
C10	DBRR	20	α	Dominante	C	CH	Velha
	DBBG	3.00	β	Forrageadora	C	CH	Velha
	DBRB	0.40	Demais	Forrageadora	B	VA	Velha
	DBBB	0.30	Demais	Forrageadora	B	VA	Jovem
	DBYYG	0.13	Demais	Forrageadora	D	CH	Mediano
	DBYG	0.50	Demais	Forrageadora	B	VA	Velha
	DBPP	0.11	Demais	Forrageadora	C	CH	Velha
C11	EJYY	2.80	α	Dominante	D	CH	Velha
	BSP2	0.56	Demais	Forrageadora	B	VA	Jovem
	BBB	1.10	β	Intermediária	A1	VA	Velha
	BBG	0.50	Demais	Forrageadora	A1	VA	Mediano
	BOO	0.50	Demais	Forrageadora	A1	VA	Velha
	BSP1	1.00	X	Forrageadora	A1	VA	Jovem
	BBY	0.06	Demais	Forrageadora	A1	VA	Velha

N/A: fêmeas não estudadas comportamentalmente; ID: índice de dominância; α : "Fêmeas α " (as primeiras no ranking); β : "Fêmeas β " (as segundas fêmeas no ranking); Demais: "demais fêmeas" (todas as fêmeas a partir da 3ª posição no ranking); A1: Filamentoso; A2: Filamentoso com oócitos pequenos; B: Moderado; C: Bem desenvolvido; D: Muito desenvolvido; CH: espermateca cheia; VA: espermateca vazia; Jovem: apódema com coloração amarela; Mediano: apódema com coloração castanho claro; Velha: apódema com coloração castanho-escura ou preta.



APÊNDICE L. Mapeamento dos ninhos de *Mischocyttarus nomurae* em Rio de Contas, Bahia indicando o posicionamento do pedicelo (em ordem crescente do número de células): números em arábico no canto inferior direito indicam os ninhos; pontos indicam o pedicelo; mais de um ponto por ninho indica pedúnculo reforçado.