
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Vanderlei Conceição Costa Filho

**Influência da atividade de forragem, números de
adultos e de larvas, na diferenciação de castas de
Mischocyttarus cerberus styx Richards, 1940
(Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**

Vanderlei Conceição Costa Filho

Influência da atividade de forragem, números de adultos e de larvas, na diferenciação de castas de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)

Orientadora: SULENE NORIKO SHIMA

Co-orientador: ANDRÉ SUNAO NISHIUCHI MURAKAMI

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de Rio Claro, para obtenção do grau de bacharel e licenciado em Ciências Biológicas.

Rio Claro
2010

595.798 Costa Filho, Vanderlei Conceição
C837i Influência da atividade de forragem, números de adultos e de larvas, na
diferenciação de castas de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940
(Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) / Vanderlei Conceição Costa
Filho. - Rio Claro : [s.n.], 2010
47 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Trabalho de conclusão de curso (licenciatura e bacharelado - Ciências
Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de
Rio Claro
Orientador: Sulene Noriko Shima
Co-Orientador: André Sunao Nishiuchi Murakami

1. Vespa. 2. Manipulação experimental. I. Título.

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

In memoriam

Aos meus avós...

Evaristo Costa
Sebastiana de Oliveira Costa

Américo Taccelli
Santina Floriano Taccelli

AGRADECIMENTOS

Meus agradecimentos são destinados a todas as pessoas que foram importantes para a realização desse trabalho, bem como para conclusão desse curso.

Primeiramente agradeço a toda minha família, especialmente meu pai Vanderlei e minha mãe Sueli que mesmo com todas as dificuldades da vida, fizeram todos os esforços possíveis para eu cursar uma universidade pública. E não menos importante, agradeço também a minha irmã Ana Paula, pelo modelo de dedicação e competência na vida acadêmica.

A minha namorada e companheira Lúgia (Margarida), que esteve sempre comigo me apoiando e me dando forças nas horas mais difíceis.

Aos meus amigos André, Batata, Bigode, Carolzinha, Cascão, por todas as conversas pela madrugada, pelos almoços e jantares agradáveis e por sempre acreditarem em mim.

Aos demais amigos da turma Calção, Jacke, Kolinos, Tia Rê e Tia Rô pela companhia e diversão nas festas e no Sujos.

A minha orientadora Prof.^a Dr.^a Sulene Noriko Shima pelo exemplo de ética e competência no meio científico.

Aos meus co-orientadores (gostaria que fosse possível mais de um) André Sunao Nishiuchi Murakami e Ivan Cesar Desuó, por todos os ensinamentos, ajuda nas análises dos dados e principalmente pelas brincadeiras e risadas durante os trabalhos.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo apoio financeiro.

A todos os companheiros das repúblicas Calabouço, Casa da mãe Joana e Siriemas.

A toda a turma do curso de Ciências Biológicas de 2006.

A todos os meus veteranos que me ensinaram que universidade não é mais ensino médio.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	6
2. OBJETIVOS.....	10
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	11
3.1. Frequência de adultos e larvas presentes nas colônias.....	11
3.2. Número de atividade de coleta de néctar e de presa.	12
3.3. Determinação das posições ocupadas pelas fêmeas na hierarquia social.....	12
3.4. Manipulações experimentais.....	13
3.5. Análises morfofisiológicas.....	14
3.6. Desenvolvimento ovariano, inseminação e quantidade relativa de tecido adiposo.....	15
3.7. Idade relativa.....	15
3.8. Idade real em dias.....	16
3.9. Influência de alguns fatores climáticos na atividade de forragem.....	16
3.10. Análise dos resultados.....	16
3.10.1. Temperatura, umidade e atividade de forragem.....	16
3.10.2. Manipulações experimentais.....	17
3.10.3. Diferenciação morfofisiológica.....	17
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	18
4.1. Frequência de adultos e larvas presentes nas colônias.....	18
4.1.1. Período quente e úmido.....	18
4.1.2. Período frio e seco.....	21
4.2. Número de atividade de coleta de néctar e de presa.....	23
4.3. Manipulação experimental.....	26
4.4. Análises morfofisiológicas.....	29
4.4.1. Caracteres morfológicos.....	29
4.4.2. Desenvolvimento ovariano, inseminação, quantidade relativa de tecido adiposo e idade relativa.....	33
5. CONCLUSÃO.....	38
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39

1. INTRODUÇÃO

A Ordem Hymenoptera, na qual estão incluídas as abelhas, formigas, os sínfitas, vespas parasitóides, solitárias e sociais, há muito vem cativando os pesquisadores, especialmente devido ao hábito alimentar das larvas (GAULD & BOLTON, 1988; HUNT, 2007). O comportamento social tem evoluído mais vezes independentemente nos Hymenoptera do que em qualquer outra ordem de insetos (WHEELER, 1928; WILSON, 1971). Muitos Hymenoptera sociais estão entre os macroinvertebrados terrestres dominantes da Terra e podem ter considerável importância ecológica (CHAPMAN & BOURKE, 2001; HUNT 2007; HUNT, 2003).

As vespas da Família Vespidae, por apresentarem espécies que variam desde solitárias até altamente eussociais, fornecem importante material de estudo para se entender a evolução da organização social (WILSON, 1971). A subfamília Polistinae, a mais diversificada, apresenta dois modos básicos de fundação de ninhos: por enxameamento (swarming-founding), onde um grupo de rainhas e numerosas operárias iniciam a formação de uma nova colônia, como ocorre nas espécies altamente eussociais, e por fundação solitária ou por associação, ocorrendo nos eussociais primitivos (ou basais) (JEANNE, 1980; RICHARDS, 1971).

Mischocyttarus, único gênero da tribo Mischocyttarini (CARPENTER, 1993), é o maior grupo com 245 espécies nominais atualmente reconhecidas em nove subgêneros (SILVEIRA, 2008), as quais se encontram distribuídas quase que exclusivamente na América do Sul (RICHARDS, 1978). Apenas duas espécies ocorrem no sul e oeste da América do norte (GADAGKAR, 1991). As espécies do gênero *Mischocyttarus* são um importante material de estudo por várias razões. Primeiro: as grandes diferenças morfológicas entre as espécies do gênero sugerem que existem adaptações comportamentais não encontradas em outros gêneros. Segundo: a notável diversidade na estrutura do ninho dentro do gênero sugere igual diversidade nas adaptações comportamentais. Terceiro: O grande número de espécies sugere uma radiação adaptativa de sucesso possibilitada provavelmente por especializações comportamentais. Finalmente, colônias pequenas e ninhos abertos facilitam observações detalhadas de todas as atividades dos adultos no ninho em qualquer momento (JEANNE, 1972).

O grupo de vespas eussociais do gênero *Mischocyttarus* funda o ninho solitariamente ou por associação de algumas fêmeas (HUNT, 2007; ROSS & MATTHEWS, 1991;

TURILLAZI & WEST-EBERHARD, 1996; JEANNE, 1972, 1980; RICHARDS, 1971, 1978; RICHARDS & RICHARDS, 1951). As vespas com tais hábitos de nidificação, incluindo *Mischocyttarus*, *Polistini*, e a maioria dos *Ropalidiini*, são geralmente caracterizadas pela falta de polietismo etário definido (JEANNE, 1991), castas indiferenciadas externamente e flexibilidade nos papéis sociais dos adultos (GADAGKAR, 1991; COWAN, 1991; RICHARDS, 1971).

As castas de espécies basais da Subfamília *Polistinae* são determinadas por interações agonísticas, cuja fêmea dominante é a poedeira funcional, e as subordinadas as que realizam as demais atividades relacionadas ao cuidado da prole e a manutenção da colônia (PARDI, 1948; REEVE, 1991). O desenvolvimento ovariano está correlacionado positivamente com a hierarquia de dominância em *Mischocyttarus cassununga*, *M. montei* e *M. cerberus styx*, estudadas respectivamente por Murakami (2006), Murakami & Shima (2007, 2010), Oliveira (2007) e Da Silva (2007).

Os trabalhos envolvendo a influência do número de adultos e de larvas na diferenciação de castas de *Mischocyttarus* são praticamente inexistentes. Litte (1979), ao remover adultos de colônias de *M. flavitarsis*, verificou que o tamanho dos adultos que emergiram diminuiu. Estudos mostrando a influência da relação operária/larva no aumento do tamanho corpóreo de fêmeas, de acordo com o desenvolvimento colonial e sazonalidade, em espécies eussociais basais, especialmente do gênero *Polistes*, foram realizados por Archer (1972), West-Eberhard, (1978), Turillazzi (1980), Miyano (1983), Dani (1994). No gênero *Polistes* foi verificado que fatores ambientais podem significativamente afetar o tamanho e o desenvolvimento ovariano das fêmeas (WEST-EBERHARD, 1969). Outro fator que pode interferir é o número de adultos, quanto maior for o número por larvas na colônia, a disponibilidade de alimento aumenta, levando à produção de indivíduos maiores (WEST-EBERHARD, 1969). Bourke (1988) verificou que a quantidade total de proteína estimada em colônias de *Polistes chinensis* aumentou exponencialmente com o tamanho da colônia.

A variação sazonal correlacionada ao tamanho das castas parece ser mais importante na zona temperada, nas quais as colônias são fundadas por fêmeas que sobreviveram ao inverno através da hibernação (WEST-EBERHARD, 1969; SPRADBERY, 1973; RICHARDS, 1971). Nutrição diferencial pode resultar em variação de tamanho, e pode determinar o sucesso reprodutivo dos membros das colônias (ALEXANDER, 1974; WEST-EBERHARD, 1975; STRASSMANN & ORGREN, 1983; KEEPING, 2000). Karsai & Hunt (2002), verificaram que a privação de alimento em larvas de *Polistes metricus* resultou em descendentes fêmeas de tamanho menor.

Alguns estudos feitos no Brasil têm mostrado que diferenças ligeiras entre fêmeas dominantes e subordinadas podem ter sido influenciadas pela variação sazonal em algumas espécies neotropicais tais como *Polistes versicolor* (GOBBI, 1977) e *Polistes lanio lanio* (GIANNOTTI, 1992). Trabalhos envolvendo tais aspectos, juntamente com a demanda de atividade de forragem em função do número de larvas e de adultos presentes nas colônias, e sua influência na diferenciação de castas em *Mischocyttarus* neotropicais, são inexistentes.

Embora a tribo Mischocyttarini apresente uma grande diversidade de espécies, pouquíssimos são os estudos até agora realizados. Entre as espécies, sem dúvida alguma, *M. drewsenii* tem sido a mais amplamente estudada (JEANNE, 1972; ARAÚJO, 1980; GIANNOTTI & TREVISOLI, 1993; NODA, 2005). Cabe destacar o trabalho de Jeanne (1972), que aborda vários aspectos da biologia social desta espécie. Tal trabalho, considerado clássico, tem sido utilizado como referência para se fazer análises comparativas. Outro trabalho que merece ser ressaltado, embora referente à tribo Polistini é o de West-Eberhard (1969) também considerado de referência importante para análises comparativas, já que ambas as tribos apresentam várias características comportamentais bastante semelhantes.

Quanto às outras espécies do gênero *Mischocyttarus* existem as seguintes publicações: *M. cassununga* (SIMÕES et al., 1985; GOBBI & SIMÕES, 1988; GIANNOTTI & FIERI, 1991; GIANNOTTI & SILVA, 1993; DIGIAMPIETRI-FILHO, 1998; PREZOTO & NASCIMENTO, 1999; MURAKAMI, 2006; PREZOTO et al., 2004; MURAKAMI & SHIMA, 2007, 2010); *M. latior* (CECÍLIO & GIANNOTTI, 1995), *M. mexicanus* (LITTE, 1977; HERMAN & CHAO, 1984 a, b); *M. immargimatus* (GORTON, 1978; HUNT, 1998); *M. labiatus* (LITTE, 1981); *M. angulata* e *M. basimaculus* (ITO, 1984); *M. mastigophorus* (O'DONNELL, 1998; MARKIWICZ & O'DONNELL, 2001); *M. cearensis* (ROCHA et al., 2007); *M. montei* (ZIKÁN, 1949; ZABOTO & SHIMA, 1998; SAKAMOTO, 2000; PONCE, 2001; DA SILVA, 2007). Nesses trabalhos a maior ênfase tem sido dada à biologia da nidificação, organização e hierarquia social, morfologia externa e interna, dinâmica populacional, comportamento trófico e de defesa, diferenciação de castas e comportamento de machos.

Em relação à *M. cerberus styx*, objeto do presente estudo, com exceção da descrição da espécie (RICHARDS, 1978), os seguintes trabalhos publicados foram: Giannotti (1998, 1999a) sobre ciclo colonial, arquitetura de ninho e organização social respectivamente; Silva & Noda (2000) atividade forrageadora e ritmo diário e sazonal; Da Silva (2007), diferenciação e determinação de castas sob a perspectiva nutricional larval em condições

naturais, e finalmente, Togni & Giannotti (2007), sobre comportamento de defesa contra ataque de formigas.

Os trabalhos envolvendo flexibilidade comportamental de vespídeos, que será abordada no seguinte estudo, também são escassos. Cabe destacar os trabalhos de West-Eberhard (1987), que usa a flexibilidade comportamental encontrada na espécie solitária *Zethus miniatus* para discutir sobre evolução social em Hymenoptera, e o trabalho de O'Donnell (1998), em que a retirada de forrageadoras de *Polistes instabilis*, acarreta recrutamento de novos indivíduos para a realização das tarefas de manutenção da colônia.

2. OBJETIVOS

Pretendeu-se responder duas questões principais:

1. O número de larvas e de adultos presentes na colônia influencia a atividade de forragem, e esta conseqüentemente, afeta o tamanho dos indivíduos?
2. Os fatores climáticos tais como temperatura e a umidade relativa do ar, uma vez que influenciam a atividade de forragem, podem afetar indiretamente à diferenciação de castas, especialmente quanto ao tamanho das fêmeas, desenvolvimento ovariano e inseminação?

Para responder as questões formuladas, as seguintes hipóteses foram testadas:

- a) Quanto mais larvas e adultos presentes na colônia, maior será a atividade de forragem, pois haverá maior demanda por parte da colônia e, por outro lado, mais indivíduos subordinados típicos (forrageadores) para executar a coleta de alimento. Espera-se que as fêmeas adultas, cujas larvas foram bem alimentadas, atinjam tamanhos maiores, quando comparadas com as de uma condição inversa.
- b) Em períodos quente e úmido, supõe-se que haverá maior abundância de alimento e, conseqüentemente, maior atividade de forragem, o que por sua vez, acarretará em indivíduos de tamanho maior, com ovários mais desenvolvidos (especialmente dos hierarquicamente bem posicionados no ranking social) e maior quantidade relativa de tecido gorduroso.
- c) Em períodos frio e seco, supõe-se que haverá menor disponibilidade de alimento e, conseqüentemente, menor atividade de forragem, o que por sua vez, acarretará em indivíduos de tamanho menor, com ovários menos desenvolvidos e menor quantidade de tecido gorduroso.
- d) Os fatores climáticos, temperatura e umidade relativa, os quais variam nos dois períodos do ano, podem afetar indiretamente à diferenciação de castas, especialmente quanto ao tamanho das fêmeas, já que tais fatores afetam diretamente à atividade de forragem. Espera-se com tal hipótese, obter resultados sobre a variabilidade no tamanho das fêmeas ao longo do ano, que muito provavelmente deve ocorrer.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Colônias de *Mischocyttarus cerberus styx*, nas fases de pré e pós-emergência foram observadas no Campus da UNESP do município de Rio Claro, SP (22°24'26''S, 47°33'36''W). Entre o período de outubro de 2008 a setembro de 2009 foram observadas no total nove colônias (Tabela 1), sendo cinco inicialmente na fase de pré-emergência durante a subfase larval (colônias M2, M3, M5, M7 e M9), e quatro na fase de pós-emergência, sendo duas durante a subfase pós-macho (colônias M1, M4), e duas durante a subfase pré-macho (colônia M6 e M11).

As fases e subfases do desenvolvimento colonial consideradas até então no projeto foram: Pré-emergência (subfase larval) e Pós-emergência (subfases pré-macho e pós-macho), as quais foram identificadas a partir de mapeamentos dos ninhos. Tais mapeamentos permitiram acompanhar o desenvolvimento larval, das pupas, e a emergência dos adultos.

Tabela 1: Período de observação, horas de observação, fase inicial do ciclo biológico, número inicial de células, ovos, pupas, fêmeas e machos das colônias de *Mischocyttarus cerberus styx* estudadas no presente trabalho.

Colônia	Período de Observação	Horas de Observação	Fase	Subfase	Nº de Células	Nº de Ovos	Nº de Larvas	Pupas	Fêmeas	Machos
M1	Out/08 a Nov/08	22,5	Pós	Pós-macho	35	10	15	7	4	2
**M2	Out/08 a Dez/08	24	Pré	Larval	22	4	8	0	3	0
**M3	Jan/09 a Fev/09	22,5	Pré	Larval	12	7	3	0	3	0
M4	Jan/09 a Fev/09	30	Pós	Pós-macho	69	19	20	27	9	3
**M5	Fev/09 a Abr/09	33	Pré	Larval	10	5	1	0	1	0
*M6	Mar/09 a Abr/09	18	Pós	Pré-macho	20	7	6	1	3	0
M7	Abr/09 a Jun/09	33	Pré	Larval	13	5	3	0	2	0
M9	Jul/09 a Out/09	43,5	Pré	Larval	9	1	5	0	1	0
*M11	Jul/09 a Set/09	27	Pós	Pré-macho	30	8	6	10	6	0

(*) Ninhos abandonados pelas vespas; não coletado.

(**) Colônias observadas inicialmente em pré-emergência e posteriormente em pós-emergência.

3.1. Frequência de adultos e larvas presentes nas colônias

O número de adultos foi contado ao amanhecer, garantindo que todos os adultos fizessem parte do censo. As larvas foram quantificadas através de mapeamentos, os quais foram feitos juntamente com as observações comportamentais das vespas. Os adultos foram marcados com tinta acrílica atóxica e de secagem rápida para identificar a sua posição na hierarquia social,

bem como a relação larva/adulto e a frequência de atividade de forragem observada quando se encontravam na fase larval.

3.2. Número de atividade de coleta de néctar e de presa.

Observações sobre a entrada de alimento na colônia foram feitas em dias alternados da semana, ou seja, um dia sim, outro não, com duração de duas horas por dia. A coleta de dados foi realizada nos picos de atividade, entre 12:30 e 14:00 horas, conforme estudo feito por Silva & Noda (2000) com *M. cerberus styx*, espécie do presente estudo. O néctar foi identificado quando houve ocorrência de trofaláxis entre adulto-adulto ou adulto-larva e, a presa, quando a vespa retornou carregando massa sólida, geralmente de cor clara e brilhante (Silva & Noda, 2000), a qual foi macerada com ou sem distribuição posterior aos outros adultos, que por sua vez, oferecem-na para as larvas. O material de construção de ninho, polpa vegetal, foi identificado quando o mesmo foi usado para a construção ou aumento de células. Segundo Silva & Noda (2000), as pelotas de alimento são de coloração mais claras e maiores do que as pelotas de polpa vegetal. A coleta de água foi identificada quando esta foi depositada diretamente nas paredes das células do favo e sem contato com outro indivíduo.

3.3. Determinação das posições ocupadas pelas fêmeas na hierarquia social

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

1. Dominante: ocupa a posição frontal do ninho, geralmente sobre a região de pupas, raramente deixa a colônia pra forragear e, portanto, passa o maior tempo de sua vida no ninho, geralmente é a primeira a solicitar o alimento das forrageadoras, exibe comportamento agonístico.
2. Oportunista: ocupa a região posterior da colônia e só realiza atividades de coleta de alimento para benefício próprio.
3. Forrageadora: não ocupa região específica e realiza atividades de coleta de alimento líquido e sólido pra benefício da colônia.

Por fim, durante o período de observação, também foram coletados dados adicionais sobre outros comportamentos:

- Tempo de permanência em repouso: foi considerado todo o tempo que as fêmeas permaneceram paradas ou realizando tarefas sobre o favo no ninho.
- Trofaláxis larva-adulto: foi considerada a frequência com que as fêmeas introduziram a cabeça no interior da célula e instigou a larva a doar saliva.
- Construção de células.
- Postura de ovo.

3.4. Manipulações experimentais

Para a complementação dos dados sobre atividade de forragem, foram realizadas manipulações experimentais com a retirada de indivíduos adultos de colônias de *Mischocyttarus cerberus styx* na fase de pós-emergência. Entre o período de março a maio de 2010 foram observadas no total seis colônias (Tabela 2), sendo duas inicialmente na fase de pós-emergência pré-macho (colônias M14 e M15) e quatro na fase pós-emergência pós-macho (colônias M16, M17, M18 e M19).

A coleta de atividade de forragem (néctar e presas), mapeamentos frequentes para acompanhar o número de larvas presentes, determinação do ranking social e demais comportamentos, foram realizados tendo em vista a metodologia já descrita. Contudo, as observações foram realizadas de maneira diferente durante as manipulações experimentais. As colônias foram observadas diariamente, durante seis ou cinco dias consecutivos, com duração de seis horas por dia. A coleta de dados foi realizada durante três horas pela manhã e três horas à tarde.

A retirada dos indivíduos da colônia ocorreu da seguinte forma:

- a. Durante os dois primeiros dias de observação as colônias foram observadas com todos os indivíduos previamente marcados para o estabelecimento da hierarquia, sem haver nenhuma manipulação experimental (controle).
- b. No final do segundo dia, o primeiro indivíduo foi retirado, e assim sucessivamente até o quinto ou quarto dia de observação, ou seja, após o segundo dia, foi retirado um indivíduo a cada final de observação diária. No último dia de observação restavam à colônia apenas dois indivíduos.
- c. Em três colônias, os indivíduos de menor posição hierárquica (forrageadoras) foram retirados (colônias M15, M16 e M17), ao passo que em outras três colônias, os

indivíduos de maior posição hierárquica (2^a, 3^a do ranking hierárquico e assim por diante), exceto a dominante, foram retirados (colônias M14, M18 e M19).

Tabela 2: Período de observação, horas de observação, fase e subfase da colônia no início das observações, número inicial de células, ovos, larvas, pupas, fêmeas e machos das colônias de *Mischocyttarus cerberus* *sp.* estudadas no presente trabalho.

Colônia	Período de Observação	Horas de Observação	Fase	Subfase	Número de Células	Número de Ovos	Número de Larvas	Pupas	Fêmeas	Machos
M14	09 - 14/03/10	36	Pós	Pós-macho	30	8	10	6	5	1
M15	07 - 11/04/10	30	Pós	Pré-macho	52	7	11	11	6	0
M16	13 - 18/04/10	36	Pós	Pré-macho	59	20	22	7	6	0
M17	27/04 - 02/05/10	36	Pós	Pós-macho	70	19	21	5	5	3
M18	18 - 24/05/10	30	Pós	Pós-macho	22	1	13	5	5	1
M19	26 - 30/05/10	30	Pós	Pós-macho	46	11	19	4	5	1

3.5. Análises morfofisiológicas

As seguintes medidas da cabeça, mesossoma, metassoma e asa (Figura 1), foram tomadas sob estereomicroscópio Wild-Leica acoplado com retículo micrométrico numa das oculares.

Cabeça:

1. LC (largura da cabeça): largura máxima medida frontalmente;
2. DmI (distância mínima interorbital): distância máxima medida frontalmente.

Mesossoma:

3. CM (comprimento do mesoscuto): comprimento máximo medido dorsalmente.
4. LM (largura do mesoscuto): largura máxima medida dorsalmente.
5. CME (comprimento do mesossoma): medido de perfil e da extremidade do pronoto até a base final do propódeo, excluindo o lóbulo propodeal.
6. AME (altura do mesossoma).

Metassoma:

7. ABT1 (altura basal do primeiro tergito): altura máxima medida de perfil.
8. AAT1 (altura apical do primeiro tergito): altura máxima medida de perfil.
9. CT1 (comprimento do primeiro tergito): comprimento máximo medido de perfil.
10. LT3 (largura) e 13 - AT3 (altura) do terceiro tergito gastral: a largura e a altura máximas medidas após a retirada da estrutura do gáster e pressionada sobre duas lâminas.
11. LT4 (largura) e 14 - AT4 (altura) do quarto tergito gastral: idem ao procedimento anterior.

Asa:

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

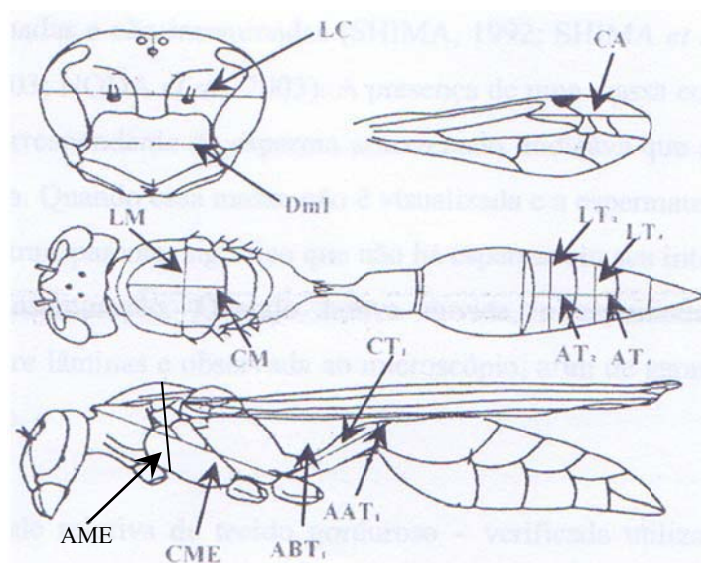


Figura 1: Caracteres morfológicos mensurados: LC, Dm1, CM, LM, AME, ABT1, AAT1, CT1, LT3, AT3, LT4, AT4 e CA (Adaptado de SHIMA et al., 1994).

3.6. Desenvolvimento ovariano, inseminação e quantidade relativa de tecido adiposo

Após dissecação, os padrões ovarianos foram estabelecidos e fotografados com a utilização de esteromicroscópio MZD4 - Leica que contém câmera fotográfica embutida. A inseminação foi verificada a partir do conteúdo da espermateca, ou seja, pela presença de espermatozoides armazenados, os quais podem ser visualizados pela opacidade da estrutura e coloração perolizada da mesma, ou pelo preparo de lâmina contendo a espermateca, a qual será levemente pressionada com lamínula e levada ao microscópio. Quanto ao tecido gorduroso será usado um parâmetro relativo: M (muito, cerca de 100%, tecido cobrindo todos os órgãos internos), B (bastante, cerca de 75%), M (médio, 50%) e P (pouco, cerca de 25%).

3.7. Idade relativa

A idade relativa foi determinada examinando-se a pigmentação dos apódemas transversos dos esternitos, cujo método tem sido muito utilizado em vespas da tribo Epiponini e por vários autores (RICHARDS, 1971, 1978; SHIMA et al., 1994, 1996 a, b, 1998, 2000; NOLL & ZUCCHI, 2000; NASCIMENTO et al., 2003; NODA et al., 2003, DESUÓ et al., 2009). Adotou-se: Pr (preto), indivíduos muito velhos; ME (marrom escuro), indivíduos velhos; MC (marrom claro), indivíduos jovens; AC (amarelo claro), indivíduos muito jovens.

3.8. Idade real em dias

Durante as observações, quando foi registrada a emergência de novos adultos, estes foram marcados e o dia do nascimento anotado. A coleta de dados dos comportamentos ocorreu normalmente. Esses adultos com idade conhecida foram coletados juntamente com a colônia no final do período de observação.

3.9. Influência de alguns fatores climáticos na atividade de forragem

Para verificar se a temperatura, umidade relativa e o índice de precipitação influenciam nas atividades de forragem, e estas por sua vez interferem na diferenciação de castas, especialmente quanto ao tamanho, os dados desses fatores climáticos foram levados em consideração na análise dos resultados. Os referidos dados foram obtidos do CEAPLA (Centro de Análise e Planejamento Ambiental) localizado no Campus da Unesp de Rio Claro, SP, local onde o trabalho foi desenvolvido.

3.10. Análise dos resultados

Todos os testes foram realizados usando os pacotes estatísticos SAS 9.2 e JMP 7.0.

3.10.1. Temperatura, umidade e atividade de forragem

Depois de testada a normalidade dos dados, tornou-se necessário a transformação dos mesmos para aproximá-los de uma distribuição normal, contudo, essa transformação foi suficiente para normalizar os dados de temperatura e umidade, mas não para a atividade de forragem, que mesmo após a transformação continuaram assimétricos, entretanto, houve uma melhora significativa na simetria dos dados.

A tabela 3 apresenta um resumo dos resultados obtidos em relação aos pressupostos estatísticos. De acordo com a tabela 1, é recomendável tratar as variáveis temperatura e umidade através de testes paramétricos, como a one-way ANOVA, ou um simples test t. Infelizmente a mesma abordagem não pode ser realizado com os dados de atividade de forragem, uma vez, que mesmo após as transformações os dados continuaram assimétricos, e mais importante, as variâncias são heterogêneas, por isso é recomendável a aplicação de testes não paramétricos como ANOVA de Kruskal Wallis.

Tabela 3: Variáveis, normalidade, homocedasticidade e testes recomendados.

Variáveis			
Pressupostos	Atividade de Forragem	Umidade	Temperatura
Normalidade	<i>Não</i>	<i>Sim</i>	<i>Sim</i>
Homocedasticidade	<i>Não</i>	<i>Não(*)</i>	<i>Sim</i>
Teste Recomendado	<i>KW-ANOVA</i>	<i>ANOVA</i>	<i>ANOVA</i>

*- valor muito próximo de 5% cabe ao pesquisador a interpretação dos dados.

Para verificar se há diferença entre o número de atividade de forragem (coleta de néctar ou presa) de acordo com os dois períodos do ano (estações quente e úmida e fria e seca), os dados coletados foram submetidos ao teste não paramétrico ANOVA de Kruskal Wallis. Para uma melhor comparação dos dados de atividade de forragem entre os períodos do ano, as análises estatísticas foram realizadas usando a razão forragem/adulto, calculada através da divisão entre o número de atividades e forragem realizadas por dia, pelo número total de adultos nos diferentes períodos do ano.

Para testar o nível de relação entre atividade de forragem, umidade relativa e temperatura, foi utilizado o teste de correlação de Person. O mesmo teste foi utilizado para verificar a correlação entre as razões larva/adulto e forragem/adulto.

3.10.2. Manipulações experimentais

Depois de testada a normalidade dos dados, optou-se por usar na análise dos dados comportamentais das manipulações experimentais o teste ANOVA.

3.10.3. Diferenciação morfofisiológica

Os dados morfométricos foram analisados através do teste ANOVA e da Análise de Função Discriminante Canônica.



Figura 2: Ninho de *Mischocyttarus cerberus styx*.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Frequência de adultos e larvas presentes nas colônias

A aplicação do teste estatístico de análise de variância (One-Way ANOVA) para temperatura e umidade relativa, obtiveram-se os seguintes resultados: Segundo a figura 3, percebe-se que as temperaturas diferem entre as estações do ano, sendo que na estação quente e úmida ela é maior que na fria e seca ($F=18,335$; $p<0,0001$). Já para a variável umidade também houve diferença significativa ($F=6,585$; $p<0,05$). O Box plot revela que a umidade média do período quente é maior que o do período frio (Figura 3). Desta forma, fica justificada a separação entre duas estações do ano (1 – quente e úmida e 2 – fria e seca).

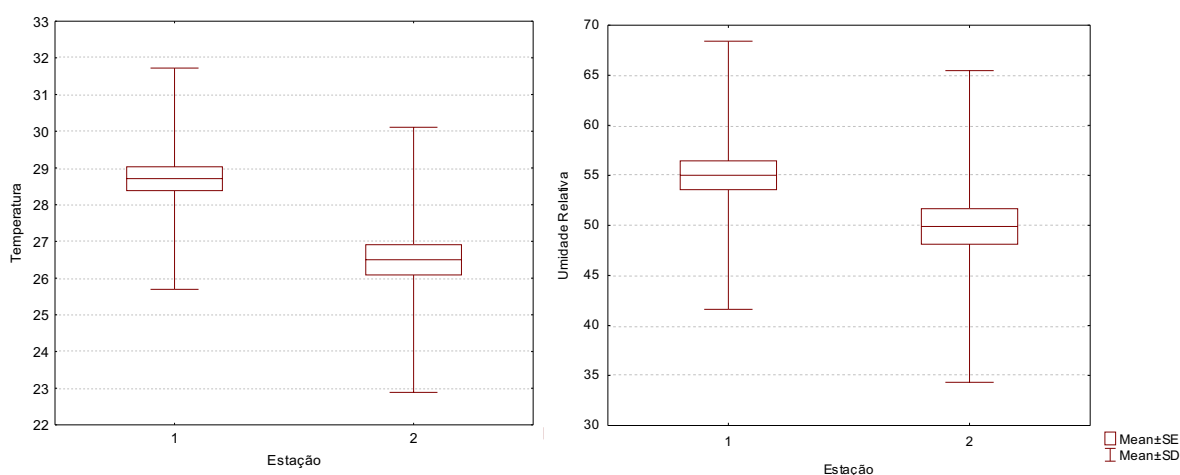


Figura 3: Box plot da temperatura e umidade relativa no momento das observações. Dados agrupados por estação. 1 = estação quente e úmida; 2 = estação fria e seca.

4.1.1. Período quente e úmido

As colônias M1, M2, M3 e M4 (Tabela 1) foram observadas durante o período quente e úmido do ano, entre os meses de outubro de 2008 e fevereiro de 2009. No início das observações, as colônias M2 e M3 encontravam-se na fase de pré-emergência subfase larval, e as colônias M1 e M4 encontravam-se na fase de pós-emergência pós-macho.

Para as colônias M2 e M3, inicialmente em pré-emergência, o esperado era que houvesse uma tendência inicial de aumento no número de larvas, e posteriormente, com a emergência de adultos, o número de larvas variasse pouco. Contudo, na colônia M2 (Figura 4), ocorreu o contrário do esperado, provavelmente pelo fato de que durante a fase de pré-emergência, houve intensa competição e agressão entre os indivíduos da colônia, fato comum na fase de

pós-emergência. Segundo Jeanne (1972), colônias na fase de pré-emergência quando há a presença de várias fundadoras, os indivíduos podem se comportar da mesma forma que colônias em fase de pós-emergência até o estabelecimento da hierarquia. Depois que as agressões diminuíram, houve um grande aumento no número de larvas, apesar do número de adultos não ter aumentado na mesma proporção. Já a colônia M3 obedeceu ao padrão esperado, uma tendência inicial de aumento no número de larvas, e posteriormente, com a emergência de adultos, o número de larvas variou pouco (Figura 5).

Colônias em pré e pós-emergência, mesmo com baixo número de indivíduos, como é o caso do ninho M3, mantém um número máximo de larvas. O aumento nesse número na fase de pré e pós-emergência é em decorrência da eclosão de ovos, e a diminuição é devido principalmente à passagem de larvas grandes para o último estágio do desenvolvimento (pupa), e eventualmente a canibalismo e ação de parasitoides (apenas para as colônias M6 e M11).

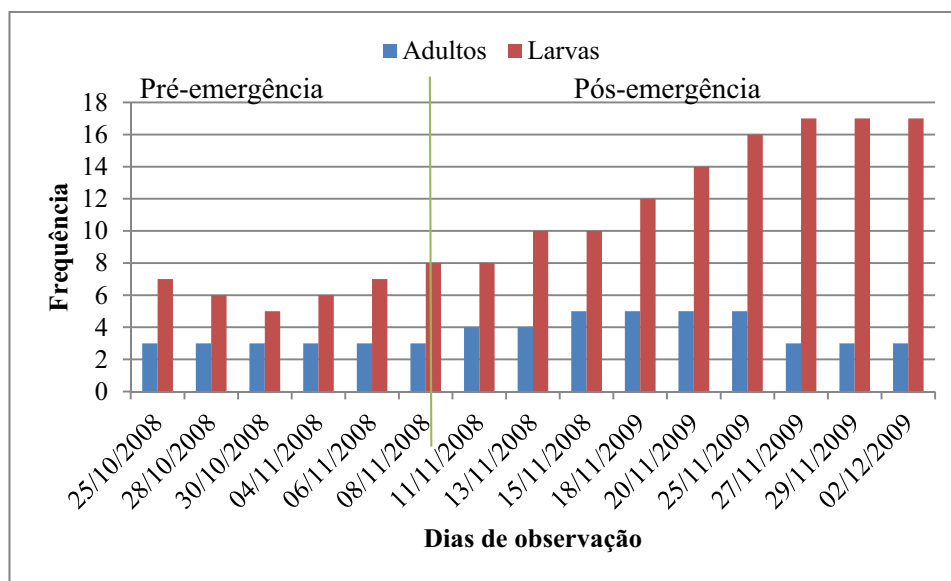


Figura 4: Números totais de larvas e adultos da colônia M2 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

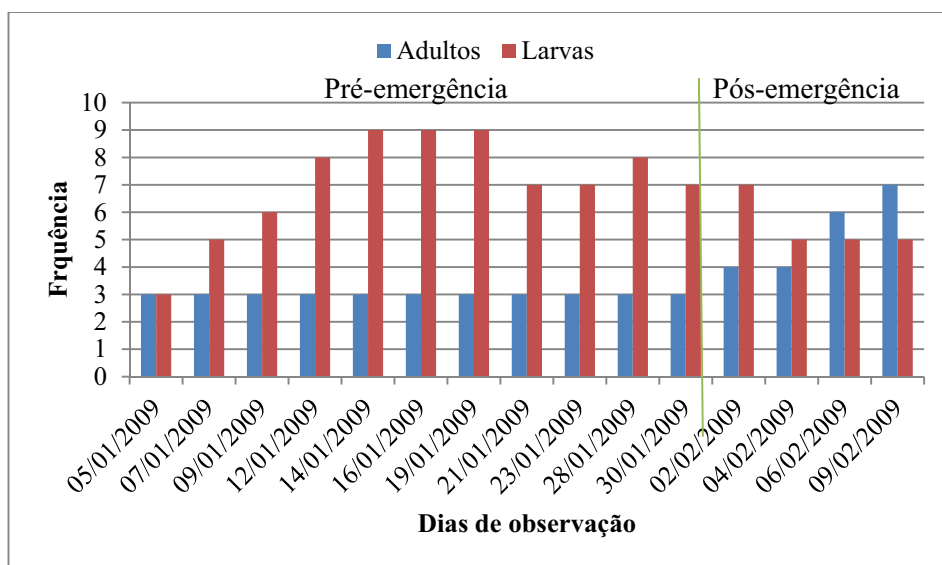


Figura 5: Números totais de larvas e adultos da colônia M3 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Quando se compara as colônias M2 e M3, com colônias que desde o início das observações encontravam-se na fase de pós-emergência (M1 e M4), nota-se o mesmo padrão, ou seja, após atingir um número máximo de larvas suportado pelo ninho, esse número tende a manter-se praticamente constante ou variar pouco, e posteriormente diminuir, mesmo com a emergência de novos adultos (Figuras 6 e 7).

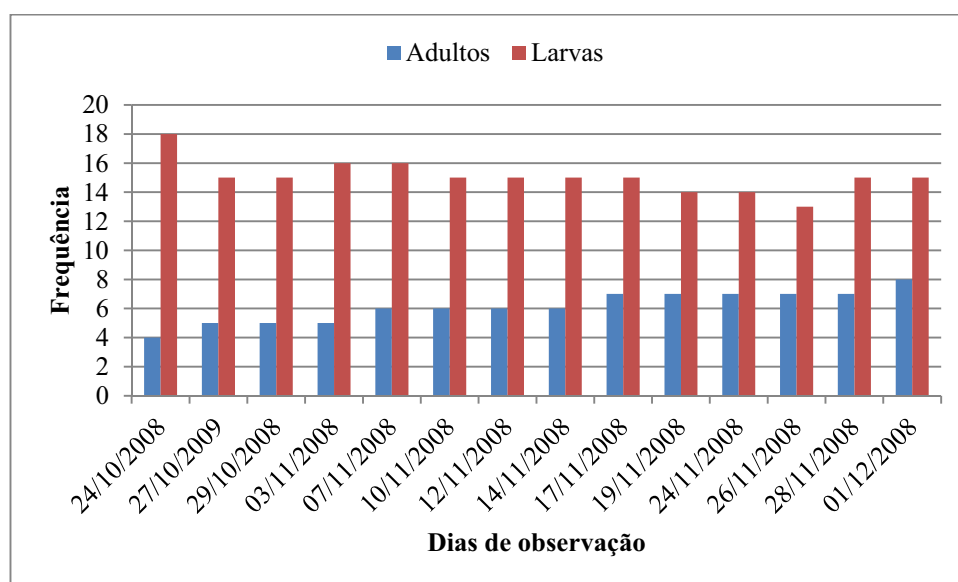


Figura 6: Números totais de larvas e adultos da colônia M1 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

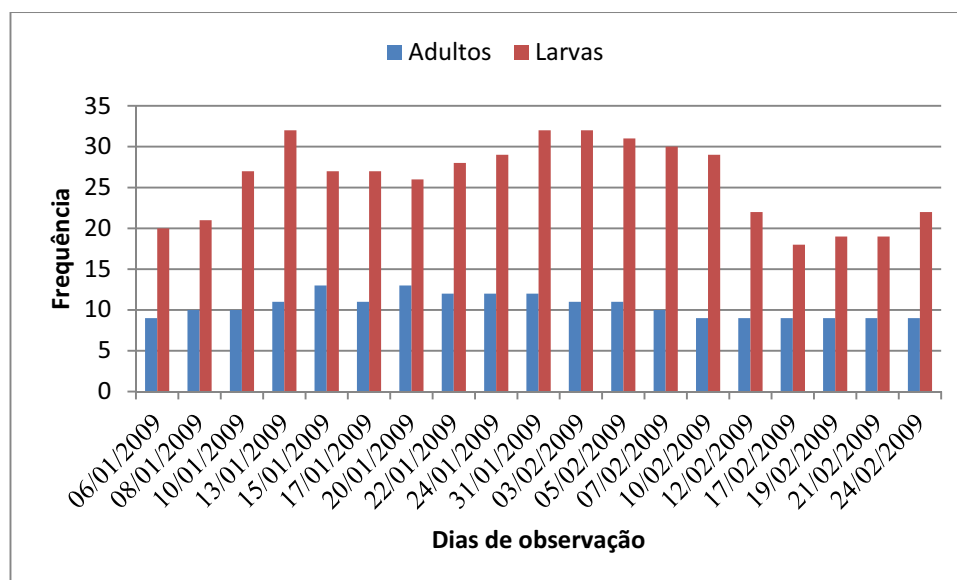


Figura 7: Números totais de larvas e adultos da colônia M4 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

O número máximo de larvas suportado pelo ninho pode variar de acordo com diversos fatores, tais como número de células do favo, fase do ciclo biológico, número de forrageadoras, disponibilidade de recursos entre outros. Por exemplo, a colônia M2 possuía no início do período de observação 22 células, ao passo que a colônia M3 possuía 12 células (Tabela 1). Dessa forma o número máximo de larvas suportado pela colônia M2 será maior do que para a colônia M3, como pode ser verificado nas figuras 4 e 5.

A colônia M5, como foi observada no período de transição entre quente e úmido e frio e seco, não foi considerada na comparação entre número de adultos e larvas entre os diferentes períodos do ano.

4.1.2. Período frio e seco

Durante o período frio e seco, entre março e setembro de 2009, foram observadas as colônias M6, M7 e M11 (Tabela 1). No início das observações, as colônias M6 e M11 encontravam-se na fase de pós-emergência pré-macho e a colônia M7 na fase de pré-emergência subfase larval.

A colônia M7, inicialmente em pré-emergência, observada no período frio e seco, apresentou o mesmo padrão das colônias em pré-emergência observadas no período quente e úmido, ou seja, inicialmente houve um aumento inicial no número de larvas, e posteriormente, com a emergência de novos adultos esse número diminuiu, variando pouco (Figura 8), devido ao mesmo fato, espaço ou condições limitadas para mais larvas no ninho.

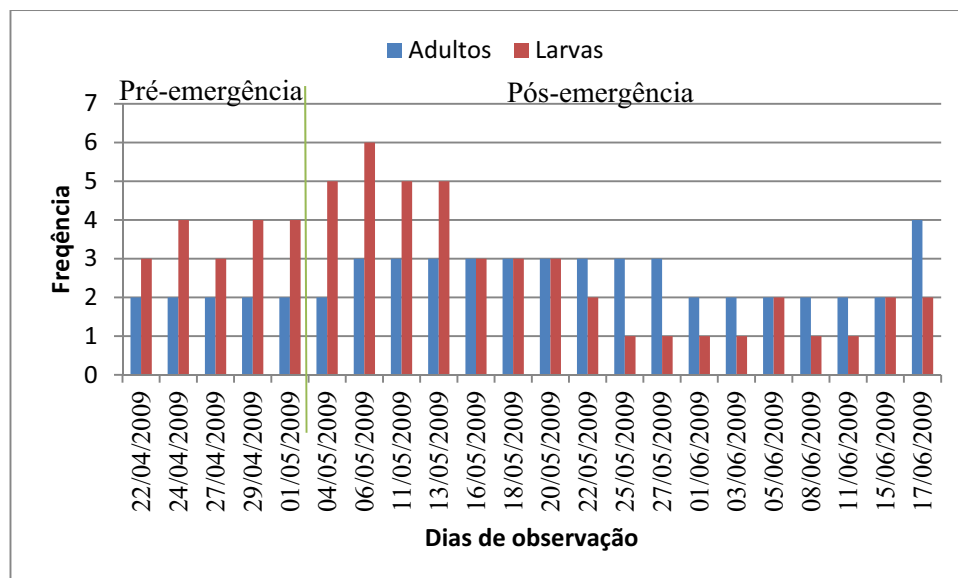


Figura 8: Números totais de larvas e adultos da colônia M7 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

Nas colônias M6 e M11, que desde o início das observações encontravam-se na fase de pós-emergência, houve abandono dos adultos presentes no ninho devido à ação de parasitoides. Mesmo assim, durante as observações em que todos os adultos ainda estavam presentes na colônia, foi encontrado o mesmo padrão das colônias em pós-emergência observadas no período quente e úmido. O número de larvas variou pouco depois de o ninho atingir sua capacidade máxima, tendendo a se manter constante (Figuras 9 e 10).

A colônia M9, como foi observada no período de transição entre frio e seco e quente e úmido, não foi considerada na comparação entre número de adultos e larvas entre os diferentes períodos do ano.

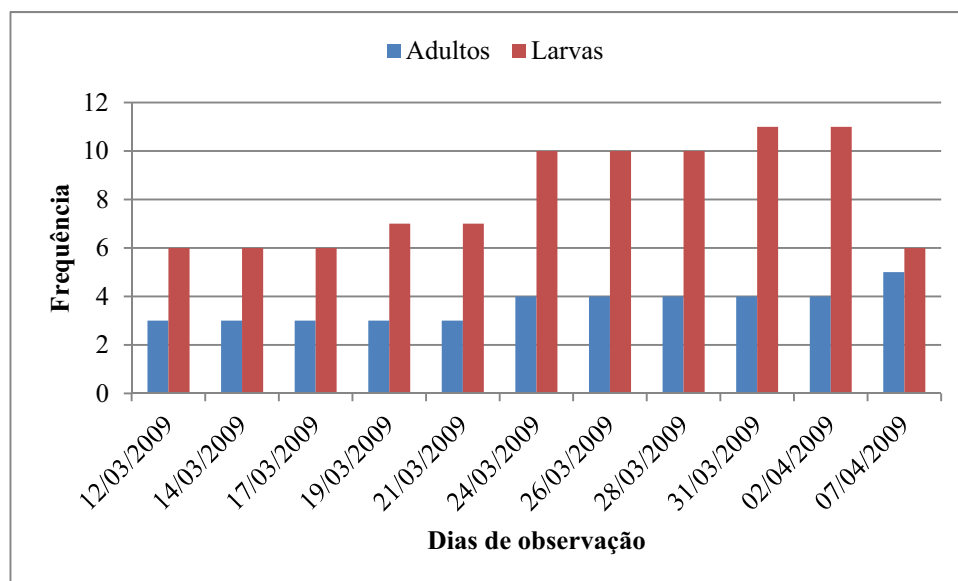


Figura 9: Números totais de larvas e adultos da colônia M6 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

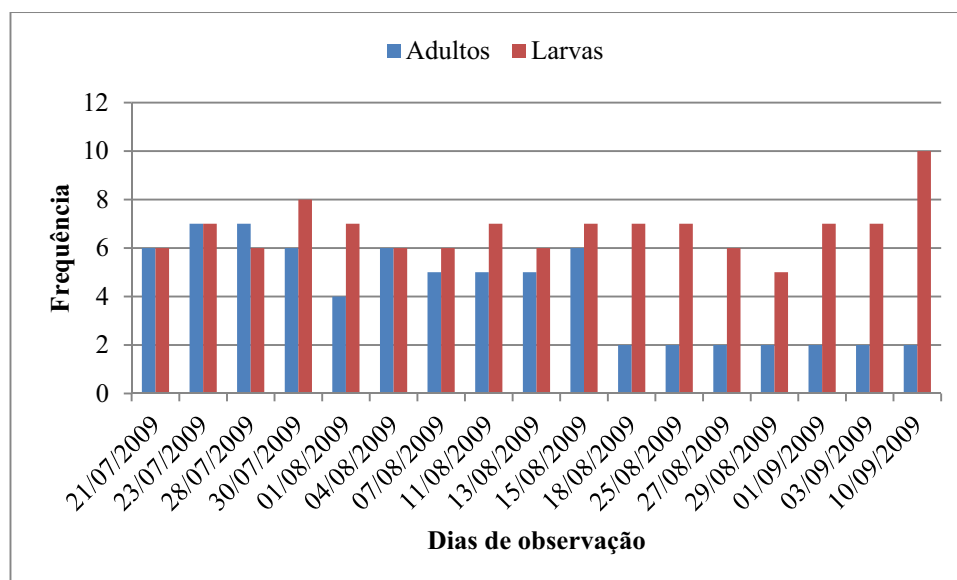


Figura 10: Números totais de larvas e adultos da colônia M11 de *Mischocyttarus cerberus styx*. A partir do dia 18/8/2009 houve abandono de adultos do ninho M11 devido à ação de parasitoides.

Comparando-se o número de larvas das colônias observadas nos períodos quente e úmido e frio e seco, pode-se notar que todas seguem o mesmo padrão, colônias em pré-emergência dos dois períodos tenderam a possuir picos de aumento no número de larvas (Figuras 4, 5 e 8). Esse número na fase pós-emergência em ambos os períodos tendeu a oscilar pouco, mantendo-se praticamente constante, sendo que, depois de atingir o número máximo de larvas suportadas pelo ninho, este tende a diminuir (Figuras 6, 7, 9 e 10).

Dessa forma, com relação ao número de larvas dos dois períodos do ano (quente e úmido e frio e seco), pode-se concluir que esse número será maior ou menor dependendo do tamanho do ninho e o número de células construídas (Tabela 1), não dependendo da estação do ano.

4.2. Número de atividade de coleta de néctar e de presa

O resultado do teste KW-ANOVA (Kruskal Wallis ANOVA) mostra que há diferenças entre as medianas das atividades de forragem de acordo com a estação do ano ($H=4,31$; $p=0,0379$), sendo que foi estatisticamente maior no período quente e úmido (Figura 11).

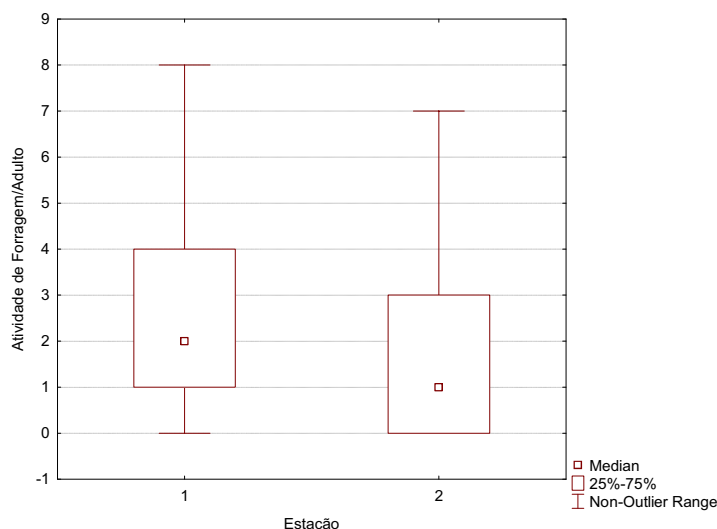


Figura 11: Box plot da razão atividade de forragem/adulto. Dados agrupados por estação. 1 = estação quente e úmida; 2 = estação fria e seca.

A hipótese de que o número de atividades de forragem por adulto no período quente e úmido já era esperada por diversos fatores. Nas estações mais quentes do ano, há maior disponibilidade de recursos, tais como presas em potencial, na primavera diversas espécies vegetais iniciam o período de floração, aumentando a disponibilidade de néctar, além de que, como as vespas são animais que variam a temperatura corporal de acordo com a temperatura do ambiente, esses insetos estão mais ativos em períodos do ano com temperaturas mais elevadas.

Para a complementação dos resultados já analisados, foi realizado o teste de correlação de Person entre atividade de forragem, temperatura e umidade (Tabela 5). Através dos resultados obtidos, pode-se concluir que há uma pequena, mas positiva e significativa correlação entre atividade de forragem e temperatura ($r=0,186$; $p<0,05$), pequena e negativa entre umidade e atividade de forragem ($r=-0,168$; $p<0,05$) e finalmente, uma forte correlação negativa entre temperatura e umidade ($r=-0,481$; $p<0,05$).

A realização do teste de correlação foi importante para reforçar a afirmação de que o número de atividades de forragem realizadas pelas colônias está intimamente relacionado com a temperatura do dia, e de que não está relacionada com a umidade relativa.

Tabela 5: Correlação de Person entre atividade de forragem, umidade relativa e temperatura.

$p < 0.05$ N=164			
	Atividade de Forragem	Umidade relativa	Temperatura
Atividade de Forragem	1.000000	-0.168032	0.186870
Umidade relativa	-0.168032	1.000000	-0.481355
Temperatura	0.186870	-0.481355	1.000000

Depois de testada a correlação entre temperatura e atividade de forragem, também foi testada a correlação entre número de larvas, número de adultos e atividade de forragem. Para isso, foi realizado novamente o teste de correlação de Person entre duas razões, razão larva/adulto, calculada pela divisão entre o número de larvas pelo número de adultos, e da razão forragem/adulto, calculada pela divisão entre o número de atividade de forragem pelo número de adultos, sendo essas razões referentes a cada dia de observação.

Segundo a correlação de Pearson há uma correlação moderada à baixa, positiva e significativa ($r=0,355$; $p<0,05$) entre essas duas variáveis. Desta forma, enquanto a razão larva/adulto aumenta, espera-se também um pequeno aumento na razão forragem/adulto, como forma de compensar a maior demanda alimentar da colônia. Tal padrão é observável no scatterplot abaixo (Figura 12), onde se mostra uma correlação positiva entre as variáveis, porém moderada. Em outras palavras, quando maior a razão larva/adulto, mais vezes os indivíduos da colônia sairão em busca de alimento para suprir as necessidades fisiológicas das larvas.

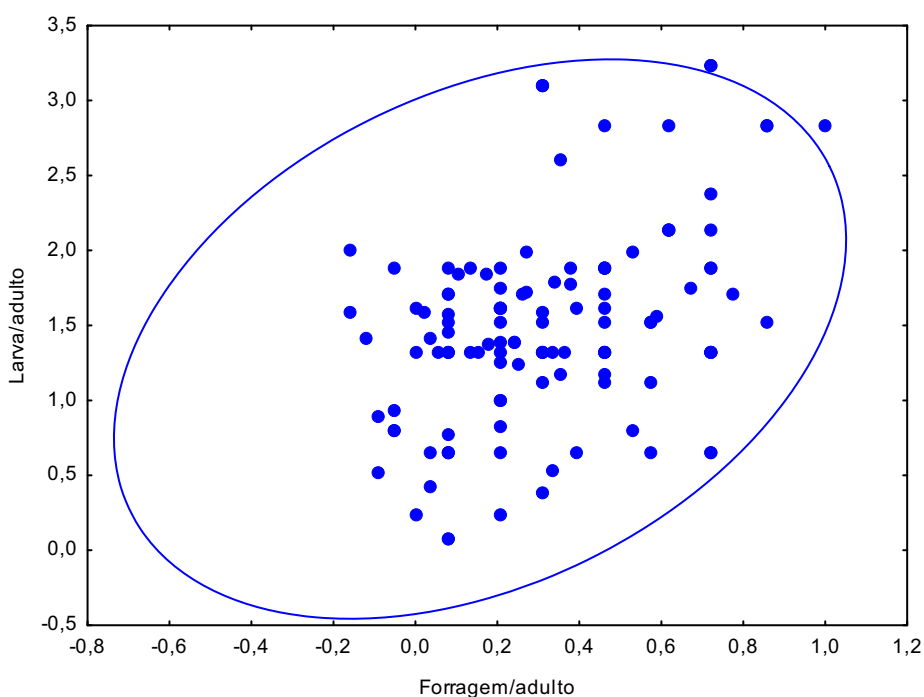


Figura 12: Scatterplot da correlação de Person entre as razões larva/adulto e forragem/adulto.

Depois de concluídas todas as análises sobre atividade de forragem, e suas possíveis correlações, pode-se concluir que o número de atividades de forragem realizadas pelos indivíduos de *Mischocyttarus cerberus styx* dependerá de dois fatores principais, temperatura e número de larvas no ninho, sendo que quanto maiores forem esses fatores, mais vezes as vespas sairão em busca de alimento.

4.3. Manipulação experimental

O objetivo inicial das manipulações experimentais era verificar qual era a relação entre número de adultos na colônia e atividade de forragem, ou seja, qual a consequência da retirada de parte das forrageadoras na manutenção diária do ninho. Porém, a necessidade de adaptação da metodologia durante as manipulações, trouxe mais algumas questões tais como:

- A retirada de adultos com posições hierárquicas diferentes alterará também de forma diferente a dinâmica da colônia?
- Existe um número crítico de adultos no ninho, independente da posição hierárquica, a partir do qual a colônia diminui drasticamente o número de atividades de forragem, que acarretará na inviabilidade da mesma?

Os dados da manipulação experimental demonstraram que em colônias de *Mischocyttarus cerberus styx*, a retirada de indivíduos hierarquicamente superiores, diminui significativamente o número de atividades de forragem diárias (Figura 13), quando comparada com as observações controle (sem retirada de indivíduos). Já a retirada de indivíduos com menor posição hierárquica não afetou significativamente o número de atividades de forragem diária.

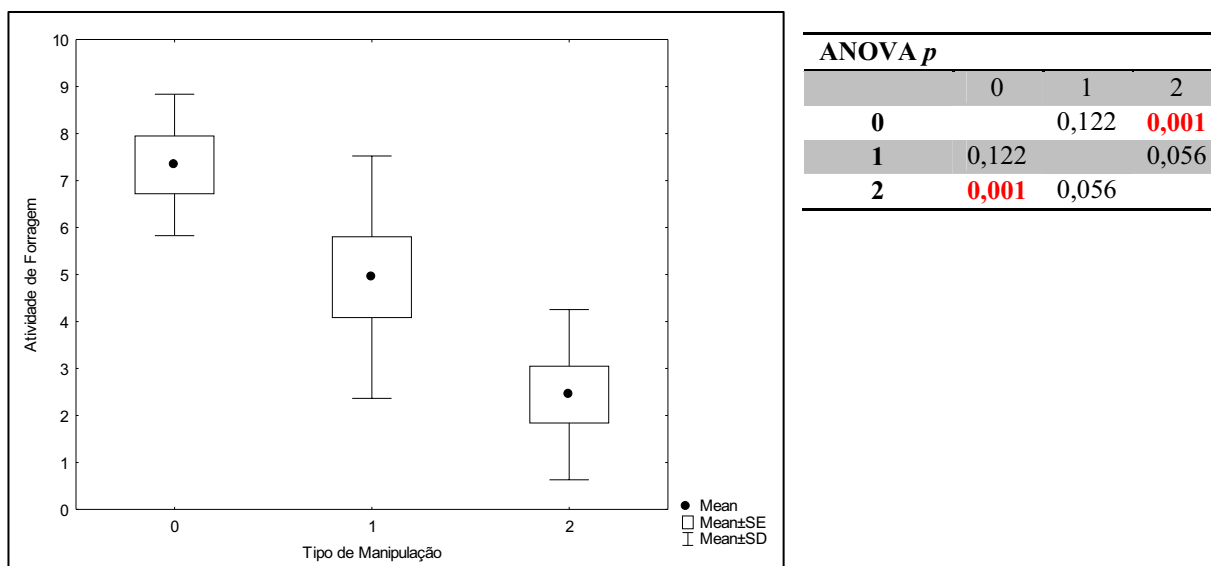


Figura 13: Tipo de manipulação, número de atividades de forragem realizadas nas colônias manipuladas. 0 = controle; 1 = retirada de indivíduos com menor posição hierárquica; 2 = retirada de indivíduos hierarquicamente superiores.

A retirada dos indivíduos hierarquicamente superiores demonstrou afetar mais o número total de atividades de forragem diárias realizadas na colônia do que quando se retira

inicialmente as forrageadoras. Apesar de parecer contraditório, *Mischocyttarus cerberus styx* possui um sistema de hierarquia que pode explicar tais resultados.

Assim como visto por Da Silva (2007), o indivíduo que ocupa a segunda posição no ranking hierárquico em colônias de *M. cerberus styx* exibe comportamento de “oportunista”, ou seja, ocupa a região posterior da colônia e só realiza atividades de coleta de alimento para benefício próprio, às vezes distribuindo o alimento coletado com as larvas do ninho. Os indivíduos em tal posição passam a maior parte do tempo no ninho, e como visto em várias colônias durante esse estudo, está em intensa competição com o indivíduo dominante, se alimentando dos ovos botados pela mesma e também botando em células do favo vazias, geralmente são os indivíduos hierarquicamente superiores. Tal comportamento de “oportunista” economiza energia que seria gasta em coleta de alimento, e a direciona para outras atividades. Das seis colônias observadas em que foram realizadas manipulações experimentais, cinco (M14, M15, M16, M17 e M19), foi registrado a oofagia de ovos por indivíduos que não eram os dominantes, e em quatro (M14, M15, M16 e M19), foi registrado mais de um indivíduo botando ovos. Esses comportamentos foram classificados com competição entre indivíduos da mesma colônia, pois na maioria das vezes, antes das fêmeas (não dominantes) realizarem a postura, estas se alimentavam dos ovos presentes nas células escolhidas, e botavam na mesma, mesmo havendo diversas células vazias no ninho.

Quando se retira esses indivíduos com o comportamento de “oportunista” (hierarquicamente superiores), imediatamente uma forrageadora típica passa a permanecer por mais tempo no ninho, passando a exercer o comportamento de “oportunista”. Dessa forma, a colônia além de perder o indivíduo com comportamento de “oportunista” (retirado durante a manipulação), que eventualmente coletava alimento e o distribuía entre as lavas, também perde uma forrageadora típica, que agora exerce um comportamento totalmente diferente do anterior, passando grande parte do tempo no ninho, diminuindo drasticamente o número total de atividades de forragem realizadas durante o dia.

Os resultados obtidos demonstram a importância da manutenção da hierarquia em colônias de *M. cerberus styx*, e que tarefas bem definidas são importantes para a dinâmica de colônias de vespas sociais, além do importante papel social que a fêmea localizada atrás do favo exerce no ninho, pois segundo Strassmann e Meyer (1983), a hierarquia de dominância entre as operárias reduz o conflito sobre quem substituirá a rainha quando ela desaparece.

A retirada das forrageadoras não afetou significativamente o número de atividades de forragem, uma vez que, como a hierarquia não foi “quebrada”, não houve redefinição de comportamentos e as forrageadoras continuaram a coleta de alimento normalmente. A

consequência de tal fato foi a diminuição na média do número total de atividades de forragem (Tabela 6). O'Donnell (1998) verificou que a retirada de forrageadoras de *Polistes instabilis* acarreta o recrutamento de novos indivíduos para a realização das tarefas perdidas. Porém, para *Mischocyttarus cerberus styx*, espécie que possui baixa densidade populacional, não há número suficiente de indivíduos para haver nova distribuição de tarefas. Dessa forma, a perda de pouco indivíduos na colônia pode resultar no declínio da mesma.

O efeito dessa diminuição não pôde ser verificado em curto prazo, mas provavelmente refletirá em sobrecarga das forrageadoras remanescentes, diminuição do número de larvas através do canibalismo ou em larvas menos alimentadas que se tornarão adultos menores.

Tabela 6: Tipo de manipulação, média e desvio padrão do número de atividades de forragem realizadas nas colônias manipuladas. 0 = controle; 1 = retirada de indivíduos com menor posição hierárquica; 2 = retirada de indivíduos hierarquicamente superiores.

Tipo de manipulação	Média	Desvio Padrão
0	7,33	1,37
1	4,94	2,43
2	2,44	1,71

Com relação ao número crítico de adultos na colônia, a partir do qual o número de atividades de forragem diminui drasticamente, os resultados obtidos demonstram que em colônias com aproximadamente cinco indivíduos, a retirada de dois ou três adultos, independentemente de sua posição hierárquica, afeta significativamente o número de atividades de forragem quando comparado com as observações controle (Figura 14).

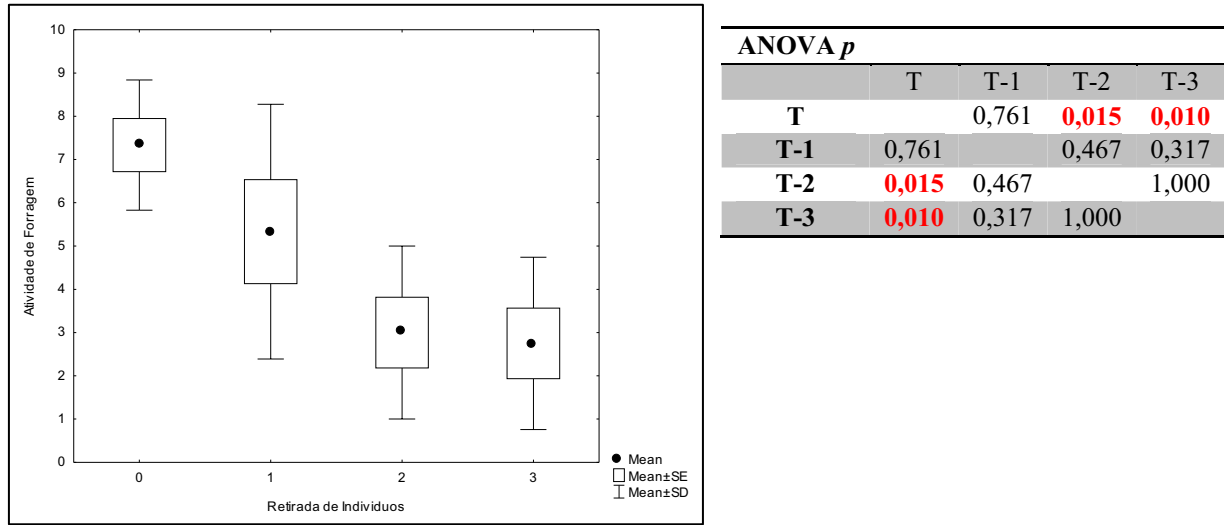


Figura 14: Número de indivíduos retirados, número de atividades de forragem realizadas nas colônias manipuladas. T = controle; T-1 = retirada de um indivíduo; T-2 = retirada de dois indivíduos; T-3 = Retirada de três indivíduos.

Como *Mischocyttarus cerberus styx* possuem colônias com baixa densidade populacional, a perda de poucos indivíduos já começa a afetar a dinâmica colonial. Da mesma forma como já discutido, a diminuição do número de atividades de forragem realizadas acarretará provavelmente em sobrecarga dos adultos remanescentes, diminuição do número de larvas através do canibalismo ou em larvas menos alimentadas que darão origem a adultos menores. Esse fato justifica a necessidade de dar continuidade a esse estudo com *Mischocyttarus cerberus styx*.

Os resultados obtidos com as manipulações experimentais foram de extrema importância para que se pudessem compreender melhor a relação entre números de adultos, posição hierárquica e atividade de forragem e também comprovar o quanto esses insetos são sensíveis em condições naturais a quaisquer perturbações na colônia como predadores, fatores abióticos adversos e até mesmo ação antrópica.

4.4. Análises morfofisiológicas

4.4.1. Caracteres morfológicos

Devido ao baixo número de indivíduos por colônia, não foi possível realizar as análises estatísticas de acordo com as diferentes fases do ciclo biológico. Dessa forma, as análises ficaram limitadas em diferenciação de castas entre fêmeas inseminadas e não inseminadas, independentemente do ciclo biológico em que se encontrava a colônia. Foram utilizadas nas análises dos dados as colônias M1, M2, M3, M4, M5, M7 e M9 que foram coletadas.

Com o intuito de verificar se existe diferença significativa entre fêmeas inseminadas e não inseminadas quanto aos 14 caracteres morfológicos mensurados, foi utilizado o teste ANOVA. A tabela 7 mostra os resultados obtidos, nota-se que este teste não detectou diferenças significativas entre os caracteres mensurados de fêmeas inseminadas e não inseminadas.

Tabela 7: Resultado do teste ANOVA para os 14 caracteres mensurados.

Variáveis	ANOVA (Média ± DP)			
	Inseminadas	Não inseminadas	F	p
LC	2,62+/-0,10	2,59+/-0,10	0.78	0.39
DmI	1,07+/-0,04	1,05+/-0,04	2.30	0.14
CM	1,85+/-0,12	1,80+/-0,9	1.84	0.19
LM	1,85+/-0,15	1,78+/-0,10	2.48	0.13
Cme	4,11+/-0,18	4,07+/-0,18	0.38	0.54
Ame	2,91+/-0,23	2,87+/-0,20	0.27	0.60
ABT1	0,39+/-0,04	0,37+/-0,02	3.34	0.08
AAT1	0,62+/-0,05	0,62+/-0,06	0.00	0.95
CT1	2,52+/-0,17	2,48+/-0,12	0.57	0.46
LT3	2,96+/-0,28	3,03+/-0,33	0.39	0.54
AT3	1,59+/-0,14	1,54+/-0,12	0.93	0.34
LT4	3,10+/-0,39	3,09+/-0,27	0.02	0.89
AT4	1,47+/-0,09	1,46+/-0,10	0.08	0.78
CA	4,53+/-0,19	4,58+/-0,20	0.15	0.70

Ainda na tentativa de diferenciar os grupos de vespas em inseminadas e não inseminadas, foi utilizada a análise discriminante forward stepwise. Pode-se concluir então que os grupos não puderam ser diferenciados (Wilk's Lambda=0,59; p=0,053), ou seja, considerando agora as variáveis conjuntamente, a análise não consegue separar os grupos satisfatoriamente. Cabe salientar que o valor de lambda (0,59) indica uma baixa diferenciação. Segundo Noll et al. (2004), quanto mais este valor se aproxima de um (1), menos distintas morfologicamente são as castas. As variáveis mostradas na tabela 8 são aquelas que tiveram maior contribuição na tentativa de separar as castas desta espécie. A única variável que contribuiu significativamente para a discriminação entre as castas foi a AT3 (Wilk's Lambda=0,70; p=0,0064).

Tabela 8: Variáveis que apresentaram maior contribuição na discriminação de castas de *Mischocyttarus cerberus styx* através da análise discriminante forward stepwise.

Variáveis	Lambda de Wilks (λ)	F-remove - (1,22)	p-level
ABT1	0.839436	4.208076	0.052325
AT3	0.707741	9.084827	0.006382
AT4	0.898044	2.497695	0.128285
CA	0.865567	3.416878	0.078020
LM	0.869967	3.288321	0.083441
Ct1	0.917439	1.979804	0.173382

Através da análise discriminante foi possível a construção de uma matriz de classificação. Podemos observar também através da tabela 9 que a porcentagem de inseminadas que foram classificadas corretamente é baixa (63,63%), ou seja, das 11 inseminadas 7 foram classificadas corretamente e 4 não, um valor aceitável seria acima de 80%, isto indica que os grupos morfológicos são discretos. A porcentagem total foi de 75,86%.

Tabela 9: Matriz de classificação entre inseminadas e não inseminadas. I = inseminadas; NI = não inseminadas.

	Porcentagem correta	Inseminadas	Não inseminadas
I	63.63636	7	4
NI	83.33334	3	15
Total	75.86207	10	19

Para ilustrar a baixa diferenciação morfológica entre castas de *Mischocyttarus cerberus styx*, foi construído um scatterplot canônico (Figura 15). As elipses compreendem 95% da variação encontrada.

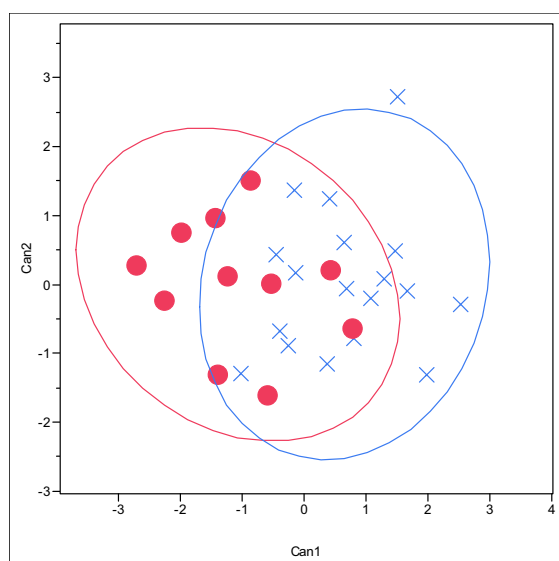


Figura 15: Scatterplot canônico das castas de *Mischocyttarus cerberus styx*. Vermelho = inseminadas; Azul = não inseminadas.

Caso a diferenciação entre castas fosse bem sucedida, haveria pouca ou nenhuma intersecção entre as elipses, mas como pode ser visto a diferenciação não foi clara, sendo que as elipses estão na sua maior parte sobrepostas.

Como conclusão, observa-se que *Mischocyttarus cerberus styx* não apresenta diferenciação morfológica entre as castas, o fator tamanho parece não ter grande importância na diferenciação entre as castas desta espécie. Também não foram encontradas diferenças significativas entre fêmeas inseminadas e não inseminadas, resultados semelhantes foram obtidos por Da Silva (2007) em *M. cerberus styx*, Murakami (2007), em *M. cassununga* na fase de pós-emergência pré-macho e Oliveira (2007) em *M. montei*.

Depois de concluídas as análises independentes das estações do ano, as colônias foram separadas novamente por período do ano, quente e úmido e frio e seco, sendo então aplicados os testes estatísticos recomendados para testar a possível diferença entre o tamanho (14 caracteres mensurados) dos indivíduos nas diferentes estações do ano.

O resultado do teste ANOVA conclui que não há variações significativas entre os indivíduos dos períodos quente e úmido e frio e seco (Tabela 10).

Tabela 10: Resultado do teste ANOVA referente aos 14 caracteres mensurados entre indivíduos dos períodos quente e úmido e frio e seco.

	Frio/seco	Quente/úmido	ANOVA	
	Média+/-DP	Média+/-DP	F	P
LC	2,41+/- 1,15	2,16+/-1,14	1.63	0.21
DmI	2,42+/-1,18	2,13+/-1,15	3.84	0.06
CM	2,49+/-1,23	2,24+/-1,21	1.05	0.32
LM	2,33+/-1,22	2,09+/-1,14	3.21	0.08
Cme	2,33+/-1,17	2,14+/-1,12	0.06	0.80
Ame	0,12+/-0,03	0,12+/-0,06	0.02	0.89
ABT1	2,19+/-1,15	2,02+/-1,02	0.56	0.46
AAT1	2,42+/-1,24	2,24+/-1,12	0.69	0.41
CT1	2,51+/-1,34	2,25+/-1,17	0.02	0.90
LT3	2,38+1,22	2,17+/-1,12	2.92	0.10
AT3	2,49+/-1,28	2,25+/-1,17	0.84	0.37
LT4	2,43+/-1,24	2,18+/-1,11	2.18	0.15
AT4	2,14+/-1,12	2,02+/-1,03	2.25	0.15
CA	2,37+/-1,23	2,16+/-1,11	4.01	0.06

Contudo, utilizando-se a análise discriminante de função canônica Forward Stepwise, é possível separar os grupos de acordo com a estação do ano, apesar, do valor de lambda de Wilks's ter sido alto (0,60) e o valor de p levemente significativo ($F=2,9466$; $p=0,0337$) (Tabela 11). Conclui-se que há uma diferenciação entre os indivíduos da estação quente e úmida com os da estação fria e seca. A natureza desta diferença é observada no scatterplot canônico da figura 16.

Tabela 11: Variáveis que apresentaram maior contribuição na discriminação de castas de *Mischocyttarus cerberus styx* através da análise discriminante forward stepwise.

Wilks' Lambda: 0,60954 F (5,23)=2.9466 p< .0337						
	Wilks' - Lambda	Partial - Lambda	F-remove - (1,23)	p-level	Toler.	1-Toler. - (R-Sqr.)
CA	0.695814	0.876016	3.255218	0.084310	0.589707	0.410293
Dmi	0.780237	0.781230	6.440770	0.018388	0.550929	0.449071
CME	0.696563	0.875073	3.283508	0.083057	0.438557	0.561443
AME	0.685890	0.888691	2.880769	0.103136	0.540322	0.459678
AT4	0.655638	0.929697	1.739250	0.200215	0.589747	0.410253

Dessa vez, quando se trata da diferença entre indivíduos de estações diferentes, a matriz classificatória mostrou resultados satisfatórios (Tabela 12), ou seja, dos indivíduos

pertencentes ao período frio e seco, 75% foram classificados corretamente, ao passo que os indivíduos do período quente e úmido, 80% foram classificados corretamente.

Tabela 12: Matriz de classificação dos indivíduos dos períodos quente e úmido e frio e seco.

	Porcentagem correta	Frio/seco	Quente/úmido
Frio/seco	75.00000	6	2
Quente/úmido	80.95238	4	17
Total	79.31035	10	19

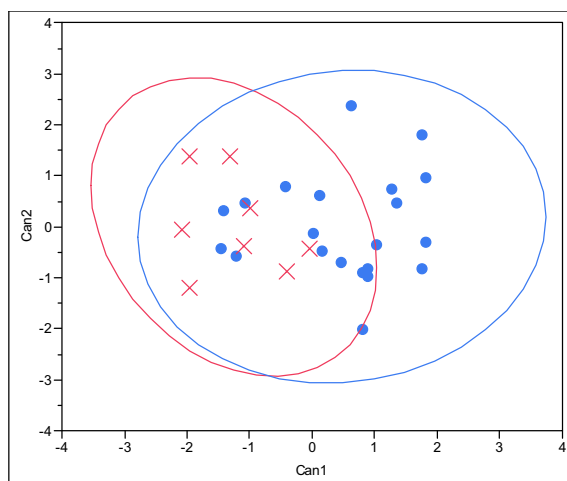


Figura 16: Scatterplot canônico referente ao tamanho dos indivíduos das estações quente e úmido e frio e seco. Vermelho = estação fria e seca; Azul = estação quente e úmida.

Essa diferença significativa do tamanho dos indivíduos entre o período quente e úmido e frio e seco pode ter sido resultado de diferenças nutricionais durante a fase larval, uma vez que, como já discutido, há maior número de atividades de forragem durante o período quente e úmido (Figura 10), acarretando provavelmente em indivíduos maiores. Miyano (1983) observou para *Polistes chinensis antennalis* diferenças entre a quantidade de tecido gorduroso de indivíduos de estações diferentes, e que nutrição deficiente, ocasionada por um aumento na razão reprodutivas/operárias, resulta em larvas menores que darão origem a adultos também menores.

4.4.2. Desenvolvimento ovariano, inseminação, quantidade relativa de tecido adiposo e idade relativa

Após a dissecação dos indivíduos coletados e marcados obteve-se resultados interessantes. Nas tabelas 13, 14, 15, 16, 17, 18 e 19 estão representados os dados das análises morfofisiológicas e dos demais comportamentos registrados durante as observações de coleta de alimento. Apenas foram consideradas nas análises morfofisiológicas as colônias M1, M2, M3, M4, M5, M7 e M9 que puderam ser coletadas.

Tabela 13: PoH=Posição hierárquica; categoria; DO=desenvolvimento ovariano; Espm=conteúdo da espermateca; TG=tecido gorduroso; IR=idade relativa; IRD=idade real em dias; TLA=trofaláxis lava-adulto; CC=construção de células; POs=postura de ovos; TPN=tempo de permanência no ninho da colônia M1 de *Mischocyttarus cerberus styx*. (*) Fêmea que substituiu a dominante; (**) recém-emergido.

	PoH	Categoria	DO	Espm	TG	IR	IRD	TLA	CC	POs	TPN (Min)
A1	1 ^a	Dominante	-	-	-	-	-	11	2	1	753
B1	6 ^a	Forrageadora	D	Vazia	II	ME	-	0	1	0	206
*C1	2 ^a	Oportunista	D	Cheia	II	ME	-	24	4	1	1134
F1	4 ^a	Forrageadora	C	Cheia	III	Pr	38	1	2	1	435
J1	3 ^a	Forrageadora	C	Vazia	I	ME	26	1	0	0	491
O1	5 ^a	Forrageadora	C	Vazia	III	ME	14	3	0	0	300
**T1	7 ^a	-	C	Vazia	I	MC	1	0	0	0	90

Tabela 14: PoH=Posição hierárquica; categoria; DO=desenvolvimento ovariano; Espm=conteúdo da espermateca; TG=tecido gorduroso; IR=idade relativa; IRD=idade real em dias; TLA=trofaláxis lava-adulto; CC=construção de células; POs=postura de ovos; TPN=tempo de permanência no ninho da colônia M2 de *Mischocyttarus cerberus styx*.

	PoH	Categoria	DO	Espm	TG	IR	IRD	TLA	CC	POs	TPN (Min)
A2	2 ^a	Oportunista	C	Vazia	III	ME	-	20	3	0	645
B2	1 ^a	Dominante	D	Cheia	III	ME	-	30	4	2	1197

Tabela 15: PoH=Posição hierárquica; categoria; DO=desenvolvimento ovariano; Espm=conteúdo da espermateca; TG=tecido gorduroso; IR=idade relativa; IRD=idade real em dias; TLA=trofaláxis lava-adulto; CC=construção de células; POs=postura de ovos; TPN=tempo de permanência no ninho da colônia M3 de *Mischocyttarus cerberus styx*. (**) recém-emergidos.

	PoH	Categoria	DO	Espm	TG	IR	IRD	TLA	CC	POs	TPN (Min)
A3	1 ^a	Dominante	D	Cheia	III	ME	-	17	0	0	1350
B3	2 ^a	Forrageadora	D	Vazia	III	ME	-	3	0	0	279
C3	3 ^a	Forrageadora	-	-	-	-	-	3	0	0	146
D3	4 ^a	Forrageadora	-	-	-	-	8	1	0	0	272
**E3	5 ^a	-	C	Vazia	II	MC	4	2	0	0	180
**F3	6 ^a	-	C	Vazia	II	MC	3	2	0	0	90
**G3	7 ^a	-	C	Vazia	II	AC	2	0	0	0	56

Tabela 16: PoH=Posição hierárquica; categoria; DO=desenvolvimento ovariano; Espm=conteúdo da espermateca; TG=tecido gorduroso; IR=idade relativa; IRD=Idade real em dias; TLA=trofaláxis lava-adulto; CC=construção de células; POs=postura de ovos; TPN=tempo de permanência no ninho da colônia M4 de *Mischocyttarus cerberus styx*. (*) Fêmea que substituiu a dominante.

	PoH	Categoria	DO	Espm	TG	IR	IRD	TLA	CC	POs	TPN (Min)
B4	1 ^a	Dominante	-	-	-	-	-	0	0	0	450
*F4	2 ^a	Oportunista	C	Cheia	II	Pr	-	0	2	0	1235
H4	3 ^a	Oportunista	C	Cheia	III	ME	-	0	2	0	933
L4	6 ^a	Forrageadora	C	Cheia	III	Pr	49	0	0	0	106
N4	5 ^a	Oportunista	C	Cheia	III	ME	48	2	2	0	781
P4	7 ^a	Forrageadora	C	Vazia	III	ME	43	0	1	0	164
B14	4 ^a	Oportunista	C	Cheia	IV	ME	38	0	0	0	456
C14	9 ^a	Forrageadora	C	Vazia	III	ME	34	0	2	0	362
C24	10 ^a	Forrageadora	B	Vazia	III	ME	34	2	1	0	412

Tabela 17: PoH=Posição hierárquica; categoria; DO=desenvolvimento ovariano; Espm=conteúdo da espermateca; TG=tecido gorduroso; IR=idade relativa; IRD=Idade real em dias; TLA=trofaláxis lava-adulto; CC=construção de células; POs=postura de ovos; TPN=tempo de permanência no ninho da colônia M5 de *Mischocyttarus cerberus styx*. (**) recém-emergido.

	PoH	Categoria	DO	Espm	TG	IR	IRD	TLA	CC	POs	TPN (Min)
B5	1 ^a	Dominante					-	21	3	0	975
C5	2 ^a	Forrageadora	D	Cheia	III	Me	11	5	1	0	268
**D5	-	-	C	Vazia	IV	MC	1	0	0	0	90

Tabela 18: PoH=Posição hierárquica; categoria; DO=desenvolvimento ovariano; Espm=conteúdo da espermateca; TG=tecido gorduroso; IR=idade relativa; IRD=Idade real em dias; TLA=trofaláxis lava-adulto; CC=construção de células; POs=postura de ovos; TPN=tempo de permanência no ninho da colônia M7 de *Mischocyttarus cerberus styx*. (*) Fêmea que substituiu a dominante; (**) recém-emergidos.

	PoH	Categoria	DO	Espm	TG	IR	IRD	TLA	CC	POs	TPN (Min)
*A7	2 ^a	Forrageadora /oportunista	C	Vazia	II	Me	-	3	3	0	799,75
B7	1 ^a	Dominante	-	-	-	-	-	18	1	0	1178
C7	3 ^a	Forrageadora	C	Vazia	II	Pr	4	3	2	0	662,4
**D7	-	-	B	Vazia	III	AC	1	-	-	-	-
**E7	-	-	B	Vazia	II	AC	1	-	-	-	-

Tabela 19: PoH=Posição hierárquica; categoria; DO=desenvolvimento ovariano; Espm=conteúdo da espermateca; TG=tecido gorduroso; IR=idade relativa; TLA=trofaláxis lava-adulto; CC=construção de células; POs=postura de ovos; TPN=tempo de permanência no ninho da colônia M9 de *Mischocyttarus cerberus styx*. (**) recém-emergido.

	PoH	Categoria	DO	Espm	TG	IR	IRD	TLA	CC	POs	TPN (Min)
A9	1ª	Dominante	D	Cheia	II	Pr	-	5	5	0	2166,5
**C9	-	-	C	Vazia	I	MC	1	-	-	-	-

Em todas as colônias coletadas e analisadas não houve registros de ovários tipo A (filamentoso). Dos 29 indivíduos coletados e dissecados, três (3) (10,34%) apresentaram ovários tipo B (com oócitos em início de desenvolvimento), 19 (65,51%) apresentaram ovários tipo C (com oócitos em final de desenvolvimento) e sete (7) (24,14%) com ovários tipo D (desenvolvido com ovos) (Figura 17). Fêmeas recém-nascidas (Tabelas 13, 15, 17 e 19) podem apresentar ovários bastante desenvolvidos (padrão C). Esse interessante resultado é inédito e merece ser mais bem explorado. Adianta-se que tal aspecto será estudado em outro projeto.

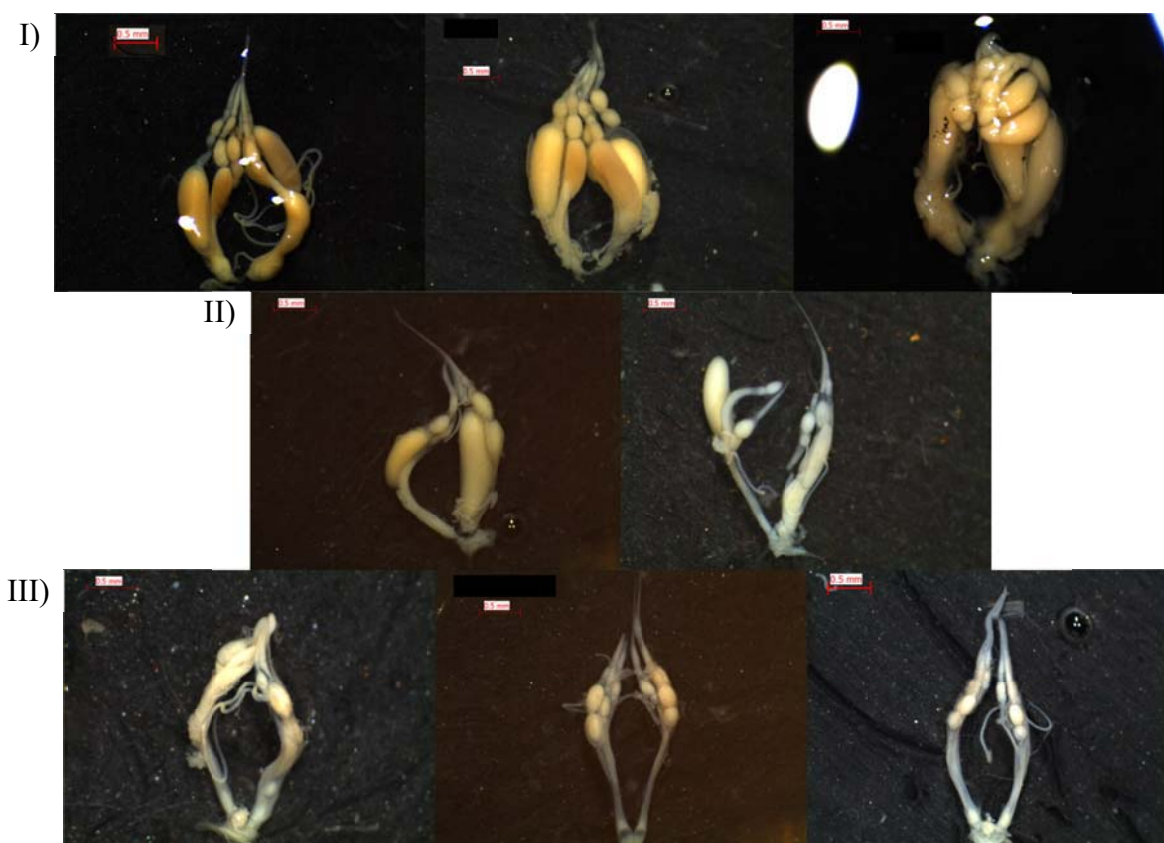


Figura 17: Padrões ovarianos encontrados em *Mischocyttarus cerberus styx*. I = Ovários tipo D; II = Ovários tipo C; III = Ovários tipo B.

As análises morfofisiológicas acrescentaram importantes resultados para demonstrar o quanto é sutil as diferenças entre os indivíduos da mesma colônia em *Mischocyttarus*

cerberus styx. Ovários tipo C, moderadamente desenvolvidos, e ovários tipo D, característicos de indivíduos dominantes, foram encontrados em fêmeas do ninho que durante as observações apresentaram comportamentos de forrageadores típicos, resultados semelhantes foram encontrados por Da Silva (2007) em *M. cerberus styx*, Murakami (2007), Murakami & Shima (2006) em *M. cassununga* e Oliveira (2007) em *M. montei*. Dessa forma, os resultados obtidos demonstram que a diferenciação de castas de *M. cerberus styx* ocorre a nível comportamental. Como pode ser visto nas tabelas 12, 13, 14, 15, 16, 17 e 18, indivíduos com comportamento de dominantes, exibiram com mais frequência comportamentos como trofaláxis larva-adulto, construção de células, permanência no ninho, e postura de ovos, apesar de que para este último, na colônia M1 (pós-emergência), foi registrado mais de um indivíduo botando ovos.

Cabe destacar que em duas colônias M1 e M4 (ambas em pós-emergência), foram registrados mais de um indivíduo inseminado na colônia, tais resultados também foram mostrados novamente por Da Silva (2007) em *M. cerberus styx*, Murakami (2007), Murakami & Shima (2006, 2009) em *M. cassununga* e Oliveira (2007) em *M. montei*. Levando-se em consideração que fêmeas inseminadas não são estatisticamente maiores que fêmeas não inseminadas, e que mesmo forrageadoras podem apresentar ovários moderadamente desenvolvidos ou até mesmo desenvolvidos (Tabelas 12, 14 e 16), praticamente quase todos os indivíduos, independente do comportamento exibido, pode, dependendo de vários outros fatores, assumir a função de dominante, ou abandonar o ninho para fundar novas colônias.

5. CONCLUSÃO

Com base nos resultados obtidos, pode-se concluir que alguns fatores ambientais como temperatura e umidade podem influenciar o número de atividades de forragem realizadas pelos indivíduos em colônias de *Mischocyttarus cerberus styx*, sendo que no período quente e úmido, esse número tende a ser maior que em períodos frio e seco. Aliado a esses fatores, o número de larvas e adultos parecer estar intimamente relacionado com o número de atividades de forragem, ou seja, quanto mais larvas, mais os adultos presentes no ninho sairão em busca de alimento, contudo há um número limite de larvas suportado pelo ninho, influenciado principalmente pelo número de células presentes no favo.

Quanto ao tamanho das fêmeas, indivíduos inseminados não são estatisticamente maiores que indivíduos não inseminados, e mesmo fêmeas com comportamento de forrageadoras típicas podem possuir ovários desenvolvidos, característicos de indivíduos dominantes. Dessa forma, os dados obtidos demonstram que a diferenciação de castas em *M. cerberus styx*, ocorre a nível comportamental. Porém, quando se testa diferenças no tamanho dos indivíduos de acordo com as estações do ano, conclui-se que os indivíduos do período quente e úmido são estatisticamente maiores que os indivíduos do período frio e seco, entretanto, essa diferença não afeta a diferenciação de castas da espécie estudada, ou seja, fêmeas inseminadas não diferem das não inseminadas quanto ao tamanho corpóreo.

Para uma melhor interpretação dos resultados, seria importante a coleta de dados de mais colônias em todos os períodos do ano.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, C. Z. D. **Bionomia e comportamento comparado de *Mischocyttarus drewseni*. (Saussure, 1857), nas regiões subtropicais (Curitiba, PR) e tropical (Belém, PA), do Brasil (Hymenoptera, Vespidae).** 110p. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná. 1980.
- CARPENTER, J. M. **Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America.** In: Biological relationships between Africa and South America, P. Goldblatt (ed.), Yale University Press, New Haven and London, p. 139-155. 1993.
- CHAPMAN, R. E. & BOURKE, A. F. G. The influence of sociality on the conservation biology of social insects. **Ecol. Lett.** 2001.
- CECÍLIO, D. S. S., GIANNOTTI, E. Aspectos da bionomia da vespa social, *Mischocyttarus latior* (Hymenoptera, Vespidae). **VII Congresso de Iniciação Científica.** Guaratinguetá, SP. Pág. 133. 1995.
- DA SILVA, I. M. **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à dinâmica do estabelecimento da hierarquia social.** Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da UNESP, campus Rio Claro, SP, Brasil. 94p. 2007.
- DANI, F. R. Caste size differences in *Polistes gallicus* (Hymenoptera, Vespidae). **Ethology Ecology Evolution.** 3: 67-73. 1994.
- DESUÓ, I. C; MURAKAMI, A. S. N; OLIVEIRA, V. C; SHIMA, S. N. Overview of caste differentiation in the Polistinae, emphasizing the neotropical swarm-founding Polistinae (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, v. 53, p. 851-889, 2009.
- DIGIAMPIETRI-FILHO, E. A., SHIMA, S. N. Ecoetologia de *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini). **Anais III Simpósio de Iniciação Científica.** Unesp. Rio Claro, SP. Pág. 13. 1998.
- GADAGKAR, R. *Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia* and independent-founding *Ropalidia*. In: **The social biology of wasps.** K.G. Ross & R.W. Matthews (eds.). Comstock Publishing Associates, Ithaca and London. p. 149-190. 1991.

GAULD, I.D., BOLTON, B. **The Hymenoptera**. Oxford: Oxford University. 1988.

GIANNOTTI, E. **Estudos biológicos e etológicos da vespa social Neotropica *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (FABRICIUS, 1775) (Hymenoptera, Vespidae)**. 212p. Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, SP. 1992.

GIANNOTTI, E. The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**. v. 41. n. 2-4: 217-224. 1998.

GIANNOTTI, E. Social organization of eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**. v. 33, n. 3. p. 325-337. 1999.

GIANNOTTI, E. & FIERI, S. R. On the brood of *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 35 (2): 263-267. 1991.

GIANNOTTI, E. & SILVA C. V. *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae): external morphology of the brood during the post-embryonic development. **Revista Brasileira de Entomologia** 37 (2): 309-312. 1993.

GIANNOTTI, E., TREVISOLI, C. Desenvolvimento pós-embrionário de *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta, Cruz das Almas**, v.2, n.2, p. 41-52. 1993.

GOBBI, N. SIMÕES, D. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **Anais. Soc. ent. Brasil**, v. 17, n. 2, p. 421-436. 1988.

GORTON, J. R. E. Observations on the nesting behavior of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Hymenoptera, Vespidae) in a dry forest in Costa Rica, **Ins. Soc.** 25, n. 3, p. 197-204. 1978.

HERMAN, H. R., CHAO, J.T. Nesting biology and defensive behavior of *Mischocyttarus (Monocyttarus) mexicanus cubicola* (Vespidae, Polistinae). **Psyche**, v.91, p. 51-65. 1984a.

- HERMAN, H. R., CHAO, J. T. Morphology of the venom apparatus of *Mischocyttarus mexicanus cubicola* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **J. Ga. Entomol. Soc.** v. 19, n. 3, p. 333-339. 1984b.
- HUNT, J. H. **The Evolution of Social Wasps** (Oxford Univ Press, New York). 259p. 2007.
- HUNT, J.H. Cryptic herbivores of the rainforest canopy. **Science**. 300: 916-917. 2003.
- HUNT, J. H., SCHMIDT, D. K.; MULKEY, S. S., WILLIAMS, M. A. Caste dimorphism in the wasp *Epipona guerini* (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae, Epiponini): Further evidence for larval determination. **J. Kansas Entomol. Soc.** Manhattan, v.69, n.4, supplement. p. 362-369. 1996.
- ITÔ, Y. Social behaviour and social structure of neotropical paper wasp *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basimacula* (Cameron). **J. Ethol.**, v.2, n.1. p. 17-29. 1984.
- JEANNE, R. L. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool.** V.144, n. 3. p. 63-150. 1972.
- JEANNE, L. R. & FAGEN, R. Polymorphism in *Stelopolybia areata* (Hymenoptera, Vespidae). **Psyche**. 81: 155-166. 1974.
- JEANNE, R. L. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Ann. Rev. Entomol. Soc.**, v.25, p. 371- 396. 1980.
- JEANNE, R. L., CASTELLÓN-BERMUDEZ, E. G. Reproductive behavior of a male neotropical social wasp, *Mischocyttarus drewseni* (Hymenoptera, Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** v. 53, n.2, p. 271-276. 1980.
- JEANNE, R. L. **The swarming-founding Polistinae**. In: Ross, K. G. & Mathews, R. W. The social biology of wasps. Ithaca: Cornell University, Cap. 6, p. 191-231. 1991.
- JEANNE, L. R., GRAF, C. A. R. & YANDELL, B. S. Non size-based morphological castes in a social insect. **Naturwissenschaften**. 82: 296-298. 1995.
- LITTE, M. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera, Vespidae), **Behav. Ecol. Sociobiol.** V. 2, p. 229-246. 1977.

- LITTE, M. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. **Z. Tierpsychology**. V.50, p. 282-312. 1979.
- LITTE, M. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus*: survival in a Colombian rain forest. *Smithsonian Contr.* **Zool**. V.327, p. 1-27. 1981.
- MARKIEWICZ, D. A, O'DONNELL, S. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. **J. Comp. Physiol.** A.v.187, p.327-333. 2001.
- MIYANO, S. Number of offspring and seasonal changes of their body weight in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera: Vespidae), with reference to male production by workers. **Researches on Population Ecology** 25: 198-209. 1983.
- MURAKAMI, A. S. **Influência da alimentação na determinação de castas da vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* Von Ihering (1903) (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. 81 pág. Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2003.
- MURAKAMI, A. S. N. & SHIMA. S. N. Nutritional and Social Hierarchy Establishment of the primitively Eusocial Wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) and Related Aspects. **Sociobiology**, Chico, v. 48, n. 1, p 183-207. 2006.
- MURAKAMI, A. S. N. **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga* von ihering, 1903 (Hymenoptera,Vespidae,Mischocyttarini), com especial referência às fêmeas hierarquicamente superiores**. Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da UNESP, campus Rio Claro, SP, Brasil. 2007.
- MURAKAMI, A. S. N; SHIMA, S. N. Factors regulating social hierarchy during the development of colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus* (*Monocyttarus*) *cassununga*, Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 2010.
- MURAKAMI, A. S. N; SHIMA, S. N; DESUÓ, I. C. More than one inseminated female in colonies of the independent-founding wasp *Mischocyttarus cassununga* Von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia** (Impresso), v. 53, p. 653-662, 2009.
- NASCIMENTO, F. S., TANNURE-NASCIMENTO, C. I., RAPOSO-FILHO, J. R. Population dynamics of the neotropical swarm-founding wasp *Apoica flavissima*

(Hymenoptera, Vespidae, Epiponini), with emphasis on caste dimorphism. **Sociobiology**. 42 (2): 113-122. 2003.

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

NODA, S. C. M. **Determinação e diferenciação de castas em *Mischocyttarus* (*Mischocyttarus*) *drawseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados**. Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Campus de Rio Claro, 110p. 2005.

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

NOLL, F. B.; WENZEL, J. W; ZUCCHI, R. Evolution of caste in neotropical swarm-founding wasps (Hymenoptera: Vespidae; Epiponini). **American Museum Novitates**, New York, v. 3467/, p. 1-24, 2004.

O'DONNELL, S. Dominance and polyethism in the eusocial wasp *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera, Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** V. 43, p. 327-331. 1998 a.

O'DONNELL, S. Effects of Experimental Forager Removals on Division of Labour in Primitively Eusocial Wasp *Polistes instabilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Behaviour**, Vol 135, No 2, pp173-193. 1998 b.

OLIVEIRA, V. C. **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus* (*monogynoecus*) *montei*, ZIKÁN, 1903 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à regulação social das colônias**. Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da UNESP, campus Rio Claro, SP, Brasil. 2007.

PARDI, P. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiol. Zool.**, v.21, p. 1 – 13. 1948.

PONCE, R. **Etograma de *Mischocyttarus* (*Monogynoecus*) *montei* Zikán 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. Trabalho de Conclusão de Curso. I. Biociências, Unesp, Rio Claro, SP. 2001.

- PREZOTO, F., NASCIMENTO, F. S. Nota sobre ocorrência de usurpação de um ninho de *Mischocyttarus cassununga* por *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista de Etologia**. V. 1, n. 1, p. 69-71. 1999.
- PREZOTO, F., GIANNOTTI, E. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 44, n. 2, p: 379-390. 2004.
- REEVE, H. K. *Polistes*. In: Ross, K. G. e Matthews, R. W. The social Biology of wasps. Ithaca: Cornell University. Cap. 4, p. 99-147. 1991.
- RICHARDS, O. W. **The biology of the social wasp** (Hymenoptera, Vespidae). Biol. Ver. v. 46, p. 483-528. 1971.
- RICHARDS, O. W. **The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae**. British Museum Natural History, London, 580 p. America (Hymenoptera, Vespidae). **Trans. R. Ent. Soc. Lond.**, v.102, p. 1-170. 1978.
- RICHARDS, O. W., RICHARDS, M. J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Trans. R. Ent. Soc. Lond.**, v.102, p. 1-170. 1951.
- ROCHA, A. A., SANTOS, G. M. M., BICHARA-FILHO, C. C. Resende, J. J., Melo, A. C. & Cruz, J. D. Population fluctuations of *Mischocyttarus cearensis* (Hymenoptera, Vespidae) in Feira de Santana, Bahia, Brasil. **Sociobiology**. 50 (3): 803-811. 2007.
- SAKAMOTO, S. T. **Ciclo de vida de *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. Rio Claro-SP. Trabalho de Conclusão de Curso. Inst. Biociências. Unesp. 2000.
- SHIMA, S. N.; YAMANE, S. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps II. *Polybia dimidiata* (Hymenoptera, Vespidae). **Japanese Journal of Entomology**, v.64, n. 1, p. 131 – 134. 1996 a.
- SHIMA, S. N.; YAMANE, S. & ZUCCHI R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps III. *Protonectarinae sylveirae* (Hymenoptera, Vespidae). **Bulletin of the faculty of Education**, Ibaraki University. V.45, p. 57 – 67. 1996 b.
- SHIMA, S. N.; NOLL, F. B.; ZUCCHI, R. & YAMANE, S. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps VI. *Pseudopolybia vespiceps*, with

preliminary considerations on the role of the intermediate females in social organization of the Epiponini (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 7, p. 280 – 295. 1998.

SHIMA, S. N.; YAMANE, S. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). **Japanese Journal of Entomology**, v.64, n. 1, p. 131 – 134. 1994.

SHIMA, S. N.; NOLL, F. B. & ZUCCHI, R. Morphological caste differences in some neotropical swarm-founding Polistinae wasps. *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Sociobiology**, v.35, n. 3, p. 131 – 134. 2000.

SILVA, M. N., S. M. C. OLIVEIRA. Variação no tamanho do corpo e no desenvolvimento de *Mischocyttarus atramentarius* (Hymenoptera, Vespidae), durante o ciclo de desenvolvimento das colônias. **Bol. I. C. B. G.** v.42, p. 25-36. 1989

SILVA, E. R., NODA, S. C. M. Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v.2, n.1.p. 7-20. 2000.

SILVEIRA, T. S. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Sassure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia**. 52 (4): 510-549.

TOGNI, O. C., GIANNOTTI, E. Nest defense behavior against the attack of ants in colonies of pre-emergent *Mischocyttarus cerberus* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**. 50 (2): 675-694. 2007.

TURILLAZZI, S. Seasonal variations in the size and anatomy of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera: Vespidae). **Mon. Zool. Ital. (Nuovo Serie)** 14: 63–75. 1980.

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

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge, Belknap Press of Harvard Univ. Press. 548 p. 1971.

WEST-EBERHARD, M. J. The social Biology of Polistinae Wasps. **Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Mich.** 140: 1 – 101. 1969.

- WEST-EBERHARD, M. J. Flexible Strategy and Social Evolution. **Animal Societies: Theories and Facts** (Itô, Y., Brown, J. L., and Kihhava, J., eds.) pp 35-51. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo. 1987.
- WHEELER, W. M. “**The Social Insects: Their Origin and Evolution**”. Kegan Paul, Trench and 408: 1-150. Trubner: London. 1928.
- ZABOTTO, E. C., SHIMA, S.N. Estudos preliminares sobre diferenças individuais dos comportamentos realizados por *Mischocyttarus* sp (Vespidae, Mischocyttarini). **Anais III Simpósio de Iniciação Científica**. Unesp, Rio Claro, SP. Pág. 69. 1998.
- ZIKÁN, J.F. O gênero *Mischocyttarus* Saussure (Hymenoptera, Vespidae), com a descrição de 82 espécies nova. **Boln. Parq. Nac. Itatiaia** v.1, 251 p. 11 pls. 1949.