
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

ESTUDO COMPARADO SOBRE A INFLUÊNCIA DE ALGUNS FATORES
EXTERNOS E INTERNOS NO DESENVOLVIMENTO DE COLÔNIAS DE
Mischocyttarus cassununga E *Mischocyttarus cerberus styx*
(HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI)

RENAN HOHENDORFF BIAGIOTTO

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

Agosto - 2016

RENAN HOHENDORFF BIAGIOTTO

**ESTUDO COMPARADO SOBRE A INFLUÊNCIA DE ALGUNS FATORES
EXTERNOS E INTERNOS NO DESENVOLVIMENTO DE COLÔNIAS DE
Mischocyttarus cassununga E *Mischocyttarus cerberus styx* (HYMENOPTERA,
VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI)**

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

Orientadora: Profa. Dra. Sulene Noriko Shima

Rio Claro, SP
2016

595.798 Biagiotto, Renan Hohendorff
B576e Estudo comparado sobre a influência de alguns fatores
externos e internos no desenvolvimento de colônias de
Mischocyttarus cassununga e Mischocyttarus cerberus styx
(Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini) / Renan
Hohendorff Biagiotto. - Rio Claro, 2016
94 f. : il., figs., gráfs., tabs., quadros

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientadora: Sulene Noriko Shima

1. Vespas. 2. Polistinae. 3. Produtividade. 4. Duração de
estágios imaturos. 5. Fenologia. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Estudo comparado sobre a influência de alguns fatores externos e internos no desenvolvimento de colônias de *Mischocyttarus cassununga* e *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)

AUTOR: RENAN HOHENDORFF BIAGIOTTO

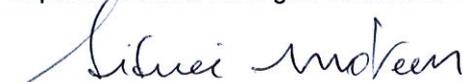
ORIENTADORA: SULENE NORIKO SHIMA

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



Profa. Dra. SULENE NORIKO SHIMA

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



Professor Doutor SIDNEI MATEUS

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



Prof. Dr. EDILBERTO GIANNOTTI

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

Rio Claro, 04 de agosto de 2016

AGRADECIMENTOS

Agradeço, em primeiro lugar, à Fundação CAPES pelo suporte e apoio financeiro.

À minha orientadora, Dra. Sulene Noriko Shima, por todo conhecimento transmitido, pelo apoio pessoal e profissional. Vale mencionar também todo o suporte, a paciência e o amparo que recebi durante todo o período que desenvolvemos este estudo juntos. Ainda, agradeço pelas conversas que tivemos!

Aos demais professores do Departamento da Zoologia pela ampla contribuição à minha aquisição de conhecimento nesse processo, através das aulas e disciplinas, mas também pelo fornecimento de importante material para confecção deste trabalho. Neste sentido, agradeço especialmente ao professor Dr. Edilberto Giannotti pelo fornecimento de importante material acadêmico.

Ao Centro de Análise e Planejamento Ambiental (CEAPLA) do Instituto de Geociências e Ciências Exatas, do campus da Universidade Estadual Paulista de Rio Claro, SP, pelo fornecimento de dados ambientais imprescindíveis.

Por fim, agradeço a todos meus amigos e amigas, família e diversas pessoas que fazem e fizeram parte da minha formação pessoal e profissional, dentro e fora da universidade, durante todo este período.

RESUMO

Mischocyttarus é um gênero de vespas eussociais pertencente à subfamília Polistinae, de importância para estudos como a origem e evolução do comportamento social. Como constroem ninhos desprovidos de envelope, o acompanhamento do desenvolvimento colonial é facilitado, permitindo observar a oviposição, desenvolvimento de ovos, larvas e pupas, assim como a adição de células novas no ninho e eventos de conflitos hierárquicos entre adultos. *Mischocyttarus cerberus styx* e *Mischocyttarus cassununga* são espécies representantes de um gênero e tribo que ocorrem apenas nas Américas e estas espécies, por sua vez, ocorrem no município de Rio Claro (SP). Por ser um gênero de vespas de clima tropical e subtropical, colônias em todas as fases de desenvolvimento são encontradas ao longo do ano. Neste sentido, o presente trabalho procurou acompanhar o desenvolvimento colonial e fenologia de ambas espécies, afim de desenvolver um estudo comparado de fatores internos e externos à colônia que interagem com o andamento do ciclo colonial, de forma a verificar se as espécies demonstram perfis similares ou diferenciados entre si. Quatro locais foram escolhidos para representar a amostragem no campus da Universidade Estadual Paulista de Rio Claro, SP. O período de coleta de dados compreendeu abril de 2014 a abril de 2015, com mapeamentos e observações comportamentais semanais de ninhos selecionados, assim como varreduras mensais para detecção de colônias ativas. *M. cerberus styx* apresentou perfil de produtividade mais inconstante ao longo das estações do ano, apresentando de modo geral os maiores valores para o verão e os menores para o inverno. Já *M. cassununga* demonstrou um ritmo mais estável, com menor discrepância entre a produtividade exibida dentre as estações, demonstrando melhor desempenho em estações frias, com os maiores valores verificados na primavera e os menores para o outono. A produtividade de todas as formas imaturas de *M. cerberus styx* apresentou significância estatística em correlação com a temperatura do ar e pluviosidade. Para *M. cassununga*, a produção de imaturos apresentou correlação significativa com a temperatura e a umidade relativa do ar, exceto para pupas, demonstrando significância estatística para pluviosidade. Ambas espécies apresentaram um padrão similar de duração de estágios imaturos (ovo, larva e pupa) com os menores períodos verificados no verão e os maiores períodos para o inverno. A incidência de oofagia e retirada de larvas dos ninhos coincidiu com estações de maior produtividade, provavelmente ligadas a um conjunto de fatores. Ademais, ninhos em fase de pós-emergência (pós-macho) apresentaram maiores valores de oofagia e retirada de larvas para ambas espécies. Como já constatado em outros estudos, as espécies são assincrônicas em

relação às estações do ano e apresentam sinantropismo, nidificando em substrato artificial e natural. Os modelos de Regressão Linear Múltipla indicaram a temperatura do ar como fator preponderante para a oscilação de colônias ativas, porém apenas para colônias em pós-emergência de *M. cassununga* apresentaram significância estatística. Foram observados parasitoides da família Ichneumonidae em colônias de *M. cerberus styx* e da família Phoridae em ambas espécies. Foram observados eventos de predação por formigas em *M. cassununga*, assim como predação por aves, para as duas espécies. Poucos eventos de conflitos hierárquicos foram constatados, apenas indicando influência no andamento do ciclo colonial.

Palavras-chave: *Mischocyttarus*; Produtividade; Duração de estágios imaturos; Fenologia.

ABSTRACT

Mischocyttarus is a genus of eusocial wasps belonging to the Polistinae subfamily, of importance to studies such as the origin and evolution of social behavior. They build nests without envelopes, making it easier to take notes and follow the growth of the nest, allowing the observation of oviposition, development of the eggs, larvae and pupae, as well as the addition of new cells to the nest and hierarchical conflicts among adults. *Mischocyttarus cerberus styx* and *Mischocyttarus cassununga* are representatives of a genus and tribe that occur only in the Americas and these species happen to occur in the municipality of Rio Claro (SP). Being a wasp genus of tropical and subtropical climates, colonies in all development phases can be found throughout the year. In this sense, the present work aimed to follow the development of colonies and to study the phenology of both species, in order to develop a comparative approach of internal and external factors that interact with the colony cycle, to verify if the species show similar or diverse profiles from each other. Four locations were chosen to represent the sampling at the Universidade Estadual Paulista campus of Rio Claro, SP. The period of data collection ranged from April 2014 to April 2015, with the mapping and behavioral observations of selected colonies, as well as monthly scanning to detect active colonies. *M. cerberus styx* showed a more irregular profile of productivity along the four seasons, presenting in general the greatest values on summer and the lowest values on winter. *M. cassununga*, on the other hand, seemed to have a more stable rhythm of productivity, with less discrepancy between seasons, demonstrating a better performance concerning cold seasons, with the greatest productivity values on spring and the lowest values on fall. Productivity of all immature stages of *M. cerberus styx* showed significant statistical correlation with air temperature and rainfall. For *M. cassununga*, immature productivity showed significant statistical correlation with air temperature and humidity, except for pupae, showing significant correlation with rainfall. Both species showed a similar pattern of immature development (eggs, larvae and pupae) with the shortest period corresponding to summer and the longest period corresponding to winter. The incidence of oophagy and larvae ejection coincided with the period of greatest productivity, probably linked to other factors. To add, nests in post-emergence (post-male) phase showed greater values of oophagy and larvae ejection for both species. As stated before in other studies, both species are assynchronical in relation to the seasons of the year and showed sinantropism, nesting in artificial and natural substrates. The Multiple Linear Regression models indicated air temperature as a major factor of influence on

the variation of active colonies, but only significantly correlated to post-emergent *M. cassununga* colonies. Parasitoids of the Ichneumonidae family were observed in colonies of *M. cerberus styx* as well as of the Phoridae family for both species. Predation events by ants were observed for *M. cassununga* colonies, as well as birds for both species. Only very few events of conflict were observed and stated, being only an indication of influence to the progression of the colony cycle.

Keywords: *Mischocyttarus*; Productivity; Duration of immature stages; Phenology.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	9
2. OBJETIVOS	14
3. MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
3.1. Área de estudo e período de coleta de dados.....	15
3.2. Mapeamento dos ninhos.....	16
3.2.1. Produtividade das colônias	16
3.2.2. Duração dos subestágios e tamanho das colônias	16
3.2.3. Duração dos estágios imaturos	17
3.2.4. Oofagia e retirada de larvas	17
3.2.5. Parasitoidismo.....	17
3.2.6. Causas de abandono do ninho ou fim do ciclo colonial.....	17
3.3. Observações comportamentais	18
3.3.1. Caracterização de comportamentos agonísticos	18
3.4. Fenologia das espécies	20
3.4.1. Oscilação de colônias ativas.....	20
3.4.2. Substrato de nidificação	20
3.5. Análise estatística.....	20
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
4.1 Produtividade colonial sazonal de <i>Mischocyttarus cerberus styx</i> e <i>Mischocyttarus cassununga</i>	22
4. 2. Influência dos fatores ambientais abióticos na produtividade de <i>M. cerberus styx</i> e <i>M. cassununga</i>	27
4. 3. Duração dos estágios imaturos de <i>M. cerberus styx</i> e <i>M. cassununga</i> de acordo com as estações do ano	40

4. 4. Oofagia e retirada de larvas: valores sazonais para <i>M. cerberus styx</i> e <i>M. cassununga</i>	49
4. 5. Oofagia e retirada de larvas de acordo com os estágios de desenvolvimento colonial de <i>M. cerberus styx</i> e <i>M. cassununga</i>	54
4. 6. Fenologia de <i>M. cerberus styx</i> e <i>M. cassununga</i>	60
4. 7. Substrato de nidificação e sua influência para o ciclo colonial de <i>M. cerberus styx</i> e <i>M. cassununga</i>	70
4. 8. Parasitoidismo e predação observados nas colônias de <i>M. cerberus styx</i> e <i>M. cassununga</i>	76
4. 9. Ocorrência de conflitos hierárquicos em <i>M. cerberus styx</i> e <i>M. cassununga</i>	79
5. CONCLUSÃO.....	82
a) Produtividade	82
b) Duração dos estágios imaturos.....	82
c) Oofagia e retirada de larvas	82
d) Fenologia.....	82
e) Substrato de nidificação, tamanho colonial (nº de células) e causas de abandono...	82
f) Parasitoidismo e predação	83
g) Ocorrência de conflitos hierárquicos	83
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	84

1. INTRODUÇÃO

As espécies da ordem Hymenoptera definidas como eussociais são aquelas que apresentam sobreposição de pelo menos uma geração de adultos, trabalho cooperativo e divisão reprodutiva de trabalho (WILSON, 1971). Por conter espécies desde solitárias até altamente eussociais, passando por estágios intermediários de parassocialidade, tais como: comunal, semissocial e quasissocial, vários autores consideram as vespas da família Vespidae como um excelente modelo para se estudar e compreender a evolução do comportamento social (RICHARDS, 1971, 1978; WILSON, 1971; COWAN, 1991).

A realização de estudos para alcançar tais objetivos também engloba outros fatores a serem compreendidos, como a presença de indivíduos não reprodutivos e seu valor adaptativo para a espécie (LITTE, 1977) representando força de trabalho nas colônias. Uma discussão a respeito do benefício da ocorrência desses indivíduos e o ponto que torna seu investimento de trabalho e energia interessantes ou não de acordo com o parentesco foi apresentada por Hamilton (1964a, b).

Dentre os representantes que constituem a família Vespidae, encontra-se uma importante subfamília, Polistinae. Esta por sua vez encontra-se representada por quatro tribos: Polistini, Mischocyttarini, Ropalidiini e Epiponini (CARPENTER, 1982, 1993). As duas primeiras tribos e a maioria das espécies da terceira são caracterizadas como eussociais basais e as demais, eussociais derivadas.

As espécies representadas pela subfamília Polistinae são de grande interesse nesta investigação da origem e conseqüente evolução do comportamento social, pois possuem um comportamento eussocial primitivo, sendo modelo propício para elaboração de teorias neste tema (HAMILTON, 1964a, b; WEST-EBERHARD, 1969, 1975; TRIVERS, 1971; WILSON, 1975; JEANNE 1980; GADAGKAR, 1985, 1990; STRASSMANN *et al.*, 1995; KARSAI *et al.*, 1996; ARATHI & GADAGKAR, 1998; NAUG & GADAGKAR, 1998; TSUJI & TSUJI, 2005). Soma-se ao fato de que seus representantes ocorrem quase em todo o globo, trópicos e subtrópicos (RICHARDS, 1978), com estudos acerca de representantes como: *Polistes* (EICKWORT, 1969; KASUYA, 1983), *Mischocyttarus* (ITÔ, 1984; CASTRO *et al.*, 2014) *Belonogaster* (KEEPING, 1997; TINDO *et al.*, 2007) *Ropalidia* (ITÔ, 1985; ITÔ *et al.*, 1994).

Carpenter (1993), usando análise cladística, propôs uma nova classificação tribal para a subfamília Polistinae, na qual o gênero *Mischocyttarus* foi colocado na tribo Mischocyttarini, separando da tribo Epiponini, anteriormente denominada Polybiini.

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), da Argentina ao sudeste e oeste dos Estados Unidos e Columbia Britânica (CARPENTER, 1993), e apenas duas espécies distribuídas no sul e oeste da América do Norte segundo Gadagkar (1991). No entanto, apesar da expressiva ocorrência em regiões de afinidades tropicais, a relevância de fatores ambientais como mudanças sazonais foi mais explorada em espécies de região temperada para vespas (SIMÕES *et al.*, 1985).

As espécies de *Mischocyttarus*, bem como aquelas de Polistini e a maioria de Ropalidiini, fundam os ninhos independentemente (haplometrose ou fundação solitária) ou por associação de algumas fêmeas (pleometrose) (GADAGKAR, 1991; JEANNE, 1972; JEANNE & CASTELLÓN-BERMUDEZ, 1980; RICHARDS 1971, 1978; RICHARDS & RICHARDS, 1951; TURILLAZZI & WEST-EBERHARD, 1996). As vespas com tais hábitos de nidificação são caracterizadas pela falta de polietismo etário definido (JEANNE, 1991), castas indiferenciadas externamente e flexibilidade consequente nos papéis sociais dos adultos (GADAGKAR, 1991). Apesar dos diferentes tipos de fundação, algumas desempenham majoritariamente a haplometrose como visto por Jeanne (1972) para *Mischocyttarus drewseni* e outras realizam com maior frequência a pleometrose como estudado por Torres *et al.* (2009b) para *Polistes canadensis canadensis*. Independentemente do número de fundadoras iniciais (uma ou um grupo), fêmeas de espécies de fundação independente tendem a entrarem em associação com outras que dividiam o mesmo ninho previamente (LITTE, 1977; CERVO & TURILLAZZI, 1985, KOJIMA, 1989), juntarem-se em uma nova associação já existente ou as abandonarem como forma adaptativa para lidar com parasitoides, predadores, adversidades climáticas ou distintos graus de parentesco (GADAGKAR *et al.*, 1982).

As castas de espécies basais da subfamília Polistinae são determinadas por interações agonísticas, cuja fêmea dominante é a poedeira funcional e as subordinadas são 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 (2007), Murakami & Shima

(2006, 2010), Murakami *et al.* (2009), Oliveira (2007), Silva (2008) e Costa Filho (2010), entre outros.

Por não possuírem distinção de castas por morfologia e controle hormonal, qualquer fêmea pode desenvolver o ovário com condições energéticas favoráveis para tal (WILSON, 1971; TINDO & DEJEAN, 1998; MARKIEWICZ & O'DONNELL, 2001). Portanto, interações agonísticas e de submissão são uma dinâmica natural e essencial para a organização hierárquica das espécies (RICHARDS, 1978; NODA *et al.*, 2001; ISHIKAWA *et al.*, 2011).

Assim sendo, de acordo com Noda *et al.* (2001), ao longo de seu ciclo colonial, ocorrem momentos de decisivo aumento nas ocorrências de agressividade na estruturação social, como substituições de rainhas por variados motivos (MIYANO, 1986; PREMNATH *et al.*, 1996). E em contrapartida, variados níveis de submissão das operárias que podem até mesmo não trabalhar ou entrar em conflito com a rainha, respondendo às agressões e/ou elevando-se na hierarquia social (CHANDRASHEKARA & GADAGKAR, 1992; KEEPING, 1997; TINDO & DEJEAN, 2000).

As espécies de *Mischocyttarus*, por construírem favos simples e totalmente desprovidos de invólucro, representam um excelente modelo para verificar como os fatores ambientais e internos da colônia podem influenciar a dinâmica do desenvolvimento populacional numa determinada área de estudo. A título de exemplo: a umidade, temperatura e pluviosidade que variam conforme as estações ao longo do ano e suas implicações nas atividades intra e extra nidais, como estudado por Giannotti *et al.* (1995a) para *Polistes lanio lanio*, por Silva & Noda (2000) para *Mischocyttarus cerberus styx* e por Prezoto *et al.* (1994) para *Polistes simillimus*, entre outros. Em regiões temperadas e/ou com as estações mais marcadas os efeitos são mais intensos sobre as espécies, como estudado por Liebert *et al.* (2005, 2008) para *Polistes aurifer* e *Polistes dominulus* respectivamente, por Sen *et al.* (2010) para *Ropalidia marginata* e por Fucini *et al.* (2009) para *Polistes biglumis*, entre outros.

Sem o invólucro protetor, diferente do que ocorre na grande maioria dos Epiponini, o qual apresenta um envelope cobrindo o(s) favo(s) (RICHARDS, 1978), tanto os imaturos quanto o característico baixo número de adultos (GIANNOTTI, 1999a) estão sujeitos à ação direta e constante das variações climáticas (JEANNE, 1972; SILVA & NODA, 2000; NODA *et al.*, 2001; PREZOTO *et al.*, 2004; TORRES *et al.*, 2009b). Através do estudo de aspectos como fatores ambientais na dinâmica do desenvolvimento das colônias de forma concomitante entre as espécies, é possível verificar reações às variações de temperatura, umidade relativa e ao

índice de chuva ao longo das estações. Ademais, a ausência de invólucro envolvendo o favo único possibilita observações diretas e a olho nu, dos imaturos nas células e dos comportamentos dos adultos.

Portanto, é possível estudar aspectos da fenologia e a influência das variáveis ambientais físicas (temperatura, umidade relativa, pluviosidade), variáveis ambientais biológicas (parasitoidismo, predação), intrínsecas da própria colônia, como por exemplo, conflito entre fêmeas que afeta a produtividade da colônia como já registrado por Oliveira *et al.* (2012) em *Mischocyttarus montei* no andamento do ciclo colonial.

No município de Rio Claro, os estudos sobre a influência da sazonalidade na estrutura populacional (como por exemplo fenologia e produtividade) de algumas espécies de *Mischocyttarus* foram realizados por Simões *et al.* (1985); Penna *et al.* (2007a, b) sobre dados coletados em 1987 a 1990; Giannotti (1998), dados coletados em 1991 a 1993; e por Silva & Noda (2000). Em outras localidades do Brasil, estudos sobre flutuações populacionais de *M. cearensis* foram realizados em Feira de Santana (BA) por Rocha *et al.* (2007), de *M. consimilis* realizado em Dourados (MS) por Torres *et al.* (2011) e de *M. cassununga* realizado em Juiz de Fora (MG) por Castro *et al.* (2014), entre outros.

Litte (1977, 1981) realizou um estudo extensivo sobre a ecologia e biologia social de *M. mexicanus* e *M. labiatus* respectivamente, e nestes há dados significativos sobre ciclo colonial, produtividade e desenvolvimento de colônias, fenologia e outros aspectos relacionados. Itô (1984) realizou estudo sobre comportamento e estrutura social para *M. ungulatus* e *M. basimacula*; Gorton Jr. (1978), London e Jeanne (1997) estudaram o comportamento de nidificação em associação interespecífica e seleção de substrato para *M. immarginatus*; Strassmann *et al.* (1995) estudaram a estrutura populacional e relações de parentesco para *M. mexicanus*; O'Donnell (1998), Markiewicz e O'Donnell (2001) estudaram as interações de dominância, hierarquia e polietismo para *M. mastigophorus*, entre outros trabalhos.

Muitas contribuições foram feitas para o conhecimento da biologia das espécies de *Mischocyttarus*, porém sem dúvida *M. drewseni* tem sido a mais amplamente estudada (JEANNE, 1970, 1972; JEANNE & CASTELLÓN-BERMEDEZ, 1980; ARAUJO, 1980; GIANNOTTI & TREVISOLI, 1993). Cabe destacar o trabalho de Jeanne (1972) que aborda vários aspectos da biologia social da espécie mencionada tais como o hábito de nidificação, ciclo de vida, duração de estágios imaturos, sobrevivência dos adultos, desenvolvimento

colonial conforme os subestágios por ele proposto (e largamente adotados), mecanismos de defesa e vários outros.

Dentro do contexto no qual o presente estudo se situa, apresenta-se uma motivação adjacente: estudos preliminares sobre termorregulação de *M. cassununga* realizados no Laboratório de Fisiologia do Instituto de Biociências (Campus da Unesp de Rio Claro, SP), mostraram que esta tem enorme capacidade de produzir calor (2°C acima da temperatura ambiental) e muito provavelmente este fato pode explicar a razão de suas colônias sobreviverem bem ao inverno (MURAKAMI, observação pessoal; SIMÕES *et al.*, 1985).

Para *M. cerberus styx*, estudos fenológicos realizados por Simões *et al.*, (1985) e Giannotti (1998) mostraram que o desenvolvimento colonial torna-se bastante lento nesta estação. Dessa forma torna-se bastante interessante verificar o desenvolvimento das colônias das duas espécies e, de forma concomitante e comparada, ao longo das quatro estações e correlacionar os dados com os fatores climáticos.

Uma vez que estudos sobre essas espécies foram realizados na região por Simões *et al.* (1985) no Câmpus da Unesp de Rio Claro, SP, sobre a estrutura populacional e fenologia e tendo em vista variáveis ambientais que mostraram diferenças, comparações com o contexto ambiental atual podem ser feitas.

Considerando que em *M. cerberus styx* algumas colônias podem ter alta durabilidade (GIANNOTTI, 1998) e que nestas, na ocasião de alto conflito entre fêmeas, ocorre uma diminuição gradativa do número de adultos causado pelo abandono do ninho pelos mesmos, incluindo a dominante (mãe) e demais fêmeas (supostamente irmãs) e assim restando apenas uma das filhas, aquela que mais praticou atos agressivos (SILVA, 2008). Em fase de declínio, adultos podem deixar a colônia para se reproduzirem e fundarem novos ninhos (NODA *et al.*, 2001). É, portanto, de grande valia registrar dados qualitativos sobre tais fenômenos (conflitos hierárquicos), uma vez que a ocorrência desses eventos pode interferir na produtividade da colônia, mediante ocorrência de oofagia diferencial ou retirada de larvas.

Tendo em vista os fatores motivadores acima expostos, o objetivo geral do presente trabalho foi o de estudar de forma concomitante e comparada as populações de *Mischocyttarus cassununga* e *Mischocyttarus cerberus styx* que habitam a mesma área e estão sob influência de algumas das variáveis ambientais físicas (temperatura, umidade relativa e pluviosidade) da região de Rio Claro (SP), ao longo das quatro estações do ano. E ainda, fazer uma análise comparada dos resultados obtidos com os estudos já realizados na região há algumas décadas atrás.

2. OBJETIVOS

O objetivo deste trabalho consistiu em fazer uma análise comparativa entre as espécies *Mischocyttarus cerberus styx* e *Mischocyttarus cassununga*, através de aspectos do desenvolvimento colonial, sendo estes:

- Produtividade colonial, analisada de forma associada com as variáveis ambientais físicas amostradas (pluviosidade, umidade relativa e temperatura) e de acordo com as estações do ano.
- Duração dos estágios imaturos (ovos, larvas e pupas), analisada de acordo com as estações do ano.
- Oofagia e retirada de larvas, analisadas de acordo com as estações do ano e subestágios de desenvolvimento colonial.
- Fenologia das espécies.
- Causas do fim do ciclo colonial, tamanho alcançado (nº de células) e estágio de desenvolvimento alcançado, analisados conforme o substrato de nidificação.
- Incidência de parasitoides e predadores.
- Ocorrência de conflitos hierárquicos.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Área de estudo e período de coleta de dados

O estudo foi desenvolvido sob condições de campo, realizado no município de Rio Claro (SP), no campus da Universidade Estadual Paulista - UNESP (22°24'36''S; 47°33'36''W). Representando a área do campus, foram selecionados quatro locais para amostragem: o Instituto de Biociências (IB), o Centro de Estudos de Insetos Sociais (CEIS), o Biotério e o Departamento de Ecologia (Figura 1).

Figura 1 - Área de estudo.



1: Área do campus da UNESP. 2: Locais selecionados para amostragem. A: Instituto de Biociências; B: Centro de Estudos de Insetos Sociais; C: Biotério; D: Departamento de Ecologia. Fonte: Google Earth.

A coleta de dados foi realizada por um período de 13 meses, compreendendo o final de Abril de 2014 até o final de Abril de 2015. Nos dias em que dados foram coletados, os horários compreenderam observações desde as 8:00h até as 18:00h, variando conforme a disponibilidade. Além disto, fatores relacionados ao tempo também influenciaram a coleta de dados, sendo que em dias de forte chuva não houve amostragem.

Os dados foram coletados com o auxílio de escadas de diferentes tamanhos para o alcance de colônias em diferentes alturas, sendo realizadas a olho nu e assim registradas. As colônias preferencialmente selecionadas foram aquelas dispostas de modo a possibilitar o acompanhamento do conteúdo das mesmas.

Os valores de temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade referentes ao período de amostragem e a área de estudo foram obtidos do CEAPLA (Centro de Análise e

Planejamento Ambiental) do Instituto de Geociências e Ciências Exatas localizado no campus da UNESP de Rio Claro, SP.

3.2. Mapeamento dos ninhos

As colônias de *M. cassununga* e *M. cerberus styx* acompanhadas foram mapeadas três vezes por semana. Procurou-se manter um número de 5 a 7 colônias de cada espécie para o acompanhamento, visto que eventualmente houveram oscilações devido ao abandono dos ninhos causados por diferentes motivos. Novos ninhos encontrados foram selecionados para o acompanhamento conforme ocorriam abandonos daqueles previamente mapeados.

Os ninhos acompanhados tiveram seu substrato de nidificação anotados, número estimado de adultos e o estágio de desenvolvimento ontogenético baseado nos critérios adotados por Jeanne (1972). Através dos mapeamentos, obtivemos os dados a respeito dos parâmetros a seguir.

3.2.1. Produtividade das colônias

Determinada pelo número de imaturos (ovos, larvas e pupas), adultos e células produzidas por cada colônia. A produtividade das colônias foi analisada de acordo com as estações do ano e as variáveis ambientais físicas correspondentes (temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade).

3.2.2. Duração dos subestágios e tamanho das colônias

Através da contagem em dias desde o início do acompanhamento de cada ninho até o fim do ciclo colonial ou do período de amostragem, obteve-se uma estimativa da duração em dias de cada subestágio alcançado por colônia. Para cada subestágio alcançado pelas colônias, houve o registro do tamanho (em número de células) correspondente.

Os estágios e subestágios referidos neste trabalho são baseados no trabalho de Jeanne (1972). Sendo estes: fundação (desde a construção do pedúnculo até as primeiras células); pré-emergência (fase de desenvolvimento de imaturos até a emergência do primeiro adulto), sendo que este estágio não foi analisado em subestágios, diferindo neste ponto de Jeanne (1972); pós emergência (após a emergência do primeiro adulto), dividido nos subestágios pré-macho (antes da emergência do primeiro macho) e pós-macho (após a emergência do primeiro

macho); e declínio (determinado através da redução no número de células ocupadas por formas imaturas e decréscimo da produtividade e oviposição).

Os dados de duração dos subestágios e tamanho correspondente foram analisados em associação ao substrato que cada colônia estava.

3.2.3. Duração dos estágios imaturos

Determinada através de mapeamentos das células e expressa em dias. Cada ovo, larva e pupa que completou os determinados estágios imaturos teve registrado a duração de cada intervalo. Os valores obtidos foram analisados e comparados conforme as estações do ano.

Cabe destacar que foram anotadas as posições dos ovos nas células, pois os mesmos podem ser canibalizados ou retirados, caracterizando uma dificuldade na precisão da duração do estágio de ovo, quando estes são substituídos por outros na mesma posição (JEANNE, 1972).

3.2.4. Oofagia e retirada de larvas

Através do mapeamento, foi realizada a contagem de ovos e larvas retirados dos ninhos. Um ovo ausente, ou seja, retirado da célula, foi assumido como canibalizado. As larvas, por outro lado, foram designadas como retiradas pois apenas a visualização do canibalismo larval poderia confirmar sua ocorrência.

Os valores de oofagia e retirada de larvas foram analisados de acordo com os estágios e subestágios de desenvolvimento colonial: pré-emergência, pós-emergência (pré-macho e pós-macho) e declínio; e também conforme as estações do ano.

3.2.5. Parasitoidismo

A presença de animais parasitoides foi registrada apenas quando o fato foi observado. Foram contados os números de ovos e larvas retiradas dos ninhos após a visita do parasitoide. A ocorrência de parasitoidismo foi analisada de acordo com as características das colônias afetadas, como: o estágio de desenvolvimento durante o evento, número de células do ninho.

3.2.6. Causas de abandono do ninho ou fim do ciclo colonial

Como as colônias mapeadas foram acompanhadas até o fim do ciclo colonial ou do período de observação, pudemos verificar as causas que levaram ao fim do ciclo. Estas causas

foram organizadas em cinco categorias: natural (abandono natural do ninho após o declínio); antrópica (motivada por ação humana); causas ambientais (chuva, vento); predação (inferida no caso de pássaros, observada no caso de formigas) e causa indeterminada.

3.3. Observações comportamentais

As observações comportamentais foram realizadas na frequência de uma vez por semana para cada espécie, ao longo do período de coleta de dados. Duas colônias de cada espécie foram acompanhadas simultaneamente, sendo substituídas no momento do término do ciclo colonial. A coleta de dados não obedeceu um horário específico do dia, variando conforme a disponibilidade, sendo que os horários correspondentes aos intervalos de observação foram registrados. Cada ninho foi observado por 1 hora em cada dia de amostragem.

A seleção das colônias a serem acompanhadas obedeceu apenas a um critério, a localização das mesmas, ou seja, colônias posicionadas de forma a facilitarem as observações foram escolhidas. As colônias foram selecionadas dentre aquelas que já estavam sendo acompanhadas pelo mapeamento, para associação com os dados de oofagia e retirada de larvas.

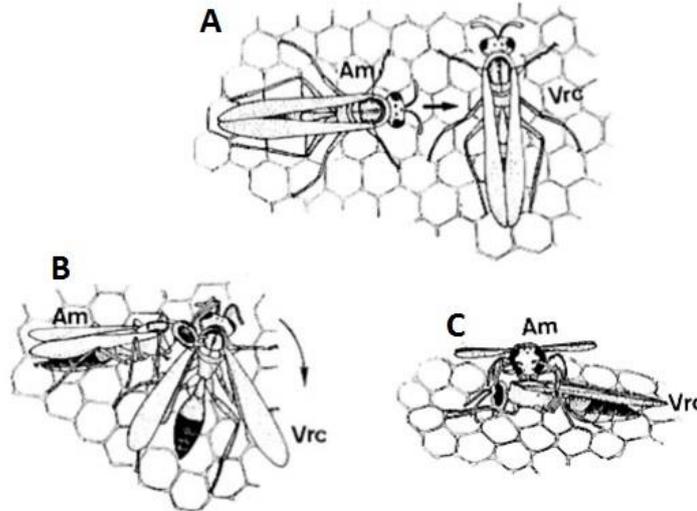
Se determinada colônia apresentou conflitos detectados nas observações, a ocorrência de atos agonísticos foi determinada através da constatação de ataques físicos respondidos com atos não submissos. Ou seja, foram considerados conflitos eventos de comportamentos agressivos cujas respostas fossem a não-submissão da fêmea atacada, mediante uma resposta agressiva a tal comportamento.

Nos dias subsequentes a um conflito detectado, foi anotado apenas a continuidade dos comportamentos, para determinar a duração (em dias) do conflito e verificar se o mesmo influencia a ocorrência de oofagia e retirada de larvas. Para tanto, o número de ovos, larvas e células ocupadas por prole no ninho foram contados antes e após o evento de conflito.

3.3.1. Caracterização de comportamentos agonísticos

Foram adotados como comportamentos agonísticos: investidas, quando uma fêmea dispara em direção à outra sem necessariamente tocá-la; antenadas, quando uma fêmea realiza movimentos frequentes com as antenas, encostando-as sobre outra; subir em cima, quando uma fêmea sobe em alguma região do corpo de outra; mordidas em diferentes partes do corpo (Figura 2).

Figura 2. Alguns comportamentos agonísticos em *Mischocyttarus montei* em estudo prévio por Oliveira (2007).



A: comportamento de investida; B: mordidas na parte lateral do corpo; C: subir em cima, com mordidas na parte superior do corpo. Am: vespa realizando comportamento agonístico; Vrc: vespa realizando comportamento de submissão. Fonte: adaptado de Oliveira (2007).

Através destes comportamentos acima mencionados pudemos verificar se as colônias passaram por processos de conflitos, registrando-os de forma qualitativa como indício de influências na atividade normal da colônia e conseqüentemente alterações no ritmo de produção, mediante aborto da prole (oofagia e retirada de larvas). Procuramos afixar estes comportamentos tendo como base trabalhos prévios (JEANNE, 1972; O'DONNELL, 1998; NODA *et al.*, 2001; PREZOTO *et al.*, 2004; ISHIKAWA *et al.*, 2011).

Decidimos proceder desta forma, pois comportamentos agonísticos como investidas, mordidas em diferentes partes do corpo e perseguições com respectiva submissão são comportamentos normais executados por fêmeas de status dominante na hierarquia naturalmente estabelecida nas colônias, visando sua manutenção (JEANNE, 1972; LITTE, 1977; GIANNOTTI, 1999a; NODA *et al.*, 2001; PREZOTO *et al.*, 2004; TORRES *et al.*, 2009a) e o desdobramento em organização das castas, sendo então não necessariamente ligados a um evento de conflito.

3.4. Fenologia das espécies

Para o estudo fenológico das duas espécies, uma varredura foi feita uma vez por mês ao longo de 13 meses nos locais pré-fixados para amostragem na área de estudo (Figura 1, pontos A, B, C e D).

Foram registrados apenas os ninhos com adultos de *M. cassununga* e *M. cerberus styx* presentes, tornando possível a identificação, de forma a evitar resultados equivocados.

3.4.1. Oscilação de colônias ativas

Com as varreduras, foram registrados o número e a oscilação de colônias ativas ao longo dos meses e estações do ano correspondentes ao período de coleta de dados. As colônias foram divididas em categorias, conforme os estágios de desenvolvimento nas quais se encontraram (fundação, pré-emergência ou pós-emergência). Os estágios foram adotados baseados no método utilizado por Jeanne (1972).

Os valores obtidos para o número de colônias ativas e seus correspondentes estágios de desenvolvimento foram analisados em relação as variáveis ambientais físicas dos meses correspondentes às amostras (temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade).

3.4.2. Substrato de nidificação

As colônias contabilizadas nas varreduras mensais também tiveram registradas o substrato ao qual foram estabelecidas. Desta forma, pudemos comparar de que forma as espécies utilizam os diferentes materiais disponíveis no local.

3.5. Análise estatística

Diferentes testes foram empregados, conforme o conjunto de resultados. Alguns resultados obtidos não receberam tratamento estatístico devido à baixa representatividade dos dados, sendo, portanto, discutidos de forma descritiva.

Os resultados referentes à produtividade colonial (de ovos, larvas, pupas, adultos e células adicionadas) das espécies por estação foram analisados e comparados através do teste paramétrico One Way ANOVA ($P < 0.001$). Todos dados que não atenderam as premissas para normalidade foram consequentemente analisados pelo teste não-paramétrico Kruskal-Wallis ($P < 0.001$). Em caso de diferença significativa entre os grupos, o teste *post hoc* de Dunn's Method ($P < 0,05$) indicou entre quais grupos havia diferença significativa. O mesmo

processo foi realizado para o conjunto de dados referentes à oofagia e retirada de larvas dos ninhos de acordo com as estações para cada espécie.

Os valores diários de produtividade amostrados de ovos, larvas e pupas foram correlacionados com as variáveis ambientais (também em valores diários) de temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade através do teste de Correlação de Pearson ($P < 0,05$).

A mesma abordagem foi adotada para a análise e comparação dos dados referentes à duração dos estágios imaturos (ovos, larvas e pupas) das espécies por estação. Neste grupo de resultados, aqueles que atenderam as premissas para normalidade e foram analisados pelo teste One Way ANOVA, foram posteriormente tratados pelo teste *post hoc* Student-Newman-Keuls Method, indicando entre quais grupos havia diferença significativa.

O grupo de dados referentes a fenologia das espécies foi tratado com o teste estatístico de Regressão Múltipla ($P < 0,05$), considerando a oscilação no número de colônias ativas por mês e as correspondentes variáveis ambientais amostradas (temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade).

A presença de valores “outliers” presentes nas representações gráficas em boxplot são referentes a valores que se destoaram dos demais (para mais ou menos), em seus respectivos grupos.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Para facilitar a compreensão do ponto de vista comparado, optou-se em apresentar primeiramente os resultados referentes a cada aspecto estudado das duas espécies e acrescidos de todos os fatores a ele relacionado, para depois discutir item por item, mas sempre após a apresentação de todos os resultados pertinentes a cada um deles.

4.1 Produtividade colonial sazonal de *Mischocyttarus cerberus styx* e *Mischocyttarus cassununga*

Foram acompanhadas 24 colônias de *M. cerberus styx* e 17 colônias de *M. cassununga*, em diferentes estágios de desenvolvimento, cujo ciclos coloniais atingiram diferentes durações em dias e adentraram uma ou mais estações do ano. Neste contexto, foram coletados dados em números absolutos para a produção de ovos, larvas, pupas, adultos produzidos e células adicionadas para cada colônia e cada espécie por estação (Tabela 1).

Tabela 1 – Dados gerais de produtividade

Estações	Colônias (n)		Ovo		Larva		Pupa		Adultos		Células adicionadas	
	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca
Outono	13	13	352	276	162	143	54	42	2,46 ± 2,25	1,84 ± 2,51	1,92 ± 3,68	1,53 ± 2,25
Inverno	13	9	188	346	100	183	36	56	1,76 ± 3,05	4,22 ± 5,56	3,30 ± 5,54	12,66 ± 20,71
Primavera	8	7	259	580	163	299	86	94	8,12 ± 11,8	9,71 ± 11,98	4,75 ± 5,39	11,42 ± 12,29
Verão	6	7	351	374	196	200	121	87	13,66 ± 13,93	7,28 ± 5,02	5,66 ± 5,27	6,85 ± 9,09

Compilação dos dados gerais de produtividade para as colônias amostradas de *M. cerberus styx* (Mcs) e *M. cassununga* (Ca) de acordo com as estações do ano. Os valores de ovo, larva e pupa estão em números absolutos. Os valores de adultos e células adicionadas estão em média e desvio padrão por colônia.

O número de colônias amostradas (n) variou dentre as estações do ano. Além disto, as colônias amostradas estavam em diferentes estágios de desenvolvimento e diferentes

substratos de nidificação. Entretanto, os valores gerais apresentados na Tabela 1 mostram a tendência verificada para os diferentes grupos e diferentes categorias, realizadas por colônia. Os maiores valores registrados são conferidos ao verão e os menores, por sua vez, conferidos ao inverno no caso de *M. cerberus styx*.

Considerando *M. cassununga*, os maiores valores para todas as categorias foram obtidos para a primavera, exceto o número de células adicionadas em média. Os valores de *M. cassununga* são frequentemente maiores, principalmente na primavera: 580 ovos produzidos em contraste a 259 de *M. cerberus styx*; 299 larvas produzidas em contraste com 163; 94 pupas produzidas em contraste a 86. O inverno também é contrastante, pois *M. cassununga* produziu 346 ovos, 183 larvas, 56 pupas e *M. cerberus styx*, por outro lado, produziu 188 ovos, 100 larvas e 36 pupas apenas.

Os valores referentes à produtividade de ovos apresentados pelas colônias de *M. cerberus styx* de acordo com as estações do ano apresentaram diferença significativa entre os grupos ($P = 0,02$). De acordo com o teste *post hoc* Dunn's Method, houve diferença significativa apenas entre os valores de produtividade apresentados no verão e no inverno ($P < 0,05$), Figura 3-A.

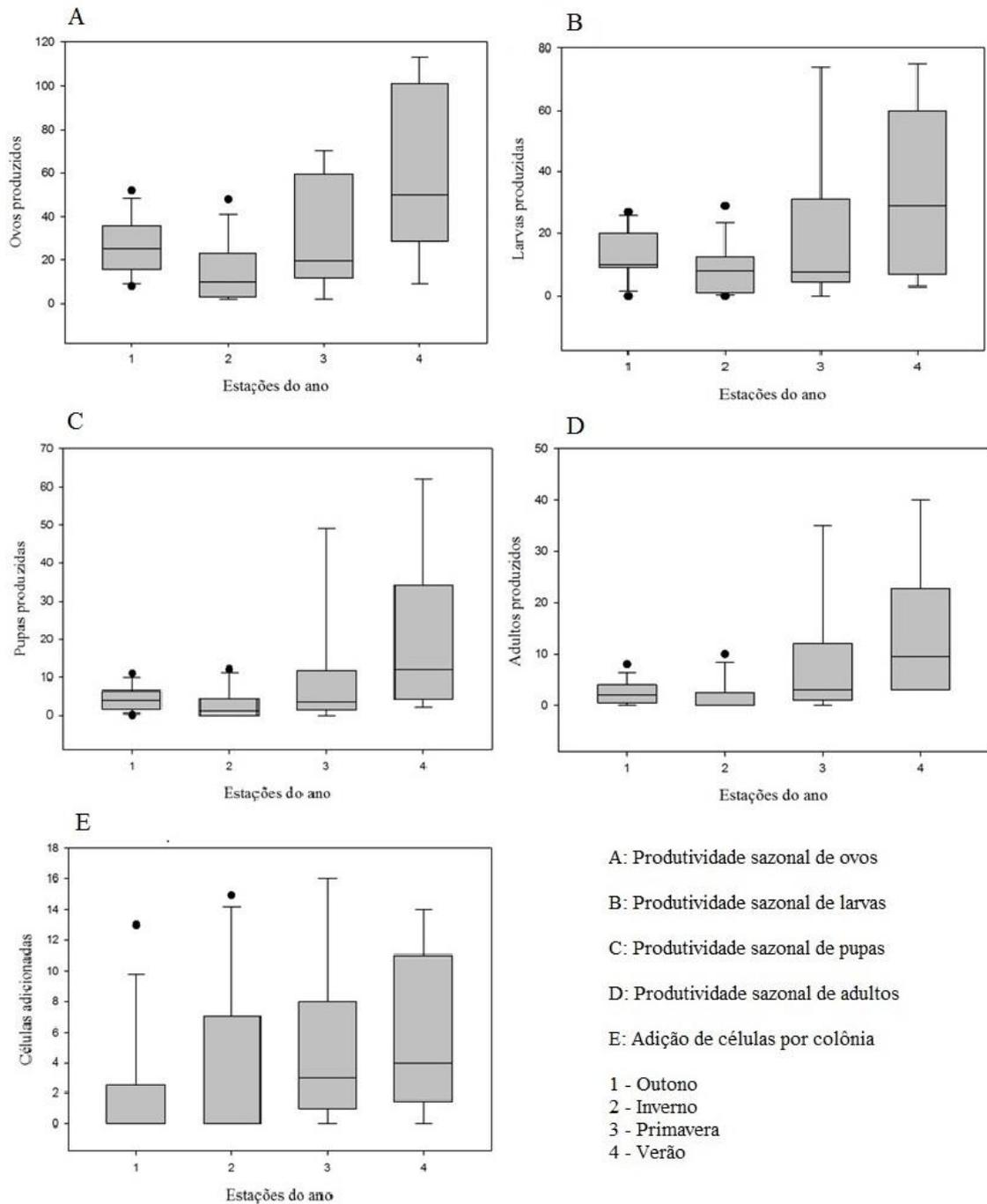
Os valores referentes a produtividade de larvas não apresentaram diferença significativa entre os grupos ($P = 0,182$). Observando os valores totais para a produtividade de larvas na Tabela 1, nota-se que houve uma pequena diferença entre os valores amostrados para as estações, sendo o inverno novamente inferior aos demais (Figura 3-B).

A categoria de pupa também apresentou diferença significativa entre os grupos ($P = 0,029$). Havendo diferença significativa entre o verão e o inverno ($P < 0,05$), Figura 3-C.

Os resultados obtidos para a produtividade colonial de adultos apresentaram diferença significativa entre os grupos ($P = 0,009$), com diferença significativa entre os valores referentes ao inverno e ao verão ($P < 0,05$), Figura 3-D.

A última categoria de produtividade colonial analisada é de células adicionadas por colônia, por estação. O teste não-paramétrico Kruskal-Wallis indicou ausência de diferença significativa entre os grupos ($P = 0,110$), Figura 3-E.

Figura 3 – Gráficos boxplot da produtividade de *M. cerberus styx*.



Valores de produtividade de ovos (A), larvas (B), pupas (C), adultos (D) e células adicionadas (E) apresentados por *M. cerberus styx* de acordo com as estações do ano.

Verificou-se para *M. cerberus styx*, como indicado pela Tabela 1, que o maior valor absoluto para produtividade de ovos foi no outono e o segundo maior valor foi registrado no verão. De acordo com a tabela, 13 colônias amostradas produziram juntas 352 ovos no

outono, sendo que apenas 6 colônias amostradas no verão produziram juntas 351 ovos. O menor valor, por outro lado, é verificado no inverno: 13 colônias amostradas produziram apenas 188 ovos.

A análise estatística mostrou diferença significativa na produção de ovos por colônia apenas entre aquelas amostradas no verão e no inverno. Através da Figura 3-A, nota-se que, por colônia, houve uma produção muito maior de ovos no verão em comparação com as demais estações.

Através da Figura 3-B, nota-se que apesar de não haver diferença significativa entre os grupos de produtividade de larvas de *M. cerberus styx*, o intervalo de valores referentes ao verão é mais amplo. Os menores valores são verificados, em termos de números absolutos e produtividade por colônia, para o inverno.

De acordo com a Figura 3-C, a produtividade colonial de pupas para *M. cerberus styx* permanece baixa no outono e especialmente no inverno, com os menores valores. O ápice da produtividade colonial é observado no verão. A diferença significativa apontada pela análise estatística entre inverno e o verão nos mostra que a primeira estação possui a menor produtividade e a segunda, por sua vez, a maior produtividade.

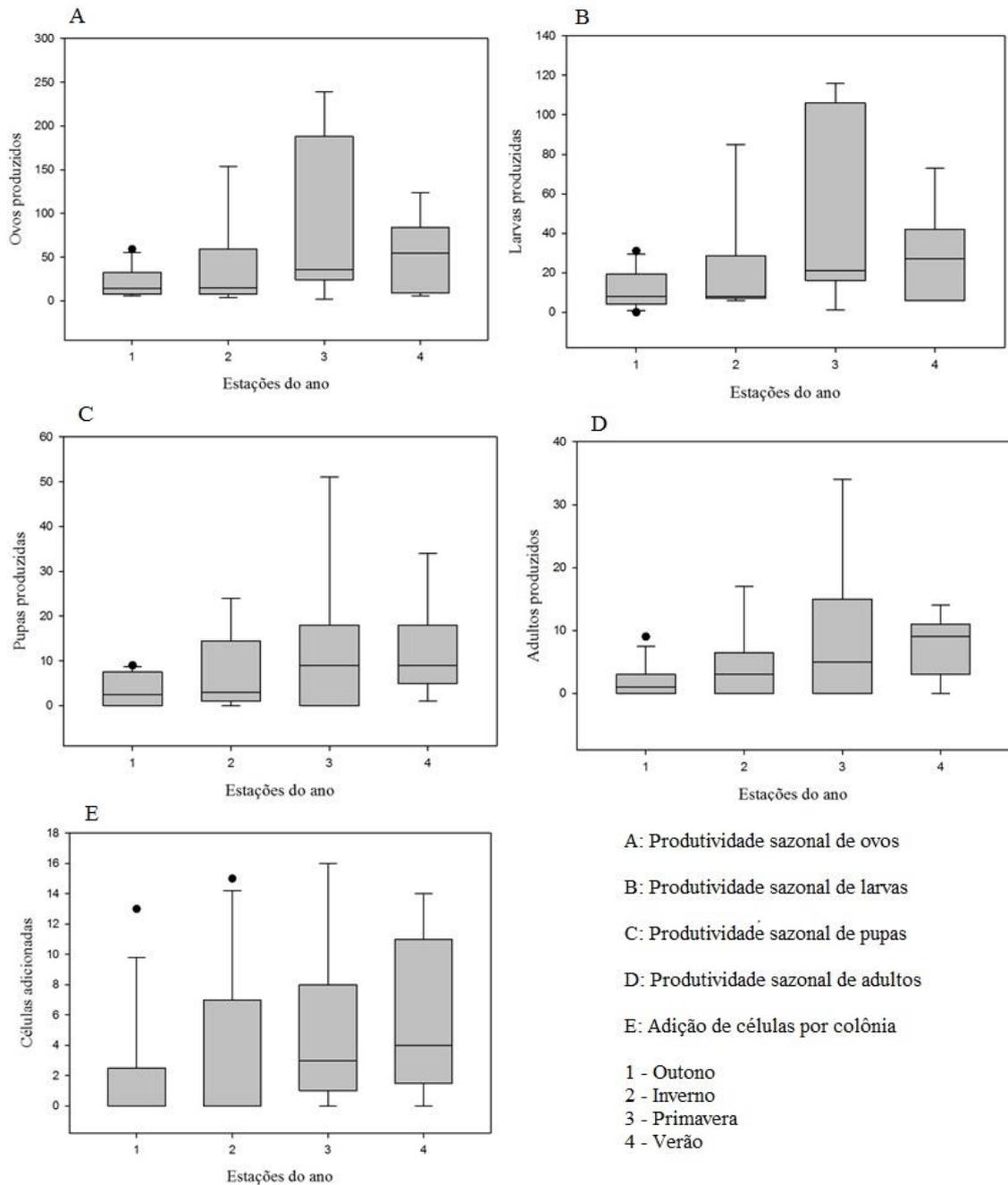
Considerando a produtividade de adultos, valores baixos são apresentados para colônias amostradas no outono (n = 13 colônias), com os menores valores vistos no inverno (n = 13 colônias), seguido de ascensão na primavera (n = 8 colônias) e o maior valor verificado para o verão com 6 colônias amostradas.

Os valores em média e desvio padrão apresentados na Tabela 1 também demonstram a tendência verificada pelos grupos representados na Figura 3-D. No inverno, o menor valor: $1,76 \pm 3,05$ adultos por colônia; no verão: $13,66 \pm 13,93$ adultos por colônia em média.

Em todos os grupos amostrados, encontram-se colônias nas quais não houve adição de células, como pode ser visto na Figura 3-E. A adição de células, em média, foi: outono (n = 13) com $1,92 \pm 3,68$ cel/colônia; inverno (n = 13) com $3,30 \pm 5,54$ cel/colônia; primavera (n = 8) com $4,75 \pm 5,39$ cel/colônia; verão (n = 6) com $5,66 \pm 5,27$ cel/colônia.

Os testes estatísticos aplicados aos grupos das categorias de produtividade de *M. cassununga* não indicaram diferença significativa em nenhum dos casos. A categoria ovo não apresentou diferença significativa entre os grupos, como indicado pelo teste (P = 0,193), Figura 4-A, assim como a categoria larva (P = 0,110), Figura 4-B, a categoria pupa (P = 0,135), Figura 4-C, a produção de adultos (P = 0,095), Figura 4-D e a adição de células (P = 0,110), Figura 4-E.

Figura 4 – Gráficos boxplot da produtividade de *M. cassununga*.



Valores de produtividade de ovos (A), larvas (B), pupas (C), adultos (D) e células adicionadas (E) apresentados por *M. cassununga* de acordo com as estações do ano.

A representação gráfica na Figura 4-A nos mostra que os menores valores de produtividade colonial de ovos para *M. cassununga* são encontrados no outono e ápice na primavera. Entretanto, a ausência de diferença significativa entre os grupos revela que não há de fato um comportamento definitivamente diferente entre as estações do ano.

Através da Figura 4-B, encontramos o mesmo padrão geral verificado para a produtividade de ovos: o menor intervalo de valores equivalente ao outono e ápice dos valores de produtividade colonial de larvas na primavera para *M. cassununga*. Mesmo padrão verificado para os valores gerais indicados na Tabela 1. Cabe apontar que apesar de diferentes intervalos referentes a produtividade colonial, não há diferença significativa entre os grupos.

O comportamento dos dados referentes a produtividade colonial de pupas é semelhante às demais categorias já apresentadas para a espécie. O padrão percebido de ascensão e declínio para os valores de produtividade colonial e geral de pupas para *M. cassununga* apresenta apenas ligeira variação, como indicado pela análise estatística.

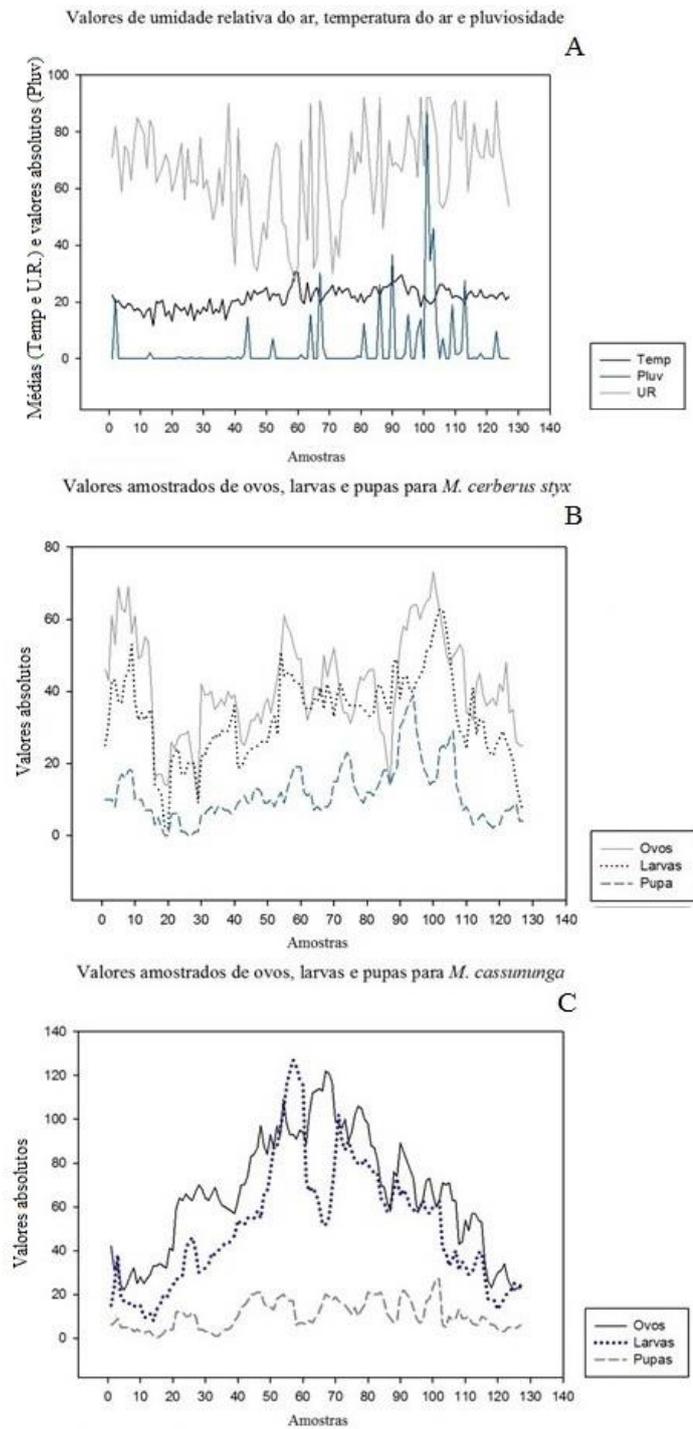
De acordo com a Figura 4-D, a produtividade colonial de adultos apresenta os menores valores para o outono, seguido do inverno, ápice na primavera e queda no verão. Atenta-se para o fato de que em todas as estações houveram colônias com a produção de adultos equivalente a 0. De qualquer maneira, a ausência de diferença significativa indica que não há destaque para a variação destes valores apresentados por *M. cassununga*.

Os valores coloniais de adição de células, separados em grupos conforme estação, não apresentaram diferença significativa entre si, portanto, as atividades realizadas por *M. cassununga* relacionadas à adição de células e crescimento da colônia não se destacam conforme a estação do ano.

4. 2. Influência dos fatores ambientais abióticos na produtividade de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*

A temperatura do ar, a umidade relativa do ar e a pluviosidade (Figura 5-A) foram correlacionados com os números absolutos de ovos, larvas e pupas presentes nos ninhos amostrados (Figuras 5-B e 5-C), conforme os dias das amostras, afim de obter interpretações destes parâmetros na dinâmica da produtividade colonial em *M. cerberus styx* e *M. cassununga*, respectivamente. Para tanto, foi aplicado o teste de Correlação de Pearson.

Figura 5 – Representação gráfica das variáveis ambientais registradas e valores absolutos de formas imaturas nas colônias de *M. cerberus styx* e *M. cassununga* nas datas de amostragem.



Representação gráfica dos valores em média de temperatura do ar (°C), média de umidade relativa do ar (%) e total de pluviosidade (mm) das datas em que ocorreram amostragens (A). Valores totais de ovos, larvas e pupas presentes nas colônias de *M. cerberus styx* (B) e *M. cassununga* (C).

Tabela 2 – Valores dos coeficientes de correlação (r) e significância das correlações (P) obtidos para Correlação de Pearson.

<i>M. cerberus styx</i>	r			P		
	Ovo	Larva	Pupa	Ovo	Larva	Pupa
Temperatura	0,201	0,36	0,583	0,0238	0,0000317	6,479 ⁻⁰¹³
Pluviosidade	0,25	0,343	0,198	0,00462	0,0000784	0,0254
U.R.	0,187	0,0716	-0,0539	0,0351	0,424	0,548
<i>M. cassununga</i>	r			P		
	Ovo	Larva	Pupa	Ovo	Larva	Pupa
Temperatura	0,386	0,497	0,386	0,00000749	2,69 ⁻⁰⁹	0,00000724
Pluviosidade	0,0462	0,019	0,284	0,606	0,832	0,00123
U.R.	-0,354	-0,415	-0,105	0,0000434	0,00000126	0,24

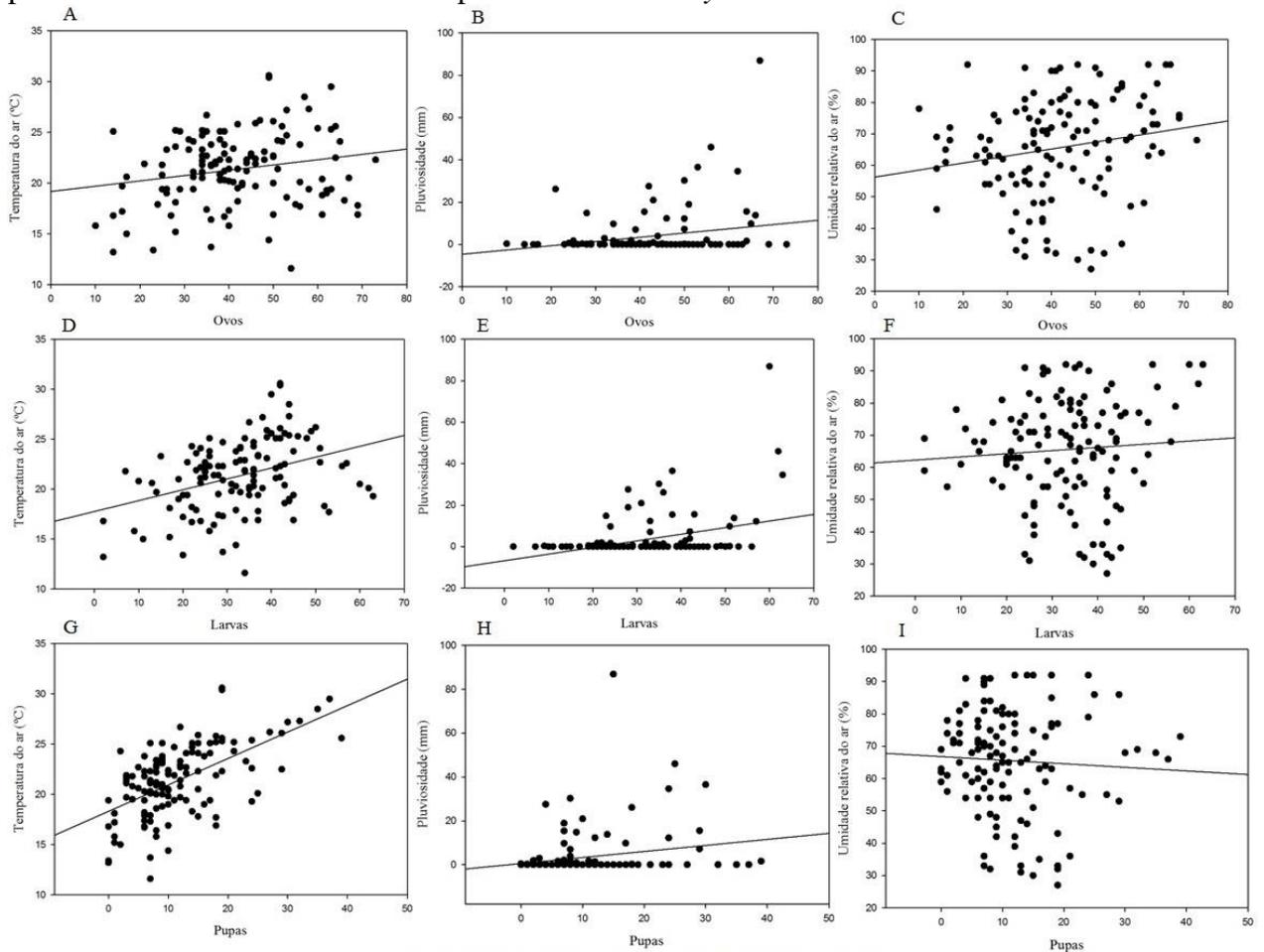
Dados compilados dos coeficientes de correlação (r) e significância das correlações (P) para cada estágio imaturo e as correspondentes variáveis ambientais para *M. cerberus styx* e *M. cassununga*.

Considerando *M. cerberus styx*, o teste indicou correlação significativa da categoria ovo com as três variáveis, temperatura do ar (P = 0.0238), pluviosidade (P = 0.00462) e umidade relativa do ar (P = 0.0351), sendo n = 127. O coeficiente de correlação entre a categoria e as variáveis foi de r = 0.201 para temperatura do ar (Figura 6-A), de r = 0.250 para pluviosidade (Figura 6-B) e de r = 0.187 para umidade relativa do ar (Figura 6-C).

A categoria larva, por sua vez, apresentou correlação significativa com duas das variáveis amostradas: temperatura do ar com P = 0.0000317 e coeficiente de correlação r = 0.360 (Figura 6-D) e pluviosidade com P = 0.0000784 e coeficiente de correlação r = 0.343 (Figura 6-E). Não houve correlação significativa com a variável umidade relativa do ar, sendo P = 0.424 e coeficiente de correlação r = 0.0716 (Figura 6-F).

Por fim, a categoria pupa apresentou correlação significativa para a variável temperatura do ar com P = 6.479⁻⁰¹³ e coeficiente de correlação r = 0.583 (Figura 6-G); e correlação significativa para pluviosidade com P = 0.0254 e coeficiente de correlação de r = 0.198 (Figura 6-H). Por outro lado, não houve correlação significativa para a variável umidade relativa do ar, com P = 0.548 e coeficiente de correlação r = -0.0539 (Figura 6-I).

Figura 6 – Gráficos de dispersão das correlações entre a produtividade de imaturos e os parâmetros ambientais amostrados para *M. cerberus styx*.



- A - Correlação da categoria ovo com a temperatura do ar
 B - Correlação da categoria ovo com a pluviosidade
 C - Correlação da categoria ovo com a umidade relativa do ar
 D - Correlação da categoria larva com a temperatura do ar
 E - Correlação da categoria larva com a pluviosidade
 F - Correlação da categoria larva com a umidade relativa do ar
 G - Correlação da categoria pupa com a temperatura do ar
 H - Correlação da categoria pupa com a pluviosidade
 I - Correlação da categoria pupa com a umidade relativa do ar

Gráficos de dispersão e linha de regressão da correlação entre a categoria ovo e os parâmetros ambientais amostrados (A, B, C), categoria larva e os parâmetros ambientais amostrados (D, E, F) e a categoria pupa e os parâmetros ambientais amostrados (G, H, I) para *M. cerberus styx*.

Tomando como referência a categoria ovo, conforme a Figura 6-A, a distribuição em torno da linha de regressão demonstra o baixo coeficiente de correlação verificado, apesar de se tratar de uma correlação significativa, indica que outros fatores explicam de forma majoritária a variação dos valores de ovos.

Verificamos novamente na Figura 6-B o comportamento de uma correlação significativa entre as variáveis amostradas, porém com baixo coeficiente de correlação. Os pontos

encontram-se distribuídos ao longo da área do gráfico conforme um discreto padrão evidenciado pela linha de regressão.

A correlação entre as variáveis ovo e pluviosidade foi a que apresentou maior coeficiente de correlação e menor valor de P, sendo para categoria de ovo, a mais correlacionada, embora sendo uma correlação muito fraca. Ainda, de acordo com o gráfico, nota-se que a maioria das observações correspondem a dias sem chuvas, com pluviosidade de 0 mm.

Para a correlação entre a categoria larva e o parâmetro temperatura do ar (Figura 6-D), nota-se uma maior correlação, em comparação com a categoria ovo, com menor valor de P e maior coeficiente de correlação. O padrão resultante é um maior agrupamento dos pontos em referência a linha de regressão.

Com correlação significativa, as variáveis larva e pluviosidade apresentam um coeficiente de correlação menor em comparação com temperatura do ar (Figura 6-E). Atenta-se para o grande número de observações com o valor de pluviosidade igual ou próximo de 0 mm. A variável umidade relativa do ar não apresentou correlação significativa com a variável larva, conforme o alto valor de P e o baixo coeficiente de correlação (Figura 6-F). A dispersão dos pontos no gráfico, tomando a linha de regressão como referência, demonstra este fato.

Para a categoria pupa, tomando como referência o parâmetro temperatura do ar, temos o menor valor de P amostrado (Figura 6-G). Portanto, é moderada a correlação entre as variáveis. Ademais, esta correlação possui o maior coeficiente de correlação, demonstrado pelo agrupamento dos pontos representando as amostras em torno da linha de regressão.

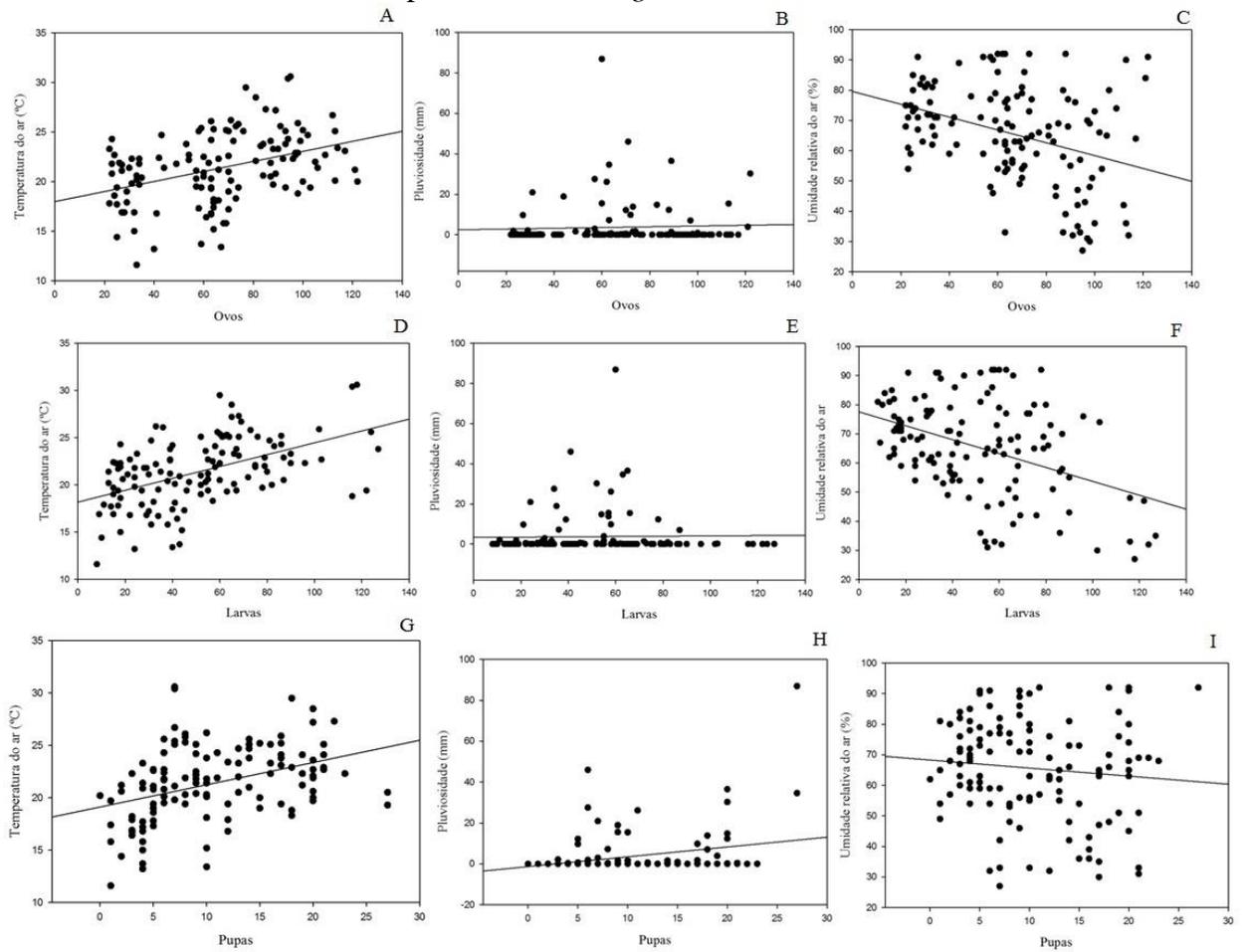
Considerando a Figura 6-H, o baixo valor do coeficiente de correlação (0.198) demonstra que os valores são muito fracamente correlacionados, sendo a variação dos valores de pupas nos ninhos correlacionados a outros fatores majoritariamente. A dispersão dos pontos na área do gráfico demonstra a ausência de correlação significativa observada para as variáveis representadas na Figura 6-I. Os pontos que representam as amostras estão dispersos, em referência à linha de regressão.

Para as categorias de produtividade amostradas de *M. cassununga*, a categoria de ovos apresentou correlação significativa com os valores de temperatura ($P = 0.00000749$) e umidade relativa do ar ($P = 0.0000434$). Por outro lado, o teste indicou a ausência de correlação significativa com a pluviosidade ($P = 0,606$). Considerando os parâmetros ambientais abióticos com correlação significativa, os coeficientes de correlação (r) foram: 0.386 para temperatura (Figura 7-A) e -0.354 para umidade relativa do ar (Figura 7-C). Já para a pluviosidade o coeficiente de correlação foi 0.0462 (Figura 7-B).

O teste aplicado para a categoria de larva também indicou correlação significativa com a variável temperatura do ar e umidade relativa do ar, assim como indicou a ausência de correlação significativa com a pluviosidade. Considerando a temperatura do ar, as variáveis apresentaram correlação ($P = 0.00000000269$) com o coeficiente de correlação de 0.497 (Figura 7-D); para a umidade relativa do ar também houve correlação ($P = 0.00000126$), com o coeficiente de correlação de -0.415 indicando uma correlação negativa (Figura 7-F). Por outro lado, considerando a variável pluviosidade, o teste indicou ausência de correlação significativa ($P = 0.832$), com o coeficiente de correlação de 0.0190 (Figura 7-E).

A categoria pupa, por sua vez, comportou-se de forma diferenciada em correlação com as variáveis amostradas. O teste de Correlação de Pearson indicou, para esta categoria, correlação significativa com a variável temperatura do ar ($P = 0.00000724$) e com pluviosidade ($P = 0.00123$). A variável umidade relativa do ar, por sua vez, não apresentou correlação significativa ($P = 0.240$). As Figuras 7-G, 7-H e 7-I representam os dados.

Figura 7 – Gráficos de dispersão das correlações entre a produtividade de imaturos e os parâmetros ambientais amostrados para *M. cassununga*



- A - Correlação da categoria ovo com a temperatura do ar
- B - Correlação da categoria ovo com a pluviosidade
- C - Correlação da categoria ovo com a umidade relativa do ar
- D - Correlação da categoria larva com a temperatura do ar
- E - Correlação da categoria larva com a pluviosidade
- F - Correlação da categoria larva com a umidade relativa do ar
- G - Correlação da categoria pupa com a temperatura do ar
- H - Correlação da categoria pupa com a pluviosidade
- I - Correlação da categoria pupa com a umidade relativa do ar

Gráficos de dispersão e linha de regressão da correlação entre a categoria ovo e os parâmetros ambientais amostrados (A, B, C), categoria larva e os parâmetros ambientais amostrados (D, E, F) e a categoria pupa e os parâmetros ambientais amostrados (G, H, I) para *M. cassununga*.

A Figura 7-A nos mostra o comportamento dos dados correlacionados de produtividade de ovos e as médias diárias de temperatura do ar (°C), demonstrando correlação positiva entre as variáveis. Os gráficos encontram-se dispersos em torno da linha de regressão, fator que corresponde ao índice de correlação de 0.386, existindo outros fatores que contribuem para a explicação do comportamento dos dados.

A distribuição dos pontos verificada na representação gráfica (Figura 7-B) demonstra a correlação não-significativa entre as variáveis ovo e pluviosidade.

Considerando a correlação entre a produção de ovos e a umidade relativa do ar, o comportamento da linha de regressão observado representa a correlação negativa verificada entre as variáveis, sendo o coeficiente de correlação de -0.354 (Figura 7-C).

Como mencionado anteriormente, houve correlação moderada entre a categoria larva e a variável temperatura do ar. O maior agrupamento dos pontos, tomando como referência a linha de regressão em comparação à categoria ovo, remete ao valor do coeficiente de correlação apresentado para a categoria larva, de 0.497. Assim como verificado para a categoria ovo, a categoria larva também apresentou correlação negativa com a variável umidade relativa do ar (coeficiente de correlação: -0.415). Este comportamento é verificado pela linha de regressão na Figura 7-F.

A Figura 7-E representa a ausência de correlação significativa indicada pelo teste, sendo $P = 0.832$ e o coeficiente de correlação de 0.0190. Estes valores obtidos demonstram que não há correlação entre o número de larvas nas colônias de *M. cassununga* e as variações nos valores de pluviosidade amostrados.

O coeficiente de correlação entre as variáveis pupa e temperatura do ar foi de 0.386, similar ao da categoria ovo. Na Figura 7-G verifica-se que há uma correlação significativa e direta, com pontos dispersos em torno da linha de regressão em referência ao valor do coeficiente de correlação. Por outro lado, considerando a correlação entre a variável pupa e a pluviosidade, pode-se constatar uma correlação muito fraca. Ademais, destaca-se o valor do coeficiente de correlação de 0.284, um valor baixo. A Figura 7-I representa a correlação entre a categoria pupa e o parâmetro umidade relativa do ar, que conforme mencionado, não há correlação significativa entre as variáveis, sendo o coeficiente de correlação de -0.105.

A coleta de dados a respeito da produtividade de colônias em campo está sujeita a ação dinâmica de fatores que podem, conforme mencionado por Jeanne (1972), influenciar na acurácia dos valores. Neste sentido, destaca-se a oofagia: um ovo canibalizado, quando substituído por um outro na mesma posição que o antecessor, pode passar despercebido pelo pesquisador, subestimando então o número de ovos produzidos.

Gadagkar *et al.* (1982) também destacam outros fatores que podem influenciar os valores obtidos para produtividade e duração dos estágios imaturos: a diferente localização das colônias, diferentes estágios de desenvolvimento de colônias amostradas simultaneamente, diferentes substratos de nidificação e número de adultos presentes. Portanto, destaca-se o

diferente número amostral de colônias acompanhadas entre as espécies *M. cerberus styx* e *M. cassununga*, assim como número amostral de colônias entre as estações do ano (Tabela 1).

Os frequentes abandonos e términos dos ciclos coloniais de *M. cerberus styx* e *M. cassununga* com a constante reposição de colônias para amostragem, ao longo do período de 13 meses de coleta de dados, foi possível graças a assincronia que as vespas sociais tropicais possuem em relação as estações do ano (WEST-EBERHARD, 1969). Portanto, ao longo de todo o período de amostragem e coleta de dados, haviam colônias em todos os estágios de desenvolvimento acessíveis.

A ausência de sazonalidade no ciclo colonial de *M. cerberus styx* foi apontada por Giannotti (1998), pelos estágios de desenvolvimento colonial, conforme adotado por Jeanne (1972), exibidos ao longo do ano todo. Não obstante, interessante destaque também foi dado às oscilações exibidas pela espécie ao longo do ano. *M. cerberus styx* conforme visto por Giannotti (1998), apresentou colônias maiores no mês de outubro, com valores médios de células construídas por ninho; média de ovos, larvas e pupas por colônia que ascendem no mês de outubro e atingem o ápice nos meses de fevereiro e março.

Aqui, destaca-se a divergência entre o verão e o inverno, como pode ser visto pelas médias gerais na Tabela 1. A ascensão da produtividade média de ovos, larvas, adultos e adição de células do inverno para a primavera, com posterior ascensão para o ápice dos valores de todas as médias no verão é o padrão geral visto para todas as categorias amostradas (ovos, larvas, pupa, adultos e células adicionadas).

Verificamos diferenças significativas da produção colonial de ovos, pupas e adultos entre o verão e o inverno (Figuras 3-A, 3-C e 3-D). As representações gráficas demonstram um intervalo maior de valores no verão, com maior produção destas categorias por colônia, como demonstrado também pelas médias gerais e valores absolutos: 351 ovos/colônia; 121 pupas/colônia e $13,66 \pm 13,93$ adultos/colônia. No inverno, por outro lado verifica-se os menores intervalos de valores nos gráficos boxplot acima mencionados, com os menores valores de produção colonial e menores médias gerais e valores absolutos: 188 ovos/colônia; 36 pupas/colônia; $1,76 \pm 3,05$ adultos/colônia.

Simões *et al.* (1985) encontraram ascensão no número de ovos por colônias em outubro para *M. cerberus styx*, com o ápice dos valores no mês de janeiro. Neste mesmo trabalho, o mês de outubro (início da primavera) foi o mês com as maiores médias de pupas e adultos por colônia vistos para a espécie. Por outro lado, Giannotti (1998) encontrou as maiores médias

mensais de pupas e adultos para os meses de dezembro, janeiro e fevereiro: 5,17, 5,63 e 5,92 para pupas; 4,42, 3,50 e 3,94 para adultos, respectivamente.

A produção de larvas por colônia não diferiu significativamente entre as estações do ano, porém o maior valor encontrado para produtividade de larvas é referente ao verão. Conforme indicado pela Figura 3-B, o maior intervalo de valores de produtividade de larvas por colônia é verificado no verão. As maiores médias de larvas por colônia foram encontradas nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro, respectivamente, por Giannotti (1998) para *M. cerberus styx*. Por outro lado, Simões *et al.* (1985) encontraram os maiores valores referentes ao mês de outubro e o mínimo para o mês de fevereiro.

A média de adição de células por colônia ao longo das estações, fator sujeito a força de trabalho da colônia, como visto para *M. cerberus styx* (GIANNOTTI, 1999), para *M. drewseni* (JEANNE, 1972), para *M. labiatus* (LITTE, 1981), *M. mexicanus* (LITTE, 1977), entre outros; também está interligada com as condições ambientais, como a umidade relativa do ar, temperatura e luminosidade (SILVA & NODA, 2000). Neste sentido, a ausência de diferenças significativas entre as estações do ano para esta categoria (Figura 3-E), nos remonta ao fato de que são vespas neotropicais, com ritmo de trabalho ativo ao longo de todo o ano (RICHARDS, 1971; WEST-EBERHARD, 1969).

Considerando a produtividade conforme as estações do ano para *M. cassununga* (Tabela 1), é notável a diferença nos números absolutos de produção de imaturos, assim como a média geral de células adicionadas por ninho, sendo de modo geral maiores em comparação com *M. cerberus styx*. Provavelmente esta diferença esteja relacionada à própria biologia das espécies em questão, visto que *M. cerberus styx* apresenta ninhos com característico baixo número de adultos e células construídas (GIANNOTTI, 1998).

Cabe mencionar que, eventualmente, o próprio ambiente de estudo com influência de atividades antrópicas pode ocasionar uma menor produtividade, como demonstrado para *Polistes versicolor* (TORRES *et al.*, 2014) e para *M. consimilis* (MICHELUTTI *et al.*, 2013).

A produtividade de ovos (Figura 4-A), de larvas (Figura 4-B), de pupas (Figura 4-C), a média de adultos por ninho (Figura 4-D) e células adicionadas por ninho (Figura 4-E) não apresentaram diferenças estatísticas entre as estações do ano.

Os maiores valores obtidos para *M. cassununga* e a ausência de diferenças significativas dentre as estações do ano podem apontar para diferentes aspectos particulares da espécie, como sua estrutura hierárquica mais estável e a presença de múltiplas fêmeas inseminadas, sendo a espécie mais abundante na área de estudo (MURAKAMI *et al.*, 2009, 2013).

Ademais, atenta-se para os amplos intervalos de valores de produção colonial de todas as categorias amostradas, assim como os respectivos valores absolutos e médias de células adicionadas (Tabela 1) referentes ao inverno. Como sugerido por Murakami *et al.* (2009), a espécie provavelmente apresenta melhor adaptação às condições locais, principalmente em períodos mais frios.

Simões *et al.* (1985) estudando a produtividade de *M. cassununga*, atentaram para os maiores valores absolutos de ovos, larvas, pupas e adultos para os meses de junho e julho (compreendendo o inverno). Este estudo, realizado há 36 anos atrás, demonstra o desempenho de *M. cassununga* em períodos nomeadamente frios como o inverno. O presente trabalho, realizado na mesma área de estudo, aponta para um melhor desempenho nestas estações do ano em comparação com *M. cerberus styx*, porém os maiores valores encontram-se relativos à primavera.

Como pode se observar nos gráficos boxplot mencionados anteriormente, das categorias de produtividade amostradas, *M. cassununga* demonstrou especial alta nos valores para primavera. Sakamoto (2000) encontrou a maior média de construção de células por dia ($0.45 \pm 0,37$) correspondendo à primavera para *M. montei*. Neste mesmo sentido, Simões *et al.* (1985) encontraram os maiores valores absolutos de ovos, larvas e pupas por colônias de *M. cerberus styx* no mês de outubro (início da primavera).

A primavera pode representar, por sua vez, uma estação favorável para produtividade colonial, visto que na estação quente-úmida há uma maior acumulação de recursos a serem utilizados e forrageados, como visto para *Polistes versicolor* (ELISEI *et al.*, 2010). *Polistes lanio lanio* demonstrou maior intensidade de atividade forrageadora nas estações quente-úmidas (GIANNOTTI *et al.*, 1995a). Silva & Noda (2000) concluíram, igualmente, que as estações quente-úmidas são mais favoráveis para atividades de coleta de material e alimentos para *M. cerberus styx*.

Neste sentido, passando a considerar a influência de fatores ambientais abióticos na produtividade de *M. cassununga* (temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade), temos os reflexos destas considerações. A produtividade de ovos se mostrou positivamente correlacionada com a temperatura do ar (Figura 7-A), semelhante a *M. cerberus styx* (Figura 6-A) e negativamente correlacionada com a umidade relativa do ar (Figura 7-C), ao contrário de *M. cassununga* (Figura 6-C), ambas correlações significativas. A produtividade de larvas apresentou correlação significativa com a temperatura do ar (Figura 7-D) e com a umidade

relativa do ar (Figura 7-F), negativamente correlacionados, sendo esta última variável com tendência a ser correlacionada positivamente em *M. cerberus styx* (Figura 6-F).

Tanto a produtividade de ovos quanto de larvas não apresentou correlação significativa com pluviosidade (Figuras 7-B e 7-E). Considerando a produtividade de pupas, há novamente uma correlação significativa com a temperatura do ar (Figura 7-G) e uma fraca correlação com a pluviosidade (Figura 7-H). A categoria não apresentou correlação significativa com umidade relativa do ar (Figura 7-I).

A correlação positiva, moderada ou fraca, da temperatura do ar sobre a produtividade de imaturos nos ninhos é indício de um ajuste metabólico da espécie para condições ambientais mais favoráveis ao desenvolvimento, tornando-o hábil para produção de adultos em espécies tropicais e marcadamente em temperadas (WEST-EBERHARD, 1969). O ritmo de atividade de vespas adultas e seu metabolismo também está correlacionado positivamente com a temperatura, como visto para *M. cerberus styx* (SILVA & NODA, 2000), *M. consimilis* (MONTAGNA *et al.*, 2009), *P. lanio lanio* (GIANNOTTI *et al.*, 1995a). Por outro lado, os trabalhos demonstram que a atividade de forrageamento está inversamente correlacionada com a umidade relativa do ar, assim como a produtividade de imaturos.

A atividade de forrageamento, por sua vez, também está ligada aos itens alimentares disponíveis ao longo dos dias e estações, para adultos e prole, como verificado para *Polybia sericea* (BICHARA-FILHO *et al.*, 2009). Os itens alimentares disponíveis, assim como sua composição (carboidratos ou proteínas) também exercem influência sob a produtividade colonial, visto que o déficit alimentar de uma dessas matrizes pode levar a diferentes perfis de canibalismo de larvas (KUDÔ & SHIRAI, 2012). Não obstante, a retirada de larvas e consequente queda de produtividade pode ser uma estratégia para garantir a sobrevivência de colônias em estações frias e secas, como observado para *M. montei* (MURAKAMI *et al.*, 2016).

M. cerberus styx apresentou correlação significativa da produtividade de ovos com os três parâmetros ambientais avaliados, porém muito fracamente correlacionados, como pode ser visto nas Figuras 6-A, 6-B e 6-C). O estágio larval apresentou correlações significativas, assim como maior correlação, de fraca a moderada, com a temperatura do ar e pluviosidade (Figura 6-D e 6-E). A produtividade de pupas apresentou também correlação com a temperatura do ar (Figura 6-G) e muito baixa correlação com a pluviosidade (Figura 6-H).

Tanto a produtividade de larvas quanto de pupas não apresentou correlação significativa com a umidade relativa do ar (Figuras 6-F e 6-I).

A correlação positiva entre a produtividade de imaturos para *M. cerberus styx* com a pluviosidade pode estar ligada a períodos mais favoráveis para obtenção de alimentos e oferta dos mesmos no ambiente. Por outro lado, a fraca correlação pode estar ligada ao extenso período de seca e baixo índice pluviométrico no período de 2014 a 2015, como indicado pela Figura 5-A. A Tabela 3 mostra a comparação das médias de temperatura do ar e valores totais de pluviosidade mensais para o período do presente estudo e outros estudos prévios na mesma área. Ademais, há também o possível viés metodológico, já que em dias chuvosos a coleta de dados eventualmente não ocorreu.

Tabela 3 - Médias de temperatura do ar e valores totais de pluviosidade mensais para o presente estudo e outros trabalhos prévios.

Meses	Temperatura Média (°C)				Pluviosidade (mm)			
	1991 a 1993	1999	2000	2014 a 2015	1991 a 1993	1999	2000	2014 a 2015
Janeiro	21,5	-	24,5	26,3	191,9	-	323,8	94
Fevereiro	20,1	23,4	24,2	22,7	145,6	335,6	219,4	328,5
Março	19,9	24,6	23,8	22,3	365,4	210,5	214,1	166,3
Abril	20,8	22	22,3	21,9	124,7	56,6	8,6	37
Maió	19	18,7	19,5	18,2	80,1	34,4	2,7	44,4
Junho	18	17,3	19,1	17,7	10,6	80,3	12,6	2,1
Julho	16,9	19,1	16,9	17	35,5	0,7	49,3	18,7
Agosto	14,7	19,6	19,7	19,1	8,4	0	64,1	4,2
Setembro	18,6	21,8	21,3	21,6	97,9	100,3	118,6	97,5
Outubro	20	22,4	-	23	120,4	50,8	-	25,2
Novembro	20,7	23	-	22,8	139,9	77,6	-	152,9
Dezembro	21,2	24,7	-	23,2	229	169,7	-	186,6

Fonte: Giannotti (1998), dados de 1991 a 1993; Sakamoto (2000), dados de 1999 e 2000. Os valores referentes a 2014 e 2015 são referentes ao presente estudo. De maio a dezembro, os valores são referentes a 2014, de janeiro a abril, os valores são referentes a 2015.

Referente aos valores compilados na Tabela 3, nota-se um aumento na temperatura média de vários meses, com a diferença máxima de quase 5 graus no mês de janeiro (considerando 1991 a 1993 e 2014 a 2015). Há uma diferença de 4 graus na temperatura média amostrada de fevereiro de 1991 a 1993 em comparação com fevereiro de 2000. Salvo as exceções verificadas para os meses de maio e junho, há um aumento generalizado nas médias de temperatura.

Ao longo dos anos amostrados na Tabela 3, nota-se a contrastante variação na pluviosidade apresentadas entre os meses e os anos, sendo que o período correspondente ao outono e inverno é marcadamente menos chuvoso. Considerando os anos amostrados, alguns meses apresentaram aumento no valor de pluviosidade, como observado para fevereiro de 1991 a 1993 (145,6 mm) e fevereiro de 2015 (328,5 mm). E em outros casos, houve diminuição da pluviosidade, como visto para junho de 1999 (80,3 mm) e junho de 2014 (2,1 mm). Em suma, a tendência verificada através da tabela indica que, como mencionado, nos meses correspondentes ao outono e ao inverno há menos chuva e os menores índices pluviométricos.

Com base nos resultados obtidos, destaca-se primeiramente, portanto, a importância da temperatura do ar (apresentando correlações fracas a moderadas) para a produtividade colonial de *M. cassununga* e *M. cerberus styx*, e secundariamente a pluviosidade (correlações fracas). Sendo que a primeira espécie corresponde de maneira mais estável às estações do ano e parâmetros ambientais e a segunda espécie aparenta ter uma maior afinidade pelo verão e maiores temperaturas. Como mencionado anteriormente, *M. cassununga* aparenta ter uma maior adaptação as condições locais e, principalmente, reagindo com estabilidade às estações outono e inverno, assim como períodos frios (SIMÕES *et al.*, 1985; MURAKAMI *et al.*, 2009).

4. 3. Duração dos estágios imaturos de *M. cerberus styx* e *M. cassununga* de acordo com as estações do ano

Na Tabela 4 encontram-se os resultados para *M. cerberus styx* e *M. cassununga*.

Tabela 4 - Médias gerais e desvio padrão para o intervalo de duração (em dias) de cada estágio imaturo amostrado, por estação.

Estações	Colônias (n)		Ovo		Larva		Pupa	
	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca
Outono	12	9	20,35 ± 7,42 n = 93	20,22 ± 6,89 n = 80	25,04 ± 9,03 n = 21	26,96 ± 4,33 n = 26	19,28 ± 5,94 n = 25	16,6 ± 3,53 n = 23
Inverno	5	8	21,63 ± 6,42 n = 47	21,96 ± 5,93 n = 178	29,84 ± 6,88 n = 33	31,73 ± 6,55 n = 57	20,56 ± 2,52 n = 23	20,42 ± 4,02 n = 47
Primavera	7	7	18,83 ± 4,85 n = 122	17,67 ± 4,32 n = 277	29,67 ± 7,58 n = 76	28,22 ± 5,89 n = 97	17,81 ± 2,52 n = 77	16,91 ± 2,21 n = 84
Verão	7	7	16,59 ± 4,85 n = 169	16,12 ± 4,43 n = 157	22,64 ± 6,78 n = 82	26,93 ± 6,88 n = 58	16 ± 2,65 n = 102	15,44 ± 2,75 n = 67

Valores referentes à espécie *M. cerberus styx* (Mcs) e *M. cassununga* (Ca).

De acordo com a tabela, o maior número amostral (n) é pertencente a categoria de ovos, em todas as estações do ano, sendo a mais abundante. A categoria de larvas, por sua vez, apresenta os maiores valores de intervalo de duração em todas as estações em comparação com as demais (ovos e pupas) correspondentes. Cabe destacar, ainda segundo a tabela, que as maiores médias de duração de todos os estágios se registra no inverno, enquanto que o menor período de duração de todos os estágios corresponde ao verão.

As análises estatísticas empregadas para cada categoria amostrada (ovo, larva e pupa), organizadas em grupos conforme as estações (outono, inverno, primavera e verão) demonstram a existência de diferença significativa entre os grupos.

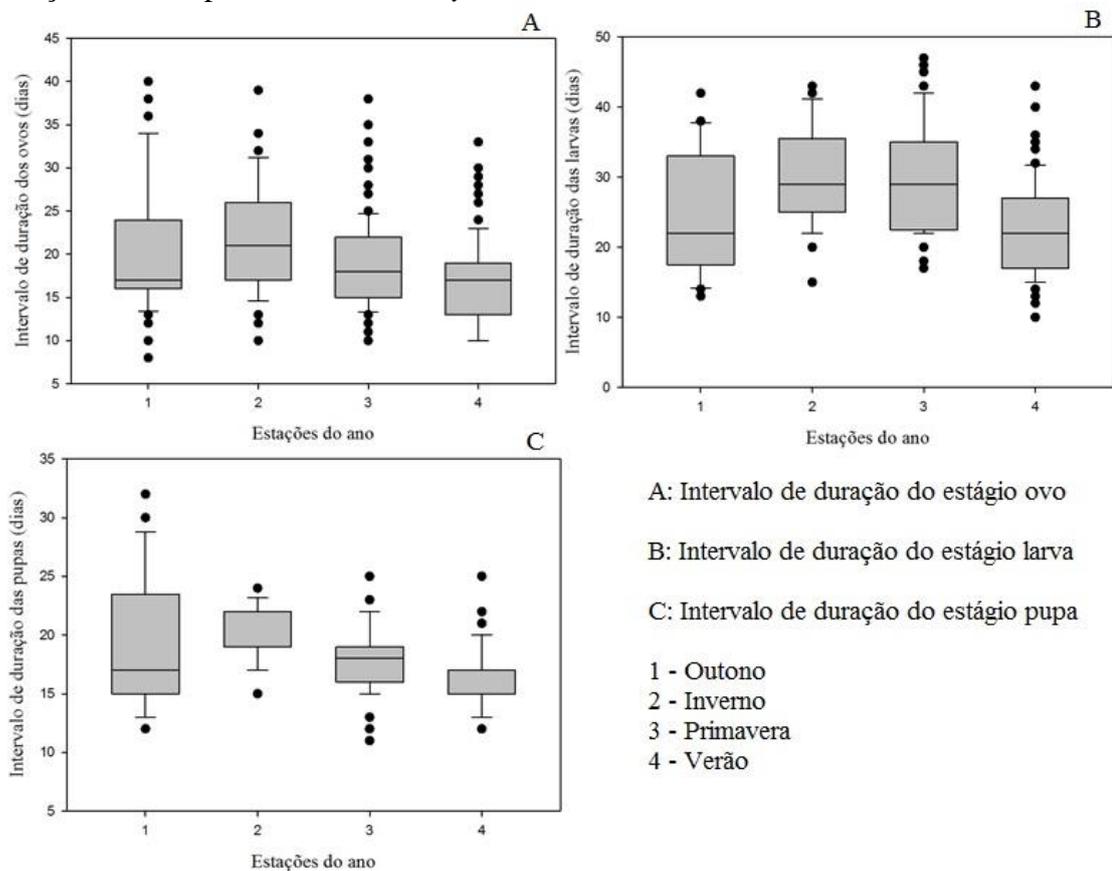
Considerando *M. cerberus styx*, os valores referentes aos intervalos de duração da categoria ovo conforme as estações apresentaram diferenças significativas entre os grupos ($P = <0.001$). Sendo estas diferenças verificadas entre o grupo verão e o grupo outono; o grupo verão e o grupo inverno; o grupo verão e o grupo primavera (Figura 8-A).

Assim como os valores referentes aos intervalos de duração de ovos, os grupos referentes às larvas também apresentaram diferenças significativas entre os grupos ($P = <0.001$), com tal diferença significativa entre os grupos: verão e inverno, verão e primavera. O padrão

apresentado para o período de desenvolvimento larval, conforme as estações, está representado na Figura 8-B.

Os valores referentes ao período de duração do estágio pupa também apresentaram diferenças significativas entre os grupos segundo o teste ($P = <0.001$). O teste *post hoc* Dunn's Method indicou a existência de diferenças significativas entre os grupos: inverno e verão; inverno e outono; inverno e primavera; primavera e verão. Destaca-se, portanto, os valores de duração referentes ao inverno (Figura 8-C).

Figura 8 – Gráficos boxplot dos intervalos de duração das formas imaturas de acordo com as estações do ano para *M. cerberus styx*.



Intervalo de duração em dias dos ovos (A), larvas (B) e pupas (C) amostrados nas colônias acompanhadas de *M. cerberus styx* acordo com as estações do ano.

Como apontado pela análise estatística para o estágio ovo, o único grupo que se destaca dos demais é o verão, com os menores valores de duração para o estágio, sendo que a média geral foi de $16,59 \pm 4,85$ dias ($n = 169$ ovos). A estação com o maior intervalo de duração foi o inverno, também apresentando o menor número de ovos amostrados nas colônias: $21,63 \pm 6,42$ dias ($n = 47$ ovos).

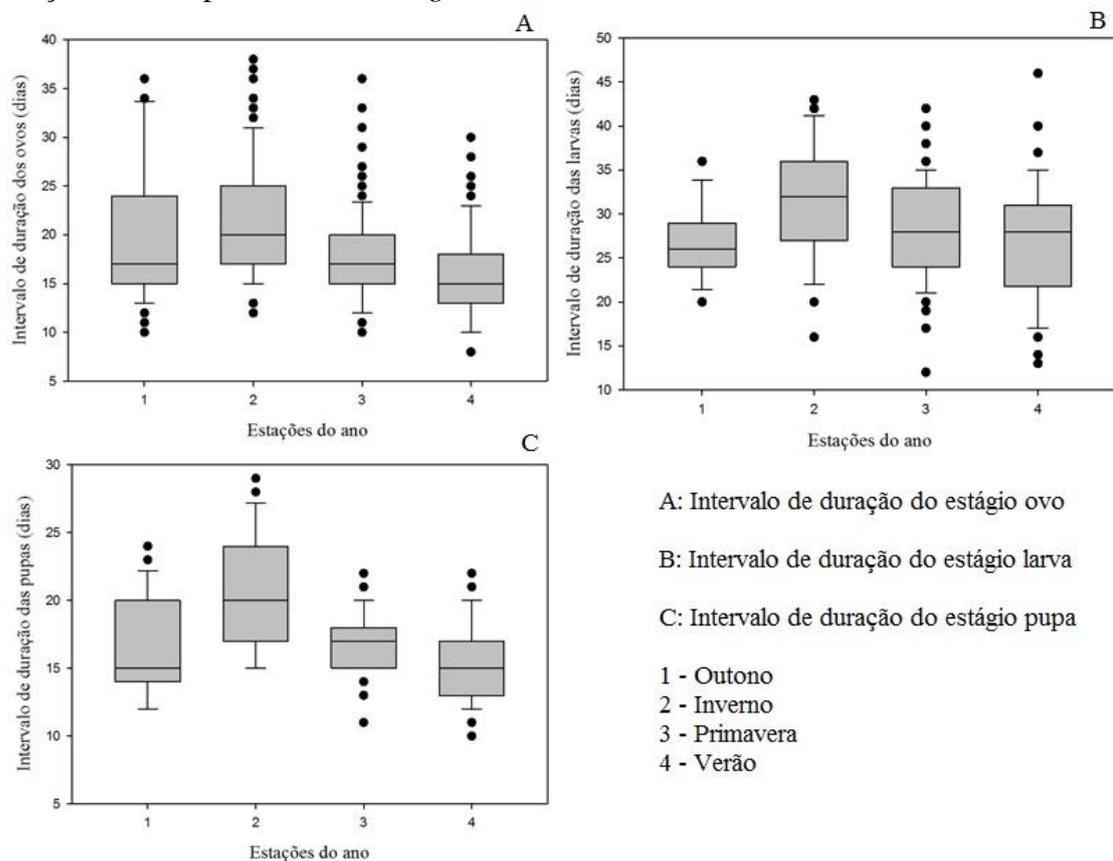
A análise estatística nos indica que apenas os maiores valores de duração para o estágio larval, muito similares entre si (sendo eles no inverno e na primavera), diferem significativamente do grupo verão (menor intervalo de desenvolvimento larval verificado).

M. cassununga, por sua vez, apresentou diferença significativa entre os grupos referentes às estações do ano, para a categoria de estágio ovo, conforme indicado pelo teste não paramétrico Kruskal-Wallis ($P = <0.001$). O teste *post hoc* Dunn's Method indicou diferença significativa entre os grupos: inverno e verão; inverno e primavera; outono e verão; primavera e verão (Figura 9-A).

Os valores de duração do estágio larval organizados em grupos conforme as estações amostradas, para *M. cassununga*, foram os únicos dados que apresentaram distribuição normal, sendo então analisados pelo teste paramétrico ANOVA One Way. O teste empregado apontou diferença significativa entre os grupos ($P = <0.001$). O teste *post hoc* Student-Newman-Keuls Method indicou a existência de diferença significativa entre os grupos inverno e verão; inverno e primavera; inverno e outono. Tem-se, portanto, que os valores de duração do estágio larval no inverno se diferenciam significativamente dos demais grupos (Figura 9-B).

Assim como as demais categorias de estágios imaturos, o estágio de pupa também apresentou diferença significativa entre os grupos ($P = <0.001$), existindo diferença significativa entre os grupos: inverno e outono; inverno e primavera; inverno e verão; primavera e verão. Neste caso, destaca-se o inverno, por diferir significativamente dos demais períodos (Figura 9-C).

Figura 9 – Gráficos boxplot dos intervalos de duração das formas imaturas de acordo com as estações do ano para *M. cassununga*.



Intervalo de duração em dias dos ovos (A), larvas (B) e pupas (C) amostrados nas colônias acompanhadas de *M. cassununga* acordo com as estações do ano.

Através da Figura 9-A, referente ao intervalo de duração do estágio ovo, pode-se notar os valores de duração pertencentes ao verão compondo um grupo de menor intervalo. Este grupo, com o menor valor de duração média ($16,12 \pm 4,43$ dias, $n = 157$) se diferencia significativamente dos demais. A primavera (duração média $17,67 \pm 4,32$ dias, $n = 277$) também se diferencia significativamente do inverno (duração média de $21,96 \pm 5,93$ dias, $n = 178$).

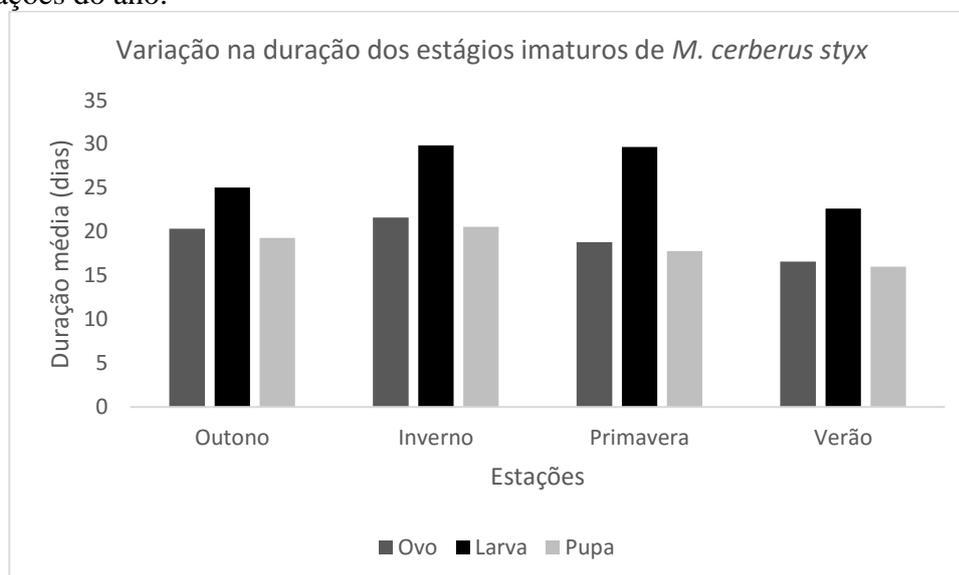
A presença de *outliers* no gráfico é proveniente do número de ovos amostrados por estação (outono: 80, inverno: 178, primavera :277, verão: 157) que apresentam intervalos de desenvolvimento variados, se destoando dos grupos para as estações.

Considerando a categoria larva representada na Figura 9-B, podemos perceber que o grupo correspondente ao inverno possui o intervalo de valores com as maiores durações em dias, sendo a média geral para o período de $31,73 \pm 6,55$ dias ($n = 57$ larvas), se diferenciando significativamente dos demais.

Nota-se através da Figura 9-C, o padrão do desenvolvimento das pupas de acordo com as estações do ano para a espécie. O grupo que apresenta os maiores valores de tempo de duração do estágio pupal é o inverno, diferindo significativamente dos demais, com a duração em média geral de $20,42 \pm 4,02$ dias ($n = 47$).

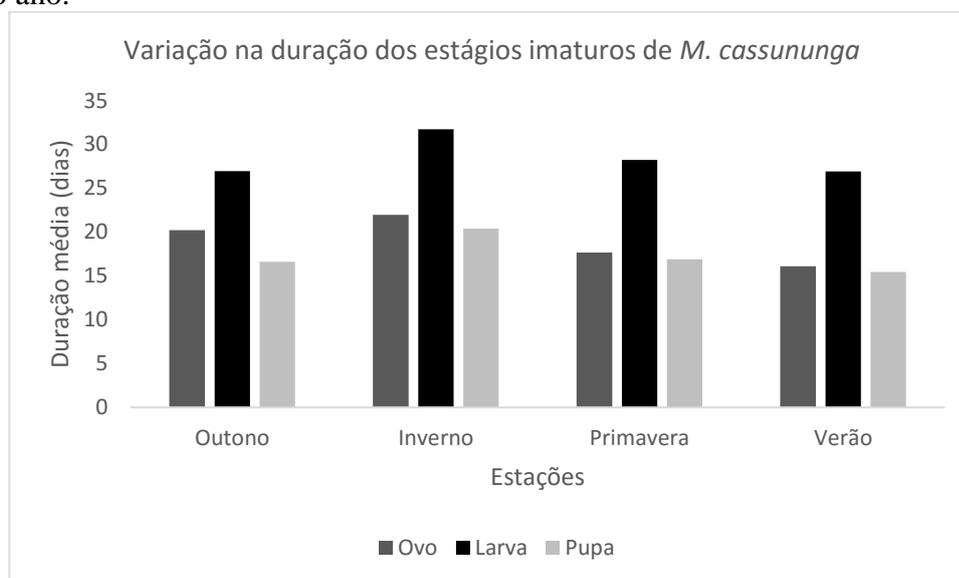
Os valores da duração dos estágios imaturos em média geral, representados na Tabela 4 para *M. cerberus styx* e *M. cassununga* respectivamente, encontram-se representados em gráfico nas Figura 10 e 11, para melhor visualização do padrão geral exibido por ambas espécies conforme as estações do ano.

Figura 10. Duração média em dias dos estágios imaturos de *M. cerberus styx* de acordo com as estações do ano.



Os valores amostrados compreendem o período de abril de 2014 a abril de 2015.

Figura 11. Duração média em dias dos estágios imaturos de *M. cassununga* de acordo com as estações do ano.



Os valores amostrados compreendem o período de abril de 2014 a abril de 2015.

Ambas representações gráficas demonstram dois padrões gerais, conforme as médias de duração em dias correspondentes as estações para as categorias de estágios imaturos. Primeiro padrão geral é visto no inverno para ambas espécies: os maiores valores de duração dos estágios imaturos. Com posterior declínio a primavera, ambas espécies apresentam os intervalos mais curtos de desenvolvimento no verão.

Considerando o padrão geral de duração dos estágios de ovo, larva e pupa para *M. cerberus styx* e *M. cassununga* (Figuras 10 e 11) e as correspondentes médias (Tabela 4), nota-se que para ambas espécies o estágio larval de desenvolvimento apresenta o maior intervalo de duração, independente da estação do ano. Isto se deve pois, além do desenvolvimento de imaturos estar ligado com o fator determinante temperatura, o estágio larval está sujeito à força de trabalho das colônias (JEANNE, 1972). Os valores de duração dos estágios, ainda, estão sujeitos a variação conforme o estágio de desenvolvimento da colônia, como visto para *Protopolybia exigua* (ROCHA *et al.*, 2009).

Conflitos hierárquicos e sua dinâmica, por sua vez, podem também influenciar o período de duração do estágio larval, visto que podem alterar o ritmo colonial de trabalho e sua organização, como indicado para *M. mexicanus* (LITTE, 1977), *M. cerberus styx* (NODA *et al.*, 2001), *M. cassununga* (PREZOTO *et al.*, 2004), *Polistes lanio* (GIANNOTTI & MACHADO, 1997), *Ropalidia marginata* (CHANDRASHEKARA & GADAGKAR, 1992), entre outros.

M. cerberus styx apresentou as maiores médias de duração referentes ao inverno, com posterior queda de valores na primavera e posterior queda no verão, período com as menores durações médias de imaturos, para depois subirem no outono (Tabela 4).

O período de duração de ovo no verão se diferiu dos demais, pelos menores valores obtidos, com média de $16,59 \pm 4,85$ dias, e intervalo de valores mais curtos (Figura 8-A). O período de desenvolvimento larval no verão, com média de $22,64 \pm 6,78$ dias, diferiu significativamente dos valores obtidos para o inverno e primavera, com intervalo de valores de duração próximos (Figura 8-B). Considerando o período de desenvolvimento pupal, o inverno diferiu significativamente dos demais, com média de $20,56 \pm 2,52$ dias, e o maior intervalo de duração dentre as quatro estações (Figura 8-C). O verão, com o menor intervalo de duração, média de $16 \pm 2,65$ dias, diferiu da primavera, com média de $17,81 \pm 2,52$ dias.

O padrão geral observado para a variação dos valores de duração de estágios imaturos de *M. cerberus styx* gira em torno de um desenvolvimento mais acelerado no verão e um desenvolvimento mais lento no inverno, sendo as outras estações intermediárias nesta transição. Torres *et al.* (2009b) estudando *P. canadensis*, encontraram diferenças significativas entre os períodos de desenvolvimento dos ovos, larvas e pupas da espécie entre a estações quentes-úmidas e secas-frias, sendo os menores valores obtidos: $12,71 \pm 4,27$ dias para ovo, $21,19 \pm 6,24$ dias para larva e $16,52 \pm 3,07$ para pupas (período quente-úmido).

Neste sentido, três diferentes estudos mostraram para *M. drewseni*, um gradiente de duração dos estágios de desenvolvimento, conforme a temperatura ambiente em diferentes localidades (GIANNOTTI & TREVISOLI, 1993). Em Belém (PA) *M. drewseni* apresentou duração de 11,1 dias para estágio de ovo, $20,2 \pm 6,1$ dias para estágio larval e $14,8 \pm 0,8$ dias para pupa (JEANNE, 1972). Em Rio Claro (SP), *M. drewseni* apresentou duração de $15,1 \pm 2,9$ dias para ovo, $26,5 \pm 5,6$ dias para larva e $18,9 \pm 3,1$ dias para o desenvolvimento pupal (GIANNOTTI & TREVISOLI, 1993). Por outro lado, em Curitiba (PR), *M. drewseni* apresentou a duração de $11,3 \pm 1,1$ dias para ovo, $34,7 \pm 2,6$ dias para larva e $19,9 \pm 2,6$ dias para pupas, totalizando um tempo maior (DANTAS-DE-ARAÚJO, 1980).

M. cassununga, assim como *M. cerberus styx*, também apresentou os maiores períodos de duração dos estágios imaturos no inverno e, da mesma forma, os menores períodos de duração no verão. O período de desenvolvimento do estágio de ovo apresentou diferença significativa entre o inverno (maior intervalo de duração) e o verão (menor intervalo de duração e média geral), assim como diferiu significativamente da primavera (segundo menor intervalo de duração e média geral), como pode ser verificado na Figura 9-A.

A duração do estágio larval no inverno diferiu significativamente de todas as outras estações (Figura 9-B), apresentando a maior média geral e o intervalo de maiores valores. O período de desenvolvimento pupal no inverno também diferiu significativamente das demais estações (Figura 9-C), também havendo diferenças significativas entre o verão e a primavera.

Cabe destacar novamente, portanto, que há uma diferença marcante por parte do inverno frente as demais estações, principalmente o verão. *M. cassununga* apresentou no inverno, o período de duração de $21,96 \pm 5,93$ dias para ovo, $31,73 \pm 6,55$ dias para larva e $20,42 \pm 4,02$ dias para pupas. No verão, apresentou a duração de $16,12 \pm 4,43$ dias para ovo, $26,93 \pm 6,88$ dias para larva e $15,44 \pm 2,75$ dias para pupa.

Em estudo prévio com *M. cassununga*, Giannotti & Fieri (1991) encontraram a duração média de $13,18 \pm 2,74$ dias para ovo, $32,62 \pm 7,02$ dias para larva e $15,61 \pm 4,38$ dias para pupas. Considerando outros estudos para o gênero *Mischocyttarus*, temos a duração média de 11,44 dias para ovo, 20,63 dias para larva e 16,77 dias para pupas de *M. extinctus* (RAPOSO-FILHO, 1981). *M. atramentarius* apresentou a duração média de 12,74 dias para ovo, 25,1 dias para larva e 16,78 dias para pupas (SILVA, 1984). *M. labiatus*, com a duração média de 16,1 dias para ovo, 16,1 dias para larva e 16,3 dias para pupas (LITTE, 1981). *M. flavitarsis*, com duração média de 14,1 dias para ovo, 23,1 dias para larva e 19,7 dias para pupas (LITTE, 1979). *M. mexicanus*, com a duração média de 13,9 dias para ovo, 24,8 dias para larva e 16,3 dias para pupa (LITTE, 1977).

Algumas espécies de *Polistes* tiveram seus períodos de desenvolvimento de imaturos estudados na mesma área do presente estudo (Rio Claro – SP). Dentre elas, cabe destacar *P. simillimus*, com o tempo de desenvolvido de ovos de 10,2 dias, desenvolvimento de larvas com 25,3 dias e o tempo de desenvolvimento de pupas com 18,7 dias (GIANNOTTI, 1994). *P. cinerascens*, com a duração do estágio de ovo de 13 dias, estágio larval com 23,7 dias e o estágio pupal durando 22,2 dias (GIANNOTTI, 1997). *P. subsericeus*, com o estágio de ovo durando em média $10,0 \pm 1,4$ dias, estágio larval com média de $32,7 \pm 1,5$ dias e pupas se desenvolvendo em 13 ± 1 dias (GIANNOTTI, 1995b).

Giannotti & Machado (1994) estudando a duração dos estágios imaturos de *P. lanio* também em Rio Claro (SP), encontraram diferenças entre os períodos de desenvolvimento de acordo com as estações do ano. Os maiores períodos de desenvolvimento foram aqueles correspondentes ao inverno: 28,2 dias para ovos, 46,7 dias para larvas e 30,63 dias para pupas. Por outro lado, a estação com menor duração dos estágios imaturos foi o verão, com o tempo de 16,85 dias para ovos, 34,29 dias para larvas e 18,67 dias para pupas.

O aspecto geral observado aqui é de uma resposta e dinâmica similar na duração dos estágios imaturos de ambas espécies – *M. cerberus styx* e *M. cassununga* – também verificada para outras espécies estudadas previamente, conforme as estações do ano. Ambas se encontram dentro de um mesmo contexto, considerando-se as médias de duração.

4. 4. Oofagia e retirada de larvas: valores sazonais para *M. cerberus styx* e *M. cassununga*

O acompanhamento dos ninhos e a contagem dos ovos e larvas presentes nos mesmos nos permite estimar os ovos e larvas retirados durante o ciclo colonial. Assumimos aqui que quando um ovo sumiu de dentro de uma célula ou outro foi encontrado numa posição diferente nesta mesma célula, houve oofagia. No caso de larvas, só é possível atribuição ao canibalismo caso este seja visualizado. Portanto, ao desaparecimento de larvas nós nos referimos aqui como larvas retiradas do ninho.

Os valores referentes à ocorrência de oofagia e de retirada de larvas estão compilados em média geral para as espécies conforme as estações do ano na Tabela 5.

Tabela 5 – Ocorrência de oofagia e retirada de larvas por estação do ano para *M. cerberus styx* e *M. cassununga*.

Estação do ano	Colônias		Oofagia		Retirada de larvas	
	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca
Outono	n = 13	n = 9	13,5 ± 9,14 n = 176	11, 11 ± 8,52 n = 100	7,33 ± 5,9 n = 88	7,5 ± 5,8 n = 60
Inverno	n = 11	n = 8	6,18 ± 3,48 n = 68	12,87 ± 17,29 n = 103	4 ± 3 n = 36	7 ± 9,57 n = 56
Primavera	n = 8	n = 7	14 ± 12,66 n = 112	40,14 ± 48,25 n = 281	10,14 ± 8,19 n = 71	34,85 ± 43,8 n = 244
Verão	n = 6	n = 8	28,83 ± 17,84 n = 173	32,14 ± 28,86 n = 225	15,66 ± 10,23 n = 94	18,87 ± 16,47 n = 151

Dados compilados da ocorrência de oofagia e retirada de larvas apresentados por *M. cerberus styx*, (Mcs) e *M. cassununga* (Ca) em média com desvio padrão, por estação do ano.

O número de colônias amostradas variou naturalmente, conforme as mesmas foram abandonadas e outras selecionadas para substituição.

Para *M. cerberus styx*, de acordo com a tabela, a menor média de oofagia por colônia é vista no inverno, assim como para retirada de larvas. Além de uma média geral menor, o

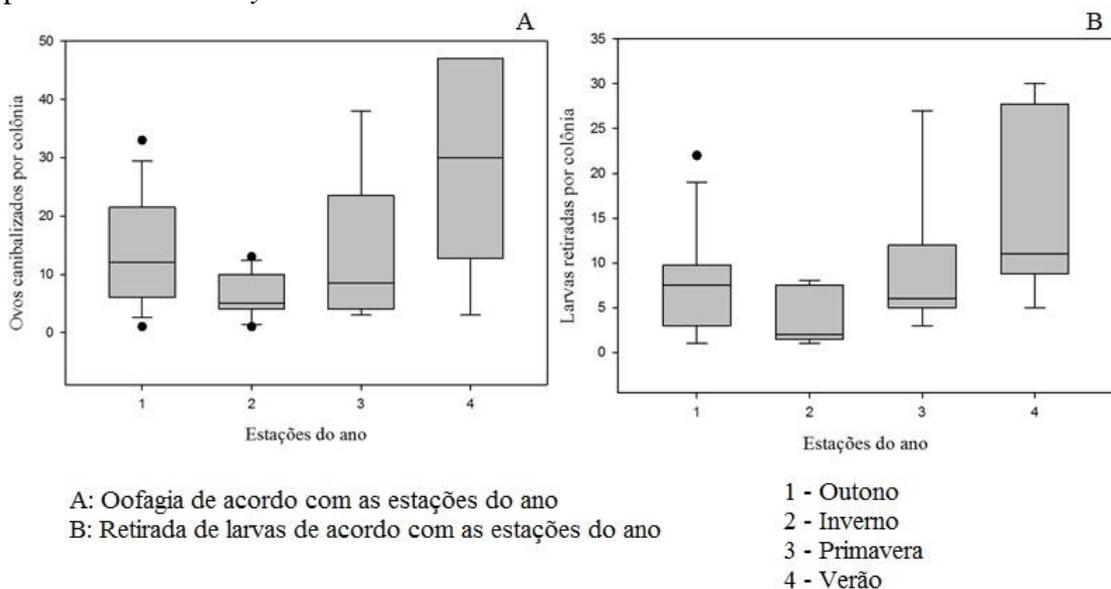
inverno apresenta também um número amostral da ocorrência de oofagia e retirada de larvas menor ($n = 68$ para oofagia, $n = 36$ para retirada de larvas). Por outro lado, as maiores médias gerais são verificadas no verão, sendo $28,83 \pm 17,84$ oofagias/colônia ($n = 173$) e $15,66 \pm 10,23$ retiradas de larva/colônia ($n = 94$).

Para *M. cassununga*, de acordo com as médias gerais apresentadas para oofagia, temos o maior valor para a primavera com a média geral de $40,14 \pm 48,25$ oofagias por colônia. Seguido deste valor, temos o verão com a média geral de $32,14 \pm 28,86$ oofagias por colônia, sendo ambas estações com médias altas. Para o outono e o inverno as médias gerais são menores, sendo $11,11 \pm 8,52$ oofsgias por colônia e $12,87 \pm 17,29$ oofagias por colônia, respectivamente.

O teste estatístico empregado para analisar os grupos de oofagia e retirada de larvas amostrados para *M. cerberus styx*, referentes às estações do ano, indicou diferença significativa entre os grupos de ambas categorias. Para oofagia, o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis indicou esta diferença significativa, sendo $P = 0.038$. O teste *post hoc* Dunn's Method indicou que há diferença significativa entre os grupos verão e inverno (Figura 12-A).

Para a retirada de larvas, o teste indicou também diferença significativa entre os grupos, sendo $P = 0.018$, havendo diferença significativa entre os grupos verão e inverno (Figura 12-B).

Figura 12 – Gráficos boxplot da ocorrência de oofagia e retirada de larvas por estação do ano para *M. cerberus styx*.



Ovos canibalizados por colônia (A) e larvas retiradas por colônia (B) de acordo com as estações do ano para *M. cerberus styx*.

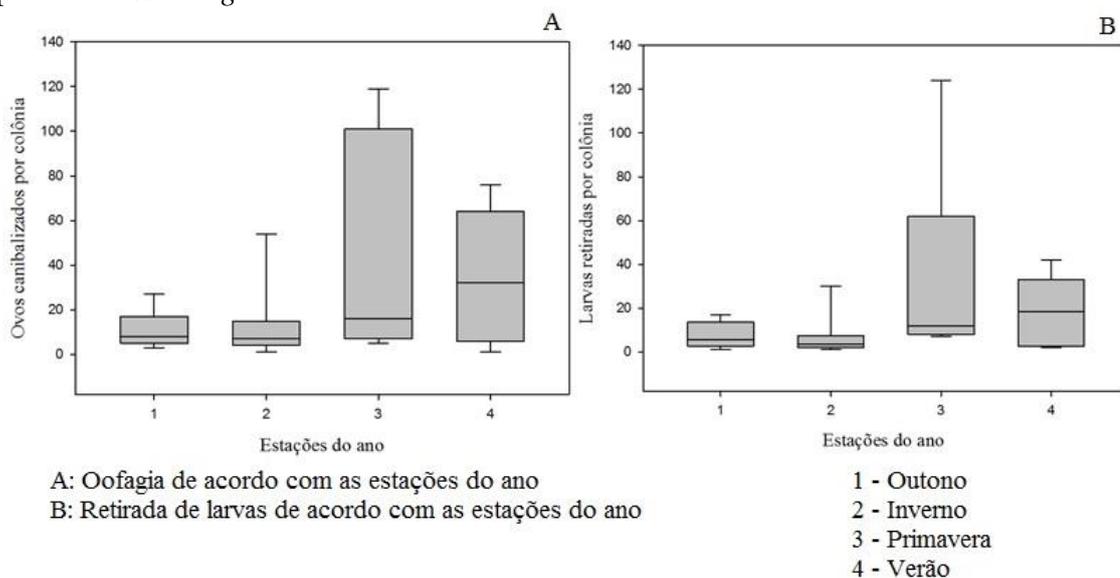
Conforme a Figura 12-A, nota-se a grande diferença nos intervalos de valores referentes aos grupos inverno e verão, apresentando diferença estatística significativa. Neste sentido, interessante destacar que para o verão, houve o registro de quase 50 oofagias numa colônia, enquanto que o valor mais alto verificado no inverno se trata de um *outlier*, com valor próximo a 15 oofagias numa colônia.

Através da Figura 12-B, nota-se a diferença significativa entre o grupo inverno e o grupo verão. O grupo inverno, com os menores valores de retirada de larvas por colônia, apresentou valores próximos de 0, sendo a média geral de 4 ± 3 larvas retiradas por colônia ($n = 36$). O grupo verão, por outro lado, representa o grupo com os maiores valores de retirada de larvas por colônia, com média geral de $15,66 \pm 10,23$ larvas por colônia ($n = 94$). O valor mínimo observado para esta estação foi de 5 larvas retiradas numa mesma colônia. Os demais valores observados, para outono e primavera, são intermediários neste cenário, com as médias gerais de $7,33 \pm 5,9$ larvas retiradas por colônia ($n = 88$) no outono e $10,14 \pm 8,19$ larvas retiradas por colônia ($n = 71$) na primavera.

Para *M. cassununga*, apesar de médias altas para a primavera e o verão, em comparação com o outono e o inverno, o teste de Kruskal-Wallis indicou ausência de diferença significativa entre os grupos que representam as estações ($P = 0.205$), Figura 13-A.

No que tange a retirada de larvas por estação, os grupos também não apresentaram diferenças significativas entre si ($P = 0.058$), Figura 13-B. Entretanto, a maior média geral se dá na primavera ($34,85 \pm 43,8$ larvas retiradas/colônia), seguido também pelo verão ($18,87 \pm 16,47$ larvas retiradas/colônia), depois pelo outono ($7,5 \pm 5,8$ larvas retiradas/colônia) e por fim o inverno com a menor média geral de larvas retiradas, sendo de $7 \pm 9,57$.

Figura 13 - Gráficos boxplot da ocorrência de oofagia e retirada de larvas por estação do ano para *M. cassununga*.



Ovos canibalizados por colônia (A) e larvas retiradas por colônia (B) de acordo com as estações do ano para *M. cassununga*.

Observa-se através da Figura 13-A a presença de barras estreitas, com os menores valores verificados no outono e no inverno. Na primavera, por outro lado, vemos os maiores valores de oofagia por colônia, com o maior intervalo de valores.

A Figura 13-B nos mostra que, também de modo similar à oofagia, os menores valores são observados nos grupos referentes ao outono e principalmente ao inverno, com intervalos curtos. Para a primavera, vemos os maiores valores assim como a maior variação no número de retirada de larvas por colônia, evidenciada pelo maior intervalo de valores.

Os valores de oofagia apresentados por *M. cerberus styx* de acordo com as estações do ano encontram-se na Tabela 5. Prontamente, nota-se a maior média geral correspondente ao verão ($28,83 \pm 17,84$ ovos retirados) e a menor média geral correspondente ao inverno ($6,18 \pm 3,48$ ovos retirados). Os valores referentes a estas duas estações se diferem significativamente, como pode ser observado pelos intervalos de valores de oofagias por colônia (Figura 12-A). A oofagia pode ocorrer mediante a oofagia nutricional e diferencial, relacionada a questões de dominância (RICHARDS, 1971; JEANNE, 1972).

A retirada de larvas das colônias por *M. cerberus styx* também diferiu significativamente entre o inverno e o verão, com a menor média geral de 4 ± 3 larvas e a maior média geral de $15,66 \pm 10,23$ larvas, respectivamente. Na Figura 12-B estão representados os grupos de

retiradas de larvas conforme as estações do ano, na qual se pode observar o maior intervalo de valores coloniais de retirada de larvas para o verão.

Fatores ambientais, como condições climáticas adversas, foram estudadas como fator preponderante para ocorrência de oofagia e retirada de larvas para manutenção do desenvolvimento colonial em *M. montei* (MURAKAMI *et al.*, 2016). Neste trabalho, os autores observaram que a maior taxa de retirada de imaturos se deu no inverno e no outono e, por outro lado, a menor taxa de retirada de imaturos se deu no verão.

M. cerberus styx e *M. cassununga* apresentaram um comportamento diferente neste estudo. *M. cassununga* apresentou a maior média de oofagia e retirada de larvas na primavera ($40,14 \pm 48,25$ ovos retirados e $34,85 \pm 43,8$ larvas retiradas – Tabela 5), assim como uma média alta para o verão ($32,14 \pm 28,86$ ovos retirados e $18,87 \pm 16,47$ larvas retiradas). As médias observadas para outono e inverno são próximas, com o menor valor de oofagia para o outono ($11,11 \pm 8,52$ ovos retirados) e a menor retirada de larvas para o inverno ($7 \pm 9,57$ larvas retiradas). O intervalo de valores coloniais pode ser observado na Figura 13-A e 13-B.

Este comportamento diferenciado pode estar ligado a condições ambientais adversas inesperadas para o verão e a primavera, como o baixo índice pluviométrico observado no período de estudo (Tabela 3). Condições ambientais adversas podem estar ligadas à escassez de alimento, levando ao canibalismo larval para manutenção dos adultos e outras larvas mais velhas presentes no ninho (MEAD *et al.*, 1994).

O presente estudo aponta, em termos gerais, que os meses do ano com maior taxa de oofagia e retirada de larvas correspondem aos meses com maior produção de imaturos (o verão e a primavera). Pressupõe-se que as espécies conseguem regular o desenvolvimento colonial conforme a ontogenia de seus ovos, larvas e de adultos, de acordo com as estações do ano. Outros fatores podem estar relacionados à oofagia e retirada de larvas aqui observados, como ocorrência de consecutivos dias chuvosos (impedimento para forrageamento), parasitoidismo de ovos e larvas não detectados pela amostragem (com maior frequência nas estações quentes), conflitos hierárquicos não detectados ou observados.

Diferentes perfis de canibalismo larval foram observados para *P. chinensis antennalis*, sendo que a falta de alimentos proteicos levou ao canibalismo de larvas mais novas e a falta de açúcares e carboidratos levou ao canibalismo de larvas mais velhas (KUDÔ & SHIRAI, 2012). Por outro lado, Hunt (1988) verificou a ocorrência de canibalismo larval mesmo em condições de fatura de alimentos (mel diluído de *Apis mellífera* e larva de Lepidoptera - *Trichoplusia ni*) para algumas espécies de *Mischocyttarus* em condições artificiais.

Não apenas a escassez de alimentos, mas também a palatabilidade dos mesmos e a preferência por itens alimentares exercem influência no tempo de forrageamento e na produtividade colonial, como visto para *P. dominulus* (ARMSTRONG & STAMP, 2003).

Considerando os diferentes aspectos expostos, cabe destacar que existe uma dinâmica de diferentes fatores que se relacionam e culminam nos valores observados. Colônias em períodos de alta produtividade precisam sustentar seus integrantes (adultos e larvas), sujeitos a ocorrência de itens alimentares no ambiente, a qualidade dos mesmos e sua acessibilidade. Até mesmo o viés metodológico do estudo pode exercer influência nos resultados, pois colônias em diferentes estágios de desenvolvimento e nidificadas em diferentes substratos foram acompanhadas.

Kudô (2000), em estudo com *P. chinensis*, observou que há um investimento diferenciado de fundadoras para produção da prole. Em ninhos construídos em locais mais expostos, fêmeas adultas alocam maior quantidade de proteína para a defesa do ninho, em detrimento da prole.

4. 5. Oofagia e retirada de larvas de acordo com os estágios de desenvolvimento colonial de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*

Através dos mapeamentos realizados com os ninhos acompanhados, dados a respeito da oofagia e retirada de larvas puderam ser coletados de acordo com as fases de desenvolvimento colonial. Assim como houve um número amostral diferente de colônias por estação do ano, também houve variação no número amostral de colônias em função do estágio de desenvolvimento, adotado conforme Jeanne (1972). O número de colônias variou naturalmente, com o abandono dado por diferentes motivos e em diferentes estágios do ciclo colonial, com constante reposição de colônias para amostragem.

Para uma maior representatividade dos dados, os valores de oofagia e retirada de larvas foram organizados em grupos conforme as categorias 1 - fundação e pré-emergência; 2 - pós-emergência (pré-macho); 3 - pós-emergência (pós-macho); 4 - declínio.

A Tabela 6 traz as informações compiladas em dados gerais, com os valores de oofagia e retirada de larva em média geral com desvio padrão, para cada categoria de estágio de desenvolvimento para *M. cerberus styx* e *M. cassununga*.

Tabela 6 - Ocorrência de oofagia e retirada de larvas por estágio de desenvolvimento colonial para *M. cerberus styx* e *M. cassununga*.

Estágio de desenvolvimento	Colônias		Oofagia		Retirada de larva	
	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca
Pré-emerg. e fundação	n = 6	n = 4	3,16 ± 2,13 n = 19	5 ± 3,16 n = 20	2 ± 1 n = 6	3 ± - n = 3
Pós-emerg. (pré-macho)	n = 17	n = 12	8 ± 6,16 n = 136	32,6 ± 41,16 n = 326	4,73 ± 2,98 n = 71	15,91 ± 16,35 n = 191
Pós-emerg. (pós-macho)	n = 10	n = 5	25,7 ± 14,18 n = 257	52,2 ± 37,63 n = 261	17,55 ± 9,38 n = 158	41 ± 47,53 n = 205
Declínio	n = 9	n = 7	13,55 ± 12,16 n = 122	19,42 ± 22,24 n = 136	6,33 ± 4,12 n = 60	14,28 ± 13,58 n = 100

Médias gerais e desvio padrão para ocorrências de oofagia e retirada de larva de acordo com os estágios de desenvolvimento amostrados, para *M. cerberus styx* (Mcs) e *M. cassununga* (Ca).

Tendo em mente os dados coletados de *M. cerberus styx*, se verifica que há um número amostral (n) baixo de colônias em fundação e/ou pré emergência (n = 6), o número de oofagias observadas em média (3,16 ± 2,13, n = 19) e o número de retirada de larvas (2 ± 1, n = 6) são baixos.

As colônias em fase de pós emergência (pré-macho) foram as mais amostradas, sendo que esta fase foi a mais frequente vista nas colônias acompanhadas (n = 17). Apesar de um número menor de colônias amostradas na fase de pós emergência (pós-macho) em comparação com a categoria anterior, nota-se que as maiores médias gerais para ocorrência de oofagia e retirada de larvas aconteceu nesta fase de desenvolvimento, sendo de 25,7 ± 14,18 (n = 257) oofagias/colônia e 17,55 ± 9,38 (n = 158) retiradas de larva/colônia.

Na fase de declínio, as médias gerais diminuem, sendo de 13,55 ± 12,16 oofagias/colônia (n = 122) e 6,33 ± 4,12 (n = 60) retiradas de larva/colônia, com 9 colônias amostradas.

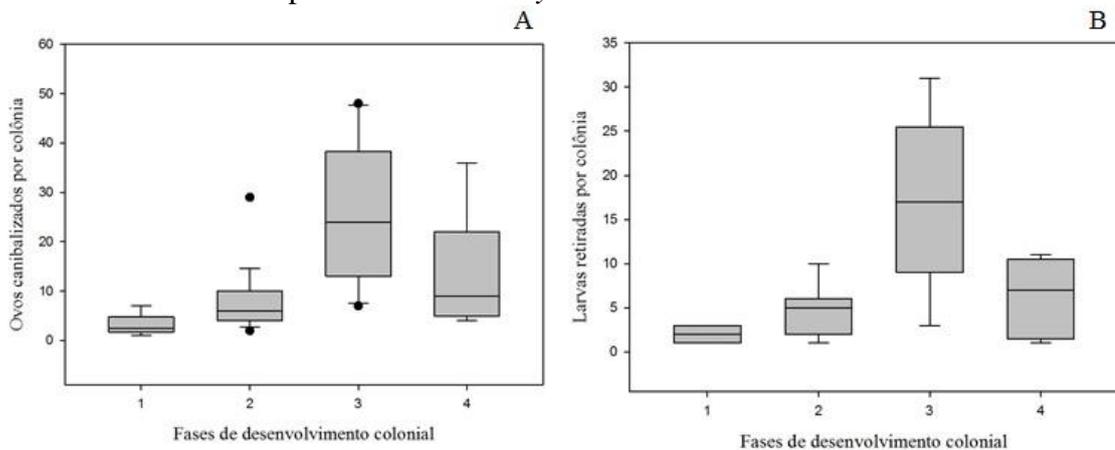
Para *M. cassununga*, o número amostral (n) foi baixo de modo geral, tanto para oofagia quanto para retirada de larva nas colônias amostradas. Como indicado pela tabela, o número de colônias amostradas na fase de fundação e pré-emergência foi de apenas 4, sendo que para retirada de larvas foi apenas de uma única colônia. Nesta, foram retiradas 3 larvas, o único valor obtido para esta categoria neste grupo. O número amostral aumenta conforme os outros

grupos para ambas categorias, atingindo uma média geral máxima de $52,2 \pm 37,63$ ($n = 261$) oofagias/colônia na fase de pós-emergência (pós-macho) e de $41 \pm 47,53$ ($n = 205$) larvas retiradas/colônia também na fase de pós-emergência (pós-macho).

O teste não paramétrico de Kruskal-Wallis indicou a existência de diferença significativa entre os grupos de oofagia ($P = <0.001$) e também indicou diferença significativa entre os grupos de retirada de larva ($P = 0.002$) para *M. cerberus styx*.

O teste *post hoc* Dunn's Method indicou diferença significativa entre os grupos de oofagia: pré-emergência e fundação e pós-emergência (pós-macho); pós-emergência (pré-macho) e pós-emergência (pós-macho), representado na Figura 14-A. O teste indicou também diferença significativa entre os grupos de retirada de larva. Os grupos que diferiram entre si foram: fundação e pré-emergência e pós-emergência (pós-macho); pós-emergência (pré-macho) e pós-emergência (pós-macho), conforme a Figura 14-B.

Figura 14 - Gráficos boxplot da ocorrência de oofagia e retirada de larvas por estágio de desenvolvimento colonial para *M. cerberus styx*.



A: Oofagia de acordo com as fases de desenvolvimento colonial

B: Retirada de larvas de acordo com as fases de desenvolvimento colonial

1 - Fundação e Pré-emergência

2 - Pós-emergência (pré-macho)

3 - Pós-emergência (pós-macho)

4 - Declínio

Ocorrência de oofagia (A) e retirada de larvas (B) de acordo com as fases de desenvolvimento colonial para *M. cerberus styx*.

De acordo com a Figura 14-A, cabe destacar os pequenos valores verificados para colônias em pré-emergência e em fundação, com média muito baixa. Os valores ascendem quando a colônia entra em pós emergência, atingindo o ápice da frequência de oofagias nas colônias em pós-emergência (pós-macho).

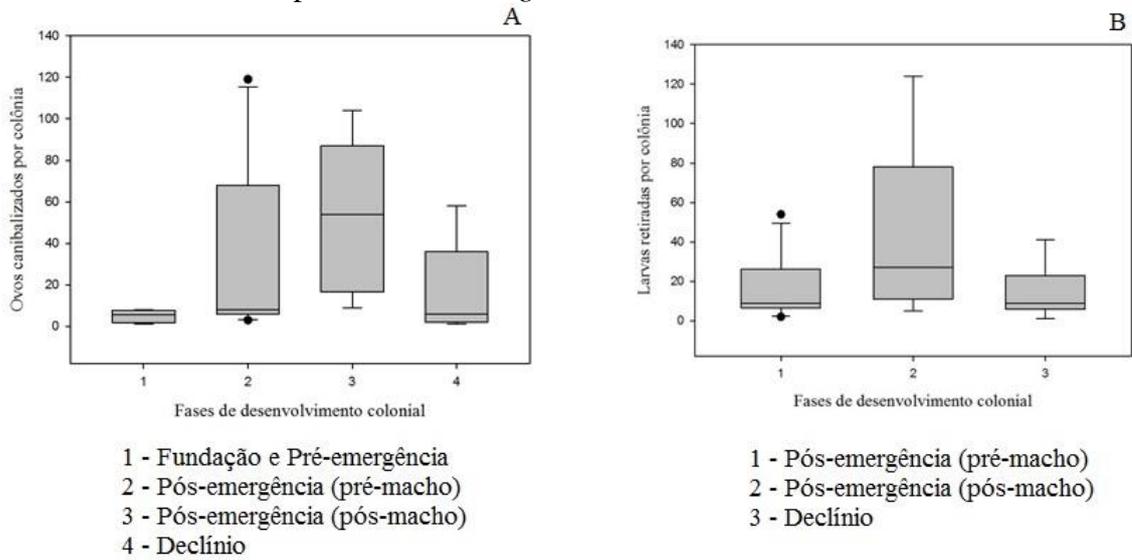
A Figura 14-B, através da representação gráfica em boxplot, evidencia a diferença estatística entre os grupos demonstrada pelo teste: o grupo 3, com os valores de retirada de larvas nas colônias em pós-emergência (pós-macho) apresenta os maiores valores e também o intervalo mais amplo de valores para a categoria, contrastando com o grupo de fundação e pré-emergência e também com o grupo de pós-emergência (pré-macho).

O cenário para os resultados obtidos de oofagia e retirada de larva para as colônias amostradas de *M. cassununga* de acordo com os estágios de desenvolvimento se diferem dos apresentados por *M. cerberus styx*, prontamente, pelo baixo número amostral. Um baixo número amostral, tanto para eventos de oofagia e retirada de larvas foi contemplado com as amostras, conforme compilado na Tabela 6.

Os valores amostrados para *M. cassununga* não apresentaram diferenças significativas. O teste de Kruskal-Wallis não indicou diferença significativa entre os grupos da categoria oofagia ($P = 0.095$), sendo o número amostral baixo para pré-emergência e fundação um possível problema. A Figura 15-A ilustra o comportamento dos valores.

Considerando os dados a respeito da retirada de larvas, o grupo que representa a categoria fundação e pré-emergência não foi incluído nas análises, devido ao baixo número amostral. No entanto, não indicou diferença significativa entre os demais grupos ($P = 0.380$), dados representados na Figura 15-B.

Figura 15 - Gráficos boxplot da ocorrência de oofagia e retirada de larvas por estágio de desenvolvimento colonial para *M. cassununga*.



A: Oofagia de acordo com as fases de desenvolvimento colonial

B: Retirada de larva de acordo com as fases de desenvolvimento colonial

Ocorrência de oofagia (A) e retirada de larvas (B) de acordo com as fases de desenvolvimento colonial para *M. cassununga*.

A Figura 15-A ilustra o baixo número amostral (n) de colônias em fundação e em pré-emergência com eventos de oofagia amostrados. Os demais grupos apresentam valores maiores e intervalos de valores mais amplos entre as colônias amostradas. O grupo com a maior média geral, pós-emergência (pós-macho) não representa as colônias com maior incidência de oofagias praticadas, sendo este atribuído ao grupo de pós-emergência (pré-macho).

Na Figura 15-B não se encontra representada a categoria de fundação e pré-emergência para retirada de larvas, devido ao ínfimo número amostral. Destaca-se o maior valor sendo cerca de 120 larvas retiradas em uma colônia amostrada na fase de pós-emergência (pós-macho).

Considerando os diferentes estágios de desenvolvimento colonial, houve diferença significativa para oofagia e retirada de larvas para *M. cerberus styx* (Figuras 14-A e 14-B) e, por outro lado, ausência de diferença significativa para *M. cassununga* (Figuras 15-A e 15-B).

M. cerberus styx apresentou os maiores valores de oofagia e retirada de larvas para colônias em pós-emergência (pós-macho), com as médias de $25,7 \pm 14,18$ ovos retirados e $17,55 \pm 9,38$ larvas retiradas respectivamente (Tabela 6). O padrão geral visto é de menores valores para o desaparecimento de prole nas fases de pré-emergência e fundação, com

aumento no início da fase de pós-emergência (pré-macho) e ápice na fase de pós-emergência (pós-macho) e posterior queda na fase de declínio. Neste sentido, cabe destacar os valores para o grupo pós-emergência (pós-macho) que diferiu significativamente dos demais.

Para ambas espécies, o número amostral (n) para os estágios de fundação e pré-emergência foram muito baixos, impossibilitando uma análise estatística robusta destes dados. No entanto, esta fase é caracterizada por baixa frequência de conflitos hierárquicos, uma vez que a hierarquia esteja estabelecida em uma colônia pleométrica, levando a baixas frequências de oofagia diferencial (JEANNE, 1972). Ainda, *M. drewseni* apresentou baixa frequência de oofagias na fase de pré-emergência, com apenas algumas co-fundadoras subordinadas realizando oviposição. Torres *et al.* (2009a) observaram a ocorrência de oofagia diferencial apenas no estágio de pré-emergência antes do estabelecimento da hierarquia em colônias de *P. canadensis canadensis*. Kasuya *et al.* (1980) descreveram a ocorrência de canibalismo intercolonial por fundadoras de *P. chinensis antennalis* e *P. jadvigae* em colônias em pré-emergência, fato não constatado no presente estudo.

Os valores de oofagia e retirada de larvas ascendem quando em pós-emergência. Eventos de substituição de rainhas podem estar ligados a este fato, como visto para algumas colônias de *P. lanio* (GIANNOTTI & MACHADO, 1997). Conflitos hierárquicos, ou apenas a manutenção da mesma, permanecem constantes ao longo do estágio de pós-emergência (pré-macho e pós-macho), sendo a oofagia diferencial um importante artifício utilizado pelas fêmeas dominantes de *M. cerberus styx* (NODA *et al.*, 2001). Não apenas rainhas, mas em colônias órfãs, operárias se reorganizam em nova hierarquia, realizando oofagia diferencial em colônias em pós-emergência de *P. chinensis antennalis* (MIYANO, 1986). O potencial reprodutivo das operárias de vespas eusociais primitivas representa, por sua vez, um fator determinante na divisão reprodutiva do trabalho e consequente manutenção da prole (MOLINA & O'DONNELL, 2009).

Os valores de oofagia e retirada de larvas na fase de declínio colonial, apesar de menores que a fase de pós-emergência (pós-macho), permanecem expressivos, como visto na Tabela 6. Nesta fase de desenvolvimento há uma congruência de aspectos que interagem, como a progressiva cessação de suprimentos para as larvas presentes, redução no número de estágios imaturos presentes na colônia com concomitante queda no número de fêmeas adultas e posterior abandono e fundação de novas colônias, como visto para *Belonogaster petiolata* (KEEPING, 1997).

De acordo com a Tabela 6, vemos que os valores de oofagia e larvifagia foram maiores para as colônias de *M. cassununga*. Do ponto de vista metodológico, o menor número de colônias amostradas de *M. cassununga* e o maior número de oofagias e retirada de larvas contribuem para as maiores médias observadas.

Um menor número de colônias de *M. cassununga* precisaram ser substituídas devido ao fim de ciclos coloniais, possibilitando o acompanhamento por mais tempo das mesmas colônias da espécie. Apesar das médias gerais maiores, destaca-se a ausência de diferença estatística dos dados. À luz destes fatos, convém mencionar que uma vez estabelecida a hierarquia em colônias de *M. cassununga*, esta tende a ser mais estável (PREZOTO *et al.* 2004; MURAKAMI *et al.*, 2009) suprimindo a ocorrência de oofagias e retirada de larvas ao longo do ciclo colonial por este fator.

Por outro lado, as colônias de *M. cassununga* tendem a serem maiores, com maior número de adultos e imaturos, assim como com múltiplas fêmeas inseminadas (MURAKAMI *et al.*, 2009; CASTRO *et al.*, 2014). Estas características, em conjunto com a maior produtividade verificada para a espécie, parecem estar em associação com as maiores médias apresentadas para retirada de ovos e larvas, porém sem algum estágio de desenvolvimento colonial diferindo significativamente neste quesito.

Portanto, convém destacar o conjunto de fatores que formam um cenário maior na ocorrência de oofagia e retirada de larvas para os ninhos de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*, de ordem ambiental (fatores climáticos; local de nidificação; recursos disponíveis; estações do ano), de ordem intrínseca (dinâmica hierárquica; divisão de tarefas e forrageamento; tamanho da colônia e produtividade de imaturos), entre outros.

4. 6. Fenologia de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*

O sistema de coleta de dados através de varreduras mensais, nos quatro locais escolhidos para amostragem como indicado pela Figura 1, proporcionou informações acerca da fenologia de ambas espécies estudadas.

Algumas dificuldades inerentes à metodologia e sua execução devem ser mencionadas aqui. O número de colônias em fundação detectadas (referidas pela categoria Fundações) está provavelmente subestimado, pois só foram contabilizadas colônias com adultos presentes, possibilitando somente desta forma a identificação com precisão da espécie encontrada, de forma a evitar erros devido a ocorrência de outras espécies simpátricas. Atenta-se para o fato

de que, eventualmente, colônias em pré-emergência também tenham sido subestimadas, por eventual ausência dos adultos residentes no momento da coleta de dados.

Os valores mensais registrados para colônias ativas (em fase de fundação, pré-emergência ou pós-emergência) foram correlacionados com as médias mensais de temperatura, umidade relativa do ar e pluviosidade.

O número de colônias ativas nos diferentes estágios amostrados (fundação, pré-emergência e pós-emergência) encontram-se relacionadas em valores mensais, correspondentes ao período de coleta de dados (abril de 2014 até abril de 2015), assim como as médias mensais para as variáveis ambientais amostradas, para *M. cerberus styx* e *M. cassununga*, de acordo com a Tabela 7.

Tabela 7. Fenologia de *M. cerberus styx* (Mcs) e *M. cassununga* (Ca).

Mês	Fundações		Pré-emerg.		Pós-emerg.		Temperatura (°C)	U. R. (%)	Pluv. (mm)
	Mcs	Ca	Mcs	Ca	Mcs	Ca			
abr/14	0	0	11	14	27	25	21,6	72	6,8
mai/14	0	0	6	15	18	24	18,2	74	14,8
jun/14	0	0	3	7	13	15	17,7	73	2,1
jul/14	0	0	6	13	13	28	17	69	2,7
ago/14	1	1	10	11	14	21	19,1	55	1,1
set/14	3	4	12	19	19	42	21,6	59	8,9
out/14	1	1	11	12	19	41	23	49	5
nov/14	0	1	10	17	20	39	22,8	63	12,7
dez/14	0	0	10	6	16	27	23,2	68	13,3
jan/15	0	0	5	9	15	20	26,3	69	7,8
fev/15	1	2	13	5	21	27	22,7	74	21,9
mar/15	3	1	7	5	28	19	22,3	78	9,2
abr/15	1	2	12	17	28	25	21,9	73	6,2

Valores mensais de colônias ativas em fase de fundação, pré-emergência e pós-emergência. Médias mensais de temperatura do ar (°C), umidade relativa do ar (%) e pluviosidade (mm).

Demonstradas através da tabela acima, têm-se as diferenças na representatividade de colônias nos diferentes estágios de desenvolvimento. Considerando *M. cerberus styx*, o número de colônias em estágio de fundação é menor que os demais, atingindo o valor máximo de 3 colônias detectadas nos meses de setembro de 2014 e março de 2015. Os números de colônias em pré-emergência detectadas variam de 3 em junho de 2014 até 13 em fevereiro de 2015.

Colônias em fase de pós-emergência foram mais numerosas em todos os meses amostrados. Provavelmente esta fase de desenvolvimento colonial tenha sido menos subestimada que as demais, devido ao maior número de adultos presentes de modo geral.

Assim como mencionado para *M. cerberus styx*, o número de colônias em fase de fundação está subestimado para *M. cassununga*. A identificação precisa das colônias foi feita apenas com a presença dos adultos, durante a execução das varreduras mensais. Portanto, colônias de *M. cassununga* em fase de fundação encontradas em campo podem não ter sido detectadas devido à ausência de adultos no ninho. Cabe mencionar que o número mensal de colônias ativas em pré-emergência também pode estar subestimado, pois eventualmente todos os adultos que compõe a colônia poderiam estar ausentes, com menor frequência do que em colônias na fase de fundação.

Para *M. cassununga*, os valores mensais de colônias em fundação vão de 0 (nos meses de abril, maio, junho, julho e dezembro de 2014 assim como janeiro de 2015) até 4 (no mês de setembro de 2014). Por se tratar de um número amostral muito baixo, a categoria de fundação não pôde ser incluída nas análises estatísticas.

O mês de setembro de 2014 apresenta os maiores valores mensais de colônias ativas para a espécie com 4 fundações, 19 colônias em pré-emergência e 42 em pós-emergência. Os menores valores mensais de colônias ativas para a espécie correspondem aos meses janeiro e fevereiro de 2015, com apenas 5 colônias ativas em cada. Para pós-emergência, o mês com o menor valor foi junho de 2014, com apenas 15 colônias ativas nesta fase de desenvolvimento.

Primeiramente, o Teste de Normalidade foi aplicado para os dados referentes à categoria de pré-emergência e pós-emergência de *M. cerberus styx*, a fim de verificar se os dados atendem a premissa de normalidade. Ambas categorias atendem as premissas, possuindo distribuição normal: pré-emergência, $P = 0.209$; pós-emergência, $P = 0.086$. A categoria Fundação não foi analisada devido ao baixo número amostral, poucas colônias detectadas e, portanto, baixa representatividade dos dados.

Após o Teste de Normalidade, o Teste de Regressão Múltipla foi aplicado para correlação dos valores mensais de pré-emergência com as variáveis ambientais assim como para os valores mensais de pós-emergência.

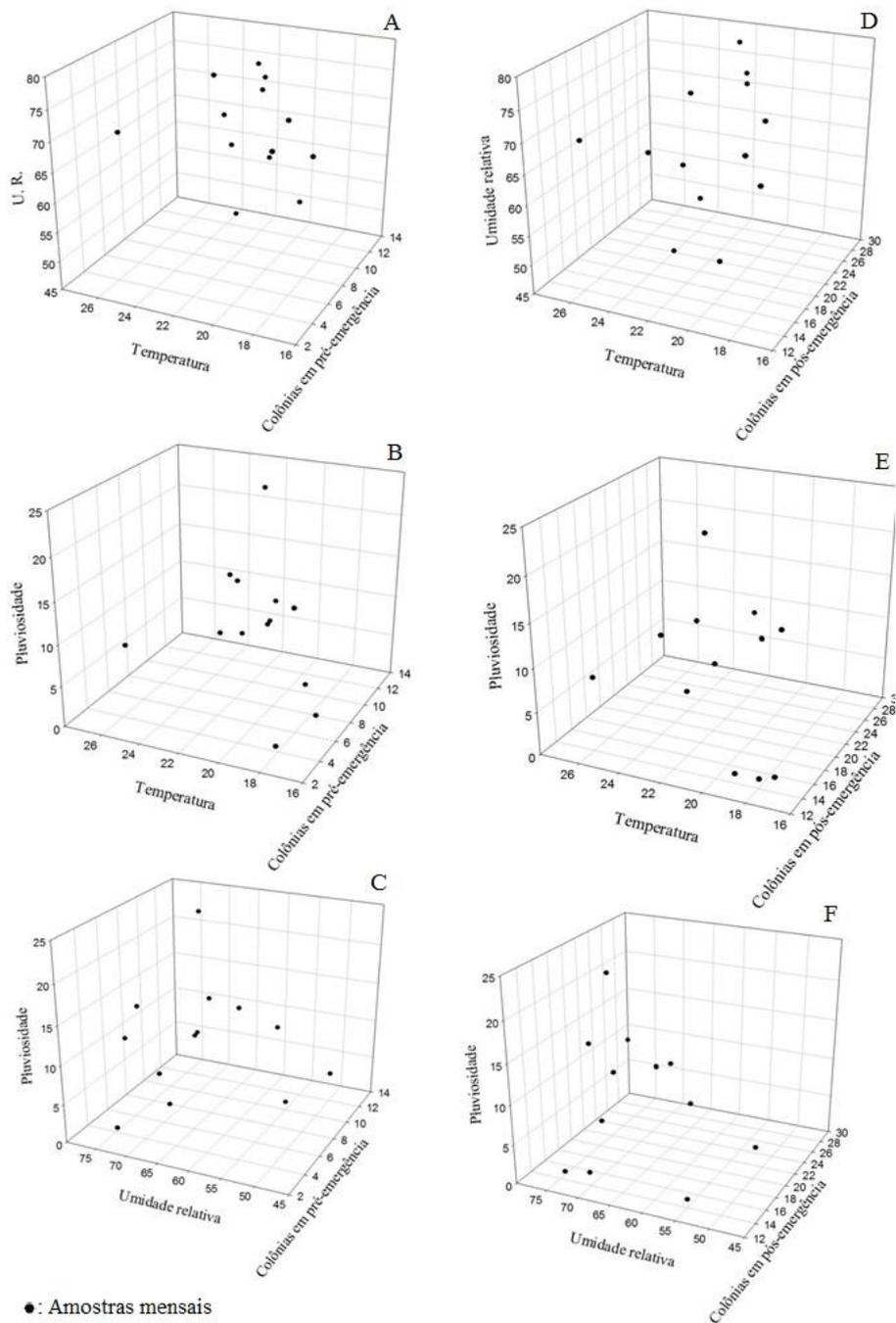
Os resultados apontados para pré-emergência indicados pelo modelo foram de sem correlação significativa da variável dependente (pré-emergência) com as variáveis independentes (temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade) sendo $R = 0.622$ e $R^2 = 0.386$. No entanto, o modelo indicou que as variáveis independentes possuem diferentes

importâncias na explicação do modelo, como indicado: temperatura ($P = 0.668$), seguida pela pluviosidade ($P = 0.157$) e por fim a umidade relativa do ar ($P = 0.117$). As representações gráficas nas Figuras 16-A, 16-B e 16-C demonstram os resultados.

Os resultados apontados para pós-emergência foram similares: sem correlação significativa apresentada pelo modelo entre a variável dependente (pós-emergência) e as variáveis independentes (temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade), sendo $R = 0.511$ e $R^2 = 0.261$.

Por outro lado, como mencionado anteriormente, o modelo indicou as diferentes importâncias que as variáveis independentes possuem para a explicação do modelo, sendo: pluviosidade ($P = 0,925$), temperatura do ar ($P = 0,261$) e umidade relativa do ar ($P = 0,236$). As Figuras 16-D, 16-E e 16-F trazem as representações dos dados.

Figura 16 - Gráficos 3D das correlações dos valores mensais de colônias em pré-emergência e pós-emergência com os parâmetros ambientais amostrados para *M. cerberus styx*.



Gráficos 3D representando os valores mensais de colônias em pré-emergência e pós-emergência (variáveis dependentes) em função da temperatura do ar, pluviosidade e umidade relativa do ar (variáveis independentes) para *M. cerberus styx*.

Conforme a Figura 16-A, cabe destacar que de acordo com o posicionamento dos pontos, a variável temperatura do ar exerce influência mais forte sobre o número de colônias ativas. Tomando como referência o eixo da U. R., nota-se que os pontos encontram-se mais dispersos e, portanto, a variável dependente está menos relacionada à variável independente umidade relativa do ar.

Na Figura 16-B, apresenta-se novamente uma tendência à concentração de colônias ativas em relação aos maiores valores mensais de temperatura do ar. Ademais, alguns pontos se destoam dos demais, como no mês de maior temperatura (26,3 °C em janeiro de 2015) e baixa pluviosidade (7,8 mm) e apenas 5 colônias em pré-emergência detectadas.

Na Figura 16-C, os pontos correspondentes às amostras mensais comportam-se de maneira ligeiramente diferente, com pontos dispersos. Neste sentido, cabe resgatar os valores previamente mencionados de P para U.R. ($P = 0.117$) e para pluviosidade ($P = 0.157$), apresentando baixa contribuição no modelo de regressão múltipla para colônias em pré-emergência.

A distribuição dos pontos na Figura 16-D pode ser explicada pelos valores de P conferidos às variáveis independentes representadas, temperatura do ar ($P = 0,261$) e umidade relativa do ar ($P = 0,236$), que são baixos. Possuem então, pequena contribuição para o modelo.

Na representação gráfica da Figura 16-E, nota-se que apesar de dispersos, há maior concentração dos pontos acerca de valores de pluviosidade. Tomando o valor mensal de pluviosidade em 5mm, temos que boa quantidade dos pontos se situam próximos deste valor, cabe mencionar novamente o valor de P para pluviosidade, sendo de $P = 0,925$, mais expressivo que as demais variáveis independentes (temperatura e umidade relativa do ar).

O modelo representado na Figura 16-F, por sua vez, demonstra os pontos referentes às amostras mensais de colônias em pós-emergência de acordo com a umidade relativa e a pluviosidade. Através da distribuição dos pontos no espaço do gráfico, pode-se perceber que estes se encontram muito dispersos em função da umidade relativa, entretanto grande parte dos valores corresponde a valores de 70% e acima. Por outro lado, no que tange os valores de pluviosidade, a maioria dos pontos corresponde a valores mensais de cerca de 5 mm.

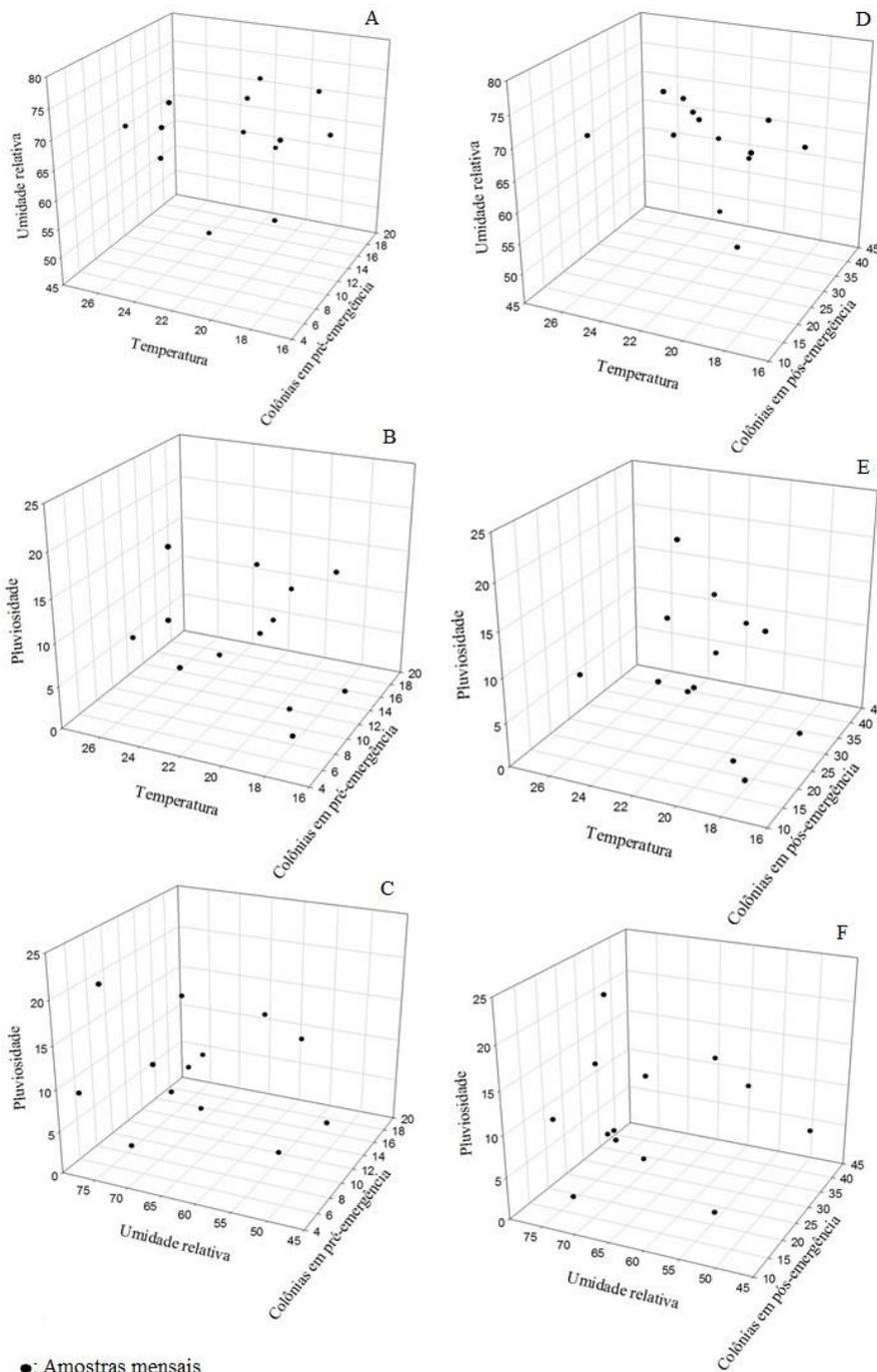
O Teste de Normalidade também foi aplicado aos dados obtidos para *M. cassununga*, afim de verificar se estes apresentam distribuição normal, atendendo às premissas de normalidade. Ambos os conjuntos de dados referentes a pré-emergência e a pós-emergência foram considerados normais ($P = 0,409$ e $P = 0,114$, respectivamente). Este resultado serve como base para a aplicação do Teste de Regressão Múltipla.

O Teste de Regressão Múltipla também foi aplicado apenas às categorias de colônias ativas de pré-emergência e pós-emergência de *M. cassununga*, sendo estas as variáveis dependentes, e às variáveis ambientais de temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade, sendo estas as variáveis independentes.

O teste indicou ausência de correlação significativa da variável dependente pré-emergência com as variáveis independentes, sendo $R = 0.386$ e $R^2 = 0.149$. Sendo, portanto, um modelo que apresenta pouca explicação sobre a correlação dos dados. No entanto, o modelo indica a contribuição diferenciada de cada variável independente, sendo: pluviosidade ($P = 0,979$), temperatura do ar ($P = 0,590$) e umidade relativa do ar ($P = 0,316$), conforme representado nas Figuras 17-A, 17-B e 17-C.

O Teste de Regressão Múltipla aplicado para as colônias em pós-emergência (variável dependente) em correlação com as variáveis independentes (temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade) indicou correlação significativa, sendo $R = 0.779$ e $R^2 = 0.608$. A contribuição das variáveis independentes para o modelo (P) foi: temperatura com $P = 0,918$, pluviosidade com $P = 0.086$ e umidade relativa do ar com $P = 0,006$. Nas Figuras 17-D, 17-E e 17-F encontram-se as representações.

Figura 17 - Gráficos 3D das correlações dos valores mensais de colônias em pré-emergência e pós-emergência com os parâmetros ambientais amostrados para *M. cassununga*.



Gráficos 3D representando os valores mensais de colônias em pré-emergência e pós-emergência (variáveis dependentes) em função da temperatura do ar, pluviosidade e umidade relativa do ar (variáveis independentes) para *M. cassununga*.

Na Figura 17-A, os grupos se encontram dispersos na área do gráfico, a este fato justifica-se que o baixo valor de P para as variáveis independentes temperatura ($P = 0,590$) e umidade relativa do ar ($P = 0,316$). O modelo também, por outro lado, apresentando valor de $R = 0,386$, é capaz de explicar pouco sobre a variação dos dados.

O valor de P para pluviosidade foi alto ($P = 0,979$), contribuindo bastante para o modelo de regressão múltipla. Neste contexto, através da Figura 17-B, atenta-se para o agrupamento de valores em torno do valor mensal de 5 mm, concentrando a maioria dos valores. Tomando o eixo da temperatura, por outro lado, nota-se que os valores estão bastante dispersos.

Quando as amostras mensais de colônias em atividade são confrontadas com os valores de umidade relativa e pluviosidade, novamente há a ausência de um padrão definido para o comportamento dos dados (Figura 17-C).

Através da Figura 17-D, pode-se destacar uma tendência para ocorrência de mais colônias ativas em meses com maiores temperaturas médias e umidade relativa do ar. Entretanto, a espécie também apresenta valores altos de colônias ativas em meses com médias de temperatura entre 22°C e 20°C.

Os pontos correspondentes às amostras mensais indicam a tendência de um maior número de colônias ativas em meses com maior temperatura média (Figura 17-E). Por outro lado, tomando como referência o eixo da pluviosidade, a dispersão dos pontos indica a ausência de um padrão bem definido para esta variável independente.

Em referência à Figura 17-F, cabe resgatar os baixos valores de P para umidade relativa e pluviosidade, sendo de $P = 0,006$ e $P = 0,086$ respectivamente. Com o baixo valor de P atribuído a estas variáveis neste modelo, justifica-se a distribuição dispersa dos pontos, pois são fatores que contribuem pouco para a explicação, neste contexto, do modelo utilizado.

Como pode ser observado na Tabela 7, referente à fenologia de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*, a relação de colônias em fundação para os meses amostrados está subestimada. A identidade das colônias detectadas foi dada apenas mediante a observação de ao menos um adulto nos momentos de amostragem, visto que na área do presente estudo ocorrem as espécies *M. drewseni*, *M. cassununga*, *M. cerberus styx* e *M. montei* (SIMÕES *et al.*, 1985; SAKAMOTO, 2000). Procedemos de tal forma a evitar o registro equivocado de colônias ativas e, por outro lado, os dados acabam por estarem subestimados, provavelmente de forma mais expressiva para fundações e pré-emergência. Portanto, devido ao baixo número amostral, as colônias em fundação não receberam análise estatística.

M. cerberus styx apresentou o menor número total de colônia ativas no mês de junho e segundo mês com os menores valores corresponde ao mês seguinte, julho. Os meses com maior número de colônias ativas corresponde a abril de 2015, seguido pelo mês de abril de 2014.

O modelo correlacionando os parâmetros temperatura do ar, umidade relativa do ar e pluviosidade com os valores de colônias ativas em pré-emergência não foi significativo, porém indicou diferentes contribuições dos parâmetros (Figura 16-A, 16-B e 16-C). Sendo a temperatura do ar o fator preponderante.

Considerando a correlação dos parâmetros amostrados com os valores de colônias ativas em pós-emergência, pluviosidade foi o fator preponderante. O modelo de Regressão Múltipla empregado também não indicou correlações significativas, porém contribuiu com o indício de diferentes contribuições dos parâmetros ambientais (Figura 16-D, 16-E e 16-F).

Os valores totais observados ao longo dos meses amostrados indicam que *M. cerberus styx* possui um padrão fenológico assincrônico em relação às estações do ano, havendo colônias ativas em todos os estágios de desenvolvimento em qualquer momento. A contribuição da temperatura do ar e da pluviosidade para a explicação dos modelos de Regressão Múltipla são indícios de que, apesar de marcadamente assincrônico, há uma tendência de mais colônias ativas em períodos quentes e chuvosos, como já verificado para a espécie (GIANNOTTI, 1998) e para *P. ferreri* (SINZATO *et al.*, 2011). Por outro lado, a quantidade de colônias em atividade tende a ser menor em períodos mais frios e secos, aspecto observado para *M. montei* (SAKAMOTO, 2000) e para *P. satan* (TANNURE-NASCIMENTO *et al.*, 2005).

M. cassununga apresentou o maior número total de colônias ativas no período de setembro a novembro e menor número total de colônias ativas em junho (Tabela 7). A espécie, da mesma forma que *M. cerberus styx*, é marcadamente assincrônica em relação às estações do ano. O modelo de Regressão Linear não indicou correlação significativa entre os valores de colônias em pré-emergência e os parâmetros ambientais considerados, porém indicou, principalmente, a contribuição da pluviosidade e, em menor escala, da temperatura do ar para os valores (Figura 17-A, 17-B e 17-C).

Por outro lado, o modelo de Regressão Linear demonstrou correlação significativa para os valores totais de colônias em pós-emergência e os parâmetros ambientais avaliados. Destes, cabe destacar a temperatura do ar com a maior contribuição para a explicação do modelo (Figura 17-D, 17-E e 17-F). Portanto, meses com maiores temperaturas médias estão

associados com mais colônias ativas (pré-emergência e pós-emergência), principalmente colônias em pós-emergência, produzindo adultos. Em menor escala, destaca-se períodos com mais chuvas na importância da fenologia da espécie.

Simões *et al.* (1985) destacam os meses equivalentes ao período do inverno como ascensão da produtividade e atividade de *M. cassununga*. O presente estudo, por outro lado, destaca os meses e o período equivalente a primavera, possivelmente mediante alterações de ordem biótica e abiótica nas condições do ambiente, devido à lacuna de 36 anos dentre os dois estudos. No entanto, o padrão fenológico assincrônico é evidente, como já constatado para a espécie (GOBBI & SIMÕES, 1988).

Os resultados encontrados no presente estudo acerca da fenologia de *M. cerberus styx* e *M. cassununga* estão em consonância com outros estudos acerca do padrão fenológico assincrônico às estações do ano exibido para a subfamília Polistinae: *P. versicolor* (GOBBI & ZUCCHI, 1980), *P. lanio lanio* (GIANNOTTI & MACHADO, 1994), *P. satan* (TANNURENASCIMENTO *et al.*, 2005), *P. canadensis canadensis* (TORRES *et al.*, 2009b), *M. drewseni* (JEANNE, 1972), *M. extinctus* (RAPOSO-FILHO, 1981), *M. cassununga* (GOBBI & SIMÕES, 1988), *M. cerberus styx* (GIANNOTTI, 1998), *M. latior* (CECÍLIO, 1999) e *M. montei* (SAKAMOTO, 2000), *M. consimilis* (TORRES *et al.*, 2011),

4. 7. Substrato de nidificação e sua influência para o ciclo colonial de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*

Devido ao baixo número amostral e representatividade dos dados, os resultados acerca da duração do ciclo colonial, tamanho máximo das colônias (em número de células) e causas de abandono em função do substrato serão apenas abordados de forma descritiva, sem análise estatística

O Quadro 1 relaciona todos os dados obtidos para *M. cerberus styx* a partir das colônias amostradas nos mapeamentos semanais, com os substratos de nidificação, estágio alcançado, tamanho máximo atingido ao longo do acompanhamento, causa de abandono e duração do ciclo colonial.

Quadro 1 - Quadro das colônias amostradas de *M. cerberus styx*.

Colônia	Substrato	Estágio Alcançado	Tamanho máximo	Causa do abandono	Dias de observação
R18	Alumínio	Pós emerg. (pré-macho)	19	Natural	24 dias
R23	Alumínio	Pós emerg. (pré-macho)	21	Indeterminada	29 dias
R25	Alumínio	Declínio	35	Natural	255 dias
R34	Alumínio	Declínio	14	Natural	162 dias
R37	Alumínio	Declínio	33	-	115 dias
R40	Alumínio	Pós emerg. (pré-macho)	24	-	59 dias
R33	Alvenaria	Pós emerg. (pré-macho)	13	Natural	43 dias
R17	Alvenaria	Pós emerg. (pré-macho)	21	Indeterminada	22 dias
R22	Alvenaria	Declínio	33	Natural	183 dias
R32	Alvenaria	Declínio	63	-	211 dias
R8	Ar. Cond	Pós emerg. (pós-macho)	63	Indeterminada	9 dias
R9	Ar. Cond	Pós emerg. (pós-macho)	34	Antrópica	46 dias
R26	Ar. Cond	Pré emerg.	10	Antrópica	27 dias
R36	Madeira	Declínio	47	-	115 dias
R24	Telha	Declínio	32	Natural	106 dias
R1	Vegetal(Cactaceae)	Pós emerg. (pré-macho)	11	Predação	88 dias
R4	Vegetal(Cactaceae)	Declínio	36	Natural	90 dias
R5	Vegetal(Cactaceae)	Declínio	40	Natural	54 dias
R6	Vegetal(Cactaceae)	Pós emerg. (pré-macho)	10	Indeterminada	79 dias
R27	Vegetal(Cactaceae)	Pré emerg.	5	Indeterminada	29 dias
R28	Vegetal(Cactaceae)	Pós emerg. (pré-macho)	18	Ambiental	85 dias
R30	Vegetal(Cactaceae)	Pré emerg.	5	Natural	54 dias
R2	Vegetal(Palmaceae)	Pós emerg. (pós-macho)	39	Antrópica	54 dias
R3	Vegetal(Palmaceae)	Pós emerg. (pré-macho)	18	Antrópica	54 dias

Colônias amostradas de *M. cerberus styx* em função dos substratos de nidificação, estágio de desenvolvimento alcançado, tamanho máximo (nº de células construídas), causas do abandono e total de dias de acompanhamento.

Do total de colônias amostradas (24), 6 foram construídas em substrato de alumínio (25% do total), 4 foram construídas em alvenaria (paredes e teto – 16,6% do total), 3 em ar condicionado (12,5% do total), 1 em substrato de madeira (4,16% do total), 1 em telha de cerâmica (4,16% do total), 9 em vegetação, sendo 7 em cactaceas (29,16% do total) e 2 em palmaceas (8,33% do total).

Das colônias construídas no alumínio, todas atingiram sucesso na produção de adultos, sendo que 50% chegou ao declínio e final do ciclo biológico. As colônias em alvenaria

seguiram o mesmo padrão. Das colônias situadas na vegetação, 7 atingiram o estágio de pós emergência ou declínio (77,7%).

Considerando o tamanho em número médio de células por colônia, conforme o substrato de nidificação, foi verificado que no substrato alumínio as colônias atingiram 24,33 células construídas; para alvenaria, foram 32,5 células e em ar condicionado, 35,66 células; considerando as colônias nidificadas em vegetação (cactos e palmeiras), o tamanho médio alcançado pelas colônias foi de 20,22 células.

Foram atribuídas 5 diferentes causas para o fim do ciclo biológico das colônias acompanhadas, sendo: natural, mediante abandono a colônia devido ao declínio ou sem outra causa aparente; antrópica, atividade humana levando ao abandono ou queda do ninho; predação, cujos eventos foram realizados por pássaros ou formigas; ambientais, com colônias abandonadas devido a evento como chuvas, tempestades ou ventanias; indeterminado, sem uma causa específica aparente. As colônias que não apresentaram causa de abandono são aquelas que permaneceram ativas até o fim das observações.

Neste sentido, cabe destacar que 9 colônias foram abandonadas por causas naturais (45%), 4 por causas antrópicas (20%), 2 por predação (10%), 1 por causas ambientais (5%) e 5 por causas indeterminadas (20%).

Das colônias abandonadas naturalmente, 55% estavam construídas em substrato artificial (alumínio e alvenaria); 50% das colônias derrubadas por causas antrópicas estavam em aparelhos de ar condicionado, sendo a outra metade situada na vegetação (Palmaceae) de pequeno porte, próximo a área de grande circulação de pessoas; a única colônia derrubada por causas ambientais estava construída na vegetação (Cactaceae), assim como a única colônia predada de *M. cerberus styx*.

No Quadro 2 está a relação dos dados obtidos para *M. cassununga*, com os substratos de nidificação, estágio alcançado, tamanho máximo atingido ao longo do acompanhamento, causa de abandono e duração do ciclo colonial.

Quadro 2. Quadro das colônias amostradas de *M. cassununga*.

Colônia	Substrato	Estágio Alcançado	Tamanho máximo	Causa do abandono	Dias de observação
R15	Alumínio	Pré emerg.	14	Ambiental	48
R14	Alvenaria	Declínio	37	Natural	347
R16	Alvenaria	Pós emerg. (pré-macho)	46	-	297
R7	Ar condicionado	Pós emerg. (pós-macho)	175	-	9
R10	Ar condicionado	Declínio	96	Predação	314
R11	Ar condicionado	Declínio	20	Natural	41
R13	Ar condicionado	Pré emerg.	6	Indeterminada	68
R35	Ar condicionado	Declínio	76	Predação	103
R41	Ar condicionado	Pré emerg.	7	-	17
R19	Madeira	Declínio	97	Ambiental	239
R20	Madeira	Declínio	17	Natural	192
R21	Madeira	Pós emerg. (pré-macho)	12	Ambiental	71
R29	Madeira	Declínio	11	Natural	54
R39	Madeira	Pós emerg. (pré-macho)	14	-	59
R12	Vegetação(Cactaceae)	Pós emerg. (pré-macho)	8	Predação	98
R31	Vegetação(Cactaceae)	Declínio	15	Natural	59
R38	Vegetação(Cactaceae)	Pós emerg. (pré-macho)	13	Antrópica	33

Colônias amostradas de *M. cassununga* em função dos seus substratos de nidificação, estágio de desenvolvimento alcançado, tamanho máximo (nº de células construídas), causas do abandono e total de dias de acompanhamento.

Do total de 17 colônias amostradas, 1 estava nidificada em alumínio (5,88%); 2 em alvenaria (11,76%); 6 em aparelho de ar condicionado (35,29%); 5 em substrato de madeira (29,41%); 3 em vegetação (Cactaceae – 17,64%).

Exceto pela colônia amostrada em alumínio e duas em aparelho de ar condicionado, todas colônias acompanhadas nos demais substratos obtiveram a produção de adultos.

Considerando o tamanho médio atingido pelas colônias, tem-se que em alvenaria foi de 41,5 células; tamanho médio de 63,33 células por colônia em aparelho de ar condicionado; 30,2 células por colônia em substratos de madeira e, por fim, 12 células por colônia em cactaceas.

Das 6 colônias abandonadas por causas naturais, 83,33% estiveram em substrato artificial (alvenaria, ar condicionado e estruturas de madeira); das duas colônias predadas, uma estava em ar condicionado e outra na vegetação; apenas um ciclo colonial foi interrompido mediante atividade humana, situado em uma cactacea; duas tiveram o ciclo interrompido por causas

ambientais, sendo ambas em estruturas artificiais (alumínio e madeira), correspondendo a 11,7% do total.

Considerando os substratos de nidificação utilizado por *M. cerberus styx*, conforme as colônias amostradas, 25% estava em estruturas de alumínio e 29,16% estavam em cactáceas, sendo estes os substratos mais utilizados (Quadro 1). Do total, 62,51 % das colônias estavam em substrato artificial, valor abaixo, porém suporta o alto grau de sinantropismo observado para *P. versicolor* com 95,67% dos ninhos em construções humanas (GOBBI *et al.*, 2009). Giannotti (1998, 1999b), estudando o ciclo colonial e arquitetura do ninho de *M. cerberus styx*, não encontrou colônias nidificadas em construções humanas, visto que o trabalho se desenvolveu em área de mata.

Todas as colônias acompanhadas em substrato de alumínio e alvenaria atingiram o estágio de pós-emergência ao menos, chegando a produção de adultos. Considerando colônias na vegetação, 77,7% produziram adultos. Michelutti *et al.* (2013) e Torres *et al.* (2014), estudando os efeitos da alteração do habitat mediante atividade humana na produtividade de *M. consimilis* e *P. versicolor*, verificaram que colônias apresentam menor tamanho e menor número de adultos produzidos em área sob efeito de intensa atividade humana. O presente estudo, neste contexto, foi totalmente desenvolvido na área do campus da Unesp de Rio Claro (Figura 1, página 15).

Os ninhos de menor tamanho (número de células) foram aqueles encontrados na vegetação, com número médio de 20,22 células construídas. Por outro lado, aqueles encontrados em aparelhos de ar condicionado foram os maiores, com o número médio de 35,66 células construídas. Giannotti (1998) observou, para *M. cerberus styx*, o tamanho de 35,8 células construídas por ninho, sendo que em posterior estudo com a mesma espécie, obteve a média de 30 células construídas por ninho (GIANNOTTI, 1999a). Simões *et al.* (1985) estimaram o tamanho médio para os ninhos de *M. cerberus styx* de 28,7 células.

M. cassununga nidificou em sua maioria em aparelhos de ar condicionado (35,29%) e em sua minoria, em substratos de alumínio (5,88%), Quadro 2. Do total de ninhos acompanhados, 82,39% estavam em substrato artificial, sendo apenas o restante acompanhado em vegetação. Castro *et al.* (2014) encontraram 90,9% dos ninhos amostrados de *M. cassununga* em construções humanas. *M. montei*, por outro lado, apresentou a maior parte de suas colônias construídas em substrato natural, responsável por 82,5% (SAKAMOTO, 2000). Neste sentido, apenas 6% dos ninhos de *M. collarellus* foram encontrados em construções, sendo o restante encontrado em árvores (SMITH, 2004).

Em estudo comparativo sobre o substrato de nidificação e produtividade colonial de *P. lanio* e *P. versicolor*, Kadir *et al.* (2006) demonstram que não há aparente preferência por um substrato específico para nidificação, sendo a escolha entre substratos artificiais ou naturais relacionados a disponibilidade dos mesmos.

A preferência por substratos artificiais, ou seja, sinantropismo, foi observada para *M. cassununga*, nidificando exclusivamente em edificações humanas na presença destas (SOARES *et al.*, 2007). Da mesma forma, *M. cerberus styx*, *M. cassununga* e *M. drewseni* nidificaram quase que exclusivamente em construções humanas (SIMÕES *et al.*, 1985).

Colônias de *M. cassununga* atingiram seu menor tamanho na vegetação (cactáceas), provavelmente devido à interrupção do desenvolvimento colonial. Em madeira, as colônias atingiram em média 30,2 células por colônia. Os maiores valores foram verificados para colônias construídas em aparelho de ar condicionado, com 63,33 células por ninho. Sakamoto (2000) encontrou tamanho médio maior para colônias de *M. montei* em substrato artificial ($42,2 \pm 28,37$ células) do que em substrato natural ($21,9 \pm 13,29$ células). Em ambientes florestais, *M. consimilis* produziu em média $215 \pm 22,8$ células por ninho e em ambientes com atividade antrópica, a espécie produziu $142,2 \pm 13,4$ células por ninho, números maiores do que os encontrados para *M. cerberus styx* e *M. cassununga* (MICHELUTTI *et al.*, 2013).

Colônias de *M. cassununga* atingiram uma média de $71,74 \pm 45,25$ células em estudo prévio (CASTRO *et al.*, 2014). Simões *et al.* (1985) encontrou o tamanho médio de 38,3 células construídas em ninhos de *M. cassununga* e 45,1 em ninhos de *M. drewseni*, em substrato artificial. Os valores são mais próximos do encontrado para *M. cassununga* por Soares *et al.* (2007), sendo a média de $40,2 \pm 35,0$ células construídas.

Não há um padrão verificado para as causas do fim do ciclo colonial em função do substrato de nidificação em *M. cerberus styx* e *M. cassununga*. Cabe destacar o fator predação como causa do fim do ciclo colonial, apenas verificada para colônias nidificadas em vegetação. Giannotti (1998) observou colônias de *M. cerberus styx* predadas por formigas em colônias situadas em ambiente florestal. Ataques de formigas são relatados por Jeanne (1972) para *M. drewseni* também em ambiente florestal.

Atividades antrópicas causaram o fim do ciclo colonial de ambas espécies apenas num total de 5 eventos, principalmente ligados a atividade de limpeza por parte de humanos.

Ninhos em ampla gama de substratos diferentes atingiram o fim do ciclo pelo abandono por questões naturais da espécie, em declínio populacional, atingido mediante a redução da taxa de imaturos por adultos presentes e posterior abandono (JEANNE, 1972).

Considerando o total de registros de colônias amostradas para a fenologia de *M. cerberus styx*, tem-se que 50,57% estava em alumínio; 36,78% em alvenaria; 5,45% em aparelhos de ar condicionado; 3,73% na vegetação; 2,29% em substrato de madeira; 0,86% em telhas, 0,28% em vidro. Estes valores são referentes às colônias apresentadas na Tabela 6 (página 61).

Considerando o total de colônias amostradas no estudo da fenologia de *M. cassununga* e o substrato de nidificação em que estavam, 45,3% nidificaram em alumínio; 27,34% em alvenaria; 13,36% em aparelhos de ar condicionado; 8,14% em estruturas de madeira; 2,5% na vegetação; 1,46% em estruturas de vidro; 1,04% em telha de cerâmica; 0,62% em extintores; 0,20% em cortinas. Estes valores são referentes ao total de colônias amostradas no estudo da fenologia da espécie, conforme a Tabela 7 (página 61).

Os substratos de nidificação amostrados para as colônias em estudo fenológico das espécies são indício de sinantropismo exibido por ambas espécies. No entanto, o presente estudo ocorreu em área com muitas construções humanas e sob influências antrópicas, podendo exercer influência devido a disponibilidade. Ambos aspectos já foram levantados previamente em outros estudos (SIMÕES *et al.*, 1985; KADIR *et al.*, 2006; SOARES *et al.*, 2007).

4. 8. Parasitoidismo e predação observados nas colônias de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*

A atividade de espécies parasitoides e sua visita nas colônias acompanhadas, assim como dos predadores, foram registradas apenas em caso de contato visual, exceto em casos de predação por pássaros, que foram inferidos.

Considerando espécies parasitoides, apenas mediante visualização do evento e do parasitoide é que pôde se ter um registro correto de sua ocorrência e identidade (a nível taxonômico de família).

Neste sentido, destaca-se o baixo número amostral e representatividade dos dados. Portanto, não foi realizada análise estatística dos dados, apenas uma abordagem descritiva.

Durante o período de observação e coleta de dados para *M. cerberus styx*, 4 eventos foram presenciados, sendo 3 referentes a presença de parasitoides e um evento de predação (Quadro 3).

Quadro 3 – Ocorrência de parasitoides e predadores em colônias de *M. cerberus styx*.

Colônia	Data da observação	Substrato de nidificação	Estágio de desenvolvimento	Tamanho do ninho (n° de células)	Parasitoide/Predador
R2	03/06/2014	Vegetação (Palmeaceae)	Pós-emerg. (Pós macho)	39	Ichneumonidae
R1	21/07/2014	Vegetação (Cactaceae)	Pós-emerg. (Pré macho)	11	Aves
R32	10/03/2015	Alvenaria	Declínio	63	Phoridae
R32	11/03/2015	Alvenaria	Declínio	63	Phoridae

Quadro dos dados compilados de colônias visitadas por parasitoides/predadores, data do evento, correspondente substrato de nidificação, estágio de desenvolvimento colonial e tamanho do ninho (em número de células construídas) no momento do evento para *M. cerberus styx*.

De acordo com o quadro, uma única colônia (R32) recebeu visita de dípteros da família Phoridae duas vezes seguidas, já no fim de seu ciclo colonial, na fase de declínio. Esta mesma colônia atacada por phorídeos estava construída em alvenaria, com o maior tamanho registrado para colônias atacadas de *M. cerberus styx*.

As demais colônias estavam em ambientes abertos, na vegetação. A colônia R2 que estava em uma folha de palmeira, já em estágio de pós emergência, foi parasitada por hymenopteros da família Ichneumonidae.

Por outro lado, assume-se que a colônia R1 foi predada por aves, visto que esta foi inteiramente destruída, restando apenas o pedúnculo e a base da primeira célula. O ninho estava construído em uma cactácea de grande porte, em ambiente aberto. O ciclo foi interrompido ainda sem a produção de adultos, na fase de pós-emergência (pré macho) com o menor tamanho dentre as colônias atacadas, com 11 células construídas.

Para as colônias amostradas de *M. cassununga*, 4 eventos também foram registrados. Neste caso, 3 eventos de predação (por formigas e aves) e um evento de parasitoidismo por insetos dípteros da família Phoridae (Quadro 4).

Quadro 4 – Ocorrência de parasitoides e predadores em colônias de *M. cassununga*

Colônia	Data da observação	Substrato de nidificação	Estágio de desenvolvimento	Tamanho do ninho (nº de células)	Parasitoide/Predador
R12	30/07/2014	Vegetação (Cactaceae)	Pós-emerg. (pré macho)	8	Formicidae
R21	08/09/2014	Madeira	Pós-emerg. (pré macho)	12	Phoridae
R10	04/03/2015	Ar condicionado	Declínio	96	Formicidae
R35	01/04/2015	Ar condicionado	Declínio	76	Aves

Quadro dos dados compilados de colônias visitadas por parasitoides/predadores, data do evento, correspondente substrato de nidificação, estágio de desenvolvimento colonial e tamanho do ninho (em número de células construídas) no momento do evento para *M. cassununga*.

As colônias de *M. cassununga* apresentaram apenas um único caso observado de atividade parasitoide, sendo esta realizada por insetos dípteros da família Phoridae (R21). Como disposto na tabela acima, a colônia atacada por phorideos estava em substrato de madeira, com apenas 12 células e no início do estágio de pós-emergência (pré macho). Houve destruição das células do ninho por parte das vespas, em tentativa de erradicar parasitoides.

Considerando os ataques por formigas (não identificadas), tem-se que tanto a maior (96 células) e a menor colônia (8 células) amostradas foram vitimadas. R12, uma destas colônias, estava no início da pós-emergência na data do ataque com apenas duas adultas no ninho. No caso de R10, havia apenas uma adulta no ninho, incapaz de defende-lo.

Assumimos que a colônia R35 foi predada por aves, pois o ninho foi encontrado com grandes buracos em sua estrutura e o pedúnculo quebrado. Assim como R10, a colônia R35 já estava em declínio, no fim de seu ciclo colonial.

Os dados coletados a respeito da ocorrência de espécies parasitoides e eventos de predação em colônias de *M. cerberus styx* e *M. cassununga* não receberam tratamento estatístico, devido ao baixo número amostral de eventos registrados.

Dípteros parasitoides da família Phoridae são conhecidos pelo hábito parasitoide em ninhos de *Mischocyttarus*, como observado para *M. cerberus styx* (GIANNOTTI, 1998). Hymenoptera também é uma ordem com espécies parasitoides recorrentes em ninhos de *Mischocyttarus*, sendo representantes da família Ichneumonidae relatados previamente por frequentarem ninhos de *M. drewseni* (JEANNE, 1972). Parasitoides desta família também parasitam ninhos de *Polistes* em ambientes de clima tropical e temperado (GIANNOTTI & MACHADO, 1999; GOBBI *et al.*, 2009; RUSINA, 2013).

A predação por parte de aves e formigas também é conhecida para o gênero *Mischocyttarus*, assim como *Polistes*. Ataques de formigas aos ninhos e predação de adultos por aves foram relatados por Litte (1977) em estudo com *M. mexicanus*; Jeanne (1972) também destaca o ataque de formigas aos ninhos de *M. drewseni*; Gobbi *et al.* (2009) mencionam o ataque de aves e formigas aos ninhos de *P. versicolor*.

4. 9. Ocorrência de conflitos hierárquicos em *M. cerberus styx* e *M. cassununga*

Das colônias acompanhadas de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*, eventos de conflito hierárquico foram observados em apenas uma colônia de cada espécie, se enquadrando nos quesitos propostos na metodologia e ilustrados conforme a Figura 2 (página 19). Ao todo, 7 colônias de *M. cerberus styx* e 5 colônias de *M. cassununga* foram acompanhadas.

Cada colônia apresentou dois eventos de conflito hierárquico ao longo do ciclo colonial. O Quadro 5 traz os dados a respeito dos eventos de conflito, com os respectivos estágios de desenvolvimento no momento da ocorrência dos mesmos, número de oofagias e retiradas de larva ao longo do período de duração de cada conflito.

Quadro 5 – Eventos de conflitos hierárquicos detectados nas colônias de *M. cerberus styx* e *M. cassununga*.

Espécie	Colônia	Estágio de desenvolvimento	Oofagias	Larvas retiradas	Duração do conflito
<i>M. cassununga</i>	R10	Pós-emerg. (Pré macho)	0	0	7 dias
<i>M. cassununga</i>	R10	Pós-emerg. (Pós macho)	10	34	4 dias
<i>M. cerberus styx</i>	R32	Pós-emerg. (Pós macho)	2	0	4 dias
<i>M. cerberus styx</i>	R32	Pós-emerg. (Pós macho)	4	5	3 dias

Quadro dos eventos de conflito hierárquico detectados nas colônias amostradas de *M. cerberus styx*, e *M. cassununga* com o respectivo estágio de desenvolvimento colonial; número total de oofagias e larvas retiradas das colônias amostradas durante o período do conflito.

Ambas colônias que apresentaram eventos de conflito, o fizeram duas vezes. Em todos estes 4 eventos, as colônias estavam já em fase de pós-emergência, sendo que apenas em um caso não haviam machos produzidos.

Neste sentido, nota-se que a única colônia em pós-emergência (pré-macho) é a única que não apresentou ovos ou larvas retiradas de suas células, mesmo com o período de conflito mais longo (1 semana).

Por outro lado, esta mesma colônia de *M. cassununga* em uma fase mais adiantada de seu ciclo, apresentou os maiores valores de oofagias (10) e larvas retiradas (34) em outro evento de conflito com a duração de 4 dias.

A colônia R32 de *M. cerberus styx* apresentou já em seu estágio de pós-emergência (pós macho) os dois eventos de conflitos hierárquicos detectados em seu ciclo colonial. Durante ambos eventos houve oofagia (2 no primeiro e 4 no segundo), sendo que houveram larvas retiradas apenas no segundo evento (5 larvas ao todo).

Poucos conflitos hierárquicos foram presenciados, totalizando 4 eventos, 2 para cada espécie em uma mesma colônia de cada (Quadro 5). Devido a este baixo número amostral, não se realizou análise estatística dos dados.

Os conflitos duraram de 3 dias a uma semana de modo geral, sendo que *M. cerberus styx* apresentou os conflitos de menor duração e menores valores de imaturos retirados do ninho neste período. *M. cassununga*, no evento de conflito mais duradouro, não apresentou desaparecimento de prole no correspondente período. Por outro lado, um dos eventos de conflitos contou com o total de 44 imaturos retirados no período referido. Todos os conflitos verificados ocorreram na fase de pós-emergência.

M. cassununga apresenta intensos conflitos hierárquicos em fase de pré-emergência antes do estabelecimento das posições hierárquicas; após a formação da hierarquia, esta tende a ser mais estável e permanecer com menos trocas de posições (PREZOTO *et al.*, 2004). Por outro lado, a hierarquia estabelecida mediante disputas no início do ciclo colonial tende a ser mantida com fortes interações, mesmo se sem novas alterações para *M. cerberus styx* (NODA *et al.*, 2001).

A realização de oofagia diferencial na manutenção do status de reprodução exclusiva por parte da rainha é parte da dinâmica, podendo ocorrer em eventos de disputas hierárquicas e ao longo do ciclo colonial (WEST-EBERHARD, 1969). Este comportamento foi verificado para várias espécies, como *M. drewseni* (JEANNE, 1972), *M. cerberus styx* (GIANNOTTI, 1999a), *P. canadensis* (TORRES *et al.*, 2009a), *P. lanio* (GIANNOTTI & MACHADO, 1999).

Giannotti & Machado (1997) verificaram que a substituição de rainhas para *P. lanio* ocorre em fases de pós-emergência e declínio colonial, podendo haver interrupção no

desenvolvimento do ninho. Rainhas de algumas espécies, de forma diferenciada, monopolizam a oviposição na colônia, porém não são os indivíduos mais agressivos, como é o caso de *P. japonicus* (ISHIKAWA *et al.*, 2011). Neste sentido, Röseler & Röseler (1989) verificaram que o status de dominância social não está ligado com a presença de ovários em rainhas ovariectomizadas, diferente do verificado para estudos prévios nas espécies do presente trabalho.

A manutenção da hierarquia e a aquisição de posição de rainha ou ovipositora, para *Mischocyttarus*, parece ser relacionado à frequência de comportamentos agressivos, sendo as fêmeas dominantes mais agressivas, como visto para *M. angulatus* e *M. basimacula* (ITÔ, 1984). A dinâmica hierárquica e o repertório comportamental das fêmeas é acrescido ao fato de que mais de uma fêmea inseminada pode estar presente na colônia, passíveis fisiologicamente de contribuir para produtividade colonial como visto para *M. cassununga* (MURAKAMI *et al.*, 2009).

O estágio de pós-emergência, próximo da fase de declínio colonial, é seguido pela queda do número de imaturos no ninho, com crescente desinteresse na prole e abandono por parte dos adultos, fator potencialmente relacionado à oofagia e retirada de larvas antecedendo o abandono, como visto para *Belonogaster petiolata* (KEEPING, 1997).

5. CONCLUSÃO

a) Produtividade

M. cerberus styx apresenta um ritmo de produtividade mais inconstante ao longo das estações do ano, com maior produtividade em períodos quentes como o verão e menor produtividade em períodos frios como o inverno. *M. cassunuga*, por outro lado, apresenta um perfil de produtividade mais estável ao longo do ano, com menor discrepância entre os ritmos conforme as estações, reagindo melhor a períodos mais frios.

b) Duração dos estágios imaturos

Ambas espécies demonstram um perfil similar em resposta às estações do ano, com intervalo de desenvolvimento mais rápido no verão e primavera, assim como um intervalo de desenvolvimento mais lento no inverno e outono.

c) Oofagia e retirada de larvas

Ocorreram variações na incidência de oofagia e retirada de larvas para colônias de *M. cerberus styx* e *M. cassunuga* conforme as estações do ano. As maiores e as menores médias obtidas para cada espécie coincidem com os maiores e menores valores obtidos para a produtividade de imaturos, respectivamente. O estágio de desenvolvimento colonial também está relacionado com a média colonial de oofagia e retirada de larvas, havendo mais ocorrências em colônias em pós-emergência (pós-macho).

d) Fenologia

Conclui-se que ambas espécies sejam marcadamente assíncronas em relação às estações do ano, com colônias em todos os estágios de desenvolvimento em qualquer momento. A temperatura do ar, a umidade relativa e a pluviosidade interagem e, possivelmente, exercem diferentes influências sobre a fenologia das espécies. Neste sentido, indicamos a temperatura do ar como um fator preponderante para a suave oscilação no número de colônias ativas.

e) Substrato de nidificação, tamanho colonial (nº de células) e causas de abandono

Embora testes estatísticos não tenham sido aplicados devido a uma amostragem não satisfatória, é possível sugerir que ambas espécies no presente estudo são sinantrópicas,

nidificando com frequência em substratos artificiais e em construções humanas. Devido ao fato de que toda a amostragem foi feita no campus da Unesp de Rio Claro, ambiente sob influência antrópica, não há como comparar substratos próximos e substratos distantes de distúrbios causados pela atividade humana direta e indiretamente. Neste sentido, não há um perfil determinante para o tamanho final atingido pelas colônias de ambas espécies conforme o substrato de nidificação, apenas uma tendência a colônias maiores em substratos artificiais. Também não foi identificado um padrão ou perfil de causas de abandono em relação ao substrato de nidificação.

f) Parasitoidismo e predação

Foram observadas famílias de parasitoides já conhecidos para o gênero *Mischocyttarus*, sendo representantes de Ichneumonidae para uma colônia em pós-emergência e duas visitas de Phoridae para uma colônia em declínio de *M. cerberus styx*. *M. cassununga* também foi visitada por Phoridae uma vez.

M. cerberus styx sofreu predação por aves em uma colônia em pós-emergência, já *M. cassununga* por formigas e aves, em estágios de pós-emergência e declínio (espécies predadoras não identificadas).

g) Ocorrência de conflitos hierárquicos

A ocorrência de conflitos hierárquicos parece comprometer, atrasar ou eventualmente interromper o ciclo colonial, mediante perda de prole e/ou de adultos com base em constatações de outros estudos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARATHI, H. S.; GADAGKAR, R. Cooperative nest building and brood care by nestmates and non nestmates in *Ropalidia marginata*: implications for the evolution of eusociality. **Oecologia**. v. 117: 295-299. 1998.
- ARAUJO, C. Z. D. **Bionomia e comportamento comparado de *Mischocyttarus drewseni* (Saussure, 1857), nas regiões subtropical (Curitiba,PR) e tropical (Belém,PA), do Brasil (Hymenoptera, Vespidae)**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná. 1980.
- ARMSTRONG, T. R.; STAMP, N. E. Effects of prey quantity on predatory wasps (*Polistes dominulus*) when patch quality differs. **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 54: 310-319. 2003.
- BICHARA-FILHO, C. C.; SANTOS, G. M. M.; RESENDE, J. J.; CRUZ, J. D.; GOBBI, N.; MACHADO, V. L. L. Foraging behavior of the swarm-founding wasp, *Polybia (Trichothorax) sericea* (Hymenoptera, Vespidae): prey capture and load capacity. **Sociobiology**. v. 53: 10. 2009.
- CARPENTER, J. M., The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Syst.Entomol.** v. 7: 11-38. 1982.
- 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: 139-155. 1993.
- CASTRO, M. M.; AVELAR, D. L. G.; SOUZA, A. R.; PREZOTO, F. Nesting substrata, colony success and productivity of the wasp *Mischocyttarus cassununga*. **Rev. Bras. Ent.** v. 58. n. 2: 168-172. 2014.
- CECÍLIO, D. S. S. **Bionomia e organização social de *Mischocyttarus (Kappa) latior* (FOX, 1898) (HYMENOPTERA: VESPIDAE)**. Dissertação (Mestrado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 1999.
- CERVO, R.; TURILLAZZI, S. Associative foundation and nesting sites in *Polistes nimpha*. **Naturwissenschaften**. v. 72. 1985.
- CHANDRASHEKARA, K.; GADAGKAR, R. Queen succession in the primitively eusocial tropical wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) (Hymenoptera: Vespidae). **J. of Ins. Behav.** v. 5. n. 2: 193-209. 1992.
- COSTA-FILHO, V. C. **Influência da atividade de forragem, números de adultos e de larvas, na diferenciação de castas de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas). Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2010.
- COWAN, D. P. The solitary and presocial Vespidae. In Kenneth, G. & Matthews, R.W. **The social biology of wasps**. Comstock Publishing Associates. Ithaca ,London. Chapter 2: 36-69. 1991.

DANTAS-DE-ARAÚJO, C. Z. **Bionomia e comportamento social comparado de *Mischocyttarus drewseni* de Saussure, 1857, nas regiões subtropical (Curitiba, PR) e tropical (Belém, PA) do Brasil (Hymenoptera, Vespidae)**. Dissertação (Mestrado em Zoologia). Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 1980.

EICKWORT, K. Separation of the castes of *Polistes exclamans* and notes on its biology (Hym.: Vespidae). **Insect. Soc.** Paris. v. 16: 67-92. 1969.

ELISEI, T.; NUNES, J. V.; RIBEIRO JUNIOR, C.; FERNANDES JUNIOR, A. J.; PREZOTO, F. Uso da vespa social *Polistes versicolor* no controle de desfolhadores de eucalipto. **Pesq. Agropec. Bras.** Brasília. v. 45, n. 9: 958-964. 2010.

FUCINI, S.; DI BONA, V.; MOLA, F.; PICCALUGA, C.; LORENZI, M. C. Social wasps without workers: geographic variation of caste expression in the paper wasp *Polistes biglumis*. **Insect. Soc.** v. 56: 347-358. 2009.

GADAGKAR, R. Evolution of insect sociality – A review of some attempts to test modern theories. **Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)**. India. v. 94: 309-324. 1985.

GADAGKAR, R. Origin and evolution of eusociality: A perspective from studying primitively eusocial wasps. **J. Genet.** India. v. 69: 113-125. 1990.

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: 149-190. 1991.

GADAGKAR, R.; GADGIL, M.; JOSHI, N. V.; MAHABAL, A. S. Observations on the natural history and population ecology of the social wasp *Ropalidia marginata* (Lep.) from Peninsular India (Hymenoptera: Vespidae). **Proc Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)**. India. v. 91: 539-552. 1982.

GIANNOTTI, E. Notes on the biology of *Polistes simillimus* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). **Bioikos**. v. 8: 41-49. 1994.

GIANNOTTI, E. Immature stages of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae) **Rev. Bras. Biol.** v. 55, n. 4: 527-531. 1995a.

GIANNOTTI, E. Notes on the biology of *Polistes (Epicnemius) subsericeus* Saussure, 1854 (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bioikos**. Campinas. v. 9-10, n. 1-2: 16-21. 1995b.

GIANNOTTI, E. Biology of the wasp *Polistes (Epicnemius) cinerascens* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). **An. Soc. Ent. Bras.** v. 26: 61-67. 1997.

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

GIANNOTTI, E. Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**. v. 33, n. 3: 325-338. 1999a.

- GIANNOTTI, E. Arquitetura de ninhos de *Mischocyttarus cerberys styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae) **Rev. Bras. Zoo.** v. 1: 7-18. 1999b.
- GIANNOTTI, E.; FIERI, S. R. On the brood of *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* (Ihering, 1903) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. bras. Ent.** v. 35, n. 2: 263-267. 1991.
- GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. The seasonal variation of brood stages duration of *Polistes lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera: Vespidae). **Naturalia.** v. 19: 97-102. 1994.
- GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Queen replacement in post-emergent colonies of the social wasp *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Ent.** v. 41: 9-11. 1997.
- GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Behavioral castes in the primitively eusocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). **Rev. Bras. Ent.** v. 43: 185-190. 1999.
- GIANNOTTI, E.; TREVISOLI, C. Desenvolvimento pós-embrionário de *Mischocyttarus drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta.** v.2, n. 2: 41-52. 1993.
- GIANNOTTI, E.; PREZOTO, F.; MACHADO, V. L. L. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabr.) (Hymenoptera: Vespidae). **An. Soc. Entomol. Brasil.** v. 24, n. 3: 445-463. 1995.
- GOBBI, N.; GOVONE, J. S.; PINTO, N. P. O.; PREZOTO, F. Produtividade em colônias de *Polistes (Aphanilopterus) versicolor*. **Rev. Bras. Zoo.** v. 11, n. 3: 191-199. 2009.
- 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: 421-436. 1988.
- GOBBI, N.; ZUCCHI, R. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Oliver) in southern Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). I. Phenological account. **Naturalia.** v. 5: 97-104. 1980.
- GORTON Jr, R. E. Observations on the nesting behavior of *Mischocyttarus immarginatus* (Rich.) (Vespidae: Hymenoptera) in a dry forest in Costa Rica. **Insect. Soc.** Paris. v. 25. n. 3: 197-204. 1978.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior I. **J. theor. Biol.** v. 7: 1-16. 1964a.
- HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior II. **J. theor. Biol.** v. 7: 17-52. 1964b.
- HUNT, J. H. Lobe erection behavior and its possible social role in larvae of *Mischocyttarus* paper wasps. **Journal of Insect Behavior.** v. 1. n. 4. 1988.
- ISHIKAWA, Y.; YAMADA, Y. Y.; MATSUURA, M.; TSUKADA, M.; TSUCHIDA, K. *Polistes japonicus* (Hymenoptera, Vespidae) queens monopolize ovipositing but are not the most active aggressor in dominant-subordinate interactions. **Insect. Soc.** v. 58: 519-529. 2011.

- ITÔ, Y. Social behaviour and social structure of neotropical paper wasps *Mischocyttarus angulatus* Richards and *M. basimacula* (Cameron). **J. Ethol.** v. 2: 17-29. 1984.
- ITÔ, Y. Colony development and social structure in a subtropical paper wasp, *Ropalidia fasciata* (F.) (Hymenoptera: Vespidae). **Res. Popul. Ecol.** v. 27: 333-349. 1985.
- ITÔ, Y.; CHAO, J.; LU, S.; TSUCHIDA, K. Difference in nesting sites of *Ropalidia fasciata* (Hymenoptera: Vespidae) in Okinawa and Western Taiwan. **J. Ethol.** v. 12: 187-191. 1994.
- JEANNE, R. L. Chemical defense of brood by a social wasp. **Science.** v. 168: 1465-1466. 1970.
- JEANNE, R. L. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool.** v. 144, n. 3: 63-150. 1972.
- JEANNE, R. L. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Ann. Rev. Entomol. Soc.** v. 25: 371 - 396. 1980.
- JEANNE, R. L. Polyethism. In: **The social biology of wasps.** Ross, K. G. & Matthews, R. W. (eds). Comstock Publishing Associates. 1991.
- 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: 271-276. 1980.
- KADIR, J.; LEWIS, R.; STARR, C. K. Notes on niche separation in the neotropical social wasps *Polistes lanio* and *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae). **Living World, J. Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club.** 2006.
- KARSAI, I.; PÉNZES, Z.; WENZEL, J. W. Dynamics of colony development in *Polistes dominulus*: a modeling approach. **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 39: 97-105. 1996.
- KASUYA, E.; HIBINO, Y.; ITÔ, Y. On "intercolonial" cannibalism in Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Pérez and *P. jadvigae* Dalla Torre (Hymenoptera: Vespidae). **Res. Popul. Ecol.** v. 22: 255-262. 1980.
- KASUYA, E. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. III. Decision making by *P. chinensis antennalis* foundresses at the departure from nests. **J. Ethol.** v. 1: 15-21. 1983.
- KEEPING, M. G. Social behavior and brood decline in reproductive-phase colonies of *Belonogaster petiolata* (Degeer) (Hymenoptera: Vespidae). **J. Ins. Behav.** v. 10. n. 2. 1997.
- KOJIMA, J. Growth and survivorship of pre-emergence colonies of *Ropalidia fasciata* in relation to foundress group size in the subtropics (Hymenoptera: Vespidae). **Insect. Soc.** v. 36: 197-218. 1989.

- KUDÔ, K. Variable investments in nests and worker production by the foundresses of *Polistes chinensis* (Hymenoptera: Vespidae). **J. Ethol.** v. 41: 18-37. 2000.
- KUDÔ, K.; SHIRAI, A. Effect of food availability on larval cannibalism by foundresses of the paper wasp *Polistes chinensis antennalis*. **Insect. Soc.** v. 59: 279-284. 2012.
- LIEBERT, A. E.; HUI, J.; NONACS, P.; STARKS, P. T. Extreme polygyny: multi-seasonal “hypergynous” nesting in the introduced paper wasps *Polistes dominulus*. **J. Insect Behav.** v. 21: 72-81. 2008.
- LIEBERT, A. E.; NONACS, P.; WAYNE, R. K. Solitary nesting and reproductive success in the paper wasp *Polistes aurifer*. **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 57: 445-456. 2005.
- LITTE, M. Behavioral ecology of the social wasp *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera, Vespidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 2: 229-246. 1977.
- LITTE, M. *Mischocyttarus flavitarsis* in Arizona: social and nesting biology of a polistine wasp. **Z. Tierpsychology.** v. 50: 282-312. 1979.
- LITTE, M. Social biology of the polistine wasp *Mischocyttarus labiatus* : survival in a Colombian rain forest. **Smithsonian Contr. Zool.** v. 327: 1-27. 1981.
- LONDON, K. B.; JEANNE, R. L. Site selection by a social wasp in a nesting association (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Insect Behavior.** v. 10. n. 2. 1997.
- MARKIEWICZ, D. A.; O'DONNELL, S. Social dominance, task performance and nutrition: implications for reproduction in eusocial wasps. **J. Comp. Physiol. A.** v. 187: 327-333. 2001.
- MEAD, F.; HABERSETZER, C.; GABOURIAUT, D.; GERVET, J. Dynamics of colony development in the paper wasp *Polistes dominulus* Christ (Hymenoptera: Vespidae): the influence of prey availability. **J. Ethol.** v. 12: 43-51. 1994.
- MICHELUTTI, K. B.; MONTAGNA, T. S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Effect of habitat disturbance on colony productivity of the social wasp *Mischocyttarus consimilis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology.** v. 60. n. 1: 96-100. 2013.
- MIYANO, S. Colony development, worker behavior and male production in orphan colonies of a Japanese paper wasp, *Polistes chinensis antennalis* Pérez (Hymenoptera: Vespidae). **Res. Popul. Ecol.** v. 28: 347-361. 1986.
- MOLINA, Y.; O'DONNELL, S. Worker reproductive competition affects division of labor in a primitively social paperwasp (*Polistes instabilis*). **Insect. Soc.** v. 56: 14-20. 2009.
- MONTAGNA, T. S.; TORRES, V. O.; DUTRA, C. C.; SÚAREZ, Y. R.; ANTONIALLI JUNIOR, W. F.; ALVES JUNIOR, V. V. Study of the foraging activity of *Mischocyttarus consimilis*. **Sociobiology.** v. 53. n. 1. 2009.
- 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 (Mestrado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2007.

MURAKAMI, A. S. N.; DESUÓ, I. C.; SHIMA, S. N. Division of labor in stable social hierarchy of the independent-founding wasp *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga*, Von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**. v. 60. n. 1: 114-122. 2013.

MURAKAMI, A. S. N.; SAKAMOTO, S. T.; SHIMA, S. N. The disappearance of eggs and larvae from the nests of the *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* Zikán (Hymenoptera: Vespidae), especially in autumn and winter: can it mean an adaptive cannibalism to ensure the survival of colonies? **Sociobiology**. v. 63, n.1: 699-704. 2016.

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**, v. 48, n. 1: 183-207. 2006.

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). **J. Kan. Ent. Soc.** 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). **Rev. Bras. Ent.** v. 53: 653-662. 2009.

NAUG, D.; GADAGKAR, R. The role of age in temporal polyethism in a primitively eusocial wasp. **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 42: 37-47. 1998.

NODA, S. C. M.; SILVA, E. R.; GIANNOTTI, E. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**. v. 38, n. 3B. 2001.

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 (Mestrado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2007.

OLIVEIRA, V. C.; DESUÓ, I. C.; MURAKAMI, A. S. N.; SHIMA, S. N. Dominance and subordination interactions among nestmates in pre- and post-emergence phases of the basal eusocial wasp *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**. v. 59: 999-1013. 2012.

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

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

- PENNA, M. A. H.; GOBBI, N.; GIACOMINI, H. C.; PREZOTO, F.; GONÇALVES, F. M. F. Comparative productivity of *Mischocyttarus cerberus styx* (Richards, 1940) and *Mischocyttarus cassununga* Saussure (von Ihering, 1903) in a anthropic environment as evaluation for differences in ecological strategies. **Rev. Bras. Zoo.** v.9, n. 92: 205-212. 2007 a .
- PENNA, M. A. H.; GOBBI, N.; GIACOMINI, H. C. An evaluation of the productivity of *Mischocyttarus drewseni* in a semi-urban environment (Hymenoptera: Polistinae). **Sociobiology** v.49, n. 3: 1-8. 2007 b.
- PREMNATH, S.; SINHA, A.; GADAGKAR, R. Dominance relationship in the establishment of reproductive division of labour in a primitively eusocial wasp (*Ropalidia marginata*). **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 39: 125-132. 1996.
- PREZOTO, F.; GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Atividade forrageadora e material coletado pela vespa social *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera, Vespidae). **Insecta.** v. 3, n. 1: 11-19. 1994.
- PREZOTO, F.; VILELA, A. P. P.; LIMA, M. A. P.; D'ÁVILA, S.; SINZATO, D. M. S.; ANDRADE, F. R.; PREZOTO, H. H. S.; 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. 2004.
- RAPOSO-FILHO, J. R. **Biologia de *Mischocyttarus (Monocyttarus) extinctus* Zikán, 1935 (Polistinae, Vespidae)**. Dissertação (Mestrado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 1981.
- REEVE, H. K. *Polistes*. In: Ross, K. G. e Matthews, R. W. **The social Biology of wasps**. Ithaca: Cornell University. Cap. 4: 99-147. 1991.
- RICHARDS, O. W. The biology of the social wasp (Hymenoptera, Vespidae). **Biol. Ver.** v. 46: 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: 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: 1-170. 1951.
- ROCHA, A. A.; GIANNOTTI, E.; BICHARA-FILHO, C. C. Resources taken to the nest by *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in different phases of the colony cycle, in a region of the Médio São Francisco River, Bahia, Brazil. **Sociobiology.** v. 54, n. 2. 2009.
- ROCHA, A. A.; SANTOS, G. M. M.; BICHARA-FILHO, C. C.; RESENDE, J. J.; MELO, A. C.; CRUZ, J. D. Populations fluctuations of *Mischocyttarus cearensis* (Hymenoptera, Vespidae) in Feira de Santana, Bahia. **Sociobiology.** v. 50, n. 3: 803-811. 2007.

RÖSELER, P. F.; RÖSELER, I. Dominance of ovariectomized foundresses of the paper wasp, *Polistes gallicus*. **Insect. Soc.** Paris. v. 36. n. 3: 219-234. 1989.

ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. **The social biology of wasps**. Comstock Publishing associates. Cornell university press. Ithaca and London. 678p. 1991.

RUSINA, L. Y. The role of parasitoids in regulation of *Polistes* wasp population (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae). **Ent. Rev.** v. 93. n. 3: 271-280. 2013.

SAKAMOTO, S. T. **Ciclo de vida de *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* ZIKÁN, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação. I. B. UNESP, Rio Claro, SP. 2000.

SEN, R.; SAMUDRE, S.; SHILPA, M. C.; TARAK, R. C.; GADAGKAR, R. Middle aged wasps mate through most of the year, without regard to body size, ovarian development and nestmateship: a laboratory study of the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata*. **Insect. Soc.** v. 57: 95-103. 2010.

SILVA, I. M. **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 (Mestrado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2008.

SILVA N. S. **Aspectos do desenvolvimento e do comportamento de *Mischocyttarus (Kappa) atramentarius* Zikán, 1949 (Hymenoptera, Vespidae)**. Tese (Doutorado em Zoologia). Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 1984.

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. **Rev. Bras. Zoo.** v. 2. n. 1: 7-20. 2000.

SILVEIRA, T. S. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Sasseur (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Rev. Bras. Ent.** v. 52, n.4: 510-549. 2008.

SIMÕES, D.; GOBBI, N.; BATARCE, B. R. M. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de três espécies de vespas do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia.** v.10: 89-105. 1985.

SINZATO, D. M. S.; ANDRADE, F. R.; SOUZA, A. R.; DEL-CLARO, K.; PREZOTO, F. Colony cycle, foundation strategy and nesting biology of a neotropical paper wasp. **Rev. Chil. Hist. Nat.** Sociedad de Biología de Chile. v. 84: 357-363. 2011.

SOARES, F.; SINZATO, D. M. S.; FERREIRA, E. L.; LIMA, B. C. Ocorrência e nidificação de *Mischocyttarus cassununga* von Ihering, 1903 (Polistinae, Vespidae) no Centro Universitário de Barra Mansa (UBM), Barra Mansa/RJ. **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil.** 2007.

- SMITH, E. F. Nest sites of the paper wasp *Mischocyttarus collarellus* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) in a lowland tropical rain forest. **J. Kan. Ent. Soc.** v. 77: 457-469. 2004.
- STRASSMANN, J. E.; QUELLER, D. C.; SOLÍS, C. R. Genetic relatedness and population structure in the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera: Vespidae). **Ins. Soc.** v. 42: 379-383. 1995.
- TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S.; ZUCCHI, R. Size and colony cycle in *Polistes satan*, a Neotropical paper wasp (Hymenoptera Vespidae). **Eth. Eco. Evo.** v. 17: 105-119. 2005.
- TINDO, M.; DEJEAN, A. Behavioral profiles related to dominance hierarchy in associated foundresses of *Belonogaster juncea juncea* (F.) (Hymenoptera: Vespidae). **J. Ins. Beh.** v. 11. n. 6. 1998.
- TINDO, M.; DEJEAN, A. Dominance hierarchy in colonies of *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae, Polistinae). **Insect. Soc.** v. 47: 158-163. 2000.
- TINDO, M.; KENNE, M.; ORIVEL, J.; DEJEAN, A. Morphological and physiological correlates of the colony foundation mode and reproductive role differentiation in *Belonogaster juncea juncea* (Vespidae, Polistinae). **Insect. Soc.** v. 54: 154-157. 2007.
- TORRES, V. O.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Divisão de trabalho em colônias da vespa social neotropical *Polistes canadensis canadensis* Linnaeus (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Ent.** v. 53. n. 4: 593-599. 2009a.
- TORRES, V. O.; MONTAGNA, T. S.; BORTOLUZZI, G.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Aspectos bionômicos da vespa social neotropical *Polistes canadensis canadensis* (Linnaeus) (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Ent.** v. 53, n. 1:134-138. 2009b.
- TORRES, V. O.; MONTAGNA, T. S.; FERNANDES, W. D.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Colonial cycle of the social wasp *Mischocyttarus consimillis* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. Bras. Ent.** v. 55: 247-252. 2011.
- TORRES, R. F.; TORRES, V. O.; SÚAREZ, Y. R.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Effect of the habitat alteration by human activity on colony productivity of the social wasp *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology.** v. 61, n. 1: 100-106. 2014.
- TRIVERS, R. L. **The evolution of reciprocal altruism.** **Q. Rev. Biol.** v. 46: 35-37. 1971.
- TSUJI, K.; TSUJI, N. Why is dominance hierarchy age-related in social insects? The relative longevity hypothesis. **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 58: 517-526. 2005.
- TURILLAZZI, S.; WEST-EBERHARD, M. J. **Natural history and evolution of paper-wasps.** Oxford University Press. 400 p. 1996.
- WEST-EBERHARD, M. J. **The social biology of Polistine wasps.** **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.** v. 140: 1-101. 1969.

WEST-EBERHARD, M. J. **The evolution of social behaviour by kin selection.** *Q. Rev. Biol.* v. 50: 1-33. 1975.

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

WILSON, E. O. **Sociobiology.** Cambridge, Belknap Press of Harvard Univ. Press. 697 p. 1975.