


---

CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

---

EDUARDO PIN

**PIGMENTAÇÃO CUTICULAR, MORFOFISIOLOGIA E ASPECTOS  
COMPORTAMENTAIS DA VESPA EUSSOCIAL, *Mischocyttarus (Monogynoecus)*  
*montei* ZÍKAN, 1949 (HYMENOPTERA, VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI), DE  
ACORDO COM A IDADE.**



Rio Claro  
2016

EDUARDO PIN

**PIGMENTAÇÃO CUTICULAR, MORFOFISIOLOGIA E ASPECTOS  
COMPORTAMENTAIS DA VESPA EUSSOCIAL, *Mischocyttarus*  
(*Monogynoecus*) *montei* ZÍKAN, 1949 (HYMENOPTERA,  
VESPIDAE, MISCHOCYTTARINI), DE ACORDO COM A IDADE**

Orientador: PROFA. DRA. SULENE NORIKO SHIMA

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

Rio Claro  
2016

595.798 Pin, Eduardo  
P645p Pigmentação cuticular, morfofisiologia e aspectos comportamentais da  
vespa eussocial, *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* Zíkan, 1949  
(Hymenoptera, Vespidae, *Mischocyttarini*), de acordo com a idade / Pin  
Eduardo. - Rio Claro, 2016  
52 f. : il., figs., tabs.

Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências biológicas) -  
Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro  
Orientadora: Sulene Noriko Shima

1. Vespa. 2. Vespídeos. 3. Polietismo. 4. Comportamento. I. Título.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Profa. Dra. Sulene Noriko Shima, pela paciência e amizade dedicada ao longo do estágio realizado. Obrigado pelos diversos conhecimentos compartilhados.

Aos meus pais que com muita luta, propiciaram um ambiente tranquilo para que eu concluísse o curso do qual sempre tive o sonho de frequentar e me apoiaram nos momentos mais difíceis.

Aos professores, José Silvio Govone, que ajudou na análise estatística dos dados; Edilberto Giannotti, pelo ensino compartilhado durante a graduação e Roberto Goiten, pela amizade e aprendizado transmitido.

Aos funcionários e funcionárias, Adriana, pelo respeito e amizade; Fernando, pelas conversas bem humoradas e ajuda nos trabalhos em laboratório; Cris, pela amizade e carinho; Cristina da Biblioteca, que me ajudou na elaboração das referências.

Aos meus amigos de Moradia Estudantil, Bombom, Bolt, Tarta, Julinha, Zé Colmeia e demais, que foram minha segunda família em Rio Claro.

Aos amigos de departamento, Mateus Clemente, pelos inúmeros trabalhos de campos compartilhados; Sunao e Ivan, pelas diversos conhecimentos compartilhados e amizade; Gabi Locher, que auxiliou em diversos cursos e mini-cursos da graduação.

Aos amigos de CBN 2011, que me acompanharam nesse processo fascinante da descoberta do conhecimento durante a graduação em todas as vertentes da Biologia.

Agradeço, por fim, a todos que contribuíram direta e indiretamente na realização deste trabalho (faxineiras, cozinheiras e todos os demais trabalhadores que proporcionam o ensino, pesquisa e extensão de qualidade do ensino superior público paulista).

## RESUMO

Os estudos realizados com vespídeos eussociais basais, aqueles nos quais as diferenças morfológicas entre as castas não são distintas, tornam-se imprescindíveis para compreender a evolução da eussocialidade. *Mischocyttarus montei*, espécie do presente estudo se enquadra na característica acima citada além de apresentar uma hierarquia social baseada nos comportamentos de dominância e subordinação. Os principais objetivos do presente estudo foram: a) estabelecer um padrão fenotípico através da pigmentação ou despigmentação progressiva das estruturas cuticulares de acordo com a idade e, padrão morfofisiológico concomitante através das análises de desenvolvimento ovariano, inseminação e quantidade relativa de corpo gorduroso; b) verificar a ocorrência do polietismo etário, a partir da frequência dos comportamentos exibidos pelas fêmeas, conforme a sua idade real e relacioná-los às modificações cuticulares e a sua morfofisiologia; c) averiguar se ocorre variação nos padrões de pigmentação ou de despigmentação cuticulares e, também, na morfofisiologia especialmente em relação ao desenvolvimento ovariano entre os indivíduos da mesma idade. Além disto, será possível obter resultados seguros e confirmar se de fato, as fêmeas da presente espécie já emergem de suas células com ovários em desenvolvimento, como já detectado em outras espécies estudadas. Para tanto, indivíduos de 27 colônias de *Mischocyttarus montei* foram marcadas com tinta acrílica e monitoradas ao longo de suas idades, no Campus da Unesp Rio Claro, SP. Após o tratamento estatístico dos dados, foram obtidos os seguintes resultados: a) os indivíduos dominantes, com padrão ovariano bem desenvolvido e inseminados, tenderam a apresentar coloração mais escura do que as hierarquicamente superiores e subordinados; b) ocorreu relação na quantidade de corpo gorduroso com a pigmentação dos apódemas transversos de acordo com a idade, ou seja, indivíduos com os apódemas mais pigmentados (mais velhos) apresentaram menor quantidade relativa de corpo gorduroso; c) os indivíduos que emergiram das pupas com os olhos pretos mantiveram este mesmo padrão até o intervalo de 1 a 5 dias, ocorrendo após este período, a despigmentação a qual variou do menos para o mais pigmentado ao longo da idade; d) o polietismo etário não foi bem definido, comprovando uma alta plasticidade comportamental, o que corrobora com o tipo de organização social da espécie basal do presente estudo.

Palavras-chave: Vespídeos, polietismo, comportamento, pigmentação.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	5
2. OBJETIVOS.....	9
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	10
3.1 Análises da pigmentação ou despigmentação da cutícula e variação de acordo com a idade.....	13
3.2 Análises do desenvolvimento ovariano, inseminação e quantidade relativa do corpo gorduroso e variação de acordo com a idade.....	13
3.3 Comportamentos observados de acordo com a idade.....	13
3.4 Análises estatísticas .....	14
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	15
4.1 Padrão fenotípico.....	15
4.1.1 Despigmentação dos olhos de acordo com a idade.....	15
4.1.2 Pigmentação dos apódemas transversos de acordo com a idade.....	16
4.1.3 Padrão de coloração da cabeça, pedicelo, propódeo, mesepisterno e metassoma de acordo com a idade.....	18
4.1.4 Variação fenotípica de acordo com a idade.....	23
4.1.5 Padrão fenotípico de fêmeas das colônias 3A e 3B.....	27
4.2 Padrão morfofisiológico.....	30
4.2.1 Desenvolvimento ovariano, inseminação e quantidade relativa de tecido gorduroso de acordo com a idade.....	30
4.2.2 Relação entre desenvolvimento ovariano, tecido gorduroso, e apódemas transversos de acordo com a idade.....	34
4.3. Aspectos comportamentais relacionados.....	36
4.3.1 Comparação dos comportamentos realizados entre intervalos de idade..	36
4.3.2 Polietismo etário em subordinadas de <i>Mischocyttarus montei</i> .....	40
4.3.3 Relação dos comportamentos de agressão e subordinação com os padrões fenotípicos e morfofisiológicos de acordo com a idade.....	42
5. CONCLUSÕES.....	45
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46

## 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 um excelente modelo para se estudar e compreender a evolução do comportamento social nos Hymenoptera (COWAN, 1991; RICHARDS, 1971, 1978, WILSON, 1971).

A Subfamília Polistinae encontra-se representada atualmente 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. Carpenter (1993), usando análise cladística, propôs uma nova classificação tribal para a subfamília Polistinae, na qual o gênero *Mischocyttarus* foi colocado na tribo Mischocyttarini, separado 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). Richards (1971) supõe que de alguma forma durante os períodos Triássico e Cretáceo as vespas Mischocyttarini e Ropalidiini foram separadas, de modo que ambas as tribos evoluíram independentemente, com Ropalidiini restrita à Austrália, Nova Guiné, sul da Ásia ou segundo Carpenter (1993), à Austrália, África e Trópicos Orientais, ao passo que Mischocyttarini teria se restringido ao Novo Mundo.

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, 1980a, b; 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 (GADAKAR, 1991).

As castas de espécies basais da Subfamília Polistinae, na qual estão inseridas as vespas do gênero *Mischocyttarus*, 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 e Shima (2006, 2010), Murakami et al. (2009), Oliveira (2007) e Silva (2007).

Segundo (O'DONNELL, 1998) poucos estudos têm sido realizados além do relacionamento entre as interações de dominância e polietismo de operárias. A relação das interações de dominância e polietismo estão aparentemente envolvidas na transição da fundação independente para a fundação por enxame de estruturas sociais. (NAUG, 2001) apresenta uma análise onde sugere que aumentos iniciais da quantidade de trabalho na colônia são atendidos por um aumento no número de operárias ativas que participam nas tarefas exigidas, bem como, um aumento dos esforços das operárias individuais de trabalho per capita.

Os estudos envolvendo modificações cuticulares detalhadas, especialmente quanto à pigmentação e despigmentação conforme o avanço da idade dos adultos são inexistentes. No caso da espécie a ser estudada, os recém-emergidos apresentam olhos pretos e, após alguns dias ou algumas semanas de vida, ocorre despigmentação, porém, não se conhece quando se inicia tal despigmentação e quanto tempo dura. Além disto, as demais estruturas cuticulares como ocorrem em outras vespas eussociais quando bem jovens, são de coloração bastante clara e não enrijecidas, o que dá um aspecto bastante suave à cutícula. A suavidade e a não esclerotização da mesma, pode ser perfeitamente detectada no ato da dissecação dos espécimens. Alguns estudos têm relatado que é possível se determinar a idade relativa dos indivíduos examinando a pigmentação progressiva dos apódemas transversos dos esternitos das vespas sociais (RICHARDS, 1971,1978; WEST-EBERHARD, 1973). De fato, tal método tem sido extensivamente usado e ainda continua sendo empregado e, com muita frequência, principalmente em estudos com as vespas Epiponini, cuja grande maioria das espécies apresentam invólucro protetor e, portanto, dificultando muito as observações comportamentais e acompanhamentos dos indivíduos ao longo de sua idade (DESUÓ et.al. 2009, 2011, FELIPOTTI,

2006; NODA et.al.,2003; SHIMA et al., 2003) e outros pesquisadores brasileiros que estudam vespas neotropicais Epiponini.

Estudar as alterações cuticulares de acordo com a idade das fêmeas nas espécies de vespas que possuem arquitetura do ninho, desprovido de um invólucro protetor e tamanho colonial adequado para se fazer as marcações individuais, assim que as mesmas emergem das células, acompanhar os comportamentos realizados por elas de acordo com a idade e, analisar a sua morfofisiologia em relação ao desenvolvimento dos ovários e conhecer quando a inseminação ocorre, determinar a quantidade relativa de corpo gorduroso e outras análises pertinentes, proporcionará a definição de um padrão para *M. montei*.

Tal padrão poderá servir de referência para estudos comportamentais em condições naturais, principalmente quando não se conhece a data exata da emergência dos indivíduos. Será possível determinar a idade fazendo inferência ao usar o referido padrão. Como é possível observar os comportamentos *in locu*, os resultados do presente estudo possibilitará, no ato das observações comportamentais no campo, inferir a idade real e a morfofisiologia, de tal modo que os indivíduos poderão ser observados ao longo de sua vida, sem a necessidade de coletá-los para as análises internas e externas. Está se fazendo necessário, observar a mesma colônia, desde a sua fundação até o final do ciclo biológico, não só dessa espécie como de outras, para melhor compreender a sua organização social e dinâmica do estabelecimento da hierarquia, especialmente nas espécies com substituição frequente da fêmea dominante. Uma vez estabelecido o padrão fenotípico e da morfofisiologia de acordo com a idade, será possível fazer inferências seguras desses aspectos, quando se pretende observar os comportamentos das vespas ininterruptamente, ao longo de seu ciclo biológico, sem que as mesmas sejam coletadas.

Além dos aspectos acima mencionados, será possível verificar se as fêmeas dominantes, com ovários desenvolvidos e inseminados apresentam alguma diferença fenotípica, especialmente na face, como já observado por Tibbetts e Lindsay (2008), em *Polistes dominulus*; Chittka e Dyer (2012) em *Polistes fuscatus*.

Embora a tribo Mischocyttarini apresente uma grande diversidade de espécies, pouquíssimos são os estudos até agora realizados, nesses trabalhos a maior ênfase tem sido dada à biologia da nidificação, aspectos gerais da organização e hierarquia social, dinâmica populacional, arquitetura de ninhos, comportamento trófico e de defesa, diferenciação de castas, comportamento de machos e morfologia de larvas. Não se pode deixar de mencionar a enorme

contribuição do trabalho clássico desenvolvido por Jeanne (1972), com a espécie *Mischocyttarus drewseni*, que tem sido usada como modelo, especialmente, para se compreender a biologia social de uma vespa neotropical e o seu ciclo de vida. Além deste clássico, existe outro que necessita ser mencionado. É o de West-Eberhard (1969) que estudou a biologia social de vespas Polistinae, com ênfase no gênero *Polistes* o qual embora não pertencente ao mesmo gênero, é um grupo que também se enquadra dentro dos padrões das *Mischocyttarus*, ou seja, fundadores de ninhos de forma independente (“independent founding” ou por associação, cuja organização social é baseada na hierarquia de dominância e subordinação).

As espécies de *Mischocyttarus* constituem-se em um excelente material de trabalho, já que a ausência de um invólucro recobrindo o favo (como ocorre na grande maioria dos Epiponini), presença de baixo número de indivíduos por colônia e locais de nidificação em geral bem acessíveis ao observador, permitem coleta de dados com facilidade (JEANNE, 1972).

## 2 OBJETIVOS

Este trabalho teve como objetivos:

1. Estabelecer um padrão fenotípico através da pigmentação ou despigmentação progressiva das estruturas cuticulares de acordo com a idade e, padrão morfofisiológico concomitante através das análises de desenvolvimento ovariano, inseminação e quantidade relativa de tecido gorduroso.

2. Verificar a ocorrência do polietismo etário, a partir da frequência dos comportamentos exibidos pelas fêmeas, conforme a sua idade real e relacioná-las às modificações cuticulares e a sua morfofisiologia;

3. Averiguar se ocorre variação nos padrões de pigmentação ou de despigmentação cuticulares e, também, na morfofisiologia, especialmente em relação ao desenvolvimento ovariano entre os indivíduos da mesma idade. Além disto, será possível obter resultados seguros e confirmar se de fato, as fêmeas da presente espécie já emergem de suas células com ovários em desenvolvimento, como já detectado em outras espécies estudadas no Campus da Unesp, Rio Claro, SP.

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

No presente estudo realizado observou-se 27 colônias da vespa eussocial *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* que foram monitoradas no Campus da Unesp, Rio Claro, SP, de setembro de 2011 à dezembro de 2015 (tabela 1), localizadas em plantas das famílias Arecaceae, Cactaceae, Anacardiaceae e na parte externa do Prédio de Herbário e do Laboratório de Microscopia Eletrônica (figuras 1 e 2). A partir do momento da identificação de uma colônia, iniciou-se o seu monitoramento com as pupas sendo mapeadas, para a finalidade de acompanhar os indivíduos emergidos para o conhecimento de sua idade, sendo marcados com tinta de aeromodelismo do tipo acrílica, atóxica e de rápida secagem, assim como, observá-los em cada um dos intervalos: de 1 a 5, 6 a 10, 11 a 15, 16 a 20, 21 a 25, 26 a 30, 31 a 35 e 36 a 40 dias. As observações comportamentais foram realizadas numa frequência de três vezes para cada intervalo, em dias alternados, como segue: para o intervalo de 1 a 5 dias, tais observações foram feitas, nas idades ímpares (1,3 e 5); para o intervalo de 6 a 10 dias, as mesmas foram realizadas em idades pares (6,8 e 10) e, assim, sucessivamente. Os comportamentos foram anotados e quantificados durante 1 hora no período da manhã (de 10:00 às 12:00 horas) e mais 1 hora no período da tarde (12:01 às 14:00 horas), totalizando 2 horas/indivíduo e 6 horas /intervalo de idade para a detecção e discriminação dos comportamentos realizados.

A amostragem de fêmeas para cada intervalo de idade foi de cinco, além de mais cinco recém-nascidas, as quais foram observadas com menos de 24 horas de idade e o tempo de coleta de dados comportamentais, dependeu do horário da emergência dessas fêmeas. Como tais fêmeas emergiram logo ao amanhecer, foi possível seguir a metodologia proposta e padronizada em 2 horas e respeitando os horários de 10:00 às 14:00 horas, foi o parâmetro de comparação para todas as análises e detecção do grau de modificações ao longo da idade dos indivíduos. O período escolhido para as observações teve como base os estudos anteriores com a mesma espécie, que indicaram maior atividade dos indivíduos neste horário (SAKAMOTO, 200; PONCE, 2001).

**Tabela 1** - Número de colônias, período de monitoramento, estágio e subestágio monitorados no começo e final das observações.

<b>Colônias</b>	<b>Período de monitoramento (causa do término da colônia)</b>	<b>Estágio/Subestágio inicial</b>	<b>Estágio/Subestágio final</b>
<b>1</b>	03/08/11 a 01/09/11 (Queda)	Pós-emergência/pós-macho	Pós-emergência/pós-macho
<b>2</b>	03/08/11 a 23/11/11 (Queda)	Pós-emergência/pós-macho	Pós-emergência/pós-macho
<b>3A</b>	08/09/11 a 4/11/12 (Abandono)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pós-macho
<b>3B</b>	05/08/12 a 09/02/14 (Abandono)	Pré-emergência/ovo	Pós-emergência/pré-macho
<b>4</b>	03/08/11 a 30/08/11 (Abandono)	Pré-emergência/ovo	Pré-emergência/ovo
<b>5</b>	03/08/11 a 05/05/12 (Abandono)	Pré-emergência/ovo	Pós-emergência/pré-macho
<b>6</b>	03/08/11 a 21/03/12 (Abandono)	Pré-emergência/ovo	Pós-emergência/pós-macho
<b>7</b>	03/08/11 a 28/08/11 (Queda)	Pré-emergência/ovo	Pós-emergência/pós-macho
<b>8</b>	05/08/11 a 21/09/11 (Queda)	Pré-emergência/ovo	Pós-emergência/pré-macho
<b>9</b>	05/08/11 a 30/01/12 (Abandono)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pré-macho
<b>10</b>	10/11/11 a 22/02/12 (Abandono)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pós-macho
<b>11</b>	10/11/11 a 21/03/12 (Queda)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pós-macho
<b>12</b>	30/01/12 a 05/08/12 (Queda)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pós-macho
<b>13</b>	01/04/12 a 23/04/12 (Queda)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pré-macho
<b>14</b>	05/03/13 a 31/03/13 (Predado)	Pré-emergência/pupa	Pós-emergência/pré-macho
<b>15</b>	01/05/13 a 12/05/13 (Abandono)	Pré-emergência/pupa	Pós-emergência/pré-macho
<b>16</b>	27/08/14 a 29/09/14 (Queda)	Pré-emergência/larva	Pós-emergência/pré-macho
<b>17</b>	05/11/14 a 08/03/15 (Abandono)	Pré-emergência/pupa	Pós-emergência/pós-macho
<b>18</b>	01/12/14 a 24/12/14 (Abandono)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pré-macho
<b>19</b>	13/01/15 a 10/02/15 (Queda)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pré-macho
<b>20</b>	10/08/15 a 14/11/15	Pré-emergência/pupa	Pós-emergência/pré-macho
<b>21</b>	10/08/15 a 12/10/15 (abandono)	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pré-macho
<b>22</b>	22/08/15 a 14/11/15	Pós-emergência/pré-macho	Pós-emergência/pré-macho
<b>23</b>	13/10/15 a 14/11/15	Pré-emergência/pupa	Pós-emergência/pré-macho
<b>24</b>	18/10/15 a 14/11/15	Pré-emergência/pupa	Pós-emergência/pós-macho
<b>25</b>	25/10/15 a 14/11/15	Pré-emergência/pupa	Pós-emergência/pré-macho
<b>26</b>	9/11/15 a 14/11/15	Pré-emergência/pupa	Pós-emergência/pré-macho

Fonte: elaborado pelo autor

**Figura 1** - Colônia 3A de *Mischocyttarus montei* em um substrato artificial.



Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 2** - Colônia 6 de *Mischocyttarus montei* em um substrato natural.



Fonte: elaborado pelo autor.

### **3.1 Análises da pigmentação ou despigmentação da cutícula e variação de acordo com a idade**

Após a coleta dos dados comportamentais de cada fêmea de acordo com o intervalo de idade, as mesmas foram retiradas dos ninhos e imediatamente conservadas em freezer. Para o estabelecimento dos padrões fenotípicos, tais estruturas foram posteriormente fotografadas ao serem consideradas relevantes para o estudo. Partes da cabeça (frontal e lateral), pedicelo, estruturas do mesossoma (mesepisterno e propódeo) e metassoma foram fotografadas sob estereomicroscópio Leica EZ4D com câmera fotográfica embutida. Para uma melhor visualização das imagens, foi utilizado o software Photoshop Cs4.

### **3.2 Análises do desenvolvimento ovariano, inseminação e quantidade relativa do corpo gorduroso e variação de acordo com a idade**

Com o objetivo de estabelecer um padrão ovariano e da quantidade relativa de tecido gorduroso de acordo com a idade de *M. montei*, houve a dissecação dos gásteres para a fotografia das estruturas internas. A espermateca foi analisada levando-se em consideração a opacidade ou não da estrutura, ou seja, quando a mesma se apresentava de forma opaca e perolizada, significava que continha espermatozóides armazenados. Em caso de dúvida, a estrutura foi esmagada levemente entre uma lâmina e lamínula e analisada sob microscópio para a detecção ou não de espermatozóides armazenados. Tal método é muito empregado em espécies de Epiponini (NODA *et al*, 2003; SHIMA *et al*, 1994, 2000) e também em Mischocyttarini (MURAKAMI, 2012). A quantidade relativa de tecido gorduroso foi inferida através da visualização do gáster dissecado. Todas as estruturas foram fotografadas com o auxílio do estereomicroscópio Leica EZ4D com câmera embutida e houve o tratamento das imagens com o software Photoshop Cs4.

### **3.3 Comportamentos observados de acordo com a idade**

Os comportamentos que foram considerados para serem observados e cuja frequência foi anotada são: agonístico (quando uma fêmea agride a outra com contatos físicos), com este comportamento detalhado em outro trabalho da mesma espécie (OLIVEIRA, 2003) e em

*Mischocyttarus cerberus styx* (NODA et al, 2001); local preferencial de permanência no ninho (as dominantes tendem a permanecer na parte frontal), coleta de material líquido (néctar ou água) e sólido (polpa vegetal e presas maceradas), trofaláxis (alimentação de larvas e adultos), construção de células, comportamento de esfregar o gáster no pedicelo (rubbing), inspeção de células (sendo os três últimos muito comuns em fêmea dominante), auto-limpeza (grooming) observado com bastante frequência após retornarem a colônia ou mesmo depois de realizar trofaláxis com membros da colônia com o objetivo de eliminarem possíveis patógenos adquiridos pelo contato com o alimento ou nos ambientes em que se realizou o forrageio. Através desses comportamentos foi possível determinar as posições que as fêmeas ocupam na hierarquia social e categorizá-las em dominantes e subordinadas. Por exemplo, a fêmea que mais agrediu foi considerada a dominante e, conseqüentemente, realizando a postura dos ovos e permanecendo a maior parte do tempo no ninho. As que sofreram maior número de agressões foram consideradas subordinadas em alinhamento com as atividades de manutenção da colônia, permanecendo muito tempo forrageando.

### **3.4. Análises estatísticas**

Após a coleta de dados houve a aplicação do teste estatístico do qui-quadrado para uma melhor compreensão dos resultados e também a este teste estatístico ser mais apropriado, para trabalhar com grupos amostrais menores.

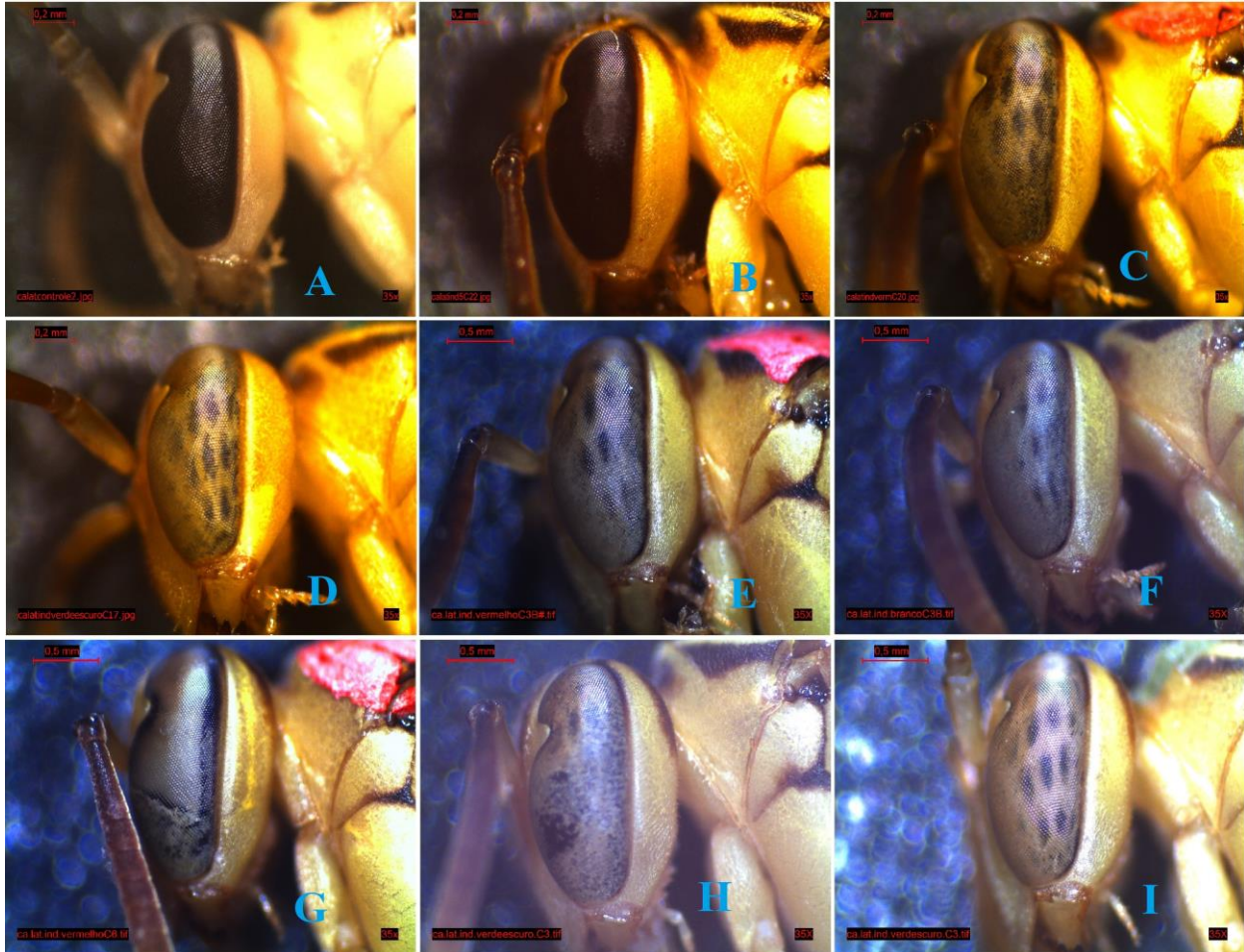
## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1 Padrão fenotípico

#### 4.1.1 Despigmentação dos olhos de acordo com a idade

A figura 3 mostra os resultados obtidos da despigmentação dos olhos de acordo com a idade. Recém-nascidos quando emergem estão de olhos pretos (Padrão A), permanecendo ainda pretos no intervalo que vai de 1 à 5 dias (Padrão B) e progressivamente a estrutura cuticular se despigmenta no intervalo representado de 6 à 10 dias (Padrão C), com os indivíduos já apresentando olhos mais despigmentados e com algumas manchas pretas em um fundo acinzentado. Para os demais intervalos de idade, o padrão de despigmentação se manteve, com a exceção do Padrão G e H, respectivamente os intervalos de 26 à 30 dias e 31 à 35 dias, onde alguns indivíduos apresentaram olhos mais despigmentados do que alguns indivíduos do último intervalo (Padrão I). Togni e Giannotti (2010) também citaram que operárias de *Mischocyttarus cerberus* com até uma semana de vida tem olhos escuros, sendo que, ficam mais claros com o passar do tempo. Essa espécie também apresenta a cor amarela como predominante, assim como *M. montei*.

**Figura 3** - Padrão fenotípico da despigmentação dos olhos de acordo com a idade



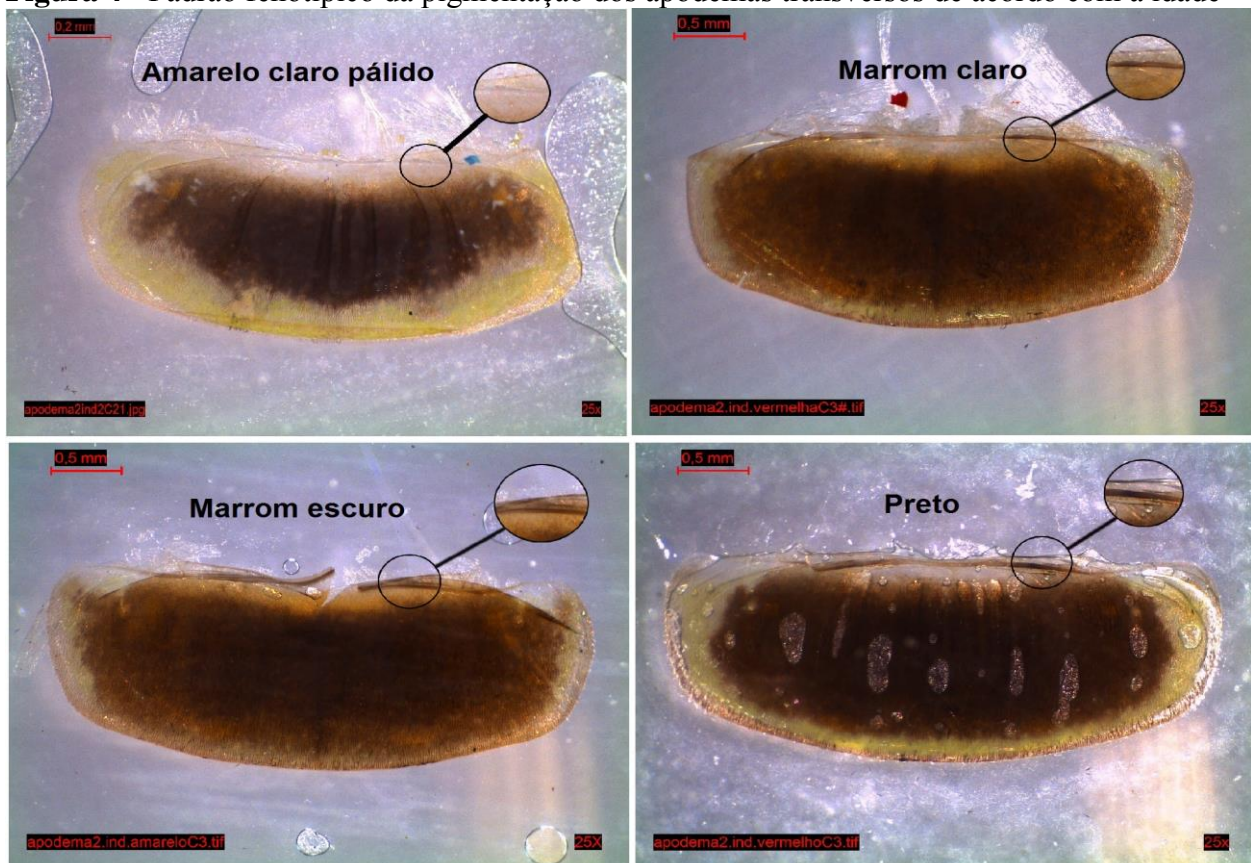
(A: recém-emergido com olhos bem pretos e com menos de 24 horas de vida, B: indivíduo do intervalo de 1 à 5 dias de olhos ainda pretos, C, D, E, F, G, H, I: respectivamente, os indivíduos dos intervalos de 6 à 10, 11 à 15, 16 à 20, 21 à 25, 31 à 30, 31 à 35 e 36 à 40 dias, com os olhos mais despigmentados). A escala no canto superior esquerdo corresponde à 0,5 mm. Fonte: elaborado pelo autor.

#### 4.1.2 Pigmentação dos apódemas transversos de acordo com a idade

Muitos estudos têm sido realizados estimando-se a idade relativa dos indivíduos, através do método de verificação da pigmentação dos apódemas transversos, situados nos esternitos gastrais. Principalmente com vespídeos da tribo Epiponini (DESUÓ et al., 2009; FELIPPOTTI, 2010; NODA et al., 2003; NOLL; ZUCCHI, 2000; NODA et al., 2003; RICHARDS, 1971, 1978; TAVERNA, 2006) e, mais recentemente na tribo Mischocyttarini (MURAKAMI, 2012). Até o momento, não foram feitos estudos mais profundos, no sentido de constatar a real idade das

fêmeas com relação à pigmentação dos apódemas transversos. Em *M. montei*, foi encontrado até o intervalo de 21 à 25 dias, com todos os indivíduos sem exceção, uma coloração amarelo claro pálido dos apódemas (Figura 4), não sendo evidente alguma pigmentação. A partir do intervalo de 26 à 30 dias, alguns indivíduos do intervalo encontravam-se com uma coloração mais amarronzada dos apódemas, tendendo mais para um marrom claro. No intervalo de 31 à 35 dias, também houve variação, mas com alguns indivíduos apresentando uma coloração marrom escuro. E por fim, no intervalo de 36 à 40 dias, mesmo havendo variação, alguns indivíduos apresentaram uma coloração preta. Vale ressaltar que ainda não há dados na literatura sobre a pigmentação progressiva dos apódemas transversos de acordo com a idade dos indivíduos, tanto em *Mischocyttarus* quanto em *Epiponini*.

**Figura 4** - Padrão fenotípico da pigmentação dos apódemas transversos de acordo com a idade



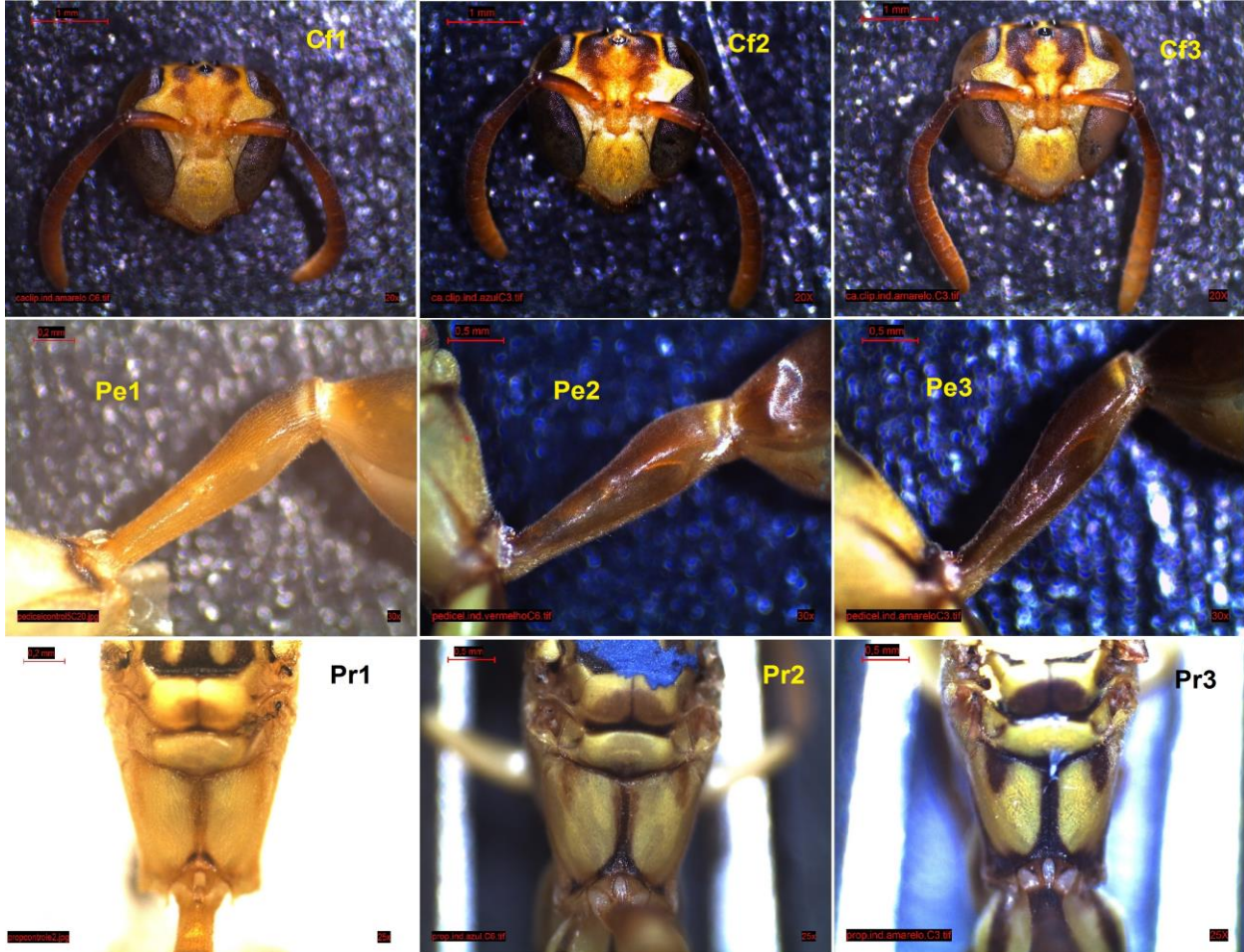
(Coloração amarelo claro pálido: todos os indivíduos recém-nascidos até o intervalo de 21 à 25 dias, Coloração marrom claro: indivíduos do intervalo de 26 à 30 dias, Coloração marrom escuro: indivíduos do intervalo de 31 à 35 dias, Cor preta: indivíduos do intervalo de 36 à 40 dias). A escala no canto superior esquerdo corresponde à 0,5 mm. Fonte: elaborado pelo autor

#### 4.1.3 Padrão de coloração da cabeça, pedicelo, propódeo, mesepisterno e metassoma de acordo com a idade

Após fotografar as estruturas cuticulares consideradas pertinentes na determinação do padrão fenotípico de *Mischocyttarus montei*, foi possível estabelecer para cada estrutura (Cabeça, Pedicelo, Metassoma, Mesepisterno e Propódeo), três tipos de padrão relacionados à coloração e forma das manchas que se encontravam na cutícula dos indivíduos (figura 5). Os três tipos encontrados para cada estrutura, alternaram de um padrão com poucas manchas e pálido da cutícula para um padrão considerado intermediário, com algumas manchas oscilando entre castanhas e pretas e, finalmente um padrão mais robusto na coloração, com manchas pretas e desenho mais bem delineado. No que se refere às manchas localizadas na frente da cabeça, o padrão CF1 foi caracterizado por aqueles com poucas manchas e de coloração acastanhada, com muitos indivíduos pertencendo aos primeiros intervalos de idade (1 a 5 e 6 a 10 dias); o padrão CF2 correspondeu aos indivíduos com uma coloração na frente considerada intermediária, apresentada com manchas mesclando entre castanhas e pretas; o padrão CF3 é facilmente identificado devido à coloração preta, sendo que apresentou manchas bem demarcadas na frente e em geral, muito contrastantes. Em relação ao clipeo, não foi encontrado manchas ou qualquer outra evidência que poderia ser utilizada na comparação das diferenças dos indivíduos.

Na variação fenotípica do pedicelo, não foi observado nenhuma estrutura com manchas, mas sim exibindo em sua totalidade uma determinada coloração. O padrão PE1 se refere aos indivíduos que apresentaram coloração amarela; no padrão PE2, foi encontrado indivíduos com pedicelo castanho; e por fim, no padrão PE3, os indivíduos apresentaram coloração preta. Em relação à coloração do propódeo, foi observado levando em consideração as suturas que dividem a estrutura, para estabelecer o padrão fenotípico, evidenciado pelos padrões: PR1, PR2 e PR3; sendo que PR1 apresentou suturas castanhas; PR2 exibiu uma mescla de suturas castanhas e pretas; e o padrão PR3, com suturas pretas e bem delimitadas.

**Figura 5** - Padrão fenotípico da cabeça, pedicelo e propódeo de acordo com a idade

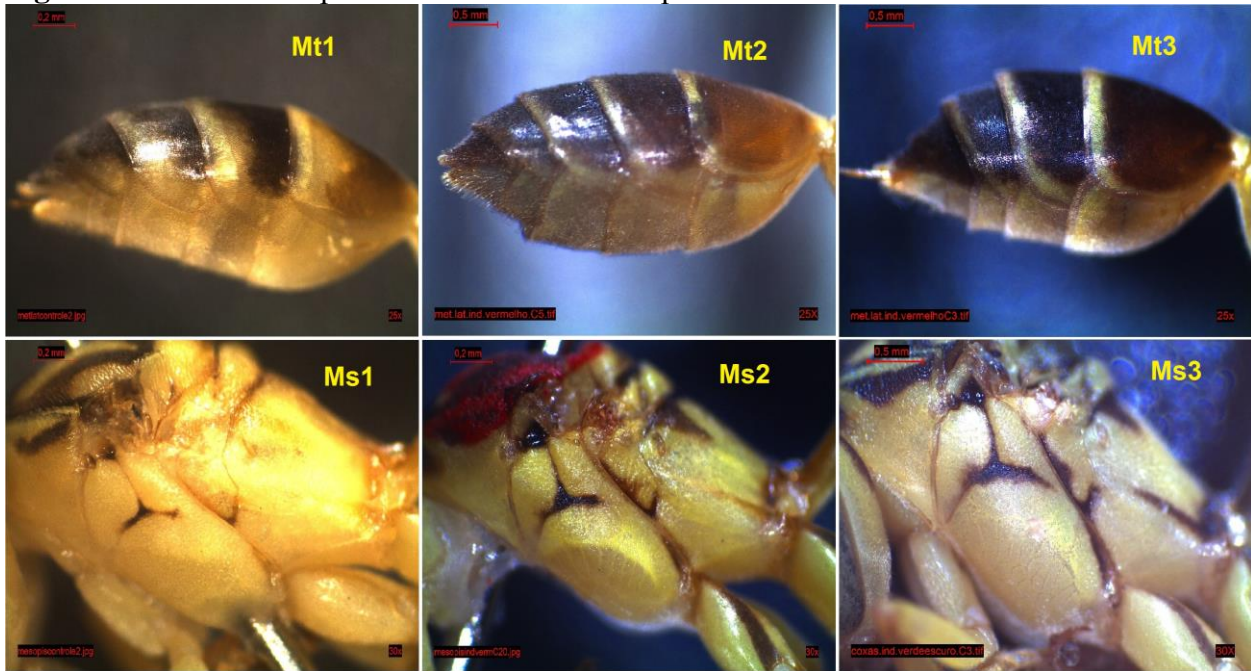


(CF1: coloração com algumas manchas castanhas na frente da cabeça, CF2: coloração da frente com manchas oscilando entre mais pretas e castanhas, CF3: coloração da frente com manchas pretas e bem delineadas; PE1: pedicelo com coloração amarelada, PE2: pedicelo com coloração acastanhada, PE3: pedicelo com coloração preta; PR1: coloração do propódeo com suturas castanhas, PR2: coloração do propódeo com suturas oscilando entre pretas e castanhas, PR3: coloração do propódeo com suturas pretas). A escala no canto superior esquerdo corresponde à 0,5 mm. Fonte: elaborado pelo autor.

Na análise do metassoma (figura 6), o padrão MT1 se refere aos indivíduos com esternitos gastrais com manchas pretas e uma predominância da coloração amarela; o padrão MT2 foi considerado com base na cutícula mais amarronzada e com manchas pretas; no padrão MT3, houve a predominância de uma coloração preta nos esternitos dorsais, sendo que as manchas amarelas ou castanhas eram menores. No mesepisterno, também foi considerado um padrão observando-se as suturas que compunham a lateral do mesossoma, sendo que o padrão MS1

apresentou suturas com poucas manchas pretas; o padrão MS2, foi encontrada uma mescla de suturas castanhas e pretas; e no padrão MS3, houve forte contraste das suturas pretas, delineando muito bem a estrutura como um todo.

**Figura 6** - Padrão fenotípico do metassoma e mesepisterno de acordo com a idade



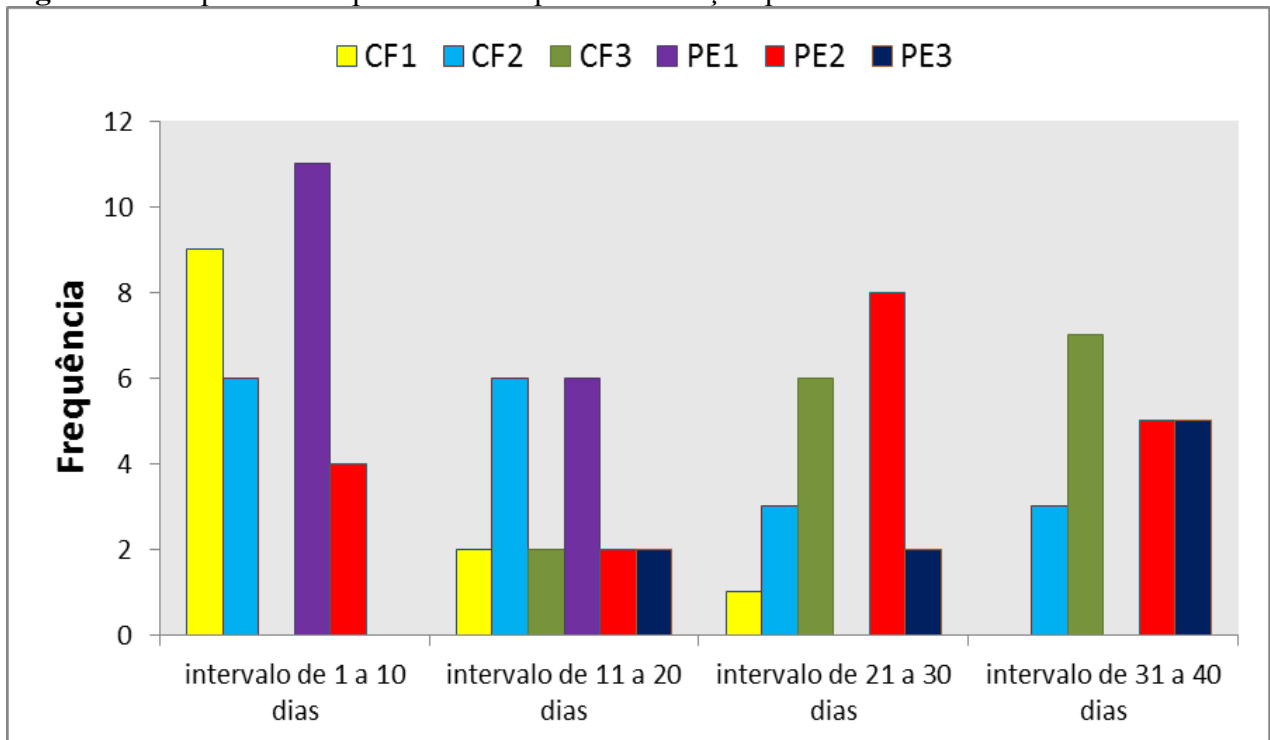
(MT1: metassoma com coloração amarelada e com algumas manchas pretas nos esternitos gastrais, MT2: metassoma com coloração acastanhada e com manchas pretas bem salientes, MT3: metassoma com coloração preta e algumas manchas amareladas nos esternitos gastrais; MS1: coloração do mesepisterno com poucas manchas pretas nas suturas, MS2: coloração do mesepisterno com suturas acastanhadas e pretas, MS3: coloração do mesepisterno com suturas bem pretas). A escala no canto superior esquerdo corresponde à 0,5 mm. Fonte: elaborado pelo autor.

Ao se comparar as frequências dos padrões fenotípicos por intervalo de idade (figura 7 e 8), nota-se que os padrões do tipo MT1, MS1 e PR1, foram encontrados apenas nos intervalos que vai de 1 a 5 e 6 a 10 dias; os padrões do tipo CF1 e PE1, também foram encontrados nos intervalos com indivíduos mais jovens, mas também são encontrados representantes nos intervalos de 11 a 15 e 16 a 20 dias, sendo que no padrão CF1, foi encontrado um indivíduo dentro dos intervalos que correspondem de 21 até 30 dias. Os padrões intermediários representados pelos tipos, CF2, PE2, MT2, MS2 e PR2, foram encontrados em todos os intervalos. Com a exceção dos padrões MT3 e PR3, que foram encontrados em todos os

intervalos, os padrões CF3, MS3 e PE3, foram observados apenas a partir do intervalo de 21 a 25 dias, prosseguindo nos demais intervalos posteriores, que correspondem aos indivíduos relativamente mais velhos.

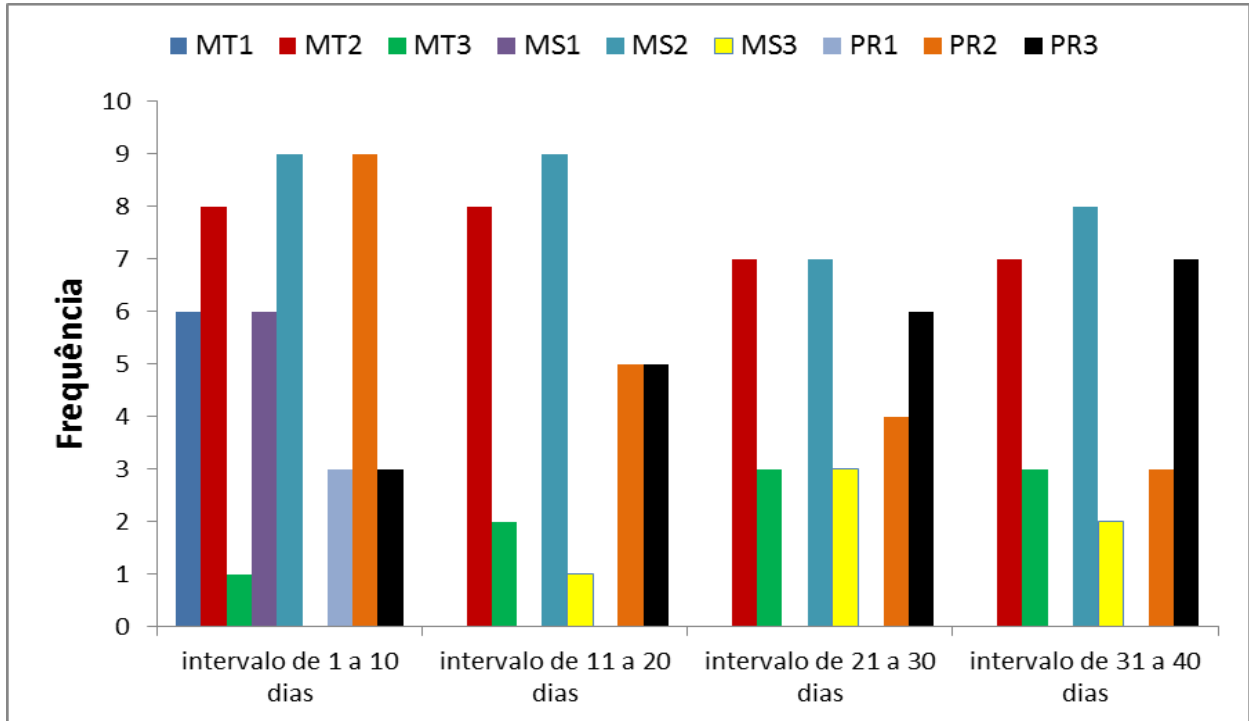
Na análise da frequência absoluta (figura 9), comprova-se uma predominância do padrão intermediário das estruturas do mesepisterno, metassoma e pedicelo, possivelmente mostrando uma relação na transição deste padrão com os demais observados.

**Figura 7** - Frequência dos padrões fenotípicos da cabeça e pedicelo de acordo com a idade.



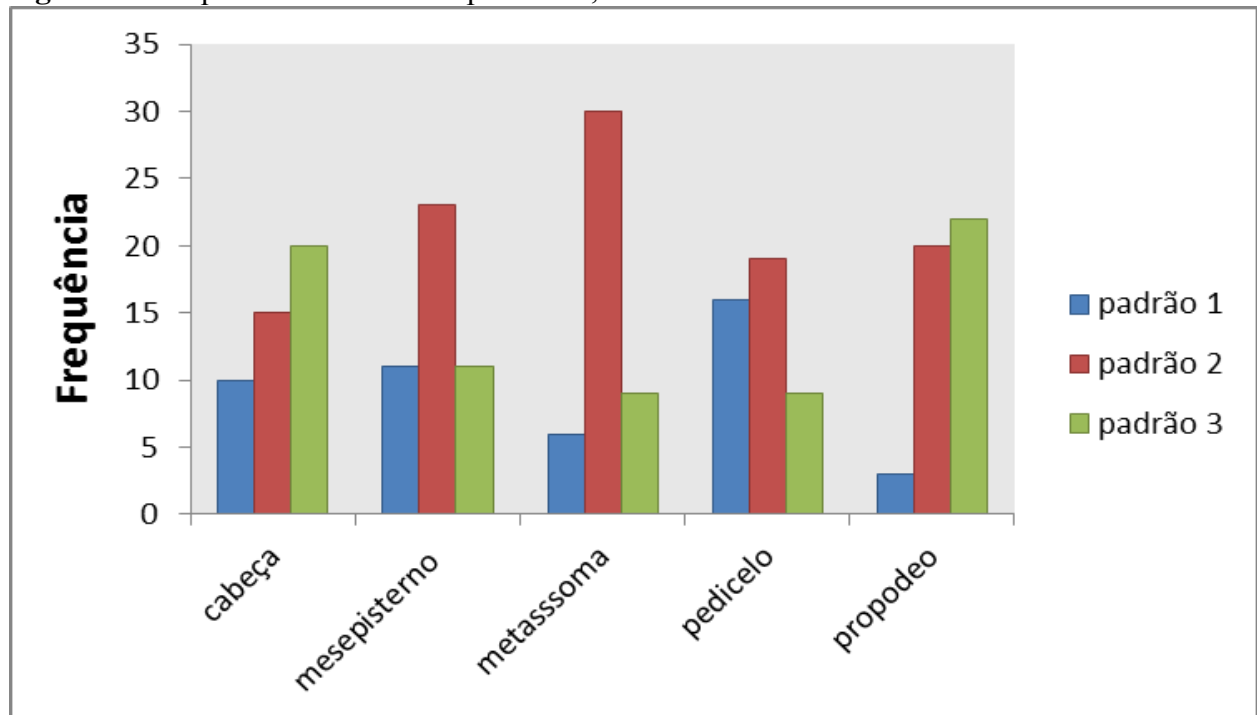
Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 8** - Frequência dos padrões fenotípicos do metassoma, mesepisterno e propódeo de acordo com a idade.



Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 9** - Frequência absoluta dos padrões 1, 2 e 3.



Fonte: elaborado pelo autor.

#### 4.1.4 Variação fenotípica de acordo com a idade

Na tabela 2, está demonstrada a associação das estruturas cuticulares de *M. montei*. A hipótese de haver nulidade foi aceita para a variação da coloração da cabeça e pedicelo, pois o p(valor) é maior que o nível de significância fixado de  $\alpha=0.05$ , sendo não significativo. As demais estruturas cuticulares (Metassoma, Mesepisterno e Propódeo) obtiveram um p(valor) significativo e, portanto, as proporções observadas não estão de acordo com as esperadas. Não foram encontradas manchas na região do clipeo, sendo esta região apresentando-se como bem amarelada, mas em *P. nimphus* (RUSINA et al, 2007) foram encontrados diferenças consideráveis na coloração do clipeo e mesonoto entre dominantes e subordinadas. Há muito tempo se discute a acuidade visual em vespídeos e sua capacidade de distinguir os outros membros da colônia através da visão e, no gênero *Polistes*, existem espécies com capacidade visual alta, sendo que vivem em ninhos sem invólucro protetor e que são predadores visuais (DOWNING; JEANNE, 1986). Em um estudo testando a capacidade de discernimento da face de *Polistes dominula*, (SHEEHAN et al, 2014) observaram que os indivíduos aprendiam diferenciar imediatamente uma face familiar e demoravam para discriminar a mesma face sem as antenas. Em outro estudo feito para testar o reconhecimento específico de membros de uma mesma colônia, (TIBBETTS, 2002) marcou a face e o abdômen de fundadoras e subordinadas com manchas pretas e amarelas, constatando a imediata agressão dos indivíduos marcados, apesar de aceitarem a reintrodução do indivíduo marcado e notaram o interessante fato de que as agressões diminuam de frequência ao longo do tempo, comprovando-se que a novidade incomodava e não a marcação em si. Em *M. montei*, também foi verificado que os indivíduos marcados para o monitoramento de sua idade, eram rapidamente agredidos ao serem reintroduzidos.

**Tabela 2** - Comparação da variação fenotípica das estruturas cuticulares: Teste  $X^2$ .

	Teste $X^2$	Graus de liberdade	Valor tabelado	P-valor
<b>Cabeça</b>	3,33	2	5,99	0,189191*
<b>Metassoma</b>	22,8	2	5,99	0,00011
<b>Pedicelo</b>	1,2	2	5,99	0,548812*
<b>Mesepisterno</b>	6,4	2	5,99	0,040762
<b>Propódeo</b>	14,99	2	5,99	0,000556

Fonte: elaborado pelo autor

Comparando os padrões fenotípicos de *Mischocyttarus montei* (Tabela 3), podemos observar que são mais frequentes na população amostral coletada, os indivíduos com os seguintes padrões: Cf2, Mt2, Pe2, Ms2 e Pr2, com um total de 8 indivíduos, sendo que estes apresentaram coloração intermediária nos padrões; Cf3, Mt3, Pe3, Ms3 e Pr3, totalizando 7 indivíduos, com um padrão de coloração mais escurecido, nas manchas da frente da cabeça, sutura do mesepisterno e propódeo, assim como, em todo o pedicelo e partes do metassoma. Analisando a relação da frequência dos padrões com a quantidade de vezes que os indivíduos executaram atividade de forragem por intervalo de idade, é possível visualizar os seguintes gráficos (figuras 10, 11, 12 e 13).

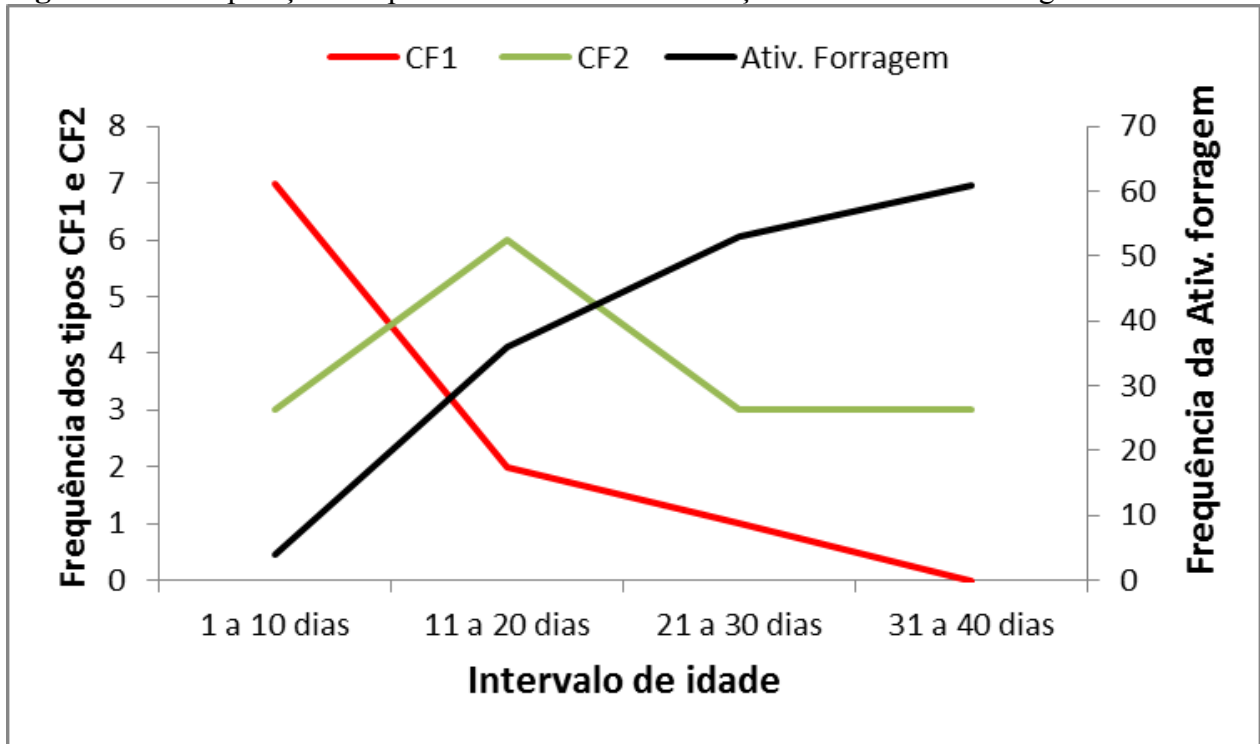
É notável que a frequência dos tipos CF1 e PE1, decrescem ao longo dos intervalos, enquanto que a frequência do comportamento de atividade de forragem aumenta durante os intervalos, enquanto as curvas dos tipos CF3 e PE3 descrevem um padrão semelhante ao da frequência de atividade de forragem. Sendo a atividade de forragem característica de indivíduos subordinados, isto evidencia a associação que estes padrões possuem em relação ao comportamento executado. Observando-se a frequência absoluta dos padrões (figura 9), é possível inferir que as estruturas cuticulares, metassoma, mesepisterno e propódeo, tiveram um padrão frequentemente exibido como intermediário e sendo corroborado pelo teste do  $X^2$ , onde se encontra a maioria dos indivíduos com esse fenótipo distribuídos mais uniformemente ao longo dos intervalos (figura 14). Esta tendência na relação do padrão de coloração com as castas foi relatada em *Pseudopolybia vespiceps* por (SHIMA, 1998), que distinguiu padrões mais característicos de rainhas e outros mais relacionados a intermediárias e operárias.

**Tabela 3** - Comparação dos padrões fenotípicos de *Mischocyttarus montei* (ver figuras 5 e 6).

	<b>CF1</b>	<b>CF2</b>	<b>CF3</b>
<b>MT1/PE1/PR1/MS1</b>	1/7/1/5	5/6/2/6	0/5/0/0
<b>MT2/PE2/PR2/MS2</b>	8/3/8/5	9/8/10/8	13/4/2/9
<b>MT3/PE3/PR3/MS3</b>	1/0/1/0	1/1/3/1	7/11/18/11

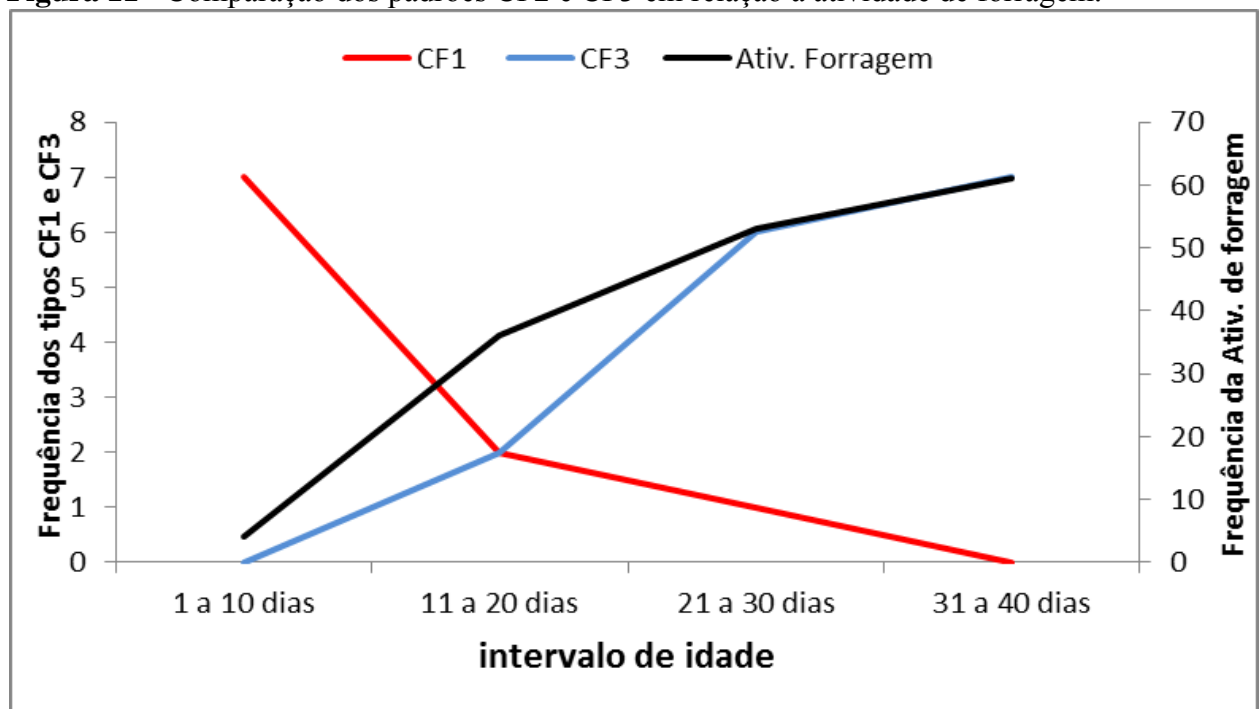
Fonte: elaborado pelo autor

**Figura 10** - Comparação dos padrões CF1 e CF2 em relação à atividade de forragem.



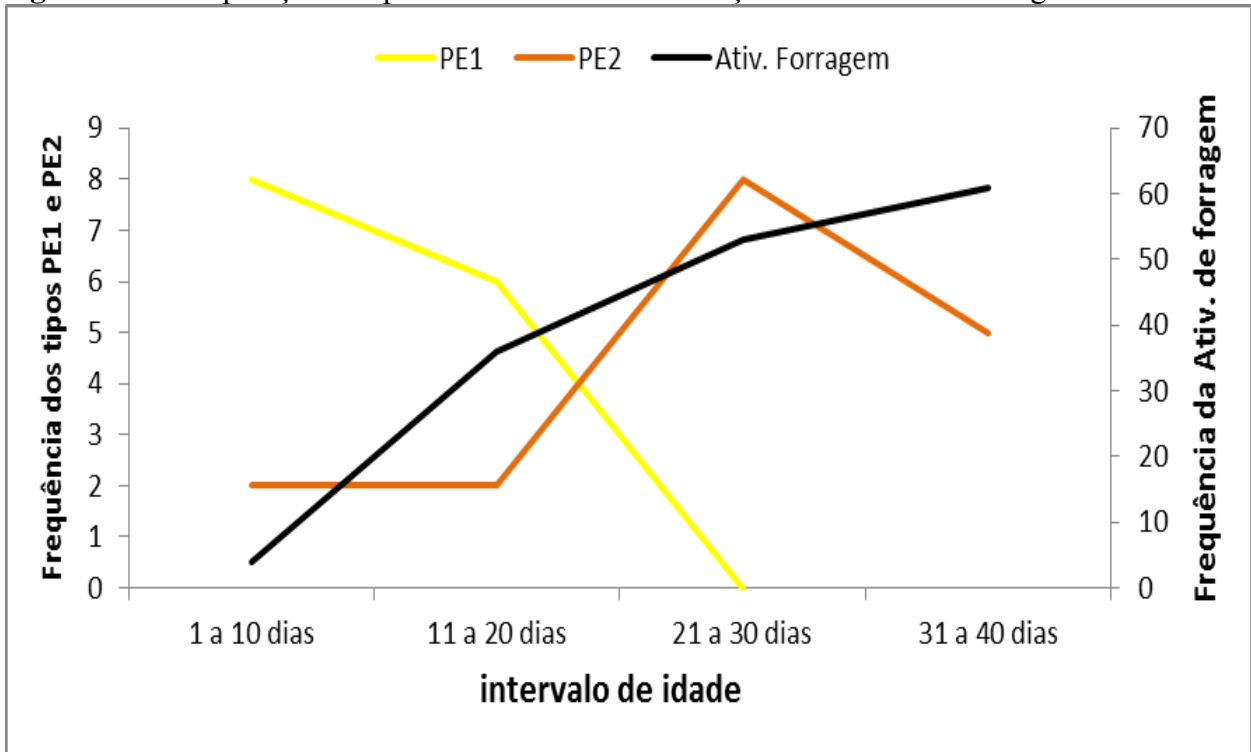
Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 11** - Comparação dos padrões CF2 e CF3 em relação à atividade de forragem.



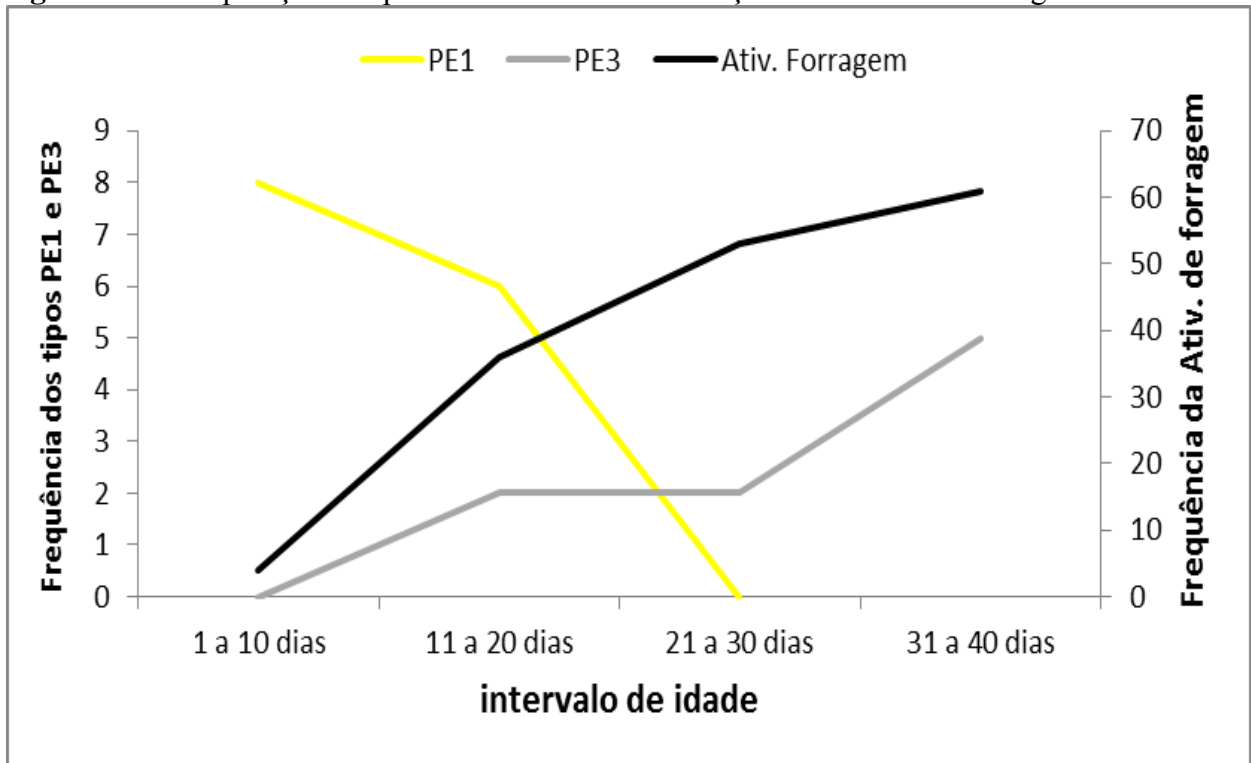
Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 12** - Comparação dos padrões PE1 e PE2 em relação à atividade de forragem.



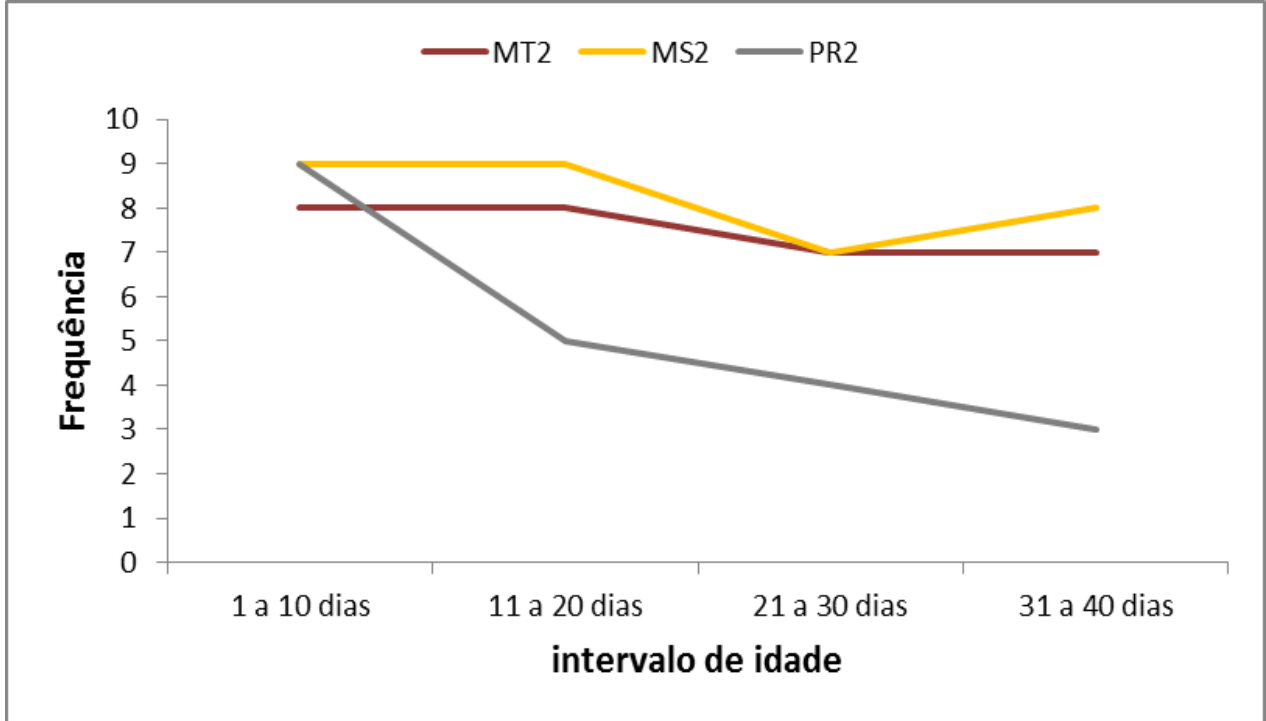
Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 13** - Comparação dos padrões PE1 e PE3 em relação à atividade de forragem.



Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 14** - Comparação dos padrões intermediários MT2, MS2 e PR2 por intervalo de idade.



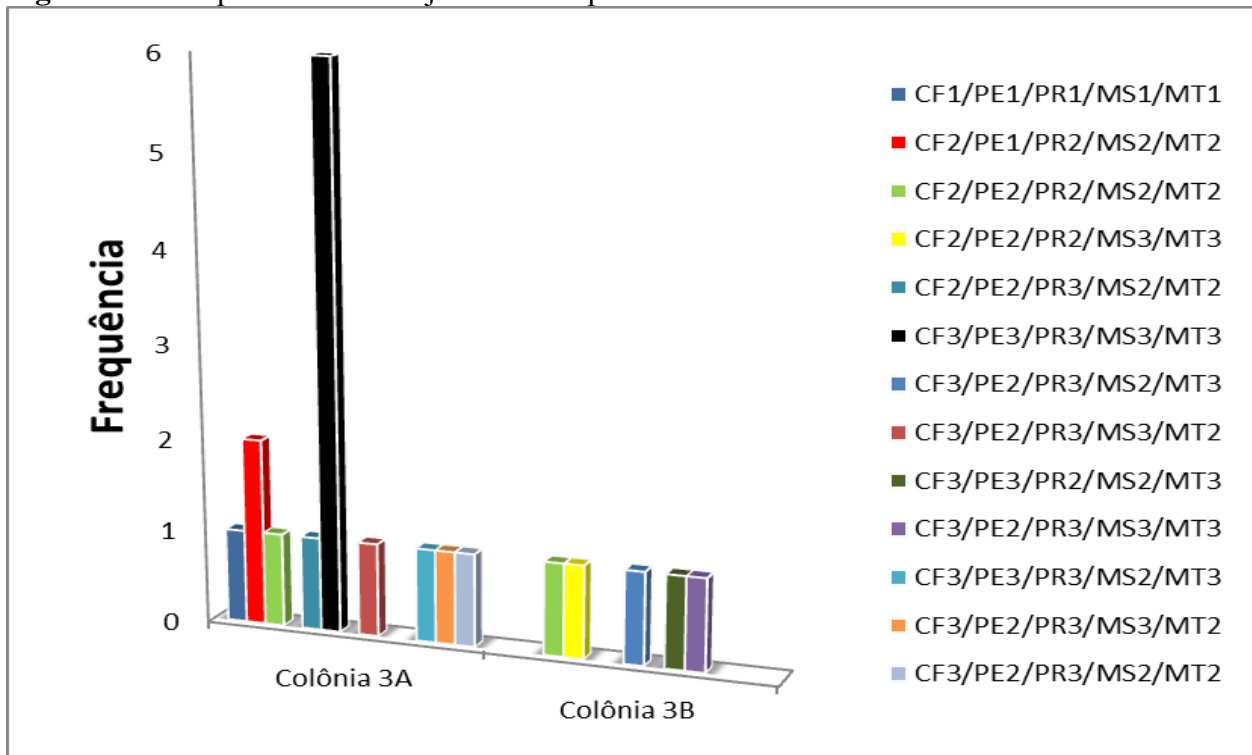
Fonte: elaborado pelo autor.

#### 4.1.5 Padrão fenotípico de fêmeas das colônias 3A e 3B

Em duas colônias (3A e 3B), foram comparadas as frequências dos padrões fenotípicos. Devido ao fato da colônia 3B ter origem a partir da colônia 3A por fissão e, por estes indivíduos serem estreitamente aparentados foi construída a figura 15. Esta mostra o padrão fenotípico mais frequentemente observado, o conjunto CF3/PE3/PR3/MS3/MT3; ao analisar a figura 16, ocorre uma noção de que este conjunto fenotípico foi encontrado predominantemente em fêmeas mais velhas (intervalo de 31 a 35 e 36 a 40 dias). O conjunto fenotípico CF2/PE2/PR2/MS2/MT2 foi encontrado nos intervalos intermediários de 16 a 20 e 21 a 25 dias, com um indivíduo de cada colônia exibindo este padrão. Com o conjunto fenotípico CF2/PE1/PR2/MS2/MT2, observa-se este padrão alocado nos intervalos de 6 a 10 e 36 a 40 dias. O encontro de conjuntos fenotípicos similares em colônias diferentes (CF2/PE2/PR2/MS2/MT2) e em uma mesma colônia (CF3/PE3/PR3/MS3/MT3 e CF2/PE1/PR2/MS2/MT2), possivelmente indica uma relação da idade atuando no fenótipo dos indivíduos, ao se descartar a hipótese de que indivíduos aparentados exibem fenótipos mais semelhantes, o que na verdade ocorre uma diversidade dos conjuntos fenotípicos.

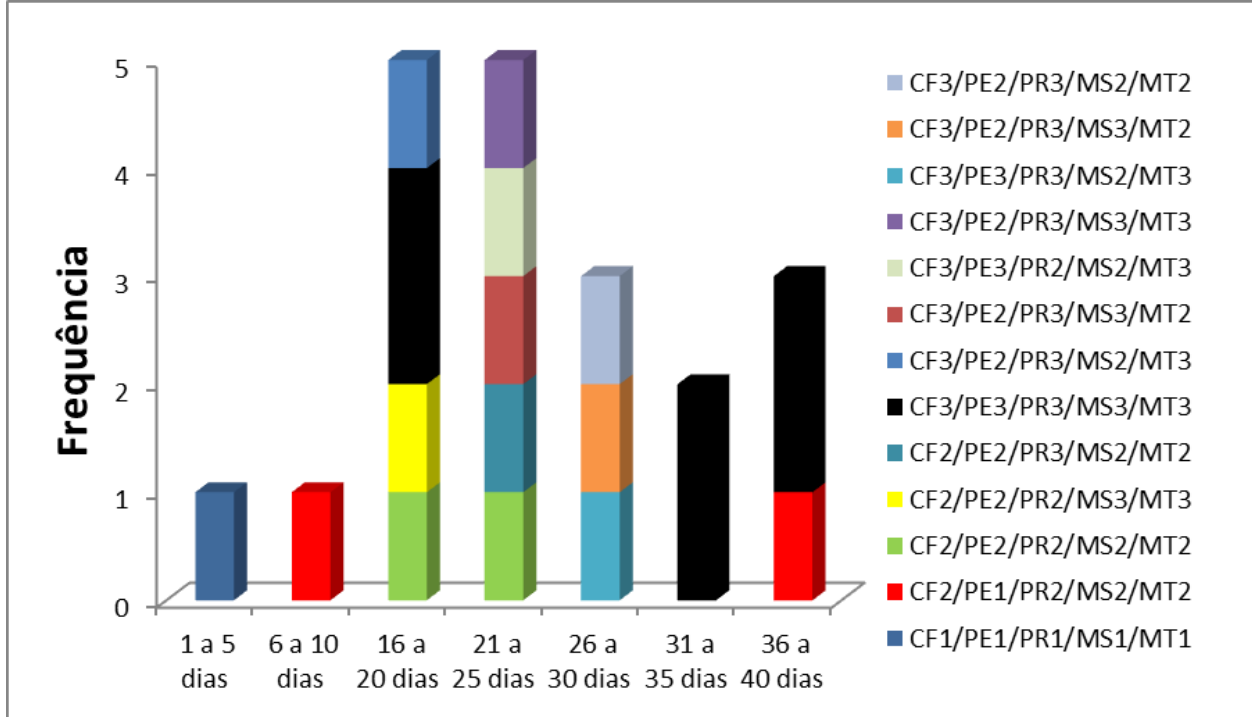
Devido à predisposição da eussocialidade nos Hymenoptera, proporcionado pelo alto relacionamento genético entre as fêmeas irmãs e através do sistema haplodiplóide (HAMILTON, 1964), deveria ser encontrado na população amostral fêmeas com características mais similares entre si, mas deve ser considerado também o papel que o ambiente desempenha na variação do fenótipo. É importante observar que foram coletados poucos indivíduos da colônia 3B, o que dificulta uma melhor compreensão na comparação das duas colônias.

**Figura 15** - Frequências dos conjuntos fenotípicos encontrados em duas colônias relacionadas.



Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 16** - Frequência dos conjuntos fenotípicos de acordo com a idade.



Fonte: elaborado pelo autor.

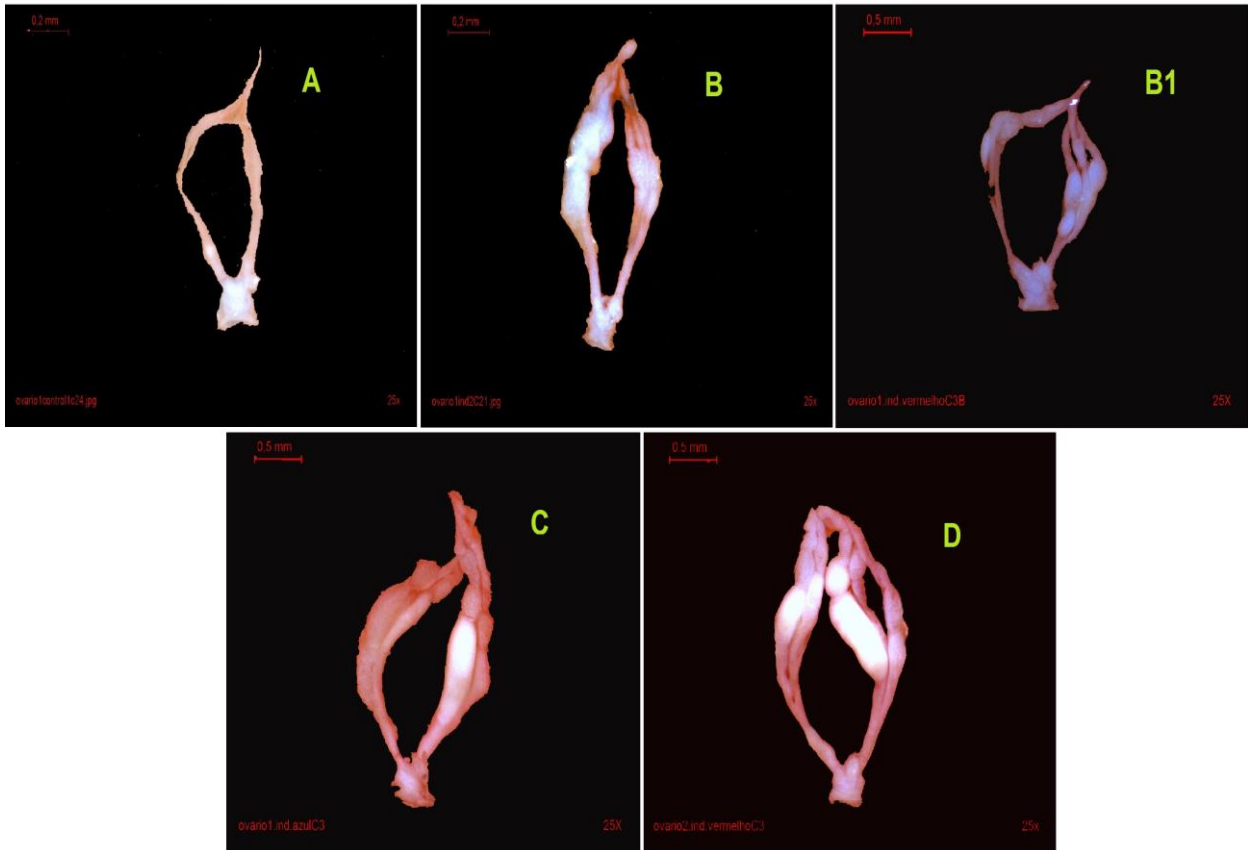
## 4.2 Padrão morfofisiológico

### 4.2.1 Desenvolvimento ovariano, inseminação e quantidade relativa do corpo gorduroso de acordo com a idade

Os padrões ovarianos de acordo com a idade (figura 17) foram estabelecidos a partir da comparação do desenvolvimento ovariano encontrado nos indivíduos do grupo controle (fêmeas com menos de 24 horas de vida), apresentando ovários de aspecto filamentosos, mas apresentando algum grau de desenvolvimento dos óocitos, sendo este padrão de ovários do tipo A. Os ovários do tipo B foram considerados pouco desenvolvidos, mas com um grau de desenvolvimento mais avançado do que o encontrado no grupo controle e correspondeu a todos os indivíduos jovens do intervalo de 1 a 5 dias e duas fêmeas do intervalo de 6 a 10 dias e, portanto, este padrão foi estabelecido como intermediário. As fêmeas com ovário do tipo B1 foram totalizadas em 22, sendo que apresentaram ovários pouco desenvolvidos, mas com oócitos mais próximos da base dos ovários, com estrutura similar ao tamanho dos óocitos do padrão B1 e sendo encontrado com maior frequência em indivíduos mais velhos (figura 18). Com ovário do tipo C, foram observados seis indivíduos dos intervalos de 11 a 15 dias, 16 a 20 dias e 21 a 25 dias, apresentando ovários moderadamente desenvolvidos. No padrão de ovário tipo D, cinco indivíduos apresentaram ovários bem desenvolvidos e com espermateca contendo espermatozoides, sendo que três deles pertenciam ao último intervalo (36 a 40 dias) e, os outros dois pertencendo um ao intervalo de 11 a 15 e o outro ao intervalo de 31 a 35 dias.

Estudos similares sobre o padrão de desenvolvimento ovariano em outras espécies foram realizados, Costa Filho (2010), Silva (2008), respectivamente, em *M. cerberus styx*, Murakami e Shima (2006), Murakami et al (2009) com *M. cassununga*, Noda (2005) com *M. drewseni*, e também com *M. montei*, Oliveira (2007), mas sem determinar a real idade dos indivíduos, porém com resultados que corroboram com o presente estudo. É possível notar que estes podem ter alguma influência na maturação exercida pelo corpo gorduroso (figura 20), onde ocorre uma diferença na frequência dos padrões em relação ao grupo anterior.

**Figura 17 - Padrão de desenvolvimento ovariano de acordo com a idade**

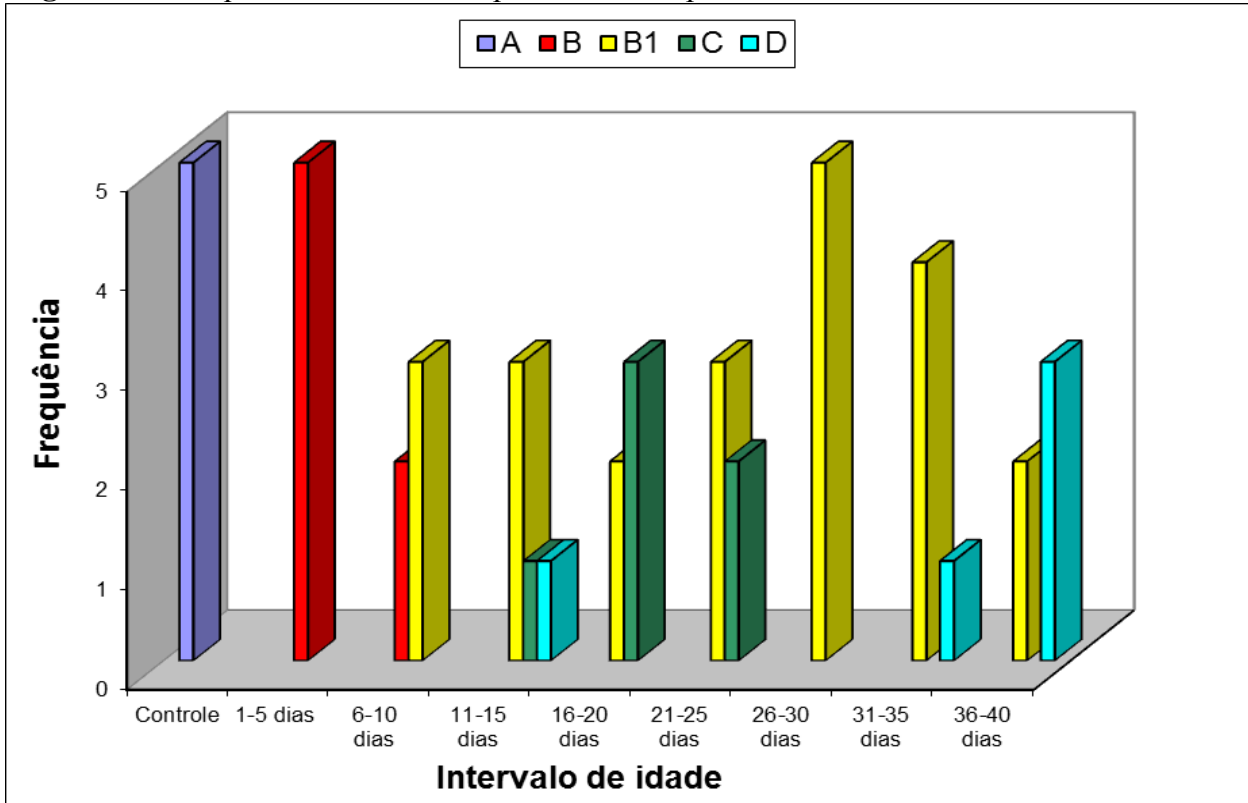


(Ovário tipo A: pouco desenvolvido e característico de indivíduo com menos de 24 horas e com aspecto filamentosos, Ovário tipo B: pouco desenvolvido e pertencendo a indivíduos jovens dos intervalos de 1 a 5 e 6 a 10 dias, Ovário tipo B1, pouco desenvolvido e pertencendo a indivíduos jovens ou velhos dos intervalos de 6 até 40 dias, Ovário tipo C: moderadamente desenvolvido e pertencendo aos indivíduos dos intervalos de 11 a 15, 16 a 20 e 21 a 25 dias, Ovário tipo D: bem desenvolvido e pertencendo aos indivíduos dos intervalos de 11 a 15, 31 a 35 e 36 a 40 dias). Fonte: elaborado pelo autor.

É importante notar que foram encontrados indivíduos inseminados apenas com ovários desenvolvidos, indicando possivelmente que isto poderia ser um pré-requisito para o acasalamento. Shima (2003) discute que em *Protonectarina sylveirae*, espécie que apresenta um dimorfismo entre as castas, houve um aumento progressivo de acordo com a idade, do desenvolvimento dos oócitos em estágios, inicial e avançado, de rainhas inseminadas e que o desenvolvimento dos ovários, não foi pré-requisito para a reprodução. Deshpande et al (2006) mostraram que diversas fêmeas apresentando ovários desenvolvidos, mas não inseminadas, estariam relacionadas com as frequentes substituições de dominantes devido ao clima nos

trópicos. Costa Filho (2010) mostrou que ocorre relação na frequência do aumento de atividades de forragem no período quente e úmido, com o fato do aumento do número de larvas.

**Figura 18** - Frequência absoluta de tipos de ovários por intervalo de idade.

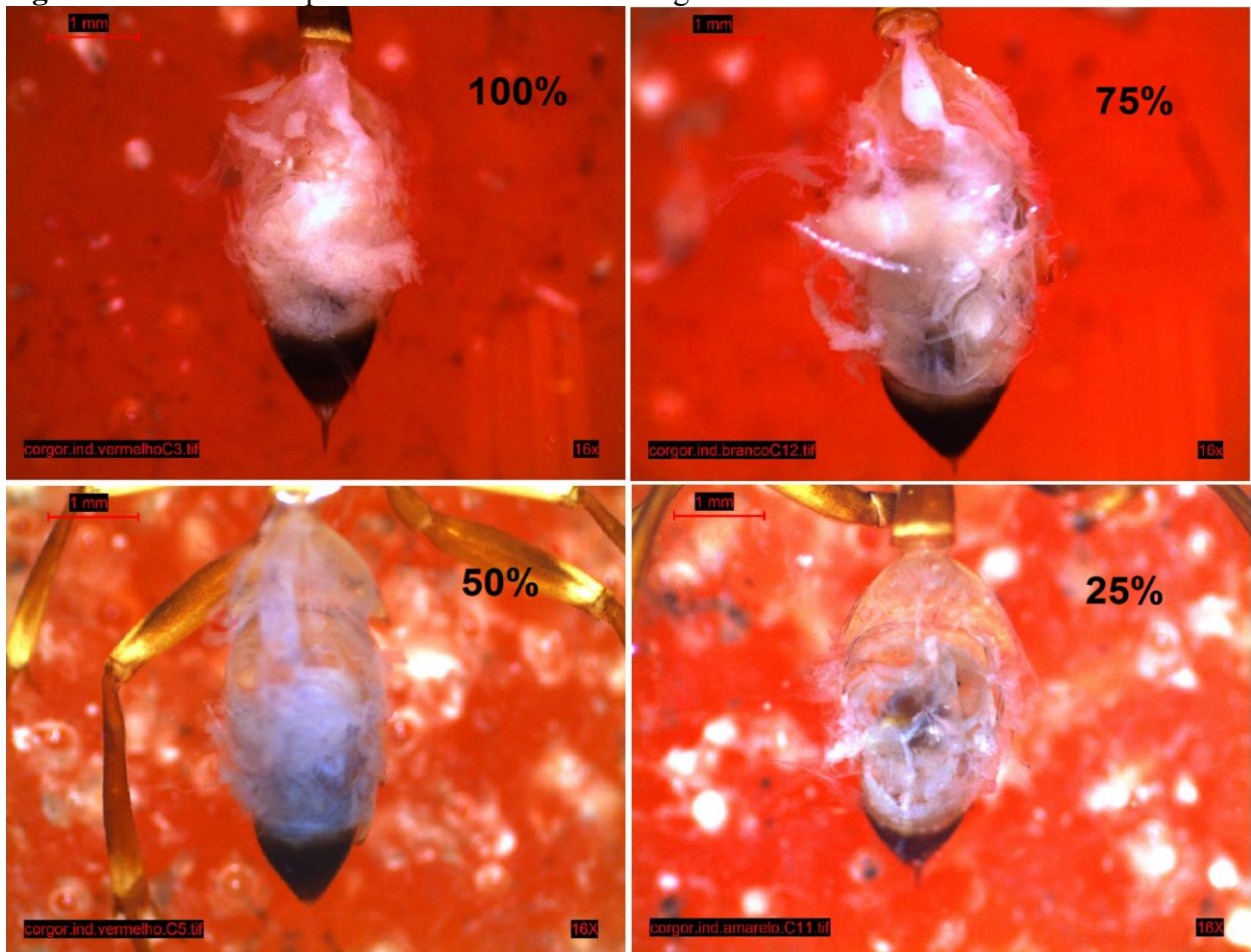


Fonte: elaborado pelo autor.

Em relação à quantidade relativa de corpo gorduroso, os resultados obtidos encontram-se na figura 19, que foi estabelecida a partir da comparação do corpo gorduroso e o quanto de preenchimento no gáster foi ocupado. Aqueles que preencheram totalmente o espaço, não deixando evidências de um espaço vazio a partir do contraste, exibiram cerca de 100% - muito; o padrão de 75% - bastante, foi considerado a partir do espaço vazio ao redor da região do proventrículo, com os demais espaços preenchidos e foi o único presente em todos os intervalos (figura 18); o padrão de 50 % - médio apresentou metade do gáster contendo corpo gorduroso; e por fim, um padrão abaixo da metade, foi considerado como até 25% - pouco. Não foram encontrados indivíduos com características de dominantes, que não possuísem ovário do tipo D, com quantidade média ou pouca de corpo gorduroso, sugerindo que este tecido de reserva não estava sendo utilizado para manter o status reprodutivo, diferente em *M. cassunuga*

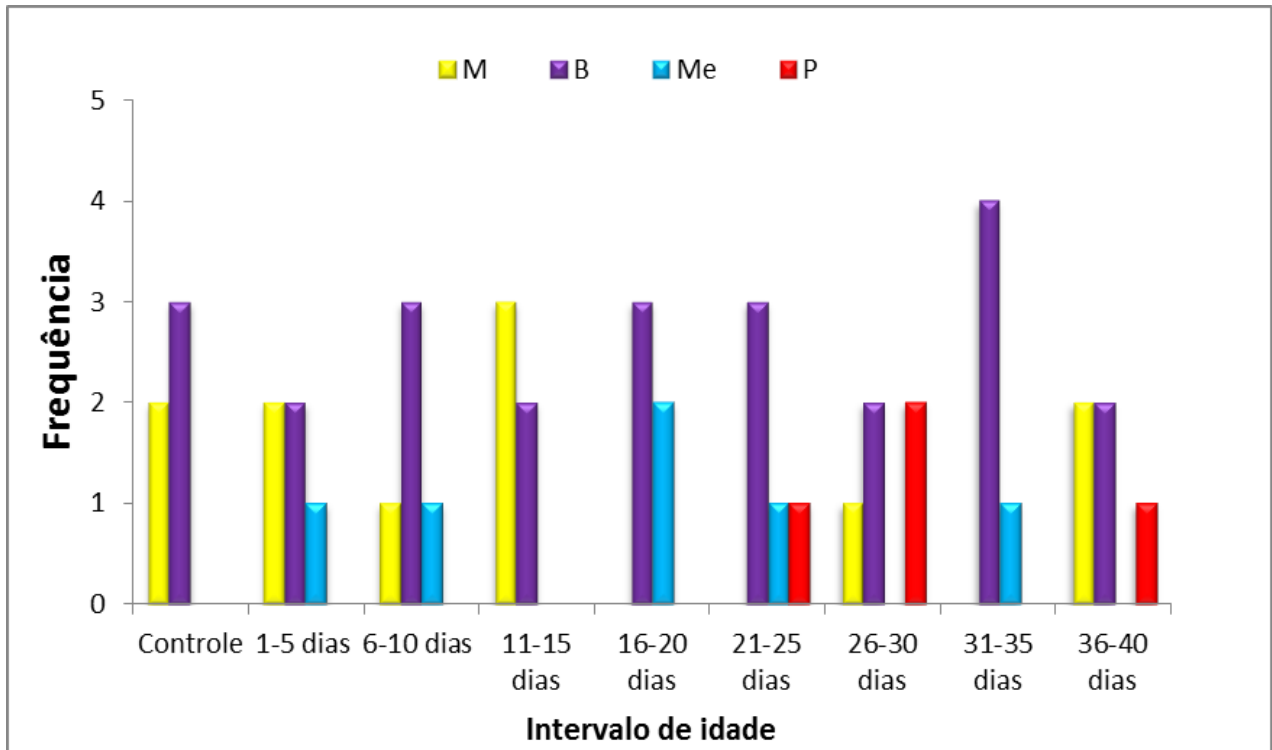
(MURAKAMI, 2007) e na formiga *Atta sexdens rubropilosa* (DA CUNHA; CRUZ-LANDIM, 1983), onde foram encontrados indivíduos que utilizaram deste tecido de reserva para desenvolverem os seus ovários. Em *Polistes gallicus* foi constatado que o corpo gorduroso de dominantes é mais dinâmico (maior e mais ativo) do que em subordinadas (TURILLAZZI et al, 1982; RÖSELER et al, 1984).

**Figura 19** - Padrão de quantidade relativa de tecido gorduroso.



(M-muito: o corpo gorduroso recobre a totalidade das estruturas – 100%, B-bastante: recobre cerca de 75% das estruturas, Me-médio: cerca de 50% de metade do corpo gorduroso, P-pouco: pouco corpo gorduroso – 25%). Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 20** - Frequência absoluta de quantidade relativa de corpo gorduroso por intervalo de idade.



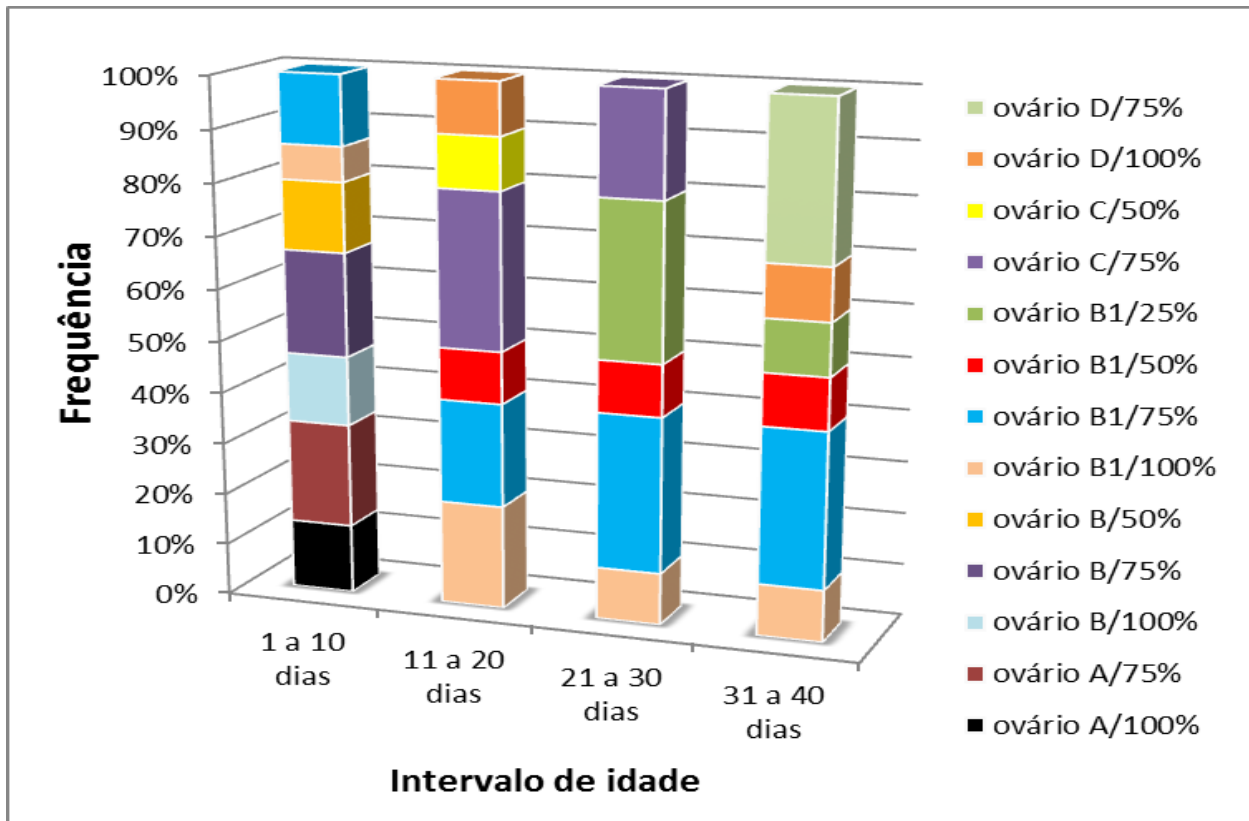
Fonte: elaborado pelo autor.

#### 4.2.2 Relação entre desenvolvimento ovariano, corpo gorduroso, e apódemas transversos de acordo com a idade

Quando se compara os padrões de corpo gorduroso e apódemas transversos de *M. montei* de acordo com a idade, é possível observar uma relação que ocorre no intervalo de 21 a 25 dias, onde se encontram os primeiros indivíduos com pouco corpo gorduroso cerca de 25% (ver figura 20), sendo o último intervalo aquele que apresenta todos os indivíduos com apódemas de coloração amarelo pálido (ver figura 4). Isto pode estar relacionado com o fato, de que ocorre uma influência da idade no fenótipo dos indivíduos e também em relação ao seu corpo gorduroso. Comparando a pigmentação dos apódemas transversos aos ovários, nota-se que também no intervalo de 21 a 25 dias, encontram-se os últimos indivíduos descritos como ovários de padrão moderadamente desenvolvido (tipo C) e, a partir do intervalo de 26 a 30 dias até o último, observa-se apenas dois tipos de ovários, B1 e D, indicando possivelmente que houve estabilização da hierarquia.

Na figura 21, temos a relação da proporção do padrão de ovário em conjunto com a quantidade relativa de corpo gorduroso. Foi encontrado um total de 10 indivíduos com padrão de ovários pouco desenvolvido (padrão B1) e com quantidade relativa de 75% (bastante) e, que predominou em todos os intervalos. Realizando a análise do teste do qui quadrado, obtêm-se valores onde indicam que as proporções observadas não estão de acordo com as esperadas, com o p (valor) menor que o nível de significância fixado em 0.05, sendo muito significativo para os dois testes (tabela 4). Portanto, as chances de acerto são mínimas para se constatar que os padrões não estão sendo observados ao acaso.

**Figura 21** - Proporção de indivíduos em relação ao padrão ovariano e corpo gorduroso de acordo com a idade.



Fonte: elaborado pelo autor.

**Tabela 4** - Comparação da variação morfofisiológica: Teste X<sup>2</sup>.

	Teste X <sup>2</sup>	Graus de liberdade	Valor tabelado	P-valor
Ovários	23,78	4	9,49	0,000088
corpo gorduroso	20,54	3	7,81	0,000131

Fonte: elaborado pelo autor.

### 4.3. Aspectos comportamentais relacionados

#### 4.3.1 Comparação dos comportamentos realizados entre intervalos de idade

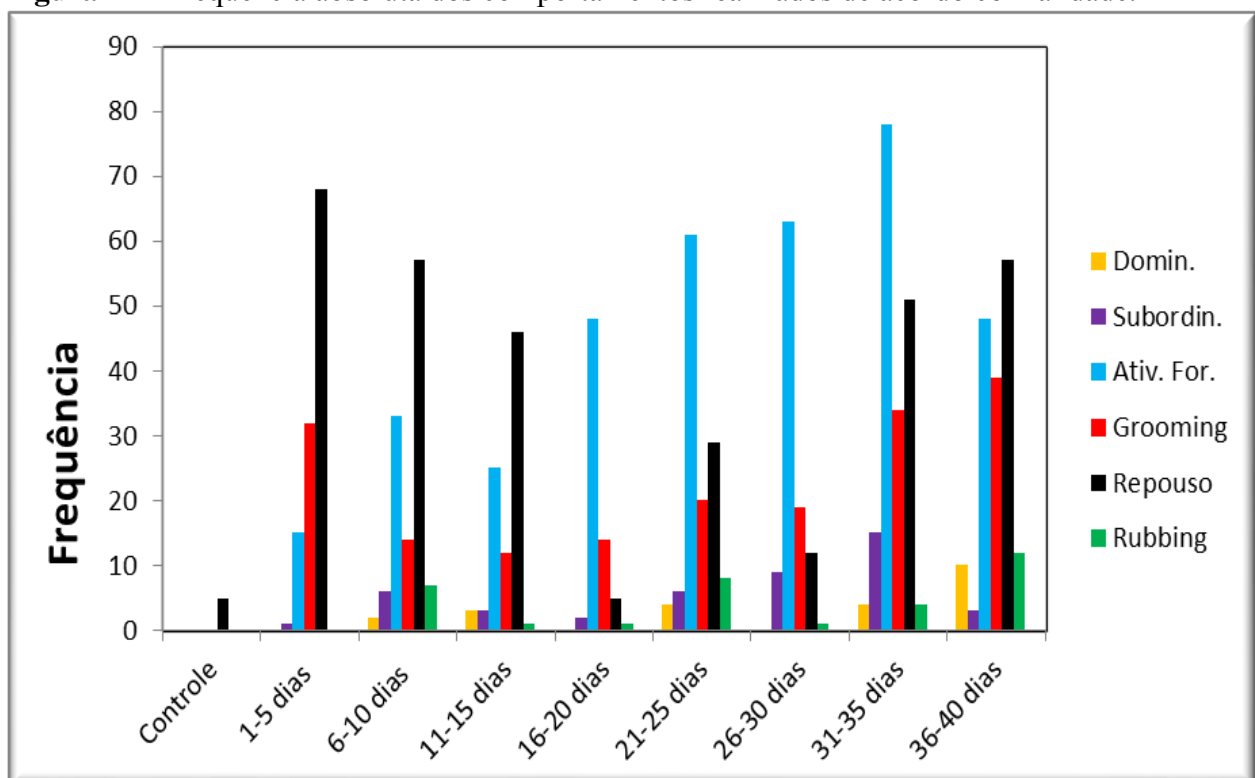
Na tabela 5 estão discriminadas as médias e desvio padrão de acordo com a idade e, na figura 21 e tabela 6 as frequências absolutas dos comportamentos. No intervalo de 1 a 5 dias, os indivíduos não realizaram comportamentos como, atividade de forragem (coleta de polpa, alimento líquido e sólido), trofalaxis e rubbing (fricção do gáster no pedúnculo); também não foi detectado nenhum indivíduo exercendo comportamento de dominância (agressão). Em relação aos comportamentos executados, foi observada a realização de comportamentos como o grooming (auto limpeza), permanecendo em repouso ou inspecionando as células. Foi observado também uma das fêmeas do intervalo recebendo ataque da dominante, de modo que realizou comportamento de subordinação. No intervalo de 6 a 10 dias, detecta-se pela primeira vez a realização do comportamento de agressão, assim como, trofalaxis, atividade de forragem e rubbing e as frequências dos comportamentos de subordinação, inspeção e repouso aumentam em relação ao intervalo anterior.

No intervalo de 11 a 15 dias, em relação ao intervalo anterior, houve um aumento na frequência dos ataques, dos comportamentos de subordinação, trofalaxis, forragem e uma diminuição nos comportamentos de rubbing, grooming, repouso e inspeção de células. O fato de ocorrer uma queda na frequência do repouso, grooming e inspeção de células, pode estar relacionado ao fato de que os indivíduos jovens, começaram a realizar atividades extra-nidais e não permanecem com tanta frequência na colônia. Isto também está evidenciado pelo aumento na frequência dos comportamentos de subordinação, pois as fêmeas mais jovens foram forçadas pelas dominantes à executar atividades de forragem.

**Tabela 5** - Médias e desvio padrão dos comportamentos de acordo com a idade

Idade	Domin (média±dp)	Subord (média+dp)	Trofalaxis (média+dp)	Forragem (média+dp)	Grooming (média+dp)	Rubbing (média+dp)	Repouso (média+dp)	Inspeção (média+dp)
<b>1 a 5</b>	0	0,2 ± 0,32	0	0	6,4 ± 3,44	0	13,6 ± 5,46	3 ± 3,84
<b>6 a 10</b>	0,4 ± 1	1,6 ± 1,51	2,2 ± 2,33	0,8 ± 0,67	6,2 ± 6,27	1,4 ± 2,33	17,4 ± 12,3	4,4 ± 6,39
<b>11 a 15</b>	0,6 ± 1,34	3,4 ± 6,06	6,4 ± 9,62	3,6 ± 3,5	6 ± 4,6	0,2 ± 0,4	13,8 ± 15,48	0,8 ± 1,3
<b>16 a 20</b>	0	0,4 ± 0,54	5,8 ± 4,08	3,6 ± 4,26	2,8 ± 1,93	0,2 ± 0,4	1 ± 0,89	0,2 ± 0,44
<b>21 a 25</b>	0,8 ± 0,88	1,2 ± 1,64	7,4 ± 5,59	4,8 ± 3,56	4 ± 3,03	1,6 ± 2,24	5,8 ± 7,16	0
<b>26 a 30</b>	0	1,8 ± 2,16	6,6 ± 6,42	5,8 ± 5,45	3,8 ± 3,54	0,2 ± 0,4	2,4 ± 2,05	0,2 ± 0,44
<b>31 a 35</b>	0,8 ± 0,84	3 ± 3,67	8,2 ± 5,85	5,8 ± 5,63	6,8 ± 4,11	0,8 ± 0,97	10,2 ± 8,97	1,4 ± 3,13
<b>36 a 40</b>	4,2 ± 5,36	0,6 ± 0,48	5,2 ± 4,87	4,4 ± 7,07	11,6 ± 8,38	1,6 ± 1,01	25,2 ± 21,74	2,4 ± 2,5

Fonte: elaborado pelo autor.

**Figura 21** - Frequência absoluta dos comportamentos realizados de acordo com a idade.

Fonte: elaborado pelo autor.

**Tabela 6** - Frequência absoluta e frequência média de todos os comportamentos de acordo com idade.

<b>Intervalo de idade</b>	<b>Frequência Absoluta</b>	<b>Frequência (média/h)</b>
1-5 dias	116	3,86
6-10 dias	172	5,73
11-15 dias	174	5,8
16-20 dias	70	2,3
21-25 dias	128	4,26
26-30 dias	104	3,46
31-35 dias	185	6,16
36-40 dias	276	9,2

Fonte: elaborado pelo autor.

O intervalo de 16 a 20 dias, se configura como aquele em que os indivíduos permaneceram pouco tempo em repouso e também por executarem com menos frequência os atos dos demais comportamentos ao se comparar os outros intervalos, evidenciando dessa forma, que os indivíduos possuíam alguma otimização nas atividades de forragem e de trofaláxis, pois se mantiveram com uma frequência mais significativa em relação aos demais intervalos. Na média da atividade de forragem, comparada ao intervalo anterior, nota-se que as médias são iguais e o desvio padrão do intervalo de 11 a 15 indicam médias menos dispersas, constatando uma melhor distribuição das médias, possivelmente porque as fêmeas não eram tão efetivas na execução das atividades quanto aos indivíduos do intervalo de 16 a 20.

No intervalo seguinte, de 21 a 25 dias, não foi observado indivíduos realizando inspeção das células, mas houve um aumento de todos os comportamentos em relação ao intervalo anterior. Com o intervalo de 26 a 30 dias, ocorre um decréscimo nas médias de alguns comportamentos (trofaláxis, grooming, rubbing e repouso) e não foi detectado nenhum ataque a estas fêmeas. De 31 a 35 dias, ocorre aumento de todos os comportamentos, com apenas a atividade de forragem se mantendo igual. Por fim, o último intervalo (36 a 40 dias) apresenta as maiores médias quanto aos comportamentos de repouso, grooming e agressão. Esta alta frequência no número das agressões, se deva ao fato de que neste intervalo foram encontradas, uma fêmea dominante e duas fêmeas hierarquicamente superiores. Em *M. cerberus styx* (COSTA FILHO, 2014; GIANNOTTI, 1999) mostraram que ocorre uma alta flexibilidade comportamental, com indivíduos com características de dominantes realizando atividades de forragem. Oliveira (2007) discute que em *M. montei* as interações agonísticas exercem papel

importante no estabelecimento da hierarquia social e que essas interações tendem a aumentar durante o ciclo da colônia.

Salienta-se que o grupo controle não foi incluído nas estatísticas comportamentais, devido a nenhuma visualização de comportamentos durante o período observado, com os indivíduos limitando-se a saírem da pupa e imediatamente repousarem na parte de trás do ninho.

Quando se aplica o teste do qui quadrado (tabela 7) para os comportamentos observados, inspeção de células, dominância, subordinação, rubbing, grooming, repouso na frente do ninho, repouso na lateral do ninho, repouso atrás do ninho, trofalaxis (adulto-adulto e adulto-larva) e de forrageamento com comportamentos relacionados (coleta de polpa vegetal e de alimento sólido ou líquido), observa-se um p(valor) obtido muito significativo, com a maioria bem próxima de zero, exceto os comportamentos de rubbing e subordinação, que foram encontrados com um p(valor) maior que o fixado para o nível de significância de 0.05%. Este teste possivelmente indica que o comportamento de subordinação, exibe uma probabilidade de que a agressão recebida e outros fatores estejam regulando este comportamento. O mesmo se aplica ao comportamento de rubbing, no qual fatores tais como ameaças à colônia ou aumento nos conflitos das mesmas, desencadearam o comportamento.

**Tabela 7** - Comparação das variações comportamentais: Teste  $X^2$ .

	Teste $X^2$	Graus de liberdade	Valor tabelado	P-valor
<b>Inspeção de células</b>	51,31	3	7,81	$\approx 0$
<b>Dominância</b>	18,34	3	7,81	0,000374
<b>Subordinação</b>	3,98	3	7,81	0,263632*
<b>Rubbing</b>	7,06	3	7,81	0,07001*
<b>Grooming</b>	29,06	3	7,81	0,000002
<b>Repouso na frente</b>	87,63	3	7,81	$\approx 0$
<b>Repouso lateral</b>	37,98	3	7,81	$\approx 0$
<b>Repouso atrás</b>	73	3	7,81	$\approx 0$
<b>Trofalaxis</b>	44,22	3	7,81	$\approx 0$
<b>Forrageamento</b>	49,7	3	7,81	$\approx 0$

Fonte: elaborado pelo autor.

#### 4.3.2 Polietismo etário em subordinadas de *Mischocyttarus montei*

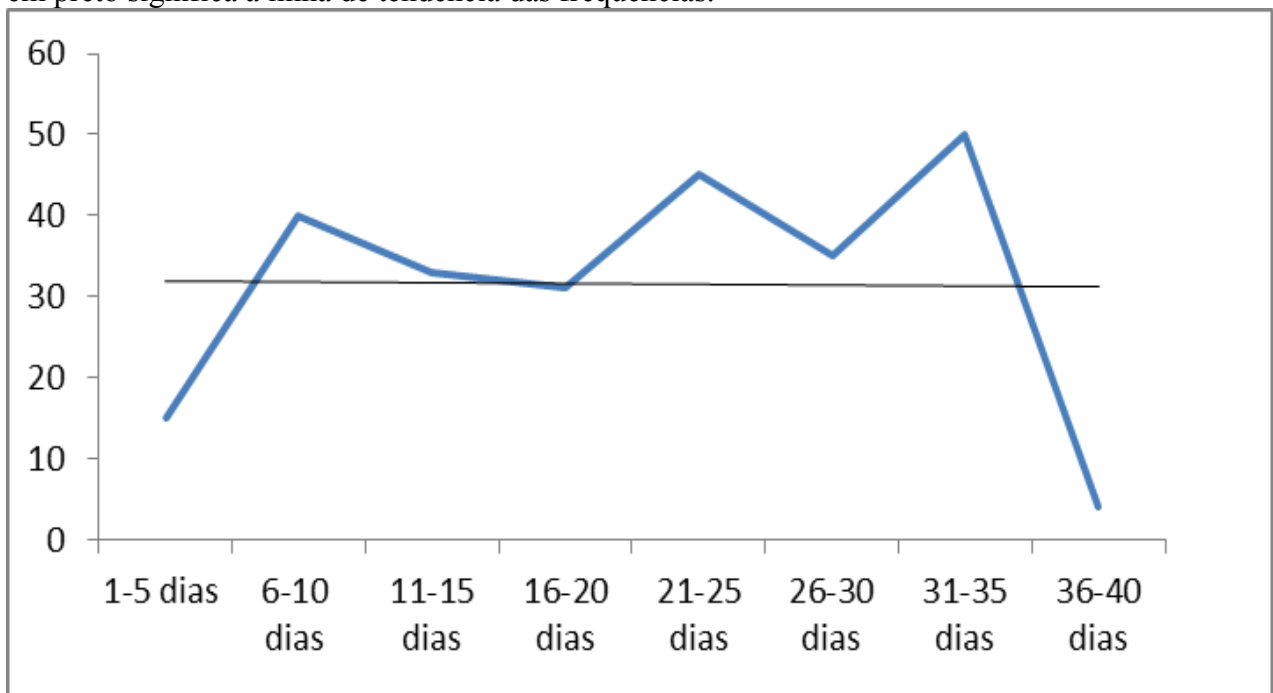
Analisando as figuras 23 e 24, é possível notar como ocorrem as frequências das funções desempenhadas das 40 subordinadas de *M. montei*, de acordo com idade. Nos dois gráficos observados, nota-se uma relação de aumento na frequência durante os primeiros intervalos de vida, em contraste a um tímido aumento nos primeiros intervalos de atividades extra-nidais. Em *M. montei*, não foram observados indivíduos realizando atividade extra-nidal no intervalo de 1 a 5 dias, mas em relação as atividades intra-nidais, os indivíduos do intervalo realizaram apenas a inspeção de células. Ainda neste intervalo, houve apenas um indivíduo que sofreu agressão. Ao analisar o intervalo de 6 a 10 dias, fica mais claro como o polietismo etário é indefinido em *M. montei*. É neste intervalo que ocorre o início das atividades extra-nidais e também ocorre um aumento dos comportamentos de inspeção de células e agressões recebidas (subordinação) pela fêmea dominante e as fêmeas hierarquicamente superiores. Ocorre uma queda na frequência do grooming em relação ao intervalo anterior e isto está ligado ao fato de os indivíduos terem permanecido pouco tempo na colônia e realizado mais atividades fora do ninho. Observando o intervalo de 11 a 15 dias, acontece uma queda na frequência das atividades intra-nidais em contraste ao aumento das atividades extra-nidais, ou seja, desde bem jovens as fêmeas já realizam atividades fora do ninho. Em *Mischocyttarus cerberus styx*, (GIANNOTTI, 1999) observou que as atividades extra-nidais eram realizadas nas duas primeiras semanas de vida, de uma taxa de 22,5% na primeira aumentando para 81,5% na segunda.

Em *M. consimilis* (DE OLIVEIRA TORRES, 2009), observou que as operárias jovens permaneciam a maior parte do tempo em repouso no ninho e, realizavam atividades intra-nidais com mais frequência, sendo que estas atividades estão proporcionalmente relacionadas à idade. As interações de dominância entre operárias e dominante-operária em *Mischocyttarus mastigophorus* mostrou ter um papel fundamental na estruturação do polietismo (O'DONNELL, 1998), mesmo com pouco efeito na competição reprodutiva da colônia. *M. montei* também exibe comportamentos de ataque por subordinadas em alguns intervalos (Ver tabela 5), até mesmo com fêmeas jovens. Os fatores que regulam o polietismo, também são estudados em outros himenópteros sociais, como abelhas e formigas (DE OLIVEIRA, 2013, LOBO, 2009, MIGUEL et al 2009). Com *Atta laevigata* (GUIMARÃES, 2010), encontrou indivíduos que realizam atividades fora da colônia com menor longevidade do que aqueles que a desempenham em seu

ambiente interno, encontrando maior crescimento de fungos (micélio) no corpo do animal que forrageia, do que aqueles de dentro da colônia. (WEST-EBERHARD, 1969) discute que em termos de evolução, o poliestismo é encontrado em espécies basais eussociais até aquelas eussociais derivadas, com este mecanismo indicando uma possível relação com os ancestrais solitários do grupo dos himenópteros sociais.

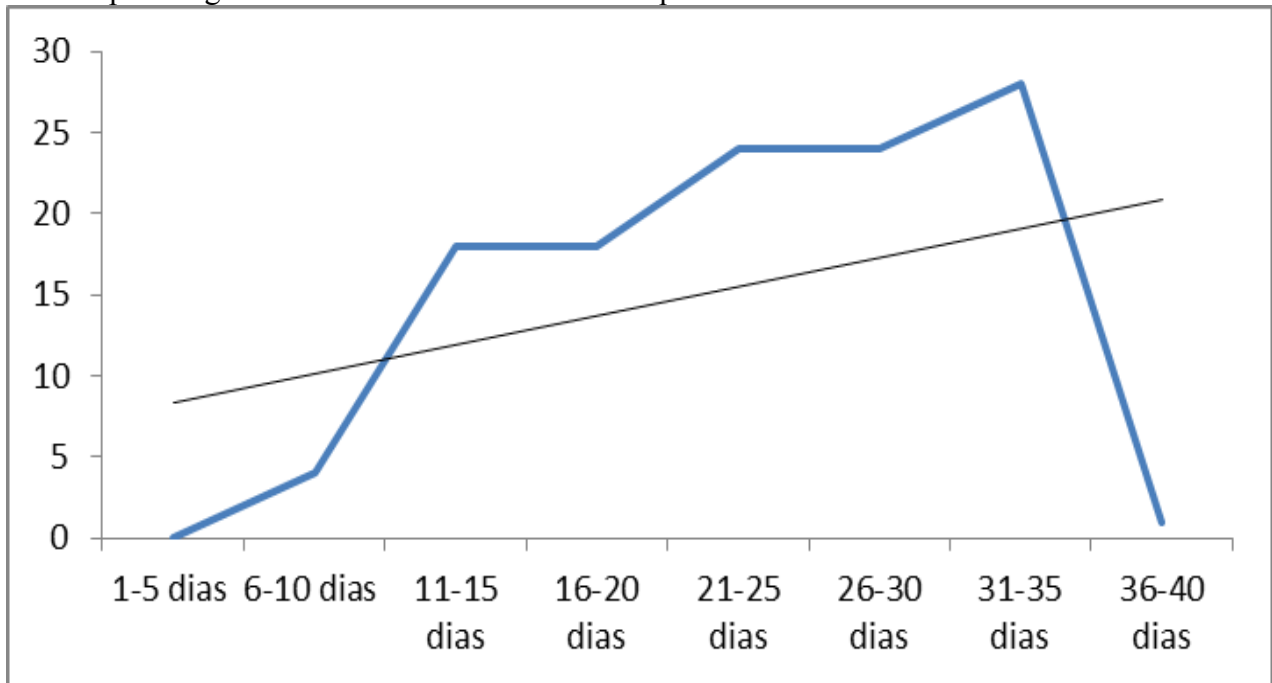
É notável que em *Mischocyttarus montei* ocorre uma alta plasticidade comportamental, devido a esta espécie apresentar colônias pequenas e frágeis, que estão sujeitas a queda por ventos e que devido a isso, adotam a estratégia de terem disponíveis subordinadas jovens que realizem atividades extra-nidais para obterem recursos para a colônia.

**Figura 23** - Frequência das atividades intra-nidais de subordinadas de acordo com a idade. A reta em preto significa a linha de tendência das frequências.



Fonte: elaborado pelo autor

**Figura 24** - Frequência das atividades extra-nidais de subordinadas de acordo com a idade. A reta em preto significa a linha de tendência das frequências.

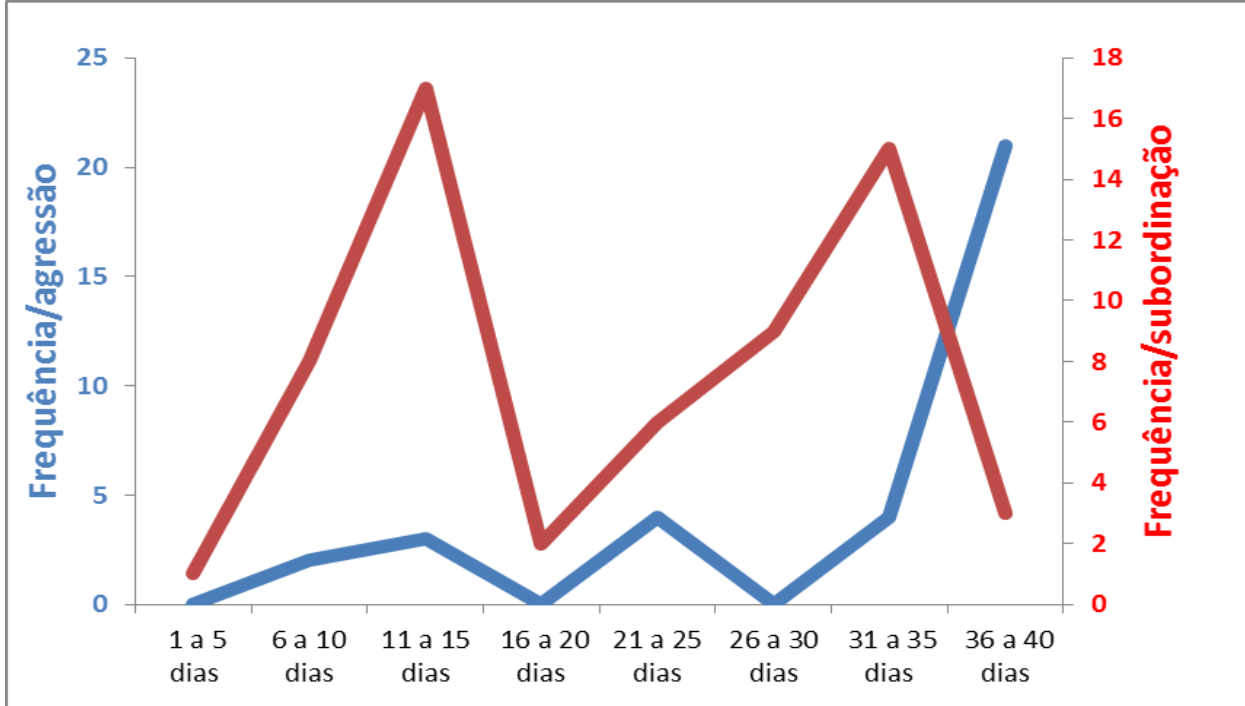


Fonte: elaborado pelo autor.

#### 4.3.3 Relação dos comportamentos de agressão e subordinação com os padrões fenotípicos e morfofisiológicos de acordo com a idade

Na figura 25 estão representadas as frequências e a comparação dos comportamentos executados de dominância (agressão) e subordinação de acordo com a idade. É notável que ao longo dos intervalos as curvas destes dois comportamentos atingem alguns ápices em intervalos parecidos e, dessa forma exibem um mesmo padrão, ocorrendo apenas uma inversão no último intervalo (36 a 40 dias). Estes dois comportamentos foram utilizados como parâmetros para diferenciar fêmeas dominantes, fêmeas hierarquicamente superiores e subordinadas, em coerência com o seu status reprodutivo (ver figura 17). A explicação do aumento dos comportamentos de agressão no último intervalo está relacionada à observação de três fêmeas com características de dominantes ou hierarquicamente superiores, que corrobora com estudos que indicam uma maior agressividade de fêmeas mais velhas, as quais substituirão a dominante, e este fenômeno é conhecido como gerontocracia, relatado em, *Polistes lanio*, *P. versicolor*, *P. instabilis* e *M. cassununga*, (GIANNOTTI; MACHADO 1997; GOBBI, 1977, HUGHES; STRASSMAN, 1988, MURAKAMI; SHIMA, 2006, MURAKAMI, 2007), respectivamente.

**Figura 25** - Comportamentos de agressão e subordinação de acordo com a idade.



Fonte: elaborado pelo autor.

Ao traçar o perfil das fêmeas com base em seu comportamento (agressão ou subordinação) e padrão morfofisiológico (ovário do tipo D, ver figura 17), encontramos uma fêmea que foi considerada a poedeira principal, indivíduo Crem/colônia 06 e mais quatro fêmeas, que foram consideradas hierarquicamente superiores. Estes indivíduos foram determinados, dessa forma, principalmente através da análise dos ovários bem desenvolvidos e com a espermateca contendo espermatozoides.

Ao comparar os fenótipos (tabela 8), verifica-se uma predominância de indivíduos com coloração mais preta, do que aqueles com uma coloração intermediária (mescla de preto e castanho), que talvez possuam relação com os comportamentos de dominância (agressão) e do reconhecimento da dominante ou das fêmeas hierarquicamente superiores pelas subordinadas. É curioso notar que, o indivíduo do intervalo de 11 a 15 dias, Verdesc/Colônia 17 foi a fêmea mais jovem encontrada inseminada e apresentou como fenótipo, os padrões fenotípicos intermediários CF2, MT2, MS2, PR2 e PE2 (ver figuras 5 e 6). Outro fato notável, é que esta fêmea foi agredida 14 vezes pela fêmea dominante e não foi observado em nenhum momento ela desempenhando atividades de forragem ou de trofalaxis, apenas permanecendo em repouso ou realizando grooming. Este alto número de agressões recebidas, em comparação aos demais intervalos,

possivelmente pode estar relacionado ao status reprodutivo atingido pelo indivíduo, constituindo-se uma potencial ameaça ao posto da dominante no ranking na hierarquia, uma vez que o indivíduo também apresentava bastante corpo gorduroso cerca de 75% (ver figura 16), sendo considerado essencial para manter o seu status reprodutivo. Esta evidência demonstra que em *M. montei*, indivíduos relativamente jovens podem adquirir um status reprodutivo precocemente, assim como, em *Mischocyttarus drewseni* (JEANNE, 1972).

Os outros indivíduos inseminados apresentaram todos, comportamentos de subordinação, com exceção do indivíduo Crem/Colônia 11 que pertence ao intervalo de 36 a 40 dias, realizando 11 vezes o comportamento de agressão e, seu fenótipo correspondeu aos padrões CF3, MT3, MS3, PR3 e PE3, possuindo uma quantidade de 100% de corpo gorduroso. As demais fêmeas (Bran/Colônia 12, Amar/Colônia 3A e Verm/Colônia 3A) foram observadas também realizando atividades de forragem e, devido a isso foram consideradas hierarquicamente superiores. Resultados encontrados em estudos com *M.cassununga* (MURAKAMI e SHIMA, 2006, MURAKAMI et al 2009), *M. cerberus styx* (COSTA FILHO, 2010; SILVA, 2007) e *M. montei* (OLIVEIRA, 2007), também relatam que indivíduos com características de dominantes ou hierarquicamente superiores, desempenharam funções típicas de forrageadoras.

Outro fato notável é a presença de mais de uma fêmea inseminada em uma mesma colônia, colônia 3A, com resultados semelhantes mostrados outra vez por Costa Filho (2010), Silva (2007) com *M. cerberus styx*, Murakami e Shima (2006), Murakami et al (2009) com *M. cassununga* e Oliveira (2007) com *M. montei*.

**Tabela 8** - Comparação dos indivíduos dominantes e hierarquicamente superiores em relação ao seu fenótipo e comportamento de dominância (agressão) e subordinação.

Fêmeas	Dominância (agressão)	Subordinação	Fenótipo	Intervalo
Verdesc/Colônia 17	0	14	CF2/PE2/MS2/MT2/PR2	11 a 15
Bran/Colônia 12	1	3	CF2/PE2/MS2/MT2/PR2	31 a 35
Crem/Colônia 06 (poedeira principal)	11	0	CF3/PE3/MS3/MT3/PR3	36 a 40
Amar/Colônia 3A	9	1	CF3/PE3/MS3/MT3/PR3	36 a 40
Verm/Colônia 3A	0	1	CF3/PE3/MS3/MT2/PR3	36 a 40

Fonte: elaborado pelo autor.

## 5 CONCLUSÕES

- A) Nos intervalos de 1 a 5 dias os olhos conservam-se pretos, enquanto que nos intervalos posteriores ocorre uma variação na despigmentação, tendo o seu início aos 6 dias de idade.
- B) Os apódemas transversos começam a se pigmentar no intervalo que vai de 26 a 30 dias e isto está relacionado com a pouca quantidade de tecido gorduroso.
- C) O polietismo etário não é bem definido, mostrando que existe uma alta plasticidade comportamental na espécie.
- D) O fenótipo de indivíduos dominantes e hierarquicamente superiores, é distinto dos subordinados, tendendo a ser mais escuros.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CARPENTER, J. M. The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). **Syst.Entomol.** Oxford, v.7, p. 11-38, 1982.
- CARPENTER, J. M. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. In: GOLDBLATT, P. (Ed.). **Biological relationships between Africa and South America**. New Haven: Yale University Press, 1993, p. 139-155.
- CHITTKA, L; DYER, A. "Your face looks familiar." **Nature**. London, v. 481, p.154-155, 2012.
- 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)**. 47 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Grau de Bacharelado e Licenciatura em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2010.
- COSTA FILHO, V. C. **Estudo comparado sobre a flexibilidade comportamental das castas de duas espécies de vespas eussociais do gênero *Mischocyttarus* (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. 87 f. Dissertação de Mestrado (Mestre em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2014.
- COWAN, D.P. The solitary and presocial Vespidae. In: ROSS, K. G.; MATTHEWS, R.W. **The solitary and presocial Vespidae**. London: Comstock Publishing Associates. 1991, p. 36-69.
- DA CUNHA, M. A. S; DA CRUZ LANDIM, C. Modificações histológicas e histoquímicas do corpo gorduroso de rainhas de *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera, Formicidae) durante o primeiro ciclo reprodutivo. **Acta Biológica Paranaense**. Curitiba, v. 12, p. 7-9, 1983.
- DE OLIVEIRA, M. E. C. **Polietismo e detecção de vírus deformador das asas em abelha *Apis mellifera scutellata* (Africanizada) e *Apis mellifera ligustica* (Europeia)**. 179 f. Tese de Doutorado (Doutor em Entomologia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz, Piracicaba. 2013.
- DE OLIVEIRA TORRES, V. **Divisão de trabalho, polietismo temporal e aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus consimilis* Zikán, 1949 (HYMENOPTERA: VESPIDAE)**. 83 f. Dissertação de Mestrado (Mestre em Entomologia e Conservação da Biodiversidade) - Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados. 2009.
- DESHPANDE, S. A. et al. Wasp who would be queen: a comparative study of two primitively eusocial species. **Current Science**, Bangalore, v. 91, p. 332-336, 2006.
- DESUÓ, I. C. et al. Overview of caste differentiation in the Polistinae, emphasizing the neotropical swarm-founding Polistinae (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, Feira de Santana, v. 53, p. 851-889, 2009.

DESUÓ, I. C. et al. Caste asymmetries in the Neotropical Swarm-Founding Wasp *Polybia* (Trychothorax) *ignobilis* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**. Feira de Santana, v. 57, p. 51-70, 2011.

DOWNING, H. A.; JEANNE, R. L. Intra-and interspecific variation in nest architecture in the paper wasp *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux**, Paris, v. 33, p. 422-443, 1986.

FELIPPOTTI, G.T. **Estudos morfométricos sobre a diferenciação de castas em *Dolichovespula maculata* Linnaeus 1763 (Hymenoptera, Vespidae, Vespinae) e *Protopolybia chartegoides* Gribodo 1891 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae)**. 84 f, Dissertação de Mestrado (Mestre em Entomologia) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras. USP, Ribeirão Preto. 2006.

FELIPPOTTI, G. T. **Composição de enxames de vespas sociais Neotropicais (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae: Epiponini) e suas implicações com a evolução do comportamento social**. 216 f, Tese de Doutorado (Doutor em Ciências) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras. USP, Ribeirão Preto. 2010.

GADAGKAR, R. The social biology of wasps. In: KENNETH, G; R.W. MATTHEWS, R.W. ***Belonogaster, Mischocyttarus, Parapolybia and independent-founding Ropalidia***. London: Comstock Publishing Associates, 1991, p. 149-190.

GIANNOTTI, E; MACHADO, V. L. L. Queen replacement in post-emergent colonies of the social wasp, *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 41, p. 9-11, 1997.

GIANNOTTI, E. Social organization of the eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, Feira de Santana, v. 33, p. 325-338, 1999.

GOBBI, N. **Ecologia de *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae)**. 229 f, Tese de Doutorado (Doutor em Ciências Biológicas) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras. USP, Ribeirão Preto. 1977.

GUIMARÃES, M. R. F. et al. **Polietismo e expectativa de vida em operárias de *Atta laevigata***. 49 f, Dissertação de Mestrado (Mestre em Entomologia) - Instituto de Biociências, Universidade Federal de Viçosa. Viçosa. 2010.

JEANNE, R. L. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool.** Cambridge, v. 144, p. 63-150, 1972.

JEANNE, R. L. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Ann. Rev. Entomol. Soc.** Stanford, v.25, p. 371 - 396, 1980a.

JEANNE, R. L. Polyethism. **The social biology of wasps**, Cornell University Press, p. 389-425, 1991.

JEANNE, R. L.; CASTELLÓN-BERMUDEZ, E. G. Reproductive behavior of a male neotropical social wasp, *Mischocyttarus drewseni* (Hymenoptera, Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.** Manhattan, v. 53, p. 271-276, 1980b.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. II. **Journal of theoretical biology.** London, v. 7, p. 17-52, 1964.

HUGHES, C. R.; STRASSMANN, J. E. Age is more important than size in determining dominance among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes instabilis*. **Behaviour**, London, v. 107, p. 1-14, 1988.

LOBO, C. H. **Determinantes moleculares do polietismo sequencial em *Apis mellifera***. 130 f, Tese de Doutorado (Doutor em Ciências) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras. USP, Ribeirão Preto. 2009.

MIGUEL, T. B; DEL-CLARO, K. Polietismo etário e repertório comportamental de *Ectatomma opaciventre* Roger, 1861 (Formicidae, Ponerinae). **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 7, p. 5-12, 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**. 155 f, Dissertação de Mestrado (Mestre em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2007.

MURAKAMI, A. S. N. **Mediadores comportamentais e comunicação química da vespa eussocial basal *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. 215 f. Tese de Doutorado (Doutor em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2012.

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**, Feira de Santana, v. 48, p 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. Kansas Entomol. Soc.** Manhattan v. 83, p. 163-171, 2010.

MURAKAMI, A. S. N. et al. More than one inseminated female in colonies of the independent-founding wasp *Mischocyttarus cassununga* Von Ihering (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 53, p. 653-662, 2009.

NAUG, D. Ergonomic mechanisms for handling variable amounts of work in colonies of the wasp *Ropalidia marginata*. **Ethology**, Berlin, v. 107, p. 1115-1123, 2001.

NODA, S. C. M. **Determinação e diferenciação de castas em *Mischocyttarus (Mischocyttarus) drewseni* Saussure, 1857 (Hymenoptera, Vespidae) de acordo com a perspectiva nutricional e aspectos relacionados.** 119 f, Tese de Doutorado (Doutor em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2005.

NODA, S. C. M. et al. Dominance hierarchy in different stages of development in colonies of the primitively eusocial wasp *Mischocyttarus cerberus styx* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, Feira de Santana, v. 38, p. 603-614, 2001.

NODA, S. C. M., et al. Morphological and physiological caste differences in *Synoeca cyanea* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini) according to the ontogenetic development of colonies. **Sociobiology**, Feira de Santana, v. 41, p. 547-569, 2003.

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

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

OLIVEIRA, V. C. **Comportamentos de dominância e subordinação da vespa eussocial primitiva *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* ZIKÁN 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini).** 82 f, Trabalho de Conclusão de Curso (Grau de Bacharelado e Licenciatura em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2003.

OLIVEIRA, V. C. **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas de *Mischocyttarus (monogynoecus) montei*, ZIKÁN, 1903 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à regulação social das colônias.** Dissertação de Mestrado (Mestre em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2007.

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

PONCE, R. **Etograma de *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* ZIKÁN, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini).** 55 f, Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação (Grau de Bacharelado e Licenciatura em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2001.

REEVE, H. K. The social Biology of wasps. In: ROSS, K. G; MATTHEWS. R. W. ***Polistes***.. London: Cornell University. 1991, p. 99-147.

RICHARDS, O. W; RICHARDS, M. J. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Trans. R. Ent. Soc. Lond.** London, v.102, p. 1-170, 1951.

RICHARDS, O. W. The biology of the social wasp (Hymenoptera, Vespidae). **Biological reviews.** Cambridge, v. 46, p. 483 - 528. 1971.

RICHARDS, O. W. The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae (Hymenoptera, Vespidae). **Trans. R. Ent. Soc. Lond.** London, v.102, p. 1-170, 1978.

RÖSELER, P. F. et al. Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp, *Polistes gallicus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 15, p. 133-142, 1984.

RUSINA, L. Y. et al. Modes of colony foundation by females of different morphotypes in the paper wasps (Hymenoptera, Vespidae, *Polistes Latr.*). **Entomological Review**, Washington, v. 87, p. 1155-1173, 2007.

SAKAMOTO, S.T. **Ciclo de vida de *Mischocyttarus (Monogynoecus) montei* ZIKÁN, 1949 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini)**. 75 f, Trabalho de Conclusão de Curso (Grau de Bacharelado e Licenciatura em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. 2000.

SHEEHAN, M. J. et al. Specialized visual learning of facial signals of quality in the paper wasp, *Polistes dominula*. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 113, p. 992-997, 2014.

SHIMA, S. N. et al. Morphological caste differences in some Neotropical swarm-founding polistine wasps: I. *Apoica flavissima* (Hymenoptera, Vespidae). **Japanese journal of entomology**, Tokyo, v. 62, p. 811-822, 1994.

SHIMA, S. N. Morphological caste differences in the neotropical swarm-founding polistine wasps IV: *Pseudopolybia vespiceps*, with preliminary considerations on the role of intermediate females in the social organization of the Epiponini (Hymenoptera Vespidae). **Journal of Hymenoptera Research**, Washington, v.7, p. 280-295, 1998.

SHIMA, S. N. et al. Morphological caste differences in some neotropical swarmfounding Polistinae wasps. *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Sociobiology**, Feira de Santana, v.35, p. 131-134, 2000.

SHIMA, S.N. et al. Influence of the colony cycle on physiological and morphological caste variation in the perennial Neotropical swarming-founding social wasp, *Protonectarina sylveirae* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini). **Sociobiology**, Feira de Santana, v. 42, p. 449-466, 2003.

SILVA, I. M. **Diferenciação etológica e morfofisiológica das castas *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini), com especial referência à dinâmica do estabelecimento da hierarquia social**. 94 f, Dissertação de Mestrado (Mestre em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista. 2007.

SILVEIRA, T. S. Phylogeny of wasps of the genus *Mischocyttarus* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Entomologia**. São Paulo, v. 52, p. 510-549, 2008.

TAVERNA, L. G. **Estudos morfométricos sobre as diferenças entre as castas na vespa social neotropical, *Polybia emaciata* (Hymenoptera, Vespidae, Epiponini)**. 64 f, Dissertação de Mestrado (Mestre em Ciências) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras. USP, Ribeirão Preto. 2006.

TIBBETTS, E. A. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, London, v. 269, p. 1423-1428, 2002.

TIBBETTS, E. A.; LINDSAY, R. Visual signals of status and rival assessment in *Polistes dominulus* paper wasps. **Biology Letters**, London, v. 4, p. 237-239, 2008.

TOGNI, O. C; GIANNOTTI, E. Colony defense behavior of the primitively eusocial wasp, *Mischocyttarus cerberus* is relateds to age. **Journal of Insect Science**, v. 10, n. 1, p. 136, 2010.

TURILLAZZI, S et al. Reproductive capacity of single foundress and associated foundress fameles of *Polistes gallius* (L.) (Hymenoptera, Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology**, Firenze, v. 16, p. 75-88, 1982.

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

WEST-EBERHARD, M.J. The social biology of Polistinae wasps. **Misc. Publs.Mus.Zool. Univ. Michigan**, v. 140, p. 1-101, 1969.

WEST-EBERHARD, M. J. Monogyny in “polygynous” social wasps. In: **Proceedings of the VII Congress of IUSSI London**. 1973.

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

Rio Claro, 06 de julho de 2016.

---

Eduardo Pin  
(Orientando)

---

Sulene Noriko Shima  
(Orientadora)