UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

DIFERENÇAS INDIVIDUAIS NO COMPORTAMENTO FORRAGEIRO DE *Polistes versicolor* OLIVIER, 1872 (VESPIDAE, POLISTINAE)

FELIPE GONÇALVES BROCANELLI

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

Fevereiro - 2015

FELIPE GONÇALVES BROCANELLI

DIFERENÇAS INDIVIDUAIS NO COMPORTAMENTO FORRAGEIRO DE *Polistes versicolor* OLIVIER, 1872 (VESPIDAE, POLISTINAE)

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

Orientador: Profa. Dra. Maria José de Oliveira Campos

Co-orientador: Profa. Dra. Sulene Noriko Shima

Rio Claro

2015

595.798 Brocanelli, Felipe Gonçalves
B863d Diferenças individuais no comportamento forrageiro de Polistes versicolor Olivier, 1872 (VESPIDAE, POLISTINAE) / Felipe Gonçalves Brocanelli. - Rio Claro, 2015
114 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Maria José de Oliveira Campos
Coorientador: Sulene Noriko Shima

1. Vespa. 2. Coleta de recursos. 3. Hierarquia. 4. Sequenciamento genético. I. Título.

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

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, à minha família. Meu pai e minha mãe, Sérgio e Lúcia, que sempre colocaram minha educação como prioridade, desde o maternal até a pós-graduação. Sacrificaram muita coisa em suas vidas para que eu tivesse uma boa formação, tanto educativa quanto como cidadão. Este trabalho é de vocês também, com certeza. Agradeço (até) ao meu irmão, Bruno, cujas brincadeiras e zoações sempre me divertiram e tiraram o peso da pressão de minhas costas nos momentos de estresse.

Aos meus avós, principalmente meu avô, Alfredo (*in memorium*), o grande responsável pela minha escolha pela Biologia. Obrigado pelas pescarias, pelas conversas, por me ensinar a carpir (hahaha), a plantar, a cuidar de um canteiro e diversas outras coisas. Por mais simples que pareçam, tiveram uma importância muito grande para mim, ainda mais agora.

À minha orientadora, Dra. Maria José de Oliveira Campos, conhecida por todos como Zezé, o meu obrigado. Juntos desde o fim de 2007, uma grande parceria. Agradeço pelas conversas, ideias e oportunidades de sair para campo (coisa que adoro). Comecei meu estágio e TCC com as abelhas e termino o Mestrado com as vespas, porém amando os dois grupos!

À minha Co-orientadora, Dra. Sulene Noriko Shima, pela ajuda neste trabalho com conversas e discussões ao longo das tardes no Departamento de Zoologia. Quantas vezes paramos de falar em trabalhos e artigos e escorregamos para temas do dia-a-dia, mais corriqueiros (e mais divertidos também).

Um agradecimento especial à Dra. Mariana Lyra pela ajuda e disponibilidade em todas as questões referentes às identificações de minhas amostras de presas. Obrigado Mari, pelos materiais, pelos ensinamentos e pela atenção dada a mim. Sem você, essa parte de meu trabalho não existiria.

Obrigado também à minha sala, CBI 2007, turma fantástica na qual conheci diversos "melhores amigos". A turma se dissipou, os colegas se espalharam, mas a amizade e companheirismo permanecem para sempre. Boa sorte e sucesso a todos!

Agradeço aos demais colegas da família Biologia, bem como aos de outros cursos. Foram muitas festas, conversas e brincadeiras. Com certeza a melhor fase de nossas vidas.

Ao pessoal do laboratório, os famosíssimos GEECAS, pelas conversas e discussões. Pelas oportunidades de trabalho e pela filosofia do "todos ajudam todos". Essa é a base e a ideia de sermos um grupo. Não me esquecerei das brincadeiras, das saídas de campo sempre alegres e divertidas. Podíamos estar cansados, mas estávamos felizes também.

O meu obrigado aos colegas do Departamento de Ecologia e Zoologia, pelos cafés e conversas no meio do corredor. Ao Beto e ao Cláudio, em especial, pela oportunidade de ter sido monitor em suas aulas de Invertebrados I e II tantas vezes e nunca enjoar das preparações e das aulas. Isso é por conta de vocês! Continuem assim, sempre brincalhões, com um sorriso no rosto e uma piada na ponta da língua.

Termino aqui meus agradecimentos escrevendo que não! Não me esqueci de você, Talitta, minha companheira de todas as horas. Seu lugar está mais que garantido nessa seção e também no meu coração. Sempre ali, ao meu lado, com seu jeito carinhoso e brincalhão. Inteligente, aplicada, também apaixonada pela Biologia... sempre a postos para me ajudar com qualquer coisa. Desejo tudo de bom a você, muito sucesso na sua vida!

RESUMO

Polistes versicolor é uma das espécies mais estudadas e conhecidas do gênero no Brasil. Ocorre em todo o território nacional, é bem adaptada ao ambiente antropizado, não possui diferenciação morfológica de castas e por isso seu sistema de hierarquia é baseado principalmente em aspectos comportamentais, distinguidos por atos de dominância e subordinação. Por alimentar suas larvas principalmente com proteína animal (maioria oriunda de lagartas de lepidópteros), as vespas do gênero, inclusive da presente espécie apresentam um grande potencial promissor como controladores biológicos, muitas vezes de pragas de cultivos agrícolas economicamente importantes para o homem. Dessa forma, o presente trabalho visou acompanhar características da biologia e dos processos associados à construção da hierarquia dos indivíduos da colônia com a finalidade de relacioná-las com seu comportamento forrageiro e as principais espécies de presas utilizadas na sua alimentação. Os resultados encontrados corroboram observações de estudos já realizados de que ninhos de *P. versicolor* exibem ambas estratégias de fundação – haplo e pleometrose -, bem como a assincronia dessas fundações, que ocorreram ao longo de grande período do ano (agosto – abril). Foi constatada também a presença dos chamados agregados de inverno ao longo da estação fria (maio – agosto). Observações pontuais realizadas acerca da formação da hierarquia e do comportamento forrageiro em alguns ninhos possibilitaram inferir que a vespa dominante é um dos indivíduos que mais exibem comportamentos agressivos contra outros, bem como é o que passa quase todo o tempo no ninho, sem realizar atividades de campo. A idade relativa das poedeiras variou entre ninhos, ora sendo uma das mais velhas, ora a mais nova, ou em níveis intermediários. A análise das viagens executadas pelas forrageiras permitiu associar que os diferentes recursos tendem a ser explorados em determinados períodos do dia, dependendo das necessidade momentâneas da colônia. Em média, as viagens com água duraram menos que os outros materiais, enquanto retornos com proteína animal foram os mais demorados. Não foi encontrada relação entre a posição no *ranking* das vespas com o tipo de recurso coletado por cada uma. Algumas amostras de presas foram identificadas geneticamente, das quais a maioria pertencente à ordem Lepidoptera (7 famílias no total). Além disso, outras quatro ordens foram amostradas, atestando o fato de que essas vespas exibem hábitos generalistas quanto à coleta protéica. Foi possível concluir também que os indivíduos podem otimizar seu tempo e economizar energia na procura de alimento, retornando a locais previamente visitados e transportando outras porções/indivíduos da mesma espécie predada anteriormente.

Palavras-chave: *Polistes versicolor*, Comportamento forrageiro, Hierarquia, Sequenciamento genético.

ABSTRACT

Polistes versicolor is one of the most studied and known species of its genus in Brazil. It occurs throughout the national territory, is well adapted to human environment, lacks morphological caste differences and thus its hierarchical system is mainly based on behavioral features, distinguished by dominance/subordination acts. For feeding their larvae mainly with animal protein (most of them Lepidoptera caterpillars), *Polistes* wasps show great potential in biological control programs, possibly preying on some pests that attack economically important crops to men. This way, this study aimed to assess some biological features and processes related to hierarchy formation on *P. versicolor* colonies as well, in order to see their relationship with foraging activities. This work's outcomes show what many other studies have seen; queens found their nests either alone or in groups, and nest foundations are asynchronic, which can occur from August to April. One winter aggregation was observed during the cold season (May – August). Data collection on hierarchy formation and foraging behavior in some nests ensured us to say that the dominant wasp is one of the most aggressive individuals, and also spends most of its time at the comb, without leaving it. Relative age of these queens varied between nests; in some cases they were the oldest, in some the youngest and in some they presented intermediate ages. The trips executed by foragers allowed us to affirm that each resource shows a trend to be collected in specific periods along the day, depending on the colony needs. In average, water trips lasted less than other materials, while returns with animal protein lasted longer. It was not found any kind of relation between the position on ranking of wasps and the type of resource explored by each one. Some prey samples were genetically identified, most of them belonging to order Lepidoptera (7 families). Moreover, other four orders were recognized, attesting that *P. versicolor* presents generalists habits. It was also possible to conclude that wasps are able to optimize their time and save energy when searching for animal protein, once they can return to previously visited areas and carry another portion/individual of a yet preyed species.

Keywords: *Polistes versicolor*, Foraging behavior, Hierarchy, Barcoding.

SUMÁRIO

Página

1. INTRODUÇÃO 7

1.1. Estruturação e manutenção da hierarquia social em *Polistes* 11

1.2. Características do comportamento forrageiro em *Polistes* 16

2. OBJETIVOS 22

3. MATERIAL E MÉTODOS 23

3.1. Área de estudo e período de coleta de dados 23

3.2. Transferência dos ninhos 24

3.3. Desenvolvimento das colônias 24

3.4. Observação das atividades das vespas 25

3.4.1. Marcação dos indivíduos 25

3.4.2. Estabelecimento das relações de dominância e subordinação 25

3.4.3. Análise do comportamento forrageiro 26

3.5. Coleta e identificação das presas 27

3.6. Análise estatística 29

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO 30

4.1. Características do ciclo biológico de *Polistes versicolor* 30

4.2. Estrutura hierárquica x comportamento forrageiro das colônias 41

Ninho J8 42

Ninho JP2 63

Ninho J12 81

5. CONCLUSÕES 99

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 101

1. INTRODUÇÃO

Entender a origem e evolução do comportamento social nos diferentes grupos de animais é um objetivo histórico dos pesquisadores e tem sido alvo de um grande número de estudos até hoje. Nesse aspecto, os insetos sociais e principalmente o gênero *Polistes* tornam-se um grupo chave para compreender a evolução do comportamento social dos Hymenoptera (WEST-EBERHARD, 1969).

A concepção de uma sociedade implica no surgimento de relações de organização e hierarquia entre seus integrantes (PARDI, 1948) na qual cada indivíduo exerce uma atividade específica e relacionada à sua posição na cadeia hierárquica. Embora muito se saiba sobre as condições e vantagens de se viver em sociedade, o surgimento e evolução da eussociabilidade, não só em insetos, mas também em outros grupos animais, ainda é "calorosamente" discutida. A Teoria de "kin selection" proposta por Hamilton (1964) prediz que em certas ocasiões é mais vantajoso para fêmeas de uma colônia cuidar da prole de suas irmãs ou tias do que colocar seus próprio ovos, de modo a garantir a passagem de seus genes para a próxima geração com maior sucesso. Além disso, a teoria considera a convivência em grupo de indivíduos aparentados como fator causador da eussociabilidade, e parece ser a mais conceituada e aceita pelos estudiosos do assunto (HUGHES et al., 2008; ZANETTE; FIELD, 2011). Tentativas atuais de invalidar tal teoria e apresentar novas concepções acerca da convivência em sociedade (e.g. NOWAK et al., 2010) sofreram severas críticas de inúmeros pesquisadores (ABBOT et al., 2011; BOOMSMA et al., 2011; FERRIERE; MICHOD, 2011; HERRE; WCISLO, 2011; STRASSMANN et al., 2011).

A convivência em um sistema social expande e cria diferentes estratégias para coleta de recursos e manutenção da colônia. O contato com outros indivíduos, transferência de

informações e divisão de trabalho tornam-se possíveis, e os hábitos sociais exibidos por alguns vespídeos possibilitam o aparecimento de uma rica gama de comportamentos adotados frente às suas necessidades (RAVERET-RICHTER, 2000). Por exemplo, insetos sociais podem apresentar colônias pequenas, com poucos indivíduos, ou outras gigantescas, abrigando milhares ou até milhões deles; ninhos podem ser fundados por um ou inúmeros indivíduos, cuja duração pode se estender desde poucos meses até vários anos; colônias podem ser constituídas por machos e fêmeas, enquanto em outras os machos aparecem apenas nos períodos de dispersão; algumas espécies podem se reproduzir assexuadamente (e.g. afídeos), outras por mecanismos sexuados (QUELLER; STRASSMANN, 1998).

A família Vespidae é dividida em seis subfamílias, de acordo com Carpenter (1993): Euparagiinae, Masarinae, Eumeninae, Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae. Juntamente com as abelhas, as vespas apresentam uma série de comportamentos graduados, que abrangem dessa forma espécies que variam de hábitos desde solitários até eussociais. Cowan (1991) dividiu os vespídeos em diferentes categorias de acordo com o grau de sociabilidade das espécies. Em seu trabalho, foram apresentados os conceitos de espécies solitárias, pressociais (subsociais, parassociais, comunais, quasissociais, semissociais) e eussociais (eussociais basais, altamente eussociais). No grupo em questão, apenas as subfamílias Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae apresentam espécies eussociais (CARPENTER, 1993).

O gênero *Polistes* parece preencher todos os requisitos para ser considerado o principal grupo de estudo envolvendo o comportamento social (EVANS, 1958; WEST-EBERHARD, 1969; GOBBI; ZUCCHI, 1980; CARPENTER, 1991; 2003; ARAÚJO et al., 2010). As mais de 200 espécies do gênero (CARPENTER, 1996) podem ser encontradas ao longo de uma grande extensão continental, englobando áreas tropicais, subtropicais e temperadas; apresentam ciclo curto de vida e constroem ninhos abertos e relativamente pequenos, facilitando a observação e marcação dos indivíduos (WEST-EBERHARD, 1969; JANDT et al., 2014). Além disso, o número de espécies que habita regiões diversificadas possibilita um estudo comparativo entre elas, enriquecendo e ressaltando ainda mais a importância do gênero (WEST-EBERHARD, 1969). Muitas espécies também ocorrem abundantemente em áreas modificadas e perturbadas, apresentando boa flexibilidade quanto à escolha do habitat de nidificação, e podem se acostumar com a presença antrópica (TORRES et al., 2014).

Tomando como base os graus de sociabilidade mencionados, *Polistes* agrega espécies consideradas eussociais uma vez que todas apresentam sobreposição de gerações, cuidado cooperativo da prole e divisão reprodutiva de trabalho (CARPENTER, 1991; COWAN, 1991). A eussocialidade é subdividida em "basal" e "avançada" de acordo com certas características exibidas por um táxon; nesse contexto, o gênero *Polistes* é considerado eussocial basal por apresentar colônias relativamente pequenas e de curta duração, pela inexistência ou pela existência de diferenças morfológicas mínimas entre as castas e pelo processo de hierarquização dos indivíduos na colônia ser construído principalmente por contatos agressivos (COWAN, 1991).

O caráter social de vespas do gênero *Polistes* é observado já no período de fundação de colônias. Pardi (1948) desenvolveu um dos primeiros trabalhos a relatar a existência de duas formas pelas quais os ninhos eram construídos, corroboradas ao longo dos anos por inúmeros outros estudos (WEST-EBERHARD, 1969; GOBBI, 1977; TIBBETTS; REEVE, 2003; TORRES et al., 2009). Os ninhos podem ser fundados por haplometrose (apenas uma fêmea) ou por pleometrose (mais de uma fêmea), embora a usurpação de ninhos ocupados seja atualmente reconhecida como uma outra forma de fundação. De um modo geral, a pleometrose apresenta diversas vantagens sobre a haplometrose (TIBBETTS; REEVE, 2003), entre as quais: menores taxas de usurpação, menor risco de predação e parasitismo (GAMBOA, 1978), e maior produtividade das colônias (WEST-EBERHARD, 1969). Além disso, quanto mais indivíduos presentes em um ninho, menor é a carga de trabalho da fêmea dominante, que pode assim alocar suas energias principalmente na postura de ovos, garantindo dessa forma que mais larvas alcancem a maturidade (TIBBETTS; REEVE, 2003).

Colônias de *Polistes* também exibem padrões divergentes de fundação que estão relacionados com a geografia (altitude; latitude) do local e com as áreas de ocorrência das espécies. De maneira geral, em zonas temperadas (mais frias) as colônias apresentam forte sincronia em seu ciclo de atividades. Devido aos invernos rigorosos, as futuras rainhas ("*gynes"*) hibernam nesse período e fundam novas colônias na primavera (REEVE, 1991; WEINER et al., 2011), permanecendo ativas até o próximo outono, quando produzem novas *"gynes"* que hibernam até a primavera seguinte.

Em contrapartida, espécies de clima tropical, por não sofrerem com invernos rigorosos, não exibem tal sincronia e novas colônias podem ser fundadas ao longo de todo o ano (WEST-EBERHARD, 1969; GOBBI, 1977; GIANNOTTI, 1997). Pode-se observar, em

situações mais adversas (e.g. baixas temperaturas por um longo período), a formação de agregados de inverno, compostos principalmente por rainhas, inseminadas ou não, que se abrigam em locais protegidos até a volta de condições ambientais mais propícias (GOBBI; ZUCCHI, 1980; GOBBI et al., 2006). A formação dos agregados de inverno advém de um comportamento facultativo (GOBBI, 1977); observa-se esse comportamento geralmente em populações localizadas em regiões mais frias ou em altas altitudes (HUNT et al., 1999).

A fundação de uma colônia inicia uma série de processos e comportamentos sociais entre os indivíduos que integram o ninho. Na fase de pré-emergência, a dominante realiza a postura dos ovos e outras fêmeas (se houver) realizam o restante do trabalho, principalmente aquele relacionado à coleta de recursos em campo. Em situações nas quais só existe um indivíduo presente, esta dominante acaba ficando responsável por todas as atividades. Entretanto, com a emergência das primeiras fêmeas e ao longo do crescimento colonial, as tarefas são repartidas entre todos os indivíduos, cada qual desempenhando uma função de acordo com sua posição na hierarquia e/ou idade (PRATE, 1989; TORRES et al., 2009).

Polistes versicolor é uma espécie bem conhecida, uma das mais estudadas dentre as vespas que ocorrem no Brasil. Ela ocorre desde a Costa Rica até a Argentina (RICHARDS, 1978). Suas colônias dividem-se naquelas de curta ou longa duração, apresentando-se ativas de três a dez meses, e são fundadas sempre por apenas uma rainha, podendo ocorrer associações mais tarde (GOBBI, 1977). Oliveira et al. (2010) determinaram que a espécie pode produzir até seis gerações de adultos no mesmo ninho. Gobbi et al. (1993) calcularam para colônias da espécie uma duração média de 177 dias. Gobbi; Zucchi (1985) encontraram um valor menor, de 154,8 dias, e informaram que colônias maduras produzem em média 148,3 adultos ao longo de seus ciclos.

Conforme os objetivos do presente trabalho, serão explorados a seguir dois tópicos de maior interesse que envolvem de alguma maneira as relações intraespecíficas existentes entre indivíduos de *Polistes*. O primeiro tratará sobre a estruturação da hierarquia numa colônia e como ela é mantida pela fêmea dominante a partir de contatos agressivos e comportamentos indiretos. O segundo será focado no comportamento forrageiro das vespas, e abordará os itens que são coletados, como são coletados, para qual finalidade e os impactos dessa atividade no setor econômico.

1.1 ESTRUTURAÇÃO E MANUTENÇÃO DA HIERARQUIA SOCIAL EM *POLISTES*

Uma das condições de se viver em sociedade, seja para qualquer grupo animal, diz respeito à organização das tarefas necessárias para a boa manutenção e sobrevivência da colônia (WILSON, 1971). A ocorrência de divisão de trabalho entre os indivíduos de um grupo está sempre relacionada a algum tipo de hierarquização, em uma relação de dominância-subordinação que evita o caos do sistema (PARDI, 1948).

Polistes compreende um gênero no qual as diferenças morfológicas entre castas (rainhas e operárias) são praticamente imperceptíveis (HUGHES; STRASSMANN, 1988; TORRES et al., 2014), e todos os indivíduos de uma colônia têm chances de subir na hierarquia do grupo e tornarem-se dominantes (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969; REEVE, 1991). Dessa forma, o método mais seguro para distinguir um indivíduo dominante de um subordinado é a observação dos comportamentos de interação na colônia (WEST-EBERHARD, 1969).

Nas espécies sociais de vespas, parece haver uma relação entre os sistemas que regem os princípios de hierarquização entre indivíduos de uma colônia com sua distribuição geográfica. Em regiões temperadas, *Polistes* parece seguir o sistema de gerontocracia, em que indivíduos mais velhos ocupam as posições mais hierarquicamente superiores na colônia (ver PARDI, 1948 para *Polistes gallicus (*identificado mais tarde como *dominulus)*; YOSHIKAWA, 1963 para *P. jadwigae*; DEW; MICHENER, 1981 para *P. metricus*; STRASSMANN; MEYER, 1983 para *P. exclamans*; HUGHES; STRASSMANN, 1988 para *P. instabilis*; TSUJI; TSUJI, 2005; ISHIKAWA et al., 2010). Nesse grupo de espécies, Hughes; Strassmann (1988) destacam a importância da idade dos indivíduos nessa hierarquização em detrimento de outra característica, o tamanho da cada um. Por outro lado, espécies de clima tropical podem seguir esse sistema ou não; em algumas, muitas das posições hierárquicas logo abaixo da rainha podem ser ocupadas por fêmeas mais novas (ver WEST-EBERHARD, 1969 para *P. canadensis*; JEANNE, 1972 para *Mischocyttarus drewseni;* ISHIKAWA et al., 2010), embora a gerontocracia também esteja presente em outros táxons (GIANNOTTI; MACHADO, 1997 para *P. lanio*; MURAKAMI; SHIMA, 2010 para *M. cassununga*)

Nos vespídeos sociais cujas espécies apresentam diferenciação morfológica entre castas, as operárias são estéreis por ação de feromônios produzidos pela rainha (FLETCHER; ROSS, 1985); portanto inexistem conflitos entre dominante-subordinada. Para outras espécies nas quais as castas são morfologicamente iguais ou semelhantes, a ação de hormônios (hormônio juvenil) não modifica o comportamento reprodutivo, mas pode afetar aspectos do comportamento forrageiro e de guarda (GIRAY et al., 2005), bem como estar relacionado a uma maior agressividade (BARTH et al., 1975; TURILLAZZI et al., 1982). Dessa forma, a dominância nessas colônias é sustentada principalmente através de interações comportamentais exibidas pelas fêmeas (SLEDGE et al., 2001; SOUZA; PREZOTO, 2012), embora outros meios sejam conhecidos (ver ZANETTE; FIELD, 2009). O sistema de hierarquia em *Polistes* é denominado de linear (PARDI, 1948; JANDT et al., 2014) no qual a fêmea de posição mais superior domina todas as outras, a segunda domina todas exceto a primeira e assim por diante.

Dois mecanismos parecem controlar a manutenção da hierarquia nas colônias de *Polistes*, divididos entre contatos e agressões físicas ou por meios indiretos, nos quais a dominação é feita através de outros comportamentos (ZANETTE; FIELD, 2009) que serão abordados adiante. O controle por esses comportamentos não agressivos possivelmente evita conseqüências negativas que um confronto direto pode trazer aos envolvidos (TIBBETTS; SHEEHAN, 2011; IZZO; TIBBETTS, 2012), como ferimentos e a própria morte; algumas vezes esses comportamentos passam a ser exibidos com maior frequência assim que a estruturação hierárquica por agressões físicas em uma colônia se estabiliza (SHEEHAN et al., 2014).

De maneira geral, o período de fundação representa uma das fases mais conflitantes no ciclo dos polistínios, visto que associações de fêmeas dominantes podem se formar ao redor de um ninho, todas competindo pelo status de única poedeira. Se esses indivíduos não são aparentados, a chance de um primeiro encontro ocorrer nessa ocasião é grande e, portanto, as interações para a estruturação de uma hierarquia nesse primeiro momento envolvem comportamentos agressivos (ARNOTT; ELWOOD, 2009; SHEEHAN et al., 2014). Com essa estruturação já estabilizada, as vespas associadas são capazes de reconhecer individualmente umas às outras e avaliar sua posição no ranking hierárquico, levando a um período de diminuição da agressividade (TIBBETTS; DALE, 2007; SHEEHAN et al., 2014).

Um comportamento das fêmeas dominantes, que representa um controle indireto (i.e. sem contato agonístico) de seu status, diz respeito à oofagia. A oofagia ocorre tanto por questões nutricionais, quando os ovos se constituem em fonte alternativa na alimentação, quanto como uma estratégia para manter a posição das fêmeas na hierarquia do grupo (GERVET, 1964; GIANNOTTI, 1997; 2012), garantindo o monopólio da atividade de postura a uma única fêmea e ao mesmo tempo suprimindo-a das outras subordinadas também capazes de por ovos, levando à regressão de seus ovários. West-Eberhard (1969) constatou em *P. fuscatus* que os ovos postos eram comidos apenas por fêmeas capazes de efetuar sua postura. Nesse caso, a retirada de ovos seguiria uma ordem linear, como o próprio sistema de dominância na colônia, no qual o indivíduo mais dominante poderia retirar ovos das demais fêmeas ovipositoras; o segundo na hierarquia retiraria ovos das demais exceto da primeira no *ranking*, e assim por diante. A autora descreve também que os ovos comidos foram aqueles que haviam sido postos pouco tempo antes de sua retirada. Tal informação sugere, portanto, que a oofagia seria desencadeada por sinais químicos associados com o tempo de incubação do ovo posto, identificado através da substância secretada para aderir o ovo à célula.

Alguns estudos mostram a forte relação existente entre as posições de dominância e o desenvolvimento do ovário das fêmeas (PARDI, 1948; WEST-EBERHARD, 1969; 1978; TORRES et al., 2014). Segundo os autores, normalmente o indivíduo "alfa" (dominante) possui o maior tamanho ovariano, bem como o maior número de oócitos. Gobbi et al. (2006), estudando fêmeas agregadas (futuras fundadoras) de *Polistes versicolor*, verificou que as mesmas detinham um maior tamanho e desenvolvimento ovariano em comparação com forrageiras. Barth et al. (1975) descobriram que a aplicação de hormônio juvenil em fêmeas de *P. annularis* pode promover o crescimento ovariano e aumentar as interações agressivas entre os indivíduos de mesma colônia, causando uma quebra em sua estrutura social.

Alguns estudos mostram relação entre o desenvolvimento ovariano e a composição e estrutura de compostos químicos presentes na cutícula dos insetos sociais. Tais compostos, a grande maioria formados por longas cadeias de hidrocarbonetos, têm como função principal evitar a perda de água; porém, nos insetos sociais, desempenham também um papel na identificação dos indivíduos e até do seu status sexual (se inseminadas ou não; com ovário desenvolvido/não desenvolvido) (SLEDGE et al., 2001; TANNURE-NASCIMENTO et al., 2007; TORRES et al., 2014). Dessa forma, Bonavita-Cougourdan et al. (1991); Sledge et al. (2001) relacionam o desenvolvimento ovariano com a composição dos hidrocarbonetos

cuticulares da fêmea dominante de uma colônia e as demais subordinadas, sendo os indivíduos capazes de reconhecer o status hierárquico de cada um através de tais compostos.

Outra estratégia de controle indireto da hierarquia da colônia são sinais físicos (marcas) presentes ao longo do corpo das vespas. A descoberta recente da existência de relação entre tais marcas com a agressividade e dominância dos indivíduos tem estimulado até agora diversos estudos investigativos com espécies de *Polistes*. As marcas mais utilizadas em trabalhos empíricos têm sido manchas presentes no clípeo dos indivíduos (TIBBETTS; DALE, 2004 para *P. dominulus*; TANNURE-NASCIMENTO et al., 2008 para *P. satan*; TIBBETTS; SHEEHAN, 2011 para *P. exclamans;* SHEEHAN et al., 2014 para *P. metricus*), relacionado à dominância entre fêmeas, ou na porção dorsal do metassoma (IZZO; TIBBETTS, 2012), associado à dominância e sucesso reprodutivo entre machos de *P. dominulus*. Independente da localização de tais marcas, todos os estudos mostraram uma estreita relação entre forma e/ou tamanho dessas com o ranking de dominância exibido por cada vespa. Tais resultados reforçam novamente a ideia de que os animais são capazes de avaliar as habilidades de seus coespecíficos e reconhecê-los através de características (sinais) e decidir entre travar um confronto no qual existe a possibilidade de vitória ou fugir dele, julgando a situação como desfavorável.

A presença de uma fêmea dominante na colônia desencadeia uma série de eventos que afeta todos os seus integrantes. Ela não é responsável apenas por inibir e confrontar indivíduos subordinados, mas desempenha papel importante na coordenação das atividades realizadas pelas forrageadoras (REEVE; GAMBOA, 1983). Segundo os autores, colônias que perdem sua rainha enfrentam dificuldades em se desenvolver, uma vez que as operárias diminuem o ritmo de trabalho, forrageando menos e cuidando menos da prole. De acordo com Bruyndonckx et al. (2006), a existência de interações de dominância e subordinação em uma colônia atua como um sinal para as operárias de *Ropalidia marginata* forragearem mais a procura de alimento. West-Eberhard (1969) notou em *P. fuscatus* um declínio da taxa de crescimento de ninhos nos quais suas respectivas rainhas haviam sido retiradas.

Embora não se empenhem tanto em atividades de campo, os indivíduos que ocupam postos mais altos na hierarquia de espécies de vespas eussociais basais desempenham outras funções no ninho, passando mais tempo na colônia que as operárias (REEVE e GAMBOA, 1983). Dessa maneira, os indivíduos de um ninho podem exibir diferenças comportamentais em suas ações de acordo com a posição que cada um ocupa na hierarquia. Torres et al. (2009)

encontraram para *Polistes canadensis canadensis* um total de 28 comportamentos diferentes, 17 deles exibidos por ambos os grupos (citados como rainhas e operárias) e 11 específicos de apenas um destes (dois exclusivos de rainhas e nove de operárias). De fato, Prate (1989) encontrou diferenças comportamentais entre grupos de indivíduos de *P. dominulus* (nomeados "dominantes", "construtores" e "forrageiros") em uma mesma colônia, na qual cada grupo apresentava especificidades quanto às tarefas por eles realizadas.

Como se pode ver, as interações intracoloniais representam a base da construção do sistema hierárquico que compõe a sociedade em *Polistes*. A divisão de trabalho dentro do ninho atribui importância a todos os indivíduos, visto que cada um desempenha determinada função na colônia. A presença da fêmea dominante mantém a coesão entre indivíduos e regula as atividades de cada um. As demais subordinadas executam tarefas dos mais variados tipos (ver Torres et al., 2009 por exemplo) dentro e fora do ninho. Dessa forma, o comprometimento de todas as vespas favorece o contínuo desenvolvimento e sobrevivência da colônia.

1.2 CARACTERÍSTICAS DO COMPORTAMENTO FORRAGEIRO EM *POLISTES*

As vespas sociais da família Vespidae encontram-se distribuídas ao longo de diversos ambientes e regiões e são muito abundantes, tanto em número de espécies quanto de indivíduos. Apesar do tamanho diminuto de apenas um destes insetos, uma visão mais abrangente desses seres, ao nível de colônia ou população, por exemplo, agrega importância considerável aos impactos causados pelas vespas na comunidade, principalmente no que diz respeito às atividades de busca e coleta de suas presas naturais, algumas delas identificadas pelo homem como pragas na agricultura. Por tais razões é imprescindível entender os mecanismos e padrões que regem a atividade de forrageamento de tais espécies. Coletar e analisar dados de comportamento nos ninhos é razoavelmente simples; entretanto, acompanhar as atividades de uma vespa no campo é uma prática extremamente difícil e dispendiosa (RAVERET-RICHTER, 1990; 2000; BROWN et al., 2012).

O desenvolvimento de tarefas dentro e fora da colônia parece estar aliado a eventos de "explosões de atividade" episódicos que ocorrem ao longo do dia (REEVE; GAMBOA, 1983). De acordo com os autores, os polistíneos geralmente passam grande parte das horas do dia inativos, imóveis no ninho. Esses períodos de inatividade são interrompidos por algum acontecimento abrupto (e.g. vespa pousando no ninho), e a partir daí todos ou quase todos os indivíduos tornam-se ativos novamente e iniciam as tarefas necessárias (alimentam as larvas, checam as células, interagem entre si, saem do ninho para forragear, entre outras atividades). Fêmeas de *Polistes instabilis* podem ficar até 60% do tempo inativas, enquanto para *P. dominulus* essa porcentagem cai para apenas 15% (JHA et al., 2006). Souza; Prezoto (2012) encontraram para *P. versicolor* uma média de cinco períodos de inatividade por hora, cada período durando em média cinco minutos.

A dinâmica do comportamento forrageiro de uma colônia pode ser influenciada pela idade de seus integrantes. A divisão de tarefas entre seus indivíduos que ocorre ao longo de suas vidas é chamada polietismo temporal e é mais facilmente observada nos insetos com derivada sociabilidade, como formigas, cupins e algumas abelhas (HOLLDOBLER; WILSON, 1990; SEELEY, 1995; GRUTER et al., 2012). Nos polistíneos, esse fenômeno torna-se mais difícil de encontrar (JEANNE, 1991), embora já reconhecido para algumas espécies, como *Polistes canadensis* (GIRAY et al., 2005; TORRES et al., 2013), *P. metricus*

(DEW; MICHENER, 1981) e *P. jadwigae* (TSUCHIDA, 1991). Segundo os diversos autores, uma vespa recém emergida começa a desempenhar atividades intranidais, e com o avanço de sua idade, passa a realizar comportamentos mais complexos, como forragear, por exemplo. Zara; Balestieri (2000) observaram que fêmeas de *P. versicolor* iniciavam tarefas de campo a partir da segunda semana de vida. Giannotti; Machado (1994a) observaram o mesmo para *P. lanio*.

Os indivíduos que realizam atividade forrageadora coletam quatro tipos de materiais: água, fibras vegetais, proteína animal e carboidratos (entre eles: néctar, exsudatos de insetos, sucos de fruta entre outros) (WILSON, 1971; RAVERET-RICHTER, 2000; PREZOTO et al., 2005; HUNT, 2007). O esforço de coleta de cada recurso varia com as condições climáticas e com o horário, e depende das necessidades momentâneas da colônia (ANDRADE; PREZOTO, 2001). De maneira geral, a água é usada no controle da temperatura do ninho em dias quentes e no metabolismo das vespas; as fibras vegetais são misturadas juntamente com água ou saliva do indivíduo para construção/reparação e crescimento do ninho; os carboidratos, oriundos de néctar de flores, exsudatos de homópteros entre outras fontes, fazem parte da dieta das larvas e principalmente adultos, sendo a fonte de energia de todos; a proteína animal é derivada da predação de artrópodes (principalmente imaturos) ou da coleta em carcaças de animais mortos e é o principal item na dieta dos imaturos na colônia (RAVERET-RICHTER, 2000).

A busca e aquisição de proteína animal é sem dúvida a atividade mais dispendiosa para um indivíduo forrageiro, pois tal tarefa envolve vários comportamentos complexos, como reconhecimento da presa, habilidade na predação e a capacidade de retornar ao ninho com a carga (WILSON, 1971). Brown et al. (2012) registraram 12 comportamentos relacionados ao processo de caça de presas por *Polistes dominulus*, os quais foram agrupados em quatro grandes etapas: (1) aproximação, (2) ataque à presa, (3) abate e (4) “balling”, processo que se inicia com o manuseio da porção de alimento para que ela adquira um formato arredondado e termina com a vespa retornando ao ninho com a mesma. Em situações nas quais a presa é muito grande, a vespa pode dividi-la em porções menores e transportá-la em diversas viagens. Entretanto, os pedaços deixados no local da caçada ficam sujeitos a roubo por formigas e outras vespas (RAVERET-RICHTER, 1990; RAVERET-RICHTER; JEANNE, 1991).

As principais presas de espécies de *Polistes* constituem lagartas de Lepidoptera (RABB; LAWSON, 1957; PREZOTO et al., 1994; GIANNOTTI et al., 1995; ANDRADE; PREZOTO, 2001; KASPER et al., 2004; PREZOTO et al., 2006). Embora tal ordem esteja fortemente associada à dieta das vespas, não existe uma ou um conjunto de espécies de mariposas e borboletas que detenha a preferência das forrageadoras. Estas últimas parecem caçar imaturos e adultos disponíveis no ambiente, independente da espécie, fato que as caracteriza como generalistas (RAVERET-RICHTER, 2000). Alguns indivíduos podem se especializar temporariamente, visitando o mesmo lugar diversas vezes e coletando a mesma espécie caso a vespa descubra um agregado de lagartas, por exemplo. Essas situações de especialização individual facultativa ocorrem pela possibilidade de economia de energia e pelo aprendizado adquirido de experiências passadas (RAVERET-RICHTER, 2000; SABRINA et al., 2013).

O comportamento de "estimular" indivíduos que estejam inativos no ninho, visando a coleta de recursos pode partir tanto da fêmea dominante quanto de outras fêmeas forrageiras. Essa prática não é identificada como recrutamento, e recebe o nome de "facilitação social" (WILSON, 1975) pelo fato de uma ação de certo indivíduo poder gerar ou aumentar a atividade de outros, mas sem exibir um reflexo idêntico das ações do primeiro. Exemplificando um caso no contexto do forrageamento, uma vespa saindo para campo pode estimular outras no ninho a fazer o mesmo, mas não significa que todas voarão em conjunto para coletar determinado material. O "incentivo" é difuso, sendo que cada uma deixa o ninho e executa sua própria estratégia de coleta em campo.

Em algumas espécies de *Polistes*, a fêmea dominante pode atacar e interagir agressivamente com outros membros mais inativos da colônia para estimulá-los na busca por alimento (GAMBOA et al., 1990). Em outras espécies, o estímulo inicia-se com qualquer outro indivíduo, independente da presença da dominante (JHA et al., 2006; SOUZA; PREZOTO, 2012). Muitas vezes, o fato de uma forrageira voltar ao ninho depois de um vôo pode incitar outras fêmeas a forragear (como exemplificado acima). Odores e cheiros (néctar, hemolinfa de presas etc.) impregnados no corpo da fêmea que retornou também podem ajudar no desencadeamento dessa atividade (RAVERET-RICHTER, 2000).

A atividade forrageira nas vespas está sujeita a diversos fatores, que podem estimular ou inibir tal comportamento. Destes, os principais são: intensidade de luz, umidade do ar, temperatura (do ar e da colônia), velocidade do vento, estação do ano, estágio de

desenvolvimento da colônia e o número de indivíduos no ninho (adultos e imaturos) (PREZOTO et al., 1994; GIANNOTTI et al., 1995; ELISEI et al., 2013). Trabalhando com *P. versicolor*, Gobbi (1977) observou que as operárias iniciavam sua atividade forrageira a partir das 8h estendendo-se até as 17h. Silva et al. (2000) obtiveram outros resultados para a mesma espécie, cuja atividade de deu das 8h30 às 18h (colônias em pré-emergência), das 8h às 18h (colônias em pós-emergência) e das 10h às 16h (colônia em declínio). Elisei et al. (2013) constataram diferenças nos períodos de atividade da mesma espécie com relação às estações do ano. Com o clima mais quente e úmido, as forrageiras apresentaram maior atividade (das 7h30 às 18h); o clima de inverno, mais frio e seco diminuiu essa atividade (das 9h30 às 17h). Giannotti et al. (1995) também encontraram diferenças na atividade de *P. lanio lanio* relacionadas com o clima. No verão, o período de forrageio da espécie foi das 6h às 19h, enquanto no inverno o mesmo foi das 8h às 17h aproximadamente. Elisei et al. (2008) observaram para *P. simillimus* um período de atividade compreendido das 7h às 17h. Todos os trabalhos apontam a existência de um período de pico máximo no forrageio das operárias, coincidindo sempre com os horários mais quentes do dia, compreendidos em média das 10h às 15h.

O comportamento forrageiro das vespas do gênero *Polistes*, principalmente no tocante à coleta de proteína animal (maior parte lagartas de Lepidoptera) atrai a atenção de pesquisadores por sua importância econômica, e a possibilidade do uso de espécies como controladores biológicos de pragas agrícolas tem sido sugerida há um bom tempo (RABB; LAWSON, 1957; MARQUES, 1996; PREZOTO, 1999; RAVERET-RICHTER, 2000; GOLDSMITH; HENSHAW, 2011). Os dados existentes na literatura salientam o sucesso da introdução de colônias de algumas espécies de polistíneos em inúmeros cultivos contra lagartas desfolhadoras, diminuindo a dependência por inseticidas. Rabb; Lawson (1957) já observavam o sucesso da introdução de *P. exclamans* e *P. fuscatus* em culturas de fumo. Segundo os autores, a ação dessas vespas diminuiu em 68% os danos causados por *Protoparce (=Manduca) sexta* (Sphingidae) na plantação. I.A.F.S. (1976) constatou que após a introdução de colônias de *Polistes* em cultivos de algodão, o número de *Heliothis armigera* (Noctuidae) caiu de 70 a 80%. Em plantações de milho, Prezoto; Machado (1999) encontraram uma redução de 77,16% na população de *Spodoptera frugiperda* (Noctuidae) e de 80% no número de *Helicoperva zea* (Noctuidae) pela ação de *P. simillimus*.

Elisei et al. (2010) calcularam que forrageiras de uma única colônia de *P. versicolor* nos arredores de culturas de eucalipto podem capturar 4.745 presas ao longo de um ano,

conferindo à espécie o status de importante controladora de lagartas desfolhadoras daquela espécie vegetal. Clapperton (1999) estudou o comportamento forrageiro de *P. chinensis antennalis* em duas áreas da Nova Zelândia. Na primeira área, estimou que uma densidade de 50 colônias/ha da espécie, poderia resultar na captura de uma média de 15.000 presas/ha em uma estação. Em uma segunda área de estudo o autor relata que a espécie apresentava uma densidade de 210 ninhos/ha e capturou uma média de 478.000 presas/ha em uma estação.

Reconhecer e identificar de maneira correta uma presa de *Polistes* quando uma forrageadora a traz para o ninho é uma tarefa relativamente complicada, dependendo do nível de identificação almejado, e exige perícia e conhecimento por parte do taxonomista, uma vez que a porção de alimento é cortada e mastigada pela vespa (KASPER et al., 2004; WARD; RAMÓN-LACA, 2013). Na grande maioria das vezes, a identificação das presas é realizada sob estereomicroscópios; nesse caso, são utilizados apenas caracteres morfológicos da amostra. Por conseqüência, para muitos materiais é praticamente impossível chegar a um reconhecimento específico, e a identificação pode se limitar até os níveis de ordem e família (PREZOTO et al., 2005; 2006).

Uma nova alternativa de identificação já vem sendo empregada em diversos estudos atualmente e conta com o seqüenciamento de nucleotídeos como principal ferramenta. O reconhecimento de uma espécie por DNA independe do estado da amostra; a mesma pode estar cortada, mastigada e sofrer diversos danos físicos e mecânicos, entretanto seu material genético continua disponível para análise. Um pedaço de $1mm^2$ é o suficiente para extrair o DNA de interesse, que então é amplificado por PCR ("Polymerase Chain Reaction") e seqüenciado. Tais sequências são abrigadas em bancos de dados específicos (e.g. GenBank - http://www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank/; Bold Systems - http://www.boldsystems.org/) e encontram-se disponíveis para consulta. Como cada espécie possui material genético próprio, o processo de identificação é mais confiável e possibilita um reconhecimento mais aprofundado (i.e. até níveis de gênero e espécie) (KASPER et al., 2004; WARD; RAMÓN-LACA, 2013).

Esta ferramenta de identificação é passível de ser empregada em diversos tipos de estudos, nas mais variadas circunstâncias. Dodd et al. (2012) estudaram o comportamento forrageiro do morcego *Myotis septentrionalis* e identificaram suas principais presas a partir de pedaços de exoesqueleto de insetos encontrados em suas fezes. Poinar et al. (1998) estudaram coprólitos existentes em cavernas dos Estados Unidos e conseguiram identificar algumas

famílias vegetais utilizadas na dieta da preguiça terrestre, *Nothrotheriops shastensis*, extinta há mais de 11.000 anos. Sundqvist et al. (2008), estudando ataques de canídeos contra ovelhas na Suécia, coletaram saliva do predador ao redor dos ferimentos das presas e identificaram os atacantes como sendo cães domésticos, e não lobos selvagens, como pensavam os criadores da região. Kasper et al. (2004) utilizaram tal técnica para identificar as presas de *Polistes humilis* e *Vespula germanica* encontradas em uma mesma área e assim avaliar a existência ou não de sobreposição de dieta por ambas as espécies, e identificar uma possível competição entre elas. Embora as técnicas de análise empregadas nesse trabalho sejam bem difundidas, o número de estudos assim com vespas ainda é relativamente pequeno (ver trabalhos de Kasper et al. (2004); Wilson et al. (2009); Ward; Ramón-Laca (2013); Vargas et al. (2014)).

Os inúmeros trabalhos que descrevem o comportamento forrageiro das espécies de *Polistes* enfatizam o grande potencial das espécies desse gênero no controle de insetos pragas, principalmente lagartas de Lepidoptera. Empregar técnicas de identificação dessas presas por meio de seu DNA garante resultados mais robustos e confiáveis. Reconhecer exatamente as espécies de lepidópteros utilizados na dieta de vespas possibilita o correto uso desses predadores nos programas de controle biológico, assegurando a especificidade da relação predador-presa. Ainda existe um amplo horizonte de pesquisas a serem desenvolvidas nesse âmbito, mas a largada já foi dada para a busca de novas alternativas de combate a invertebrados desfolhadores que possam pelo menos diminuir o uso de inseticidas nos agrossistemas e melhorar o estado de saúde da população, que direta ou indiretamente entra em contato com tais agentes químicos.

2. OBJETIVOS

Dada a escassez de estudos que comparem e estabeleçam associações entre hierarquia e forrageamento em *Polistes*, o objetivo principal desse trabalho consistiu em avaliar as relações existentes entre o comportamento forrageiro de indivíduos de *P. versicolor* de uma mesma colônia e a posição que os mesmos ocupam na hierarquia, buscando entender os princípios que associam essas atividades. O comportamento forrageiro, neste estudo, inclui desde a descrição do comportamento individual na coleta de diferentes materiais (freqüência e duração dos vôos de coleta), até a identificação das presas.

O objetivo explicado acima foi instituído a partir de algumas questões orientadoras, as quais tentaremos responder ao término deste estudo: existe alguma relação entre as posições na hierarquia das vespas em uma colônia e seu comportamento forrageiro? Indivíduos estabelecidos em postos mais superiores no *ranking* forrageiam de maneira diferente das operárias típicas? De que modo essa diferença se faz presente? Pelo tipo de material coletado? Pela freqüência/duração das viagens em campo?

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo e período de coleta de dados

A coleta de dados ocorreu entre Agosto de 2013 e Março de 2014, no município de Rio Claro – SP em uma área do campus da UNESP – Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (22°23' S, 47°32' O, 626,5m altitude), mais especificamente no interior do Jardim Experimental (Figura 1). A maioria dos ninhos estudados foi fundada nos galhos de um grande pé de mandacaru (*Cereus jamacaru*) (Caryophyllales, Cactaceae) (Figuras 2 e 3); outros ninhos foram fundados em outras árvores e nas estruturas metálicas de uma estufa, todos relativamente próximos uns dos outros. As observações e coleta dos dados ocorreram sempre de dia; algumas vezes ao longo de todo dia, outras apenas na parte da manhã (iniciando às 6h ou 8h), outras apenas na parte da tarde (terminando em torno das 19h).

O Jardim Experimental, embora bem arborizado, apresenta atividade antrópica constante. Pesquisadores e alunos caminham pelo local com freqüência, e alguns experimentos são realizados em seu interior. A vegetação inclui árvores nativas, mas grande parte das espécies arbustivas plantadas são exóticas e ornamentais, distribuídas em inúmeros canteiros espalhados pela área. A diversidade de táxons é grande, pois muitos são utilizados em práticas de disciplinas. Desse modo, o Jardim é considerado um ambiente alterado e com perturbação humana constante.



Figura 1. Área do estudo. A: Área ocupada pelo Campus da UNESP – Rio Claro. B: Detalhe da área ocupada pelo Jardim Experimental.

Informações meteorológicas (temperatura do ar, pluviosidade, umidade relativa do ar e velocidade do vento) para a área de estudo foram cedidas pelo Centro de Análise e Planejamento Ambiental (CEAPLA), que registra essas informações diariamente.

3.2 Transferência dos ninhos

Alguns ninhos foram coletados em áreas rurais nas proximidades de Rio Claro e transferidos para a UNESP na tentativa de aumentar o número amostral para observação.

A coleta dos ninhos era feita no período da manhã, aproximadamente entre 7h e 10h para garantir que a maior parte das vespas estivesse presente nos ninhos. Para a transferência foram selecionadas colônias em fase de pós-emergência, apresentando no mínimo cinco adultos.

As colônias que atenderam a estes requisitos eram envolvidas com saco plástico (35 A x 24 C x 0,05 L cm), impossibilitando a fuga dos indivíduos. Logo depois, com o auxílio de uma faca, os pedúnculos dos ninhos eram descolados dos substratos. Os sacos eram então fechados e furos pequenos eram feitos em cada um para manter a circulação de ar em seu interior.

Todos os ninhos coletados foram transferidos para o local de observação no Jardim Experimental, ao longo dos ramos do pé de mandacaru. Pequenos orifícios foram abertos no local da adesão com a ajuda de uma pinça, o pedúnculo era então inserido nesse orifício e colado com Super-bonder® e fita adesiva, se necessário. As vespas, antes de serem devolvidas aos ninhos já fixados, eram anestesiadas com acetato de etila, retiradas dos sacos plásticos com a ajuda de uma pinça e colocadas sobre o ninho, ao qual conseguiam se prender. Com a aderência da última vespa, o ninho era novamente ensacado até a noite (19h30 – 20h), período no qual o saco era retirado e os indivíduos estavam livres para sair.

3.3 Desenvolvimento das colônias

Os ninhos foram observados desde sua fundação e acompanhados ao longo do seu desenvolvimento. Foram acompanhados o número de células, ovos, larvas, pupas e adultos, ao longo de todo o ciclo da colônia. A contagem era feita sempre ao final do dia.

3.4 Observações das atividades das vespas

Para realizar as observações, todos os indivíduos foram marcados na parte dorsal do tórax com o auxílio de canetas marcadoras (Outliner Marker - Sakura® - tinta metálica, diversas cores). Cada vespa recebeu uma identificação específica.

3.4.1. Marcação dos indivíduos

Para o ato da marcação, foram utilizados palitos longos de madeira. Com um revólver de cola quente (silicone), foi aplicada na ponta de cada palito uma porção pequena de cola, deixando-a com formato esférico. Após a secagem e endurecimento do silicone, o palito já poderia ser usado na marcação. A tinta era depositada sobre as esferas de silicone e, ainda fresca, era depositada sobre o tórax dos indivíduos. A marcação era feita sempre ou no início ou no final do dia, períodos em que os insetos encontravam-se menos ativos, ou então logo após a emergência de um adulto, momento no qual o mesmo permanecia imóvel no ninho, sem apresentar grande movimentação.

3.4.2 Estabelecimento das relações de dominância e subordinação

Procurou-se caracterizar também a estrutura hierárquica das colônias na fase de pós-emergência. Para tal, foram observados e quantificados os comportamentos interativos de "dominância" e "subordinação" entre indivíduos nos ninhos estudados. Para isso foram levados em consideração os seguintes comportamentos: investida ou aproximação contra outro indivíduo, fazendo com que este assumisse uma posição defensiva, ataques físicos (mordidas em diferentes partes do corpo, um indivíduo montar sobre outro) e também oofagia diferencial, situação na qual a dominante come os ovos de outras fêmeas capazes de ovipositar.

A partir desses comportamentos, utilizou-se o Índice de Dominância Baseado na Frequência (aqui identificado como D) proposto por Premnath et al. (1990) para alocar cada vespa em um determinado posto na hierarquia da colônia. A escolha desse índice baseou-se nos relatos de vários autores atestando sua eficiência em comparação com outros (BANG et

al., 2010; SOUZA et al., 2011). Noda (2005); Murakami; Shima (2010) utilizaram o mesmo índice com *Mischocyttarus drewseni* e *M. cassununga* respectivamente e obtiveram resultados bastante satisfatórios. O Índice é calculado de acordo com a seguinte equação:

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

onde *n* é o número de indivíduos da colônia; ΣB_i é o total de freqüências que um sujeito *i* dominou os outros membros da colônia; Σb_{ji} é a soma das freqüências com as quais todos os indivíduos dominados pelo sujeito dominaram por sua vez outros membros da colônia; "1 a m" representa o número de indivíduos dominados pelo sujeito; ΣL_i o total de freqüências que um sujeito foi dominado pelo outros membros da colônia; Σl_{ji} é a soma das freqüências indicando que os indivíduos que dominaram o sujeito, foram por sua vez dominados por outros membros da colônia; "1 a p" , o número total de indivíduos que dominaram o sujeito (extraído de Noda, 2005). De acordo com essa fórmula, quanto maior o valor encontrado, mais dominante o indivíduo. As vespas que não dominaram nem se subordinaram a outras receberam um valor de Índice de Dominância igual a 1 (simplificação da equação). Os integrantes da colônia foram organizados em ordem decrescente de seus índices de dominância.

3.4.3 Análise do comportamento forrageiro

Diversos aspectos do comportamento forrageiro foram observados no presente estudo. Durante as observações eram anotados para cada indivíduo, o horário de saída e de retorno e o tipo de material trazido. A identificação do material seguiu as orientações presentes nos trabalhos de Prezoto et al. (1994), Giannotti et al. (1995) e Andrade; Prezoto (2001), baseada no comportamento apresentado pela forrageadora no momento da volta ao ninho. Consideraram-se retornos com água quando o líquido era depositado nas paredes do ninho, muitas vezes seguido por forte batimento das asas do(s) indivíduo(s) presente(s) para ventilação e resfriamento do mesmo. Retornos com néctar foram observados quando a

forrageira realizava trofalaxia adulto-adulto ou adulto-larva. Na categoria "néctar" foram agrupadas várias substâncias açucaradas, ricas em carboidratos, como o próprio néctar de flores, exudatos de alguns insetos fitófagos, frutas em geral e seiva de plantas (RAVERET-RICHTER, 2000). Fibra vegetal e presas eram carregadas entre as mandíbulas e podiam ser identificadas a distância, devido à velocidade reduzida das forrageiras. A fibra era depositada ao longo das células do ninho, ampliando seu número ou apenas alongando-as; as presas eram muitas vezes repartidas entre algumas fêmeas, mastigadas e oferecidas aos imaturos.

Foi calculado também o índice de eficiência de forrageio para as colônias e forrageiras individualmente, seguindo a metodologia de Giannotti et al. (1995), dado por: número de retornos produtivos x 100/número total de retornos.

3.5 Coleta e identificação das presas

Para a identificação das presas, forrageiras que retornavam aos ninhos eram capturadas e forçadas a deixar suas cargas, que eram então recolhidas e preparadas para análise futura.

No início, a forrageira trazendo a presa era capturada com um puçá ainda em vôo sempre que possível. Após a captura, o puçá era agitado de modo a forçar a vespa a soltar sua carga das mandíbulas; o indivíduo era então liberado (como em Elisei et al., 2010). No entanto, como a identificação das presas seria feita por análise genética e a quantidade de material trazido pelas fêmeas era muito maior que a necessária para tais análises, a captura das forrageiras passou a ser realizada após o pouso e distribuição da presa entre os demais indivíduos da colônia. Logo após a partilha, o puçá era mantido próximo ao ninho e um de seus lados era empurrado em direção à fêmea captora, que ainda mantinha um pedaço de alimento para si. Com o movimento de empurrar a vespa com a aba do puçá, muitas vezes a mesma acabava subindo na abertura da estrutura e assim era transportada para longe do ninho e liberada. Pouco tempo depois ela levantava vôo para retornar ao mesmo e era capturada nesse momento, sendo seu pedaço de presa, agora bem menor, apreendido.

Tal procedimento, embora mais trabalhoso, diminuía bastante a quantidade de alimento capturado do ninho e evitava escassez que poderia resultar em aumento de oofagia e larvofagia, ou no abandono do mesmo.

As amostras de presas coletadas eram armazenadas individualmente em tubos Eppendorf e mergulhadas em álcool absoluto (99,8%). Os tubos foram todos condicionados em câmara fria, em temperatura média de -13^{o}C.

Primeiramente, cada amostra foi tratada com 10 µl de buffer Tris-HCL. Para extração do DNA, utilizou-se o kit Direct Animal Tissue (Finnzyme), seguindo as instruções do fabricante. A PCR ("Polymerase Chain Reaction") foi o método executado para amplificar uma sequência de 500 pares de base do gene *citocromo c oxidase subunidade I (COI)* de cada material com o auxílio de dois *primers* (*primer* 1: LR-J-12887; *primer* 2: LR-N-13398) usados na marcação específica dessa região do gene. O coquetel das PCRs contou com 1 µl do extrato de DNA, 0,15 µl de Taq DNA Polymerase, 5 µl do *buffer* de reação, 5 µl de água e 0,2 µl de cada um dos *primers.*

Para finalizar a amplificação do material genético, os coquetéis foram então submetidos ao processo de termociclagem, realizado no aparelho de PCR (ciclador) sob as seguintes condições: 9 minutos para desnaturação inicial a 94°C, 35 ciclos a 94°C por 45 segundos, 52°C por 45 segundos, 72°C por um minuto, e uma alongada final a 72°C por seis minutos.

Para confirmar o sucesso de todo processo, foi realizada a eletroforese de 0,25 µl do produto final das PCRs em gel de agarose. Após 30 minutos, as amostras foram introduzidas em um aparelho emissor de luz ultravioleta para observação das bandas de DNA resultantes. Somente aquelas que "correram" pelo gel e renderam bandas do tamanho desejado foram submetidas ao seqüenciamento, cujo processo se deu na Coreia do Sul.

De posse de tais sequências, todas foram introduzidas na seção de identificação do Barcode of Life Data System (www.boldsystems.org), um banco de dados internacional que abriga informações genéticas de espécies de seres vivos cujos seqüenciamentos já foram realizados e submetidos ao *site* para futuros trabalhos de comparação. Dependendo da presença ou não, e da quantidade de sequências presentes para cada espécie, o banco de dados informa a identificação da amostra desejada com base nas semelhanças de sua sequência com outras já abrigadas no *site*, bem como a porcentagem de similaridade (certeza) da identificação. Após conversa com a Dra. Mariana Lyra, foi estabelecido que valores de similaridade entre 98 – 100% expressam certeza quanto ao nível de espécie.

3.6 Análise Estatística

Foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis para comparar os dois tipos de fundação de ninho (haplometrose e pleometrose) observados neste estudo quanto ao seu desenvolvimento, avaliado pelo número de células de cada um e a taxa de crescimento dos mesmos.

O mesmo teste também foi empregado para comparar as durações médias das viagens realizadas pelas vespas, divididas pelo tipo do material coletado (água, fibra vegetal, néctar, presa ou infrutífero). O teste Student-Newman-Keuls (SNK) foi usado "a posteriori" para especificar quais comparações entre materiais (pareadas 2 a 2) exibiram resultados significativos.

O índice de Spearman foi calculado para avaliar a relação entre as posições de cada vespa na hierarquia da colônia com o tempo total permanecido em campo, bem como com o número de retornos com cada tipo de material.

Todos os testes foram rodados no programa BioEstat 5.3 (INTITUTO MAMIRAUÁ).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Desenvolvimento das colônias de *Polistes versicolor*

Este estudo envolveu a análise de dados de 21 ninhos de *P. versicolor*, todos fundados na área do Jardim Experimental da UNESP, Campus de Rio Claro.

A tentativa de transferir ninhos para a área de estudo, com o objetivo de aumentar o tamanho da amostra foi infrutífera: todas as colônias foram abandonadas.

Vários autores relatam sucesso na transferência de ninhos. Elisei et al. (2012), por exemplo, transferiram 20 colônias de *P. versicolor* de construções humanas para abrigos artificiais, obtendo índice de aceitação de 85% (n=17). Já Butignol (1992) encontrou taxa de aceitação de 60% das translocações da mesma espécie. Em *P. simillimus*, a taxa de sucesso nas transferências foi de 75% (PREZOTO; MACHADO, 1999). Todos os trabalhos citados utilizaram algum tipo de substrato (abrigo) para prender os ninhos e também realizaram a transferência dos mesmos no período da noite, situações que podem ter ajudado no sucesso das transferências. No presente trabalho, nenhum abrigo foi utilizado, pois os mesmos poderiam tornar-se um empecilho ou dificultar a coleta de dados sobre o forrageamento das vespas e as transferências foram executadas na parte da manhã pela indisponibilidade dos técnicos do Departamento de Ecologia de se deslocar durante a noite. O uso de acetato de etila como anestesia também pode ter causado algum efeito nessa taxa de abandono.

As Tabelas 1 e 2 apresentam informações relacionadas à fundação apenas daqueles ninhos (n= 18) em que foi possível identificar sua origem (haplometrótica ou pleometrótica), visto que algumas poucas colônias (n= 3) foram encontradas já em estágio avançado de desenvolvimento, inviabilizando sua categorização. A Tabela 1 contém dados sobre a data da primeira observação, data de abandono, substrato de fixação, número de fêmeas (mínimo e máximo) ao longo do período de pré-emergência e o tipo de fundação, para os 18 ninhos observados.

Tabela 1. Apresentação dos ninhos observados quanto às datas de observação e abandono, substrato de fixação, número de fêmeas (mínimo – máximo) encontradas na fase de pré-emergência e o tipo de fundação.

Identificação do ninho	Primeira observação	Data de abandono*	Local de fundação	Número de fêmeas	Tipo de fundação
J1	12/08/2013	19/09/2013	Mandacaru	1-3	Pleometrose
J2	12/08/2013	09/10/2013	Mandacaru	1-2	Pleometrose
J3	14/08/2013	26/08/2013	Mandacaru	1	Haplometrose
J4	16/08/2013	02/09/2013	Mandacaru	1-3	Pleometrose
J5	19/08/2013	30/09/2013	Mandacaru	1-5	Pleometrose
J6	23/08/2013	11/01/2014	Mandacaru	1-7	Pleometrose
J7	23/08/2013	01/09/2013	Mandacaru	1	Haplometrose
J8	23/09/2013	11/01/2014	Mandacaru	1-5	Pleometrose
J9	14/11/2013	15/01/2014	Mandacaru	1-2	Pleometrose
J10	18/11/2013	09/12/2013	Mandacaru	1	Haplometrose
J11	09/12/2013	17/12/2013	Mandacaru	1	Haplometrose
J13	19/02/2014	20/03/2014	Mandacaru	1-3	Pleometrose
J14	18/02/2014	**	Mandacaru	1-3	Pleometrose
J15	15/03/2014	17/04/2014	Mandacaru	1-4	Pleometrose
J16	19/03/2014	10/04/2014	Mandacaru	1-7	Pleometrose
J17	01/04/2014	10/04/2014	Mandacaru	1-3	Pleometrose
JP2	11/01/2014	15/04/2014	Caibro de estufa	1-9	Pleometrose
JA2	09/09/2013	08/10/2013	*Solanum* sp.	1-4	Pleometrose

*A data de abandono corresponde à primeira observação na qual nenhum indivíduo adulto foi avistado no ninho.
**Ninho desapareceu.

A maior parte dos ninhos de *P. versicolor* foi construído em um grande pé de mandacaru *(Cereus jamacaru,* Figura 2*)*. Essa espécie, da família das cactáceas, apresenta longos espinhos ao longo de toda sua extensão, fato que pode oferecer grande proteção aos ninhos ali instalados. Outros ninhos foram encontrados em dois arbustos do mesmo gênero (*Solanum*) e nos caibros de uma estufa. Giannotti; Mansur (1993) destacaram que todos os ninhos de *P. versicolor* estudados por eles foram construídos sob folhas de árvores, como bananeiras e palmeiras. Por outro lado, Gobbi et al. (2009) estudaram colônias da mesma espécie e salientaram que aproximadamente 95% das estruturas estavam anexadas em beirais de construção. Pode-se concluir, dessa forma, que *P. versicolor* exibe grande flexibilidade comportamental quanto à escolha dos substratos para fixação dos ninhos, e que a espécie pode estar bem adaptada ao ambiente antropizado (OLIVEIRA et al., 2010). A mesma sugestão já foi levantada para outras espécies do gênero, como *P. lanio* (GIANNOTTI, 1992), *P. simillimus* (PREZOTO, 2001) e *P. ferreri* (SINZATO et al., 2011).

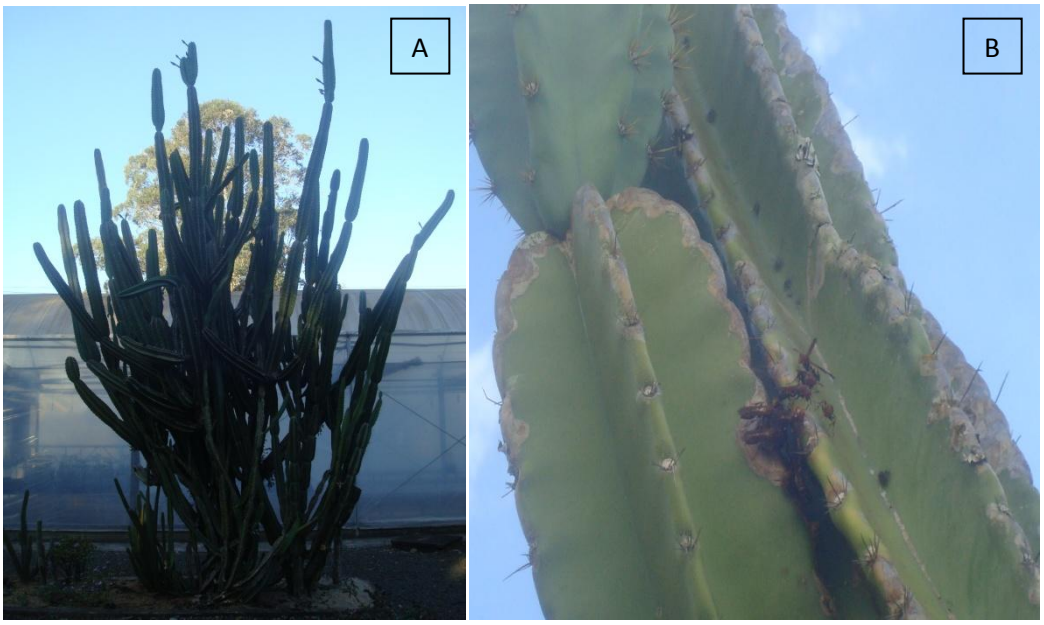


Figura 2. Mandacaru (*Cereus jamacaru*), local da maioria das fundações de ninhos de *P. versicolor*. A: Visão geral do espécime. B: Detalhe de um agregado de inverno em junho de 2013.

Para determinar um ninho como sendo fundado por haplometrose ou pleometrose, observou-se o número de fêmeas adultas ao longo de todo período de pré-emergência. A presença de apenas uma fundadora nessa fase levou a fundação a ser classificada como haplometrose. Duas ou mais fêmeas presentes em uma mesma edificação, pleometrose. Observou-se neste trabalho que a construção do pecíolo e de pelo menos uma primeira célula do ninho foi executada por apenas uma fêmea, sua fundadora (Figura 3). Associações de mais de uma fêmea ocorreram sempre após esse início de construção dos ninhos.

Neste estudo, ambas as formas de fundação foram encontradas em *P. versicolor* (22,2% fundações por haplometrose; 77,8% por pleometrose), corroborando os dados de Gobbi et al. (2009), que contaram aproximadamente 40% das colônias da mesma espécie em fase de pré-emergência como fundadas por haplometrose. Mead et al. (1994) também observaram os dois padrões de fundação em ninhos de *P. dominulus*, assim como Sinzato et al. (2011) para *P. ferreri*.

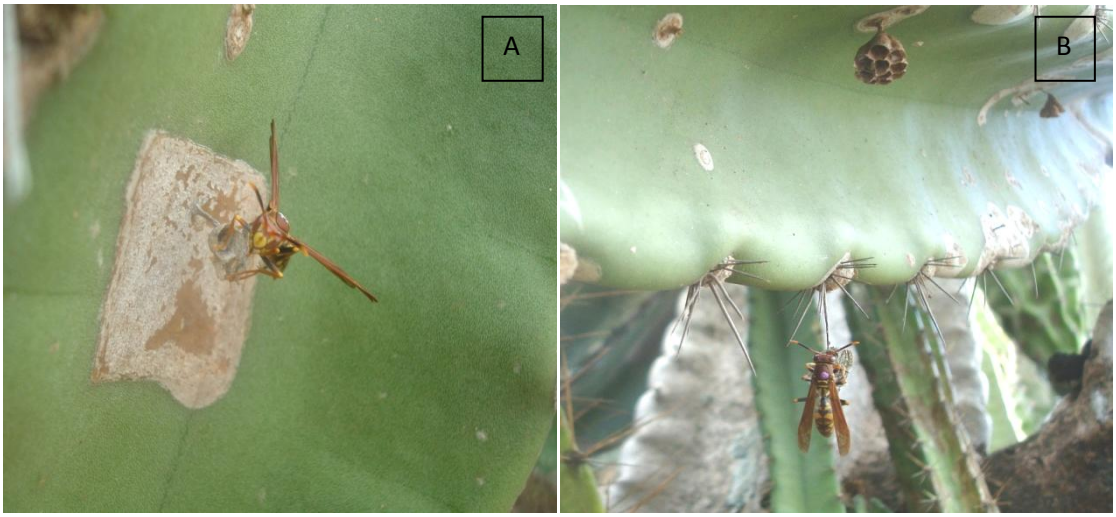


Figura 3. Ninhos fundados no pé de mandacaru. A: J2. B: J6.

Os ninhos J3, J7, J10 e J11 foram fundados por haplometrose e não chegaram a produzir pupas. Somente em J10 foram observadas algumas larvas; em J3, J7 e J11 o abandono ocorreu com a presença apenas de ovos. A duração média dessas construções haplometróticas foi de 12,5 ± 5,9 dias. Sinzato et al. (2011) também observaram o abandono na fase de pré-emergência de todos os ninhos de *P. ferreri* fundados por apenas uma fêmea. O mesmo ocorreu para *P. lanio* (GIANNOTTI, 1992).

A relação entre o tipo de fundação e o desenvolvimento e sobrevivência das colônias pode ser observada na Tabela 2, que apresenta informações dos mesmos ninhos cujas fundações puderam ser identificadas, especificando o período em que a colônia ficou ativa, número de células e a razão células/dia.

Tabela 2. Período de atividade das colônias, número final de células, taxa de crescimento e o tipo de fundação para cada ninho.

Identificação do ninho	Período Ativo (dias)	Número de células	Células/ Dia*	Tipo de fundação
J1	38	31	0,8	Pleometrose
J2	28	16	0,6	Pleometrose
J3	12	9	0,7	Haplometrose
J4	17	16	0,9	Pleometrose
J5	42**	24	0,6	Pleometrose
J6	140	64	0,4	Pleometrose
J7	9	1	0,1	Haplometrose
J8	110	53	0,5	Pleometrose
J9	62	15	0,2	Pleometrose
J10	21	8	0,4	Haplometrose
J11	8	7	0,9	Haplometrose
J13	31	8	0,2	Pleometrose
J14	26	21	0,8	Pleometrose
J15	33	23	0,7	Pleometrose
J16	22**	20	0,9	Pleometrose
J17	9**	13	1,4	Pleometrose
JP2	94**	44	0,5	Pleometrose
JA2	29**	20	0,7	Pleometrose

*Valores aproximados. ** Ninhos encontrados já previamente desenvolvidos.

Muitos ninhos fundados por pleometrose também não chegaram à fase de pós-emergência (J1, J2, J4, J5, J9, J13, J14, J16, J17, JA2), sendo que J4 foi abandonado apenas com ovos, enquanto os outros apresentavam larvas. A duração média dos ninhos pleometróticos foi de 48,6 ± 38,9 dias. Giannotti; Mansur (1993) também observaram um alto índice de abandonos em colônias de *P. versicolor*, explicados principalmente pela fricção das folhas de bananeira e palmeira em dias de chuva e vento, locais estes que abrigavam os ninhos estudados. Essa razão não explica as taxas de abandono das colônias, observadas neste trabalho, uma vez que as construções encontravam-se anexadas aos caules do mandacaru, estrutura esta suculenta e bastante rígida, de limitada flexibilidade. Gobbi et al. (2009) do mesmo modo relataram que 77,84% das colônias de *P. versicolor* estudadas por aqueles autores foram abandonadas na fase de pré-emergência. Os mesmos atribuíram essa alta porcentagem de abandono ao ataque de aves, formigas e parasitóides (Ichneumonidae) efetuados contra alguns ninhos.

Dos ninhos cujo tipo de fundação foi possível identificar, somente os pleometróticos atingiram a fase de pós-emergência (J6, J8, J15 e JP2). Ao fim de seus ciclos, os ninhos

fundados por haplometrose apresentaram 6,2 ± 3,6 células e uma taxa de crescimento de 0,5 ± 0,3 células/dia, enquanto as fundadas por pleometrose apresentaram 26,3 ± 16,3 células e taxa de crescimento de 0,65 ± 0,3 células/dia. Esta taxa de crescimento indica uma vantagem apresentada no desenvolvimento de ninhos fundados por mais de uma fêmea, embora a diferença não seja significativa (H= 0,3458; p= 0,5565).

Com base nas análises estatísticas, verificou-se que entre os tipos de fundação existe grande diferença no tocante ao número de células no ninho nos primeiros oito dias de atividade (H= 6,1459; p= 0,0132), sendo os valores para ninhos pleometróticos significativamente maiores que para os haplometróticos. Foi considerado esse tempo, pois o ninho J11 foi aquele abandonado mais cedo, com oito dias. Portanto, para corrigir as comparações entre todas as colônias, foi utilizado o número de células encontradas nesse período para todas as amostras. Foram descartados dos cálculos os ninhos que já estavam desenvolvidos no momento da primeira observação. Essa diferença estatística entre os tipos fundações logo no início do desenvolvimento dos ninhos pode estar relacionada a um "boom" de crescimento e aumento das células, com participação imprescindível das vespas associadas, para que mais ovos sejam postos e consequentemente mais operárias possam emergir e ajudar na manutenção colonial.

Outros trabalhos destacam fundações por pleometrose como aquelas com maior taxa de sucesso e chance de alcançar a fase de pós-emergência (GIANNOTTI; MANSUR, 1993; TIBBETTS; REEVE, 2003; OLIVEIRA et al., 2010; ZANETTE; FIELD, 2011). Esse sucesso pode estar relacionado simplesmente a probabilidades de sobrevivência da colônia (i.e. fundadoras solitárias que morrem na fase inicial do ciclo deixam seus ninhos vazios; ninhos com mais de uma fêmea que perdem a fundadora ainda têm chance de se desenvolver); de divisão de tarefas (i.e. fundadoras solitárias desempenham todas as funções no ninho, comprometendo sua saúde física e tornando-as mais susceptíveis à morte; em um ninho com várias fundadoras, cada uma desempenha determinado papel, o que diminui a carga de trabalho da poedeira e assegura que pelo menos alguns indivíduos sobreviverão até a emergência do primeiro adulto produzido) (TIBBETTS; REEVE, 2003); e de segurança (ninhos com apenas uma fundadora correm maior risco de serem predados, parasitados ou usurpados) (GAMBOA, 1978). Além disso, muitas fundadoras podem mover-se de um ninho para outro, avaliando aqueles com melhores condições de sobrevivência e então abandonar seu ninho de origem e passar a viver na nova colônia escolhida (PRATTE, 1989; GIANNOTTI; MANSUR, 1993; ZANETTE; FIELD, 2011).

Assumindo que fundações por várias fêmeas têm maior chance de sucesso que as fundações por haplometrose, é interessante tentar entender por que então essa última forma ainda é comumente observada nas espécies de *Polistes*. Deve-se atentar não apenas para índices como "taxa de sobrevivência dos ninhos" e "sucesso das colônias", mas também para outros aspectos inerentes do gênero, às vezes desconsiderados na maioria dos estudos, como fatores ligados à dominância e subordinação. Em uma colônia, independente da posição hierárquica ocupada, cada fêmea procura tornar-se a dominante e poedeira, passando diretamente seus genes para a prole. Um ninho construído por associação de várias fêmeas implica que apenas uma será a rainha, enquanto as outras desempenharão seus papéis de subordinadas. Dessa forma, se o ambiente não apresenta condições limitantes nem pressões seletivas muito fortes, é possível que algumas fêmeas utilizem a estratégia de fundar seus ninhos de maneira solitária (SINZATO et al., 2011).

Em regiões mais temperadas observa-se com maior freqüência fundações por haplometrose (WEST-EBERHARD, 1969). Essas áreas não exibem pressões seletivas tão fortes quanto as existentes em regiões tropicais, o que explica essa quantidade superior de ninhos fundados por apenas uma fêmea, bem como uma menor taxa de abandono dos mesmos.

Ao longo de todo período de coleta de dados (2013-2014) pôde-se observar a formação de dois agregados de inverno, ambos instalados no mesmo local (Figura 2A), entre dois grandes caules do mandacaru. O primeiro se formou em maio de 2013 (Figura 2B), permanecendo até metade de agosto/início de setembro do mesmo ano. O segundo agregado formou-se no início de maio de 2014 e durou até o início de setembro do mesmo ano, ou seja, no mesmo período do primeiro agregado observado. O desenvolvimento de agregados é facultativo, são formados em situação de invernos mais rigorosos ou em altas altitudes (HUNT et al., 1999; GOBBI et al., 2006). Gobbi et al. (2006) acompanharam alguns agregados em Ribeirão Preto/SP, os quais duraram aproximadamente do início de março até metade de agosto. Segundo esses autores e Gobbi (1977), a maioria das fêmeas nos agregados já estão inseminadas, e seus ovários começam a se desenvolver nesse período de baixa atividade. Os agregados do presente trabalho não foram estudados. Apenas o número de fêmeas foi contado, estimado entre 25-30 em 2013 e 35-40 em 2014.

A assincronia nos períodos de fundação/abandono de colônias de *P. versicolor* já foi relatada por diversos autores e confirmada neste estudo, como mostra a Tabela 3. Ela traz

dados de todos os ninhos estudados entre agosto de 2013 e março de 2014 (n=21), especificando as datas da primeira observação, de abandono, localização, total de dias em atividade e o tamanho máximo (número de células) que atingiram.

Tabela 3. Datas de observação e abandono, substrato de fixação, período ativo e tamanho final de todos os ninhos estudados neste trabalho.

Ninho	Primeira observação	Data de abandono*	Local de fundação	Período ativo (dias)	Tamanho (n. células)
J1	12/08/2013	19/09/2013	Mandacaru	38	31
J2	12/08/2013	09/10/2013	Mandacaru	28	16
J3	14/08/2013	26/08/2013	Mandacaru	12	9
J4	16/08/2013	02/09/2013	Mandacaru	17	16
J5	19/08/2013	30/09/2013	Mandacaru	42***	24
J6	23/08/2013	11/01/2014	Mandacaru	140	64
J7	23/08/2013	01/09/2013	Mandacaru	9	1
J8	23/09/2013	11/01/2014	Mandacaru	110	53
J9	14/11/2013	15/01/2014	Mandacaru	62	15
J10	18/11/2013	09/12/2013	Mandacaru	21	8
J11	09/12/2013	17/12/2013	Mandacaru	8	7
J12	02/02/2014	26/03/2014	Mandacaru	52***	73
J13	19/02/2014	20/03/2014	Mandacaru	31	8
J14	18/02/2014	14/03/2014**	Mandacaru	26	21
J15	15/03/2014	17/04/2014	Mandacaru	33	23
J16	19/03/2014	10/04/2014	Mandacaru	22***	20
J17	01/04/2014	10/04/2014	Mandacaru	9***	13
JP1	23/10/2013	21/11/2013	Caibro de estufa	29***	45
JP2	11/01/2014	15/04/2014	Caibro de estufa	94***	44
JA1	09/09/2013	12/09/2013	*Solanum* sp.	3***	19
JA2	09/09/2013	08/10/2013	*Solanum* sp.	29***	20

* A data de abandono corresponde à primeira observação na qual nenhum indivíduo adulto foi avistado no ninho. ** Ninho desapareceu. *** Ninhos encontrados já previamente desenvolvidos.

A análise dos dados apresentados na Tabela 3 evidencia a falta de sincronia na fundação de novos ninhos, atividade essa desenvolvida ao longo do ano todo, exceto no período compreendido entre maio e metade de agosto, devido às baixas temperaturas (Figura 4). Embora tenham sido observadas fundações ao longo do período de atividade das vespas (setembro a maio), nota-se maior concentração desses episódios entre os meses de agosto e setembro (38% dos casos), assim como visto por Gobbi; Zucchi (1980) e Gobbi et al. (2009). O período de fundações teve início com o aumento das atividades dos indivíduos no

agregado. Esse desencadeamento das atividades das vespas mostrou-se associado com aspectos climáticos do local, principalmente no tocante às mudanças de temperatura e umidade relativa do ar (Figuras 4 e 5). Como se sabe, muitas variáveis climáticas podem estimular ou inibir diversos comportamentos desses insetos, como o início/término dos agregados de inverno, as fundações de colônias e o comportamento forrageiro. As variáveis climáticas com maior influência sobre a atividade das vespas são: temperatura do ar, umidade relativa do ar, pluviosidade, intensidade luminosa e velocidade do vento (ELISEI et al., 2008; 2013).

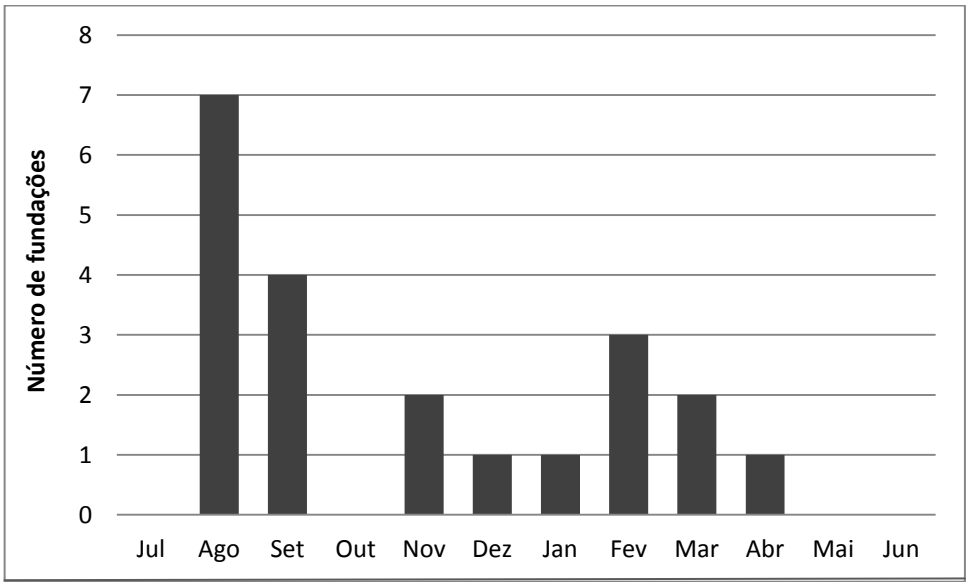


Figura 4. Número de fundações de novas colônias ao longo do período de estudo (Julho/2013 – Junho/2014).

A análise conjunta das Figuras 4 e 5 evidencia como as variáveis climáticas influenciam as atividades das vespas, nesse caso em especial no término do agregado de inverno, início de novas fundações e, no ano seguinte, na formação de outro agregado. Em junho e julho de 2013 podem-se observar temperaturas relativamente baixas e um grau de umidade relativa do ar alta. Entre agosto e setembro a temperatura começa a subir, estimulando o fim do agregado e fundação de novas colônias. Em média, o calor atingiu seu pico em janeiro de 2014. Entre esses meses nota-se também uma queda na umidade relativa do ar. Já a partir de março de 2014, as temperaturas começam a cair, a umidade relativa do ar aumenta e as futuras fêmeas

dominantes começam a se agregar no início de maio, período no qual a temperatura decresce bastante.

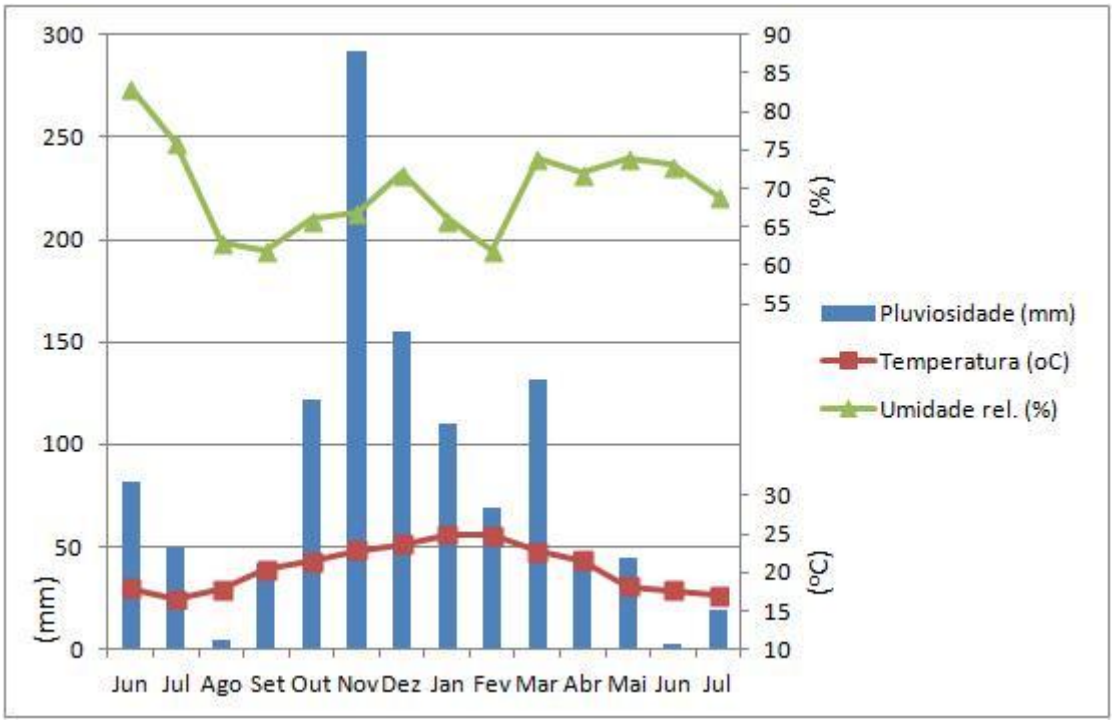


Figura 5. Medições de três variáveis meteorológicas ao longo do período de observação (junho/2013 – julho/2014).

A assincronia constatada neste trabalho também foi descrita por outros autores que estudaram o ciclo biológico de vespas sociais em regiões tropicais (WEST-EBERHARD, 1969; JEANNE, 1972; GOBBI, 1977; GIANNOTTI; MACHADO, 1994a,b; GIANNOTTI, 1997; ZARA; BALESTIERI, 2000; GOBBI et al., 2009).

Os 21 ninhos analisados apresentaram em média 25,2 ± 19,5 células, número muito inferior em comparação com outros trabalhos realizados com *Polistes versicolor*. Gobbi; Zucchi (1985) avaliaram ninhos em 1975 e 1976 e encontraram médias de 191,8 ± 56,5 e 221,6 ± 132,0 células por ninho, respectivamente; Gobbi et al. (1993) observaram ninhos com média de 80,0 ± 114,88 células; Gobbi et al. (2009) calcularam uma média de 133,4 células por ninho; e Oliveira et al. (2010) verificaram ninhos com média de 244,2 ± 89,5 células. O baixo valor encontrado neste estudo se justifica pelo período ativo de cada colônia: em média cada uma durou 39,6 ± 35,2 dias. Gobbi (1977) demonstrou em seu trabalho que colônias de

P. versicolor podem ser divididas entre aquelas de curta duração (3-6 meses) e de longa duração (7-10) meses, com casos excepcionais em que a duração dos ninhos ultrapassa um ano. Giannotti; Mansur (1993) determinaram a duração média apenas durante a fase de pré-emergência de *P. versicolor* como sendo de 86,2 ± 5,8 dias. Para a mesma espécie, Gobbi; Zucchi (1985) e Gobbi et al. (1993) apontaram duração média das colônias de 154,8 e 177,0 dias, respectivamente. Como pode ser visto, em todos os trabalhos a duração média dos ninhos foi bem maior que a observada no presente estudo.

Trabalhos recentes realizados com polistíneos têm descoberto relações interessantes entre aspectos ligados à produtividade de suas colônias com o tipo de habitat ao qual estão inseridas. Michelutti et al. (2013) observaram o desenvolvimento de ninhos de *Mischocyttarus consimilis* em áreas preservadas e alteradas e sugeriram que o ambiente mais antropizado afeta negativamente a produtividade das colônias destes insetos. Torres et al. (2014) informaram resultados parecidos utilizando ninhos de *Polistes versicolor* também estudados em áreas mais preservadas e comparados com aqueles presentes em regiões com ocorrência humana, contendo construções e movimentação constante de pessoas. Segundo os autores, os ninhos no habitat menos alterado apresentaram valores significativamente superiores quanto ao número de células, número de adultos produzidos, massa seca do favo e proporção de células produtivas em comparação com aqueles de áreas mais alteradas. De acordo com os resultados dos dois trabalhos, é possível presumir que o pequeno tamanho dos ninhos estudados no Jardim Experimental, bem como a pequena quantidade de adultos observados em cada um podem estar relacionados com a interferência humana do local, como citado na metodologia.

Em alguns ninhos fundados a partir de novembro foi possível verificar suas origens a partir de fêmeas que não obtiveram êxito em tornarem-se as dominantes em colônias previamente constituídas. Esse tipo de situação ocorreu quatro vezes:

- Fundadora de J9 era proveniente de J8 (segunda na hierarquia)
- Fundadora de J10 era proveniente de JP1 (segunda na hierarquia)
- Fundadora de J11 era proveniente de J6 (terceira na hierarquia)
- Fundadoras (três fêmeas) de J15 eram provenientes do mesmo ninho, J12 (posições na hierarquia não confirmadas)

4.2 Estrutura hierárquica x comportamento forrageiro das colônias

Os processos de formação e manutenção da hierarquia entre as fêmeas foram acompanhados em três colônias, todas elas na fase de pós-emergência.

O período de vida de uma vespa adulta, principalmente de operárias, é relativamente curto (e pode ser acelerado mais ainda por casos de predação, por exemplo). Desaparecimento ou abandono do ninho também restringem a coleta de dados desses insetos. Entretanto, a emergência de novos adultos numa colônia em seu pico de atividade equilibra e muitas vezes compensa as perdas de indivíduos. Esse sistema de perda/reposição de fêmeas torna o desenvolvimento colonial muito dinâmico e às vezes difícil de interpretar e entender profundamente, em especial à luz da sua estruturação hierárquica. A análise do estabelecimento de uma estrutura hierárquica entre os indivíduos nas colônias de *P. versicolor* aqui estudadas foi realizada em conjunto com as observações de comportamento forrageiro, uma vez que o objetivo principal deste trabalho era estabelecer relações entre os *rankings* hierárquicos e comportamento forrageiro dos membros de uma colônia.

Dessa forma, apenas colônias na fase de pós-emergência poderiam apresentar dados mais robustos e conclusivos. Como a maioria dos ninhos estudados foi abandonada ainda na fase de pré-emergência, nosso número amostral foi limitado, sendo possível acompanhar o desenvolvimento integral de apenas três colônias: J8, JP2 e J12. O trabalho completo realizado com elas será apresentado a seguir.

Ninho J8

O ninho J8 foi observado pela primeira vez no dia 23 de setembro de 2013, contava com sete células, sete ovos e apenas uma fêmea. O mesmo foi abandonado no dia 11 de janeiro de 2014, tendo seu ciclo durado por aproximadamente 110 dias. A estruturação da hierarquia na colônia foi acompanhada entre os dias 14 e 17 de dezembro de 2013, contabilizando 28 horas de observação (sete horas por dia, das 10:00 às 17:00 horas). Nessas datas, a construção apresentava 53 células, o mesmo número de quando foi abandonada, 14 ovos, 13 larvas, 9 pupas e 10 adultos. A Tabela 4 traz dados de todos os indivíduos adultos encontrados no ninho durante o período citado. O macho presente no estudo não recebeu marcação. De qualquer forma, episódios considerados importantes e que ocorreram também fora do período de coleta de dados serão elencados ao longo do texto.

Tabela 4. Idade dos indivíduos presentes no ninho J8 entre os dias 14 e 17 de dezembro de 2013 quando foram realizados os estudos da estrutura hierárquica e do comportamento forrageiro.

Indivíduo (marcação torácica)	Idade (dias)
A (Violeta/Verde)	85*
B (Ouro)	20
C (2 pontos azuis)	85*
D (2 pontos verdes)	26
E (Verde/Prata)	85*
F (Violeta/Prata)	33
G (Violeta/Ouro)	85*
H (Prata)	23
I (Azul/Verde)	16
Macho	12

*Idade estimada

Os indivíduos que apresentaram idade de pelo menos 85 dias compreenderam aqueles que passaram pelo agregado de inverno, e portanto eram mais velhos que o indicado na tabela. Esse valor é referente à data de fundação do ninho.

A fêmea **A** foi a fundadora de J8 e permaneceu no ninho durante todo o período de atividade da colônia. As outras com mesma idade se associaram a ela na fase de pré-

emergência. Atingir a referida idade (85 dias) parece ser possível, como visto por outros autores para operárias de *Polistes chinensis antennalis* (MIYANO, 1980), *P. cinerascens* (GIANNOTTI, 1997) e *P. canadensis canadensis* (TORRES et al., 2013), embora tal valor esteja consideravelmente acima da média. Segundo Gobbi (1977), as operárias de *P. versicolor* apresentavam um tempo médio de vida entre 10 a 17 dias.

Análise da hierarquia

A Tabela 5 lista o total dos comportamentos de dominância/subordinação observados para cada indivíduo da colônia J8. A posição das fêmeas na hierarquia está mostrada na Tabela 6.

Tabela 5. Número de interações de dominância/subordinação exibidos pelos indivíduos de J8 durante o período de observação. Valores horizontais compreendem condutas de dominância; valores verticais compreendem condutas de subordinação.

Dom. / Sub.	A	B	C	D	E	F	G	H	I	**Total**
A	******	1	0	0	0	0	0	0	0	**1**
B	0	******	16	0	10	1	5	4	9	**45**
C	0	0	*****	0	2	2	4	2	1	**11**
D	0	0	0	*****	0	0	0	0	0	**0**
E	0	0	0	0	*****	0	6	8	15	**29**
F	0	0	0	0	0	*******	0	0	0	**0**
G	0	0	0	0	0	1	*******	1	1	**3**
H	0	0	0	0	0	0	0	*******	2	**2**
I	0	0	0	0	0	0	0	0	*******	**0**
Total	**0**	**1**	**16**	**0**	**12**	**4**	**15**	**15**	**28**	*********

Nota-se que a grande maioria das interações partiu de vespas mais dominantes para as mais subordinadas (n=90; 98,9% das ocorrências), ocorrendo apenas uma reversão (1,1% das ocorrências). Essa "unidirecionalidade" das ações caracteriza o processo de hierarquização em *Polistes versicolor* como linear, descrito por Pardi (1948).

Não foi possível notar nenhum padrão entre a idade das fêmeas e seus *rankings* na hierarquia da colônia. Estudando as Tabelas 4 e 6, observamos que ocorreu uma intercalação

quase perfeita dos indivíduos alocados em suas respectivas posições hierárquicas quanto ao tempo de vida (um mais velho seguido de um mais novo, e assim por diante).

A fêmea dominante no ninho (**A**) não recebeu ataques diretos e nem os executou contra nenhum indivíduo. O único comportamento quantificado na tabela refere-se a um episódio de oofagia provavelmente diferencial, no qual a mesma consumiu um ovo colocado pela fêmea **B** (ver Gamboa et al., 1978). Tais resultados claramente evidenciam o início do processo de troca da fêmea dominante. A vespa **A** continuou ovipositando nas células vazias do ninho, porém adquiriu uma postura na qual não atacou nenhum indivíduo, e muitas vezes limitava-se a permanecer nas bordas ou atrás do favo. Foi observado que a mesma mantinha sempre distância da segunda fêmea na hierarquia (**B**), movimentando-se de acordo com os passos da última. Provavelmente estava perdendo sua capacidade de dominar o resto da colônia em função de seu envelhecimento.

Possivelmente a vespa **B** identificou essa queda no potencial de dominância da poedeira e passou a apresentar comportamentos mais agressivos contra as outras fêmeas e a permanecer quase todo tempo no centro do ninho. De fato, **B** foi a fêmea que mais realizou ataques durante as observações (n=45; 49,45% do total, Tabela 6), sendo sua principal subordinada a fêmea **C**, logo abaixo na hierarquia (16 ataques sofridos). Pardi (1948); Giannotti; Machado (1997); Murakami; Shima (2010) também relataram casos nos quais a dominante se comportou agressivamente contra indivíduos logo abaixo na hierarquia com mais freqüência.

Embora não tenham sido contabilizados, observaram-se vários momentos em que **B** tentou investir contra a dominante, mas sem concretizar um ataque definitivo, devido à postura totalmente defensiva de **A**, que procurou sempre fugir e permanecer longe da segunda no ranking. Quanto a esse aspecto, Ishikawa et al. (2010) demonstraram que uma frequência alta de ataques é um bom indicador de posições superiores ocupadas na hierarquia.

Tabela 6. Hierarquia dos indivíduos de J8 apresentando o Índice de Dominância e a porcentagem de comportamentos dominantes e subordinados para cada vespa.

Ranking	Indivíduo	Índice de Dominância (D)	Dominações (%)	Subordinações (%)
1	A	45,0	1,1	0
2	B	158,0	49,45	1,1
3	C	10,1	12,09	17,58
4	D	1	0	0
5	E	0,95	31,87	13,19
6	F	0,099	0	4,40
7	G	0,097	3,29	16,48
8	H	0,015	2,2	16,48
9	I	0,003	0	30,77

É possível também que a fêmea **E** tenha percebido uma queda na dominância da poedeira, e começou a desenvolver ataques contra outros indivíduos no ninho. A vespa em questão foi a segunda a exibir mais comportamentos dominantes (n=29; 31,87% do total). Entretanto, a mesma se posicionou na quinta posição no ranking devido à quantidade de ataques recebidos por **B** (n=10). O Índice de Dominância, além de levar em consideração o balanço entre comportamentos de dominância e subordinação, também agrega valores de importância relativa para os ataques e defesas. Dessa forma, embora a fêmea **E** tenha dominado outros indivíduos várias vezes, ela se subordinou principalmente à **B**, a segunda na hierarquia, e tal fato pesou no cálculo do Índice, diminuindo seu valor.

As mudanças na freqüência de comportamentos agressivos que caracterizaram a fase de transição de posições entre a dominante e a segunda na hierarquia de J8 podem ser observadas na Tabela 6, no Índice de Dominância das respectivas fêmeas. A poedeira, já bastante velha, recebeu um valor (45,0) bem menor que o da fêmea **B** (158,0), prestes a tomar seu lugar de primeira no ranking.

Duas características da fêmea **B** chamam a atenção. Primeiro, o fato de ser relativamente nova (20 dias) e segundo, seu porte físico, consideravelmente pequeno, sendo a menor das nove no ninho. O fato do segundo indivíduo na hierarquia e provável sucessor da poedeira ser um dos mais novos na colônia corrobora o observado por Ishikawa et al. (2010) em *P. japonicus* e por Giannotti; Machado (1997) em *P. lanio*. Segundo os autores do primeiro trabalho, a probabilidade de fêmeas mais novas ocuparem lugares mais superiores na hierarquia em colônias bem desenvolvidas é grande, pois as vespas de maior idade encontram-se física e fisiologicamente mais comprometidas devido às atividades cumpridas por um longo tempo. West-Eberhard (1969) e Jeanne (1972) também notaram que fêmeas

mais jovens ocupavam posições na hierarquia logo abaixo da dominante (trabalhos com *P. canadensis* e *Mischocyttarus drewseni*, respectivamente). Como já esclarecido, esse sistema é comumente encontrado em polistíneos de clima tropical, embora sistemas regidos pela gerontocracia já tenham sido observados também (GIANNOTTI; MACHADO, 1997; MURAKAMI; SHIMA, 2010). Quanto ao pequeno porte da vespa **B**, alguns trabalhos consideram que o tamanho de operárias não apresenta relação com as posições na hierarquia colonial (STRASSMANN; MEYER; 1983; HUGHES; STRASSMANN, 1988; REEVE, 1991; GIANNOTTI; MACHADO, 1997). Não foram verificadas as condições reprodutivas de **B** (se estava inseminada ou não), embora tenha sido observado um episódio no qual a mesma ovipositou em uma célula. Como mostra a Tabela 4, havia um macho no ninho e foi possível presenciar várias tentativas suas de cópula, nas quais ele montou no mínimo em três fêmeas diferentes, porém sem obter sucesso. A Figura 6 ilustra um desses casos. Embora essas tentativas tenham falhado, não está descartada a chance de que o macho tenha conseguido inseminar uma fêmea fora dos horários de observação.

Como era de se esperar, o indivíduo que mais se subordinou foi **I** (n=28; 30,77% do total), a última na hierarquia da colônia. Como predito na hierarquia linear, a última colocada no ranking subordina-se a todas as outras fêmeas, e as chances de receber uma maior quantidade de ataques é maior.



Figura 6. Macho montando em fêmea de *P. versicolor* em uma tentativa de cópula observada em J8.

Comportamento forrageiro: abordagem individual

São aqui apresentados diferentes aspectos do comportamento forrageiro das fêmeas da colônia J8. As observações foram realizadas nos dias 17 e 19 de dezembro de 2013, das 5:00 às 19:00 horas, totalizando 28 horas de observação, embora observações esporádicas tenham ocorrido em outras datas. Em ambos os dias as condições climáticas foram medidas e encontram-se na Tabela 7.

Tabela 7. Condições climáticas medidas nas duas datas de observação. Dados cedidos pelo CEAPLA-UNESP.

	Temperatura média (°C)	Umidade relativa do ar média (%)	Pluviosidade (mm)	Velocidade média do vento (m/s)
17/12/2013	24,5 (16,5-31,0)	53 (24-80)	0	2,55
19/12/2013	23,1 (17,0-30,7)	61 (32-83)	0	2,04

As variáveis abióticas que mais influenciam o forrageio das vespas são a temperatura e umidade relativa do ar, sendo que a primeira relaciona-se positivamente com o número de saídas do ninho, enquanto a última relaciona-se negativamente com o número de viagens (ANDRADE; PREZOTO, 2001; ROCHA; GIANNOTTI, 2007; ELISEI et al., 2013). Outras variáveis podem influenciar esse comportamento, em menor grau. Rocha; Giannotti (2007); Elisei et al. (2008) demonstraram que ventos com baixa velocidade estimularam positiva e significativamente as viagens em *Protopolybia exigua* e *Polistes simillimus* respectivamente, enquanto ventos mais rápidos (> 3 m/s) impediram a primeira espécie de sair do ninho. Elisei et al. (2013), no entanto, não encontraram significância na relação entre velocidade do vento e atividade de forrageamento de *P. versicolor*, embora tenham observado que rajadas muito fortes dificultaram o vôo desses insetos. Em *P. exigua* essa variável é mais importante provavelmente devido ao tamanho menor das vespas dessa espécie.

Nas datas previamente especificadas, todas as viagens realizadas pelos integrantes de J8 foram contabilizadas e analisadas individualmente. A Tabela 8 mostra as características de forrageamento de cada indivíduo, destacando os principais materiais trazidos ao ninho por eles. Além disso, são apresentados também dados sobre a permanência total em campo das fêmeas e seus variados índices de eficiência.

Tabela 8. Caracterização individual do comportamento forrageiro dos membros de J8. As fêmeas estão alocadas em ordem decrescente da posição na hierarquia.

Indivíduo	Retornos Fibra veg.	Retornos Néctar	Retornos Presa	Retornos Infrutíferos	Total de Viagens	Tempo total em campo (min)	Índice de Eficiência (%)
A	0	0	0	4	4	4	0
B	2	2	0	5	9	49	44,44
C	0	11	4	7	22	660	68,18
D	0	1	0	0	1	4	100
E	0	5	1	5	11	309	54,54
F	0	4	0	1	5	412	80
G	0	4	2	0	6	326	100
H	0	28	0	0	28	563	100
I	3	22	3	3	31	471	90,32

Não é possível afirmar, através dos dados da Tabela 8, que as fêmeas de J8 demonstraram algum nível de especialização quanto aos materiais trazidos ao ninho. Os indivíduos **D** e **F** exibiram um número pequeno de viagens, tornando difícil afirmar qualquer coisa a respeito de seu comportamento forrageiro. Talvez a única exceção seja o indivíduo **H**, que apresentou 28 viagens e voltou de todas elas com néctar. Entretanto, essa especialização poderia ser momentânea, refletindo as necessidades atuais da colônia, e seu comportamento forrageiro poderia sofrer alterações ao longo dos dias.

Segundo O'Donnel (1998), é possível ocorrer especialização de certos indivíduos para forragear apenas por determinado material. Entretanto, essa especificidade não é permanente e podem ocorrer mudanças de materiais coletados por uma vespa dependendo de fatores intrínsecos (sociais e de desenvolvimento) e extrínsecos (ambientais) à colônia.

É comum nas espécies do gênero *Polistes* que a(s) dominante(s) realize(m) poucas viagens para campo, e quando o fazem, coleta(m) fibra vegetal (ver indivíduo **B**). Esses casos ocorrem pela necessidade de efetuar a postura dos ovos, sendo que a poedeira pode iniciar a construção de uma nova célula e as operárias realizam seu alongamento (WEST-EBERHARD, 1969; GOBBI, 1977; GIANNOTTI, 1992).

Não foi possível relacionar as habilidades de cada fêmea (Índices de Eficiência) com suas respectivas idades. **D**, **F**, **H**, e **I** eram indivíduos relativamente novos em comparação aos outros no período de observação (26, 33, 23 e 16 dias respectivamente), que haviam emergido

antes da formação do agregado de inverno do mesmo ano e apresentavam idade mínima de 85 dias, pelo menos. Mesmo assim, as quatro vespas exibiram Índices de Eficiência próximos ou iguais a 100%, enquanto aquelas mais velhas (**C** e **E**, por exemplo) obtiveram valores menores, de 68,18 e 54,54% respectivamente. Entretanto, nota-se também que os indivíduos mais experientes forragearam por presas e apresentaram grande número de retornos improdutivos. É possível que alguns desses retornos não obtiveram sucesso pelo fato de suas viagens serem mais focadas nas presas, atividade essa mais dispendiosa e mais difícil de obter sucesso. Já dentre as vespas menos experientes, apenas **I** coletou presas, enquanto as outras forragearam mais por néctar, o que pode ter elevado a taxa de sucesso das viagens.

Com relação ao tempo total que os indivíduos permaneceram em campo, os dois mais altos na hierarquia, bem como o quarto do *ranking* quase não realizaram viagens, e seu tempo fora do ninho foi extremamente baixo em relação ao das outras vespas. Torres et al. (2009) constataram que as rainhas de *P. canadensis canadensis* também dificilmente deixavam o ninho. Entretanto, o coeficiente de Correlação de Spearman não demonstrou relação entre o Índice de Dominância das fêmeas com a duração total de suas viagens (r= -0,5356; p= 0,1372), nem com os diferentes materiais coletados, com exceção do néctar (fibra vegetal: r= -0,0913; p= 0,8153; néctar: r= -0,6946; p= 0,0378; presa: r= -0,2921; p= 0,4456; infrutífero: r= 0,5789; p= 0,1024). Observa-se assim uma tendência das vespas posicionadas nos *rankings* mais inferiores na hierarquia coletarem mais néctar que as outras ocupando postos mais superiores.

A Figura 7 ilustra a comparação do tempo total e das médias de tempo gasto em campo entre as vespas mais superiores na hierarquia (**A, B, C, D**) e as forrageiras típicas (**E, F, G, H, I**). Os grupos foram assim divididos de acordo com o comportamento apresentado por cada uma.

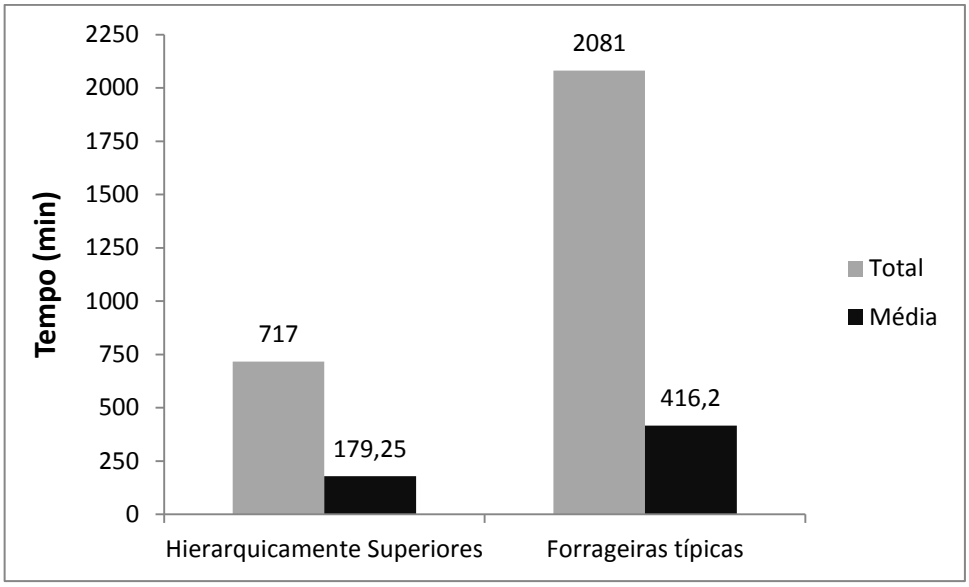


Figura 7. Tempo total e médio gasto em campo pelas fêmeas hierarquicamente superiores (**A, B, C, D**) e forrageiras típicas (**E, F, G, H, I**) da colônia J8.

É possível notar uma clara diferença comportamental exibida entre os integrantes dos dois grupos. Os indivíduos posicionados no topo do *ranking* permaneceram mais tempo no favo, desenvolvendo tarefas predominantemente associadas ao ninho em si e talvez poupando energia em uma tentativa futura de alcançar o status de dominante. O tempo médio para esse grupo só não foi menor devido ao fato de **C** ter sofrido muitos ataques de **B** e consequentemente ter se engajado em várias viagens para coleta de materiais. Já as forrageiras típicas agiram conforme o esperado para a categoria; passaram um tempo mais longo em campo executando atividades mais dispendiosas energeticamente.

A Figura 8 apresenta os dados comparativos entre os dois grupos, de fêmeas hierarquicamente superiores e de forrageiras típicas, quanto à freqüência de coleta de diferentes materiais.

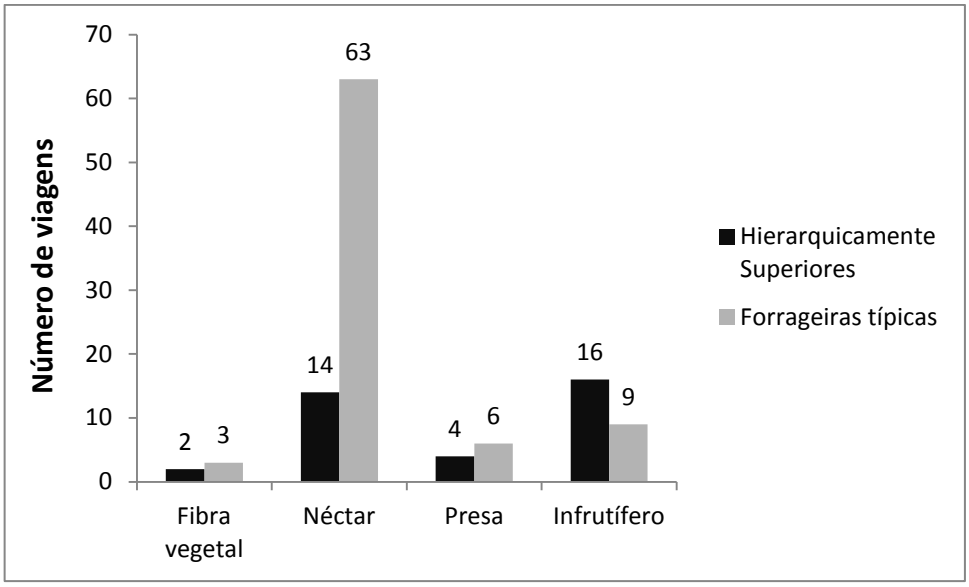


Figura 8. Número de retornos com diferentes materiais considerando os grupos de fêmeas hierarquicamente superiores e de forrageiras típicas.

A Figura 8 mostra que as forrageiras típicas coletaram mais fibra, néctar e presas em comparação com as fêmeas hierarquicamente superiores. Os retornos foram semelhantes em ambos os grupos para fibra e presa; já néctar foi trazido muito mais vezes pelas operárias. Apenas os retornos infrutíferos se associaram mais aos indivíduos melhor posicionados no *ranking* da colônia. Para esse grupo, esse número maior pode estar ligado às saídas do ninho sem finalidade de coleta (como **A** – para excreção; ou apenas para fugir dos ataques das mais dominantes). Trabalhando também com *P. versicolor*, Zara; Balestieri (2000) notaram que as coletas de presa e água ficaram sob responsabilidade apenas das operárias, enquanto néctar e fibra vegetal eram explorados por ambos os grupos.

Duas fêmeas se comportaram de maneiras distintas para lutar por posições mais superiores na hierarquia da colônia e os resultados dessas estratégias são discutidos a seguir. A primeira situação refere-se ao indivíduo **C**, que assumiu uma postura mais agressiva contra seus coespecíficos; a segunda relata uma atitude mais de preservação de **D**, que não exibiu atitudes de ataque contra nenhuma outra fêmea.

O terceiro indivíduo na hierarquia de J8 (**C**), embora ocupando uma posição superior nesse sistema, realizou 22 viagens, sete delas com retornos infrutíferos, onze com néctar e quatro com presas. O mesmo se comportou ativa e agressivamente contra as vespas mais inferiores do ranking, posicionando-se na parte anterior do favo sempre que possível.

Entretanto, foi por essa razão que **C** sofreu 16 dominações da segunda na hierarquia, sendo obrigada a sair do ninho para forragear logo após esses ataques. Esse fato explica bem como uma fêmea que ocupa alta posição no ranking pode exibir um número considerável de viagens a campo, portando-se como uma forrageira, e como a dominante pode influenciar outros membros da colônia a exercer atividades fora do ninho. Os sete retornos infrutíferos (quase um terço de todas as viagens) apresentados por **C** podem estar associados às saídas sem propósito forrageiro, executadas apenas para fugir da agressora.

O indivíduo **D** adotou uma atitude mais neutra ao longo do período de observação da colônia, tanto em relação ao forrageamento quanto aos comportamentos de dominância e subordinação. Esse indivíduo realizou apenas uma rápida viagem (Tabela 8) e não exibiu qualquer tipo de comportamento conflitivo. **D** mudou seu comportamento visto que o mesmo foi responsável pela coleta de algumas presas amostradas antes das observações de dezembro (comportamento forrageiro). Entretanto, com o enfraquecimento da dominante ao longo do tempo, foi notável a queda no número de suas viagens. A mesma foi a que menos permaneceu em campo (quatro minutos, Tabela 8), sendo que na maioria do tempo ela ocupou a parte de trás do favo, adotando uma postura de evitar contatos agressivos. Segundo Pardi (1948), a vespa dominante ocupa na maior parte do tempo a área anterior do favo, enquanto na posterior podem permanecer indivíduos recém emergidos e os mais velhos com ovários regredidos. Nessa mesma porção também podem ficar aqueles que evitam confrontos agressivos com a poedeira na tentativa de permanecer no ninho o máximo possível, sem executar atividades de campo. Segundo Reeve (1991), essas operárias são chamadas de "*lazy workers"* e podem se tornar rainhas ou fundadoras em potencial de outros ninhos.

Comportamento forrageiro: abordagem geral

A Tabela 9 apresenta a freqüência de viagens para coleta de diferentes materiais (água, fibra vegetal, néctar, presa) e de viagens infrutíferas ao longo do dia, durante o período de observação de J8 (17 e 19 de dezembro de 2014).

Tabela 9. Identificação das cargas trazidas ao ninho J8, distribuídas ao longo dos dois dias de observação.

Horário	Água	Fibra vegetal	Néctar	Presa	Infrutífero
5:00 - 6:00	0	0	0	0	0
6:00 - 7:00	0	0	0	0	0
7:00 - 8:00	0	0	0	0	0
8:00 - 9:00	0	1	3	0	0
9:00 - 10:00	0	4	5	0	1
10:00 - 11:00	0	0	15	0	1
11:00 - 12:00	0	0	6	3	3
12:00 - 13:00	0	0	10	2	6
13:00 - 14:00	0	0	3	2	5
14:00 - 15:00	0	0	7	0	3
15:00 - 16:00	0	0	8	2	1
16:00 - 17:00	0	0	8	1	2
17:00 - 18:00	0	0	8	0	0
18:00 - 19:00	0	0	4	0	3
Total	**0**	**5**	**77**	**10**	**25**
%	**0**	**4,27**	**65,81**	**8,55**	**21,37**

O início da atividade de forrageamento em J8 se deu às 8:08 e a última viagem ocorreu às 18:55, compreendendo um período de atividade diária entre 10 e 11 horas. Trabalhos anteriores com *P. versicolor* verificaram o início das viagens nos períodos quentes e úmidos entre 7:30 e 8:00, terminando entre 17:00 e 18:00 (GOBBI, 1977; SILVA et al., 2000; ELISEI et al., 2013). Para *P. lanio lanio*, Giannotti et al. (1995) observaram um período de atividade entre 6:00 e 19:00 horas na estação quente e úmida, enquanto o de *P. simillimus* foi das 7:00 às 17:00 (ELISEI et al., 2008) e das 8:00 às 18:00 (PREZOTO et al., 1994). Para colônias pós-emergentes de *P. ferreri*, o intervalo de forrageio encontrado por Andrade; Prezoto (2001) variou de acordo com os três ninhos estudados (1- das 8:11 às 17:52 no mês de fevereiro; 2- das 9:06 às 15:43 no mês de abril; 3- das 10:01 às 13:01 no mês de abril).

Durante todo o período de observação, nenhum indivíduo trouxe água para o ninho (Tabela 9; Figura 9). Tal fato pode ser explicado pela sua localização no pé de mandacaru. No período da manhã, o sol não incidia diretamente sobre a planta, pois seus raios eram barrados por uma estufa (Figura 2A). Com o sol a pino, os raios solares incidiam de cima e não afetavam o ninho, visto que este fora construído embaixo de um grande conjunto de galhos, e conforme o sol se movimentava para oeste, era bloqueado por altas árvores, criando sombras no terreno. Dessa forma, em aparentemente nenhum horário do dia a colônia ficou diretamente exposta à radiação. O'Donnel (1998) também observou que a coleta de água era

feita apenas por forrageiras de *P. instabilis* cujos ninhos estavam diretamente expostos ao sol. Claramente, o comportamento forrageiro dos indivíduos de uma colônia reflete suas necessidades momentâneas (ANDRADE; PREZOTO, 2001).

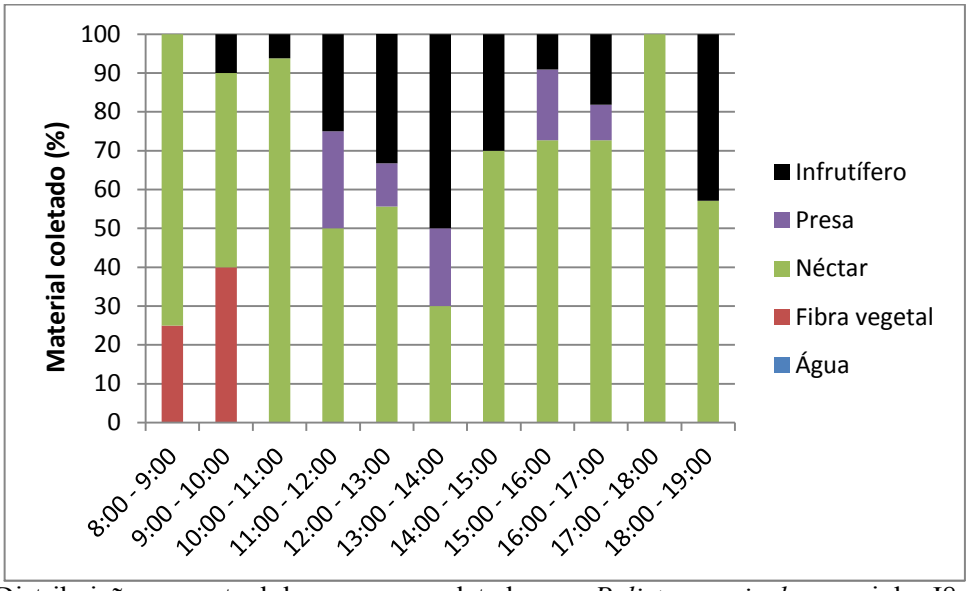


Figura 9. Distribuição percentual dos recursos coletados por *Polistes versicolor* no ninho J8 ao longo do período de observação.

As coletas de polpa vegetal (n=5; 4,27% do total) foram realizadas no período da manhã, entre 8:00 e 10:00 horas (Tabela 9; Figura 9). Nas datas das observações, J8 já estava com 53 células, mesma quantidade quando foi abandonado. Dessa forma, a polpa trazida pelas vespas foi utilizada apenas no crescimento e reparação de células velhas, e não na construção de novas. Elisei et al. (2010) notaram uma tendência de coleta desse material principalmente no período da manhã, pelo fato de caules, troncos, pedaços de madeira etc. encontrarem-se úmidos de orvalho, facilitando a raspagem das mandíbulas das vespas nesses substratos e tornando-os mais macios para manipulação. Essa tendência não foi vista em *P. lanio lanio*, uma vez que as coletas de polpa ocorreram ao longo de todo o dia (GIANNOTTI et al., 1995).

Néctar foi o material mais coletado pelas forrageiras (n=77; 65,81% do total das viagens). Sua distribuição não se limitou a nenhum período, sendo carregado ao ninho ao longo de todo o dia (Tabela 9; Figura 9). As soluções açucaradas consistem numa fonte rica em carboidratos (energia) e são utilizadas tanto na alimentação de adultos quanto de imaturos,

explicando a maior frequência na coleta desses materiais em relação aos demais. O mesmo foi observado em outros trabalhos (PREZOTO et al., 1994; GIANNOTTI et al., 1995; PREZOTO; MACHADO, 1999; ANDRADE; PREZOTO, 2001; ELISEI et al., 2008; 2010). De acordo com os autores, a distribuição das coletas de néctar se deu ao longo do dia todo também.

Já os retornos com presas (n=10; 8,55% do total) aconteceram apenas no período da tarde, entre 11:00 e 17:00 horas (Tabela 9; Figura 9). Esse tipo de alimento, fonte de proteínas, é oferecido mais frequentemente aos imaturos, e a sua quantidade trazida aos ninhos depende do número de larvas presentes (RAVERET-RICHTER, 2000). Devido a este fator, o número de vezes que essas cargas são contabilizadas geralmente é menor que as viagens com néctar. Giannotti et al. (1995) observaram presas sendo trazidas para os ninhos de *P. lanio lanio* ao longo do dia, desde cedo (8:00) até quase o fim das atividades (17:00). Andrade; Prezoto (2001) observaram em uma colônia pós-emergente de *P. ferreri* que a coleta de presas teve início às 10:00 e terminou às 15:30. Para *P. versicolor*, o horário variou das 10:00 até às 17:30 (ELISEI et al., 2010). Elisei et al. (2008) observaram coleta de presas de *P. simillimus* ao longo de todo o horário de estudo das 7:00 às 17:00 horas, enquanto Prezoto et al. (1994) observaram, para a mesma espécie, este material sendo carregado ao ninho das 10:30 às 18:00. De qualquer forma, a coleta desse material atingiu seu ápice, para todos os trabalhos, nas horas mais quentes do dia.

O número de viagens infrutíferas, nas quais nenhum material foi carregado para o ninho, atingiu valores maiores que os retornos com água, polpa vegetal e presas (n=25; 21,37% do total). Andrade; Prezoto (2001) observaram que 13,54% das viagens de *P. ferreri* de colônias em pós-emergência não apresentavam nenhuma carga. Para *P. versicolor*, essa taxa foi de 19,4% (ELISEI et al., 2010) e para *P. simillimus*, 64,3% (ELISEI et al., 2008) e 27,07% (PREZOTO et al., 1994).

O Índice de Eficiência calculado para J8 foi de 78,63%. Elisei et al. (2010) encontraram um índice semelhante também para *Polistes versicolor* de 80,13%. O índice para *P. lanio lanio* variou sazonalmente: 89,3% na estação quente e úmida, e 68,8% na estação fria e seca (GIANNOTTI et al., 1995). O Índice de Eficiência pode ser considerado um indicador indireto da disponibilidade de alimento no ambiente, e o valor encontrado neste trabalho sugere que a colônia apresentou condições de sobreviver na área.

A duração das viagens, contada pelo intervalo das saídas e seus respectivos retornos, variou segundo o tipo de material coletado (Tabela 10). Em média, as viagens para coleta de fibra vegetal foram as mais rápidas, seguidas pelos retornos infrutíferos, retorno com néctar e retorno com presa.

A coleta de fibra vegetal se dá pela raspagem das mandíbulas da forrageira em troncos de árvore e pedaços de madeira não trabalhada em geral (RAVERET-RICHTER, 2000). De certa forma, esses substratos não são difíceis de serem encontrados e permanecem fixos no local, o que possibilita que a vespa memorize o caminho e percorra-o toda vez que precisar. Assim, espera-se que as viagens para a coleta desse material sejam mais curtas, e que em pouco tempo o indivíduo esteja de volta ao ninho.

Tabela 10. Número e duração média das viagens (separadas por tipo de material coletado) realizadas pelos indivíduos do ninho J8.

	RETORNOS			
	Fibra vegetal	Néctar	Presa	Infrutífero
Amostras (n)	5	77	10	25
Média (min)	4	23,89	53,1	16,28
Desvio padrão (min)	1,73 (3-7)	47,88 (1-372)	48,36 (2-133)	16,08 (1-55)

Os retornos infrutíferos são considerados tentativas de coleta sem sucesso (GIANNOTTI et al., 1995), embora possam ter outros significados também. Algumas viagens podem estar relacionadas a vôos de aprendizagem e localização executados por indivíduos jovens. Além disso, de acordo com Elisei et al. (2008), a porcentagem de viagens que não apresentam carga pode aumentar se a colônia estiver em estágio de declínio, com machos no ninho. Isso se deve pelo fato que esses indivíduos, bem como as fêmeas realizam também vôos reprodutivos, e não com o intuito de forragear. Além disso, os mesmos autores afirmaram que, nos períodos em que a colônia está passando por processos de reorganização da hierarquia, o nível de agressividade dos indivíduos aumenta, e aqueles mais subordinados acabam deixando o ninho e realizam vôos com o objetivo de evitar interações agressivas, passando determinado tempo no campo e voltando depois sem nenhuma carga.

No presente trabalho, a colônia J8 apresentava um macho, e o mesmo realizou apenas um vôo ao longo das observações, sem voltar com nenhum material. Além das situações

apresentadas que explicariam o número de retornos sem carga, foram observadas também quatro saídas da vespa dominante (**A**) nas quais ela pousou sobre folhas de plantas muito próximas do mandacaru e pareceu excretar um líquido de coloração marrom. Logo depois disso, a mesma voltou ao ninho. Essas quatro viagens foram consideradas improdutivas e duraram um minuto cada uma. Zara; Balestieri (2000) também notaram saídas semelhantes por parte de indivíduos de *P. versicolor* e as relacionaram com o ato de defecar, atividade esta realizada fora do ninho.

As buscas por fontes de carboidrato duraram em média mais tempo que aquelas por polpa vegetal e aquelas consideradas infrutíferas. Como já comentado, as fontes de carboidrato utilizadas pelas vespas englobam néctar de flores, exudatos de alguns insetos fitófagos, frutas em geral e seiva de plantas. Além disso, elas podem roubar mel de abelhas e coletar alimentos humanos, tornando-se pragas nos ambientes urbanos (RAVERET-RICHTER, 2000). Embora esses polistíneos tenham várias alternativas para coleta de carboidrato, tais fontes podem estar mais difusas na paisagem. Insetos fitófagos (e.g. afídeos) não são encontrados em todas as plantas, e algumas flores, embora contenham néctar, podem exibir características morfológicas que dificultam ou impedem a retirada do líquido por vespas. Köhler (2008) acompanhou as preferências florais de *Polistes versicolor* no sul do Brasil e constatou um maior número de visitas das forrageiras em espécies de Asteraceae, devido ao fato de suas flores ofertarem grande quantidade de néctar armazenado a poucos milímetros de profundidade, possibilitando sua coleta por esses insetos, que não possuem aparelhos bucais longos.

Encontrar boas fontes de carboidrato pode ser uma tarefa custosa e depende de como elas estão distribuídas no ambiente. Muitas vezes a operária precisa visitar mais de uma delas para atingir seu limite de carga, e realizar contínuas viagens para atender às necessidades da colônia, uma vez que o néctar trazido para a colônia é distribuído entre todos os indivíduos do ninho, tanto adultos quanto imaturos (RAVERET-RICHTER, 2000; HUNT, 2007).

Entretanto, o recurso mais dispendioso (em termos de tempo empregado na coleta e provavelmente de energia também) consistiu em presas, fonte de proteínas para os imaturos e adultos. A estratégia empregada pelas forrageiras que procuram por esse material é a de busca ativa, na qual tanto visão quanto olfato são importantes no reconhecimento das presas (ver RAVERET-RICHTER, 2000). O tempo gasto para encontrar esse alimento pode ser grande, e o ato da predação aumenta mais ainda a duração da viagem, como visto por Brown et al.

(2012), que estudaram o processo de ataque de *Polistes dominulus* contra lagartas da espécie *Galleria mellonella* (Pyralidae) e descreveram 12 comportamentos envolvidos na ação, agrupados em quatro etapas.

Foram encontradas diferenças significativas na duração das viagens realizadas para coleta de cada material através do teste de Kruskal-Wallis (H= 9,6959; p= 0,0213). O teste de Student-Newman-Keuls (SNK) identificou que apenas as viagens de coleta de presa diferiram significativamente entre todos os retornos pareados dois a dois (Tabela 11), apresentando maior duração das viagens.

Tabela 11. Teste SNK de comparação pareada dos materiais trazidos ao ninho J8 em relação à duração das viagens.

Amostras pareadas	Valor de p
Néctar x Presa	0,0214*
Néctar x Fibra Veg.	0,0964
Néctar x Infrutífero	0,4527
Presa x Fibra Veg.	0,0049*
Presa x Infrutífero	0,0115*
Fibra veg. x Infrutífero	0,2250

*valores significativos de p

Como anteriormente descrito, indivíduos retornando com algumas presas foram capturados após sua repartição na colônia, e a carga coletada foi submetida à análise genética. No decorrer das observações das atividades em J8, foram coletadas 19 amostras de presas. Dessas, 15 foram identificadas com sucesso, enquanto em quatro ocorreram problemas em alguma etapa do processo (extração do DNA, amplificação do DNA, seqüenciamento dos pares de base). A Tabela 12 traz a lista de espécies identificadas. As amostras estão descritas em ordem temporal e apresentam o horário da coleta, identificação da presa e da vespa que a trouxe ao ninho, e o grau de similaridade (porcentagem de certeza na identificação).

Tabela 12. Identidade das presas coletadas das forrageadoras de J8.

Amostra	Data	Horário	Indivíduo	Identificação	Similaridade (%)
J8-1	20/10/2013	12:15	C	*Heliothis virescens* (Lep.: Noctuidae)	99,85
J8-2	24/10/2013	10:12	E	*Macaria regulata* (Lep.: Geometridae)	99,69
J8-3	30/10/2013	15:25	G	*Hadena magnolii* (Lep.: Noctuidae)	93,66
J8-4	01/11/2013	16:10	E	*Acroria terens* (Lep.: Noctuidae)	100
J8-5	03/11/2013	15:20	E	----------	
J8-6	27/11/2013	16:10	D	*Callibaetis* sp. (Ephemeroptera: Baetidae)	87,24
J8-7	03/12/2013	14:27	I	----------	
J8-8	09/12/2013	14:20	*	*Paectes nubifera* (Lep.: Euteliidae)	98,44
J8-9	09/12/2013	16:17	D	*Macaria* sp. (Lep.: Geometridae)	99,33
J8-10	12/12/2013	13:43	I	*Polistes cf. versicolor* (Hym.: Vespidae)	98,14
J8-11	12/12/2013	14:40	D	*Lagria* sp. (Col.: Tenebrionidae)	99,54
J8-12	13/12/2013	15:55	I	*Lagria* sp. (Col.: Tenebrionidae)	99,54
J8-13	16/12/2013	15:20	I	*Hypena coatilis* (Lep.: Erebidae)	99,08
J8-14	16/12/2013	16:12	I	*Magusa divaricata* (Lep.: Noctuidae)	100
J8-15	17/12/2013	16:03	I	*Hypena coatilis* (Lep.: Erebidae)	99,08
J8-16	19/12/2013	12:22	E	*Mischocyttarus cerberus* (Hym.: Vespidae)	98,12
J8-17	19/12/2013	12:13	I	*Physocleora dukinfieldi* (Lep.: Geometridae)	99,39
J8-18	19/12/2013	13:35	C	----------	
J8-19	19/12/2013	14:01	G	----------	

* Indivíduo não incluído nas observações em decorrência de seu desaparecimento no dia 11/12/2013.
Linhas tracejadas indicam as amostras não identificadas.

A análise da Tabela 12 revela uma predominância de presas da ordem Lepidoptera (n=10; 66,7% do total), o que tem sido visto em outros trabalhos presentes na literatura envolvendo o estudo de presas de espécies de *Polistes* (PREZOTO et al., 1994; 2006; GIANNOTTI et al., 1995; KASPER et al., 2004; WARD; RAMÓN-LACA, 2013). Outras ordens de insetos foram identificadas, como Coleoptera (n=2; 13,3% do total), Hymenoptera (n=2; 13,3% do total) e Ephemeroptera (n=1, 6,7% do total).

Os coleópteros do gênero *Lagria* são facilmente encontrados no interior do Jardim Experimental da UNESP. São besouros onívoros, considerados pragas agrícolas dependendo da densidade e alimentam-se tanto de folhas como de matérias em decomposição (FERMINO et al., 2014). É provável que as amostras encontradas nesse estudo sejam de indivíduos imaturos, cujo corpo mais mole facilita tanto a predação quanto a sua manipulação e transporte. Embora algumas larvas de Coleoptera exibam hábitos subterrâneos ou de se abrigar no interior de troncos podres e outros materiais, os ovos de *Lagria* são depositados sob folhas das quais essas larvas se alimentam.

A identificação da presença de Ephemeroptera entre as presas de *P. versicolor* foi um fato muito interessante nesse trabalho, pois não foram encontrados outros estudos indicando que *Polistes* utilize efeméridas na alimentação dos imaturos. Talvez essa inexistência de dados esteja relacionada a problemas na identificação das presas, tendo em vista que os espécimes de Ephemeroptera são considerados insetos de corpo mole e macio, o que facilita a mastigação do predador e torna o aspecto da presa irreconhecível, e que a maioria das identificações de presas de *Polistes* que constam na literatura ainda é baseada em caracteres morfológicos do material, através de análise visual ou sob lupa. Dessa forma, seria praticamente impossível reconhecer uma efemérida mastigada utilizando-se lupas ou estereomicroscópios, por exemplo (LONG et al., 2013).

Existem na literatura trabalhos cujos autores reportaram o consumo de Ephemeroptera por outros animais. A maior parte deles engloba espécies de morcegos (CLARE et al., 2011; LONG et al., 2013), embora Harris (1990) *apud* Harris (1994) tenha observado vespas do gênero *Podagritus* (Crabronidae) carregando efeméridas para seus ninhos. É mais provável que as forrageiras de *Polistes versicolor* capturem apenas adultos dessa ordem, pois as ninfas são aquáticas e permanecem submersas nos corpos de água. O fato da forma adulta destes insetos sobreviverem poucos ou mesmo apenas um dia pode explicar também a dificuldade de amostrar efeméridas na alimentação de seus predadores.

O nível de similaridade encontrado para o indivíduo de Ephemeroptera (87,24%) não nos dá a confirmação certa de sua família e gênero. Ambos os níveis foram aqui elencados (Baetidae: *Callibaetis* sp.) pois são os que mais se assemelharam à seqüência de pares de bases introduzida no banco de dados do BoldSystem. De forma geral, porcentagens relativamente baixas de similaridade (como essa em questão) indicam poucos dados depositados no banco relativos ao grupo, o que compromete sua eficaz identificação. Dessa forma, pode-se considerar certa a ordem do indivíduo, enquanto família e gênero não detêm níveis aceitáveis de confiança.

Outras duas identificações chamam a atenção na Tabela 12. Elas referem-se a dois táxons da ordem Hymenoptera, *Polistes cf. versicolor* e *Mischocyttarus cerberus*. Quanto ao primeiro, na data de sua coleta não foi observado nenhum episódio de larvofagia, e o indivíduo que carregava a presa em questão chegou voando ao ninho, caracterizando o fato como roubo de imaturo de outra colônia, porém da mesma espécie. A ocorrência de canibalismo intercolonial já foi reportado para *P. chinensis antennalis* e *P. jadwigae*

(KASUYA et al., 1980) e *Mischocyttarus mexicanus* (CLOUSE, 1995). Os primeiros autores interpretaram esse episódio como um meio de "economizar tempo"; ao invés de procurar presas no campo e se submeter a riscos associados a essa prática, as forrageiras podem optar por predar larvas de outros ninhos, cuja localização permanece fixa e consiste em um grande estoque de "alimento" enquanto a colônia estiver ativa. Clouse (1995) afirma que o canibalismo é mais provável de acontecer contra colônias fundadas por apenas uma fêmea (haplometrose).

A espécie de *Polistes* que constitui a amostra J8-10 está descrita como *cf. versicolor* pois a mesma foi primeiramente identificada como *P. myersi*, segundo a base de dados do BoldSystems. Antigamente, existia uma variação de *Polistes versicolor* (*P. versicolor var. myersi*), e anos mais tarde esse táxon foi promovido a uma nova espécie, agora *Polistes myersi*. Essa nova espécie, entretanto, não ocorre no Brasil, e por isso a amostra foi considerada como *P. versicolor* identificada erroneamente como *P. myersi* devido a essa questão antiga. A Figura 10 nos mostra parte de uma filogenia construída a partir do banco de dados do BoldSystems, cujo ponto de partida é a sequência de pares de bases inserida pelo pesquisador (nesse caso, a amostra J8-10). A partir dessa sequência, o banco realiza uma pesquisa por outras semelhantes a ela, e agrupa esses resultados em uma filogenia. O estudo dessa Figura 10 mostra que o material em questão está agrupado com *P. versicolor*, complementando a explicação de sua provável identidade.

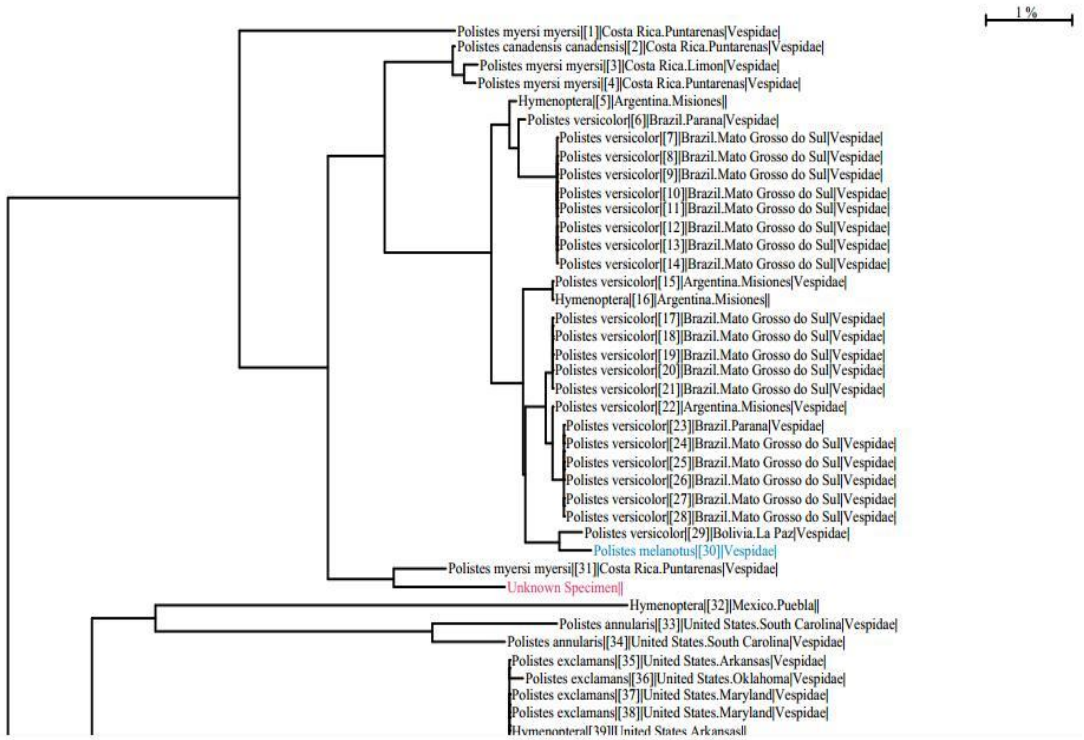


Figura 10. Filogenia construída a partir da amostra de presa J8-10. A mesma está caracterizada na foto com coloração rosa (“Unknown Specimen”) e agrupada junto com outras amostras de *Polistes versicolor*. As localidades presentes indicam a área de onde cada amostra foi coletada. Esquema criado em www.boldsystems.org

O fato das forrageiras predarem imaturos de *Mischocyttarus cerberus* (ocorre na área apenas a subespécie *M. cerberus styx*) explica-se praticamente da mesma maneira que o episódio de canibalismo. A área do Jardim Experimental apresenta grande número de ninhos dessa espécie, fixos e com alimento em potencial, e atacar algum não proporcionaria grandes efeitos negativos contra uma forrageira de *P. versicolor*, visto que *M. cerberus styx* é pouco agressiva e cada ninho contém em média apenas quatro adultos (GIANNOTTI, 1999).

Heliothis virescens (Noctuidae) é um lepidóptero generalista, apresenta alta mobilidade e fecundidade, sendo considerado praga de diversas culturas, como o tabaco, algodão e tomate (KAMITA et al., 2013) e já foi identificado em outros trabalhos (PREZOTO et al., 1994; PREZOTO; MACHADO, 1999; PREZOTO et al., 2006).

A diversidade de presas observadas atesta o fato das espécies de *Polistes* serem generalistas (RAVERET-RICHTER, 2000).

Ninho JP2

O ninho JP2 também foi fundado no mandacaru do Jardim Experimental, em um galho relativamente alto, o que dificultou sua observação. Dessa forma, quando a construção foi descoberta, no dia 11 de janeiro de 2014, ela foi retirada de sua estrutura original e transferida para um caibro de uma das estufas do Jardim, à altura dos olhos, aproximadamente. Neste período, o ninho possuía 19 células, 11 ovos, oito larvas e três fêmeas adultas e nenhum indivíduo foi perdido no processo de mudança da colônia. JP2 foi abandonado no dia 15 de abril de 2014, permanecendo ativo por 94 dias, contando desde a data de sua primeira observação. Na data de abandono, o ninho apresentava 44 células.

As observações relativas à análise dos comportamentos de dominância e subordinação para construção da hierarquia da colônia ocorreram nos dias 17 e 19 de fevereiro de 2014; as observações acerca do comportamento forrageiro dos membros de JP2 foram realizadas nos dias 18 e 20 de fevereiro de 2014.

No período dessas observações, JP2 apresentava 35 células e sete fêmeas adultas, cujas identificações (já na ordem de dominância, exceto para a fêmea 2 pontos verdes) e idades estão apresentadas na Tabela 13.

Tabela 13. Idade dos indivíduos presentes no ninho JP2 entre os dias 17 e 20 de fevereiro de 2014 quando foram realizados os estudos da estrutura hierárquica e do comportamento forrageiro.

Indivíduo (marcação torácica)	Idade (dias)
A (2 pontos prata)	37
B (2 pontos azuis)	37
C (Prata/Ouro)	6
D (Azul/Ouro)	6
E (Verde/Violeta)	10
F (Azul/Violeta)	6
G (2 pontos verdes)	4

Os indivíduos **A** e **B**, os mais velhos do ninho, fizeram parte da fundação do mesmo e estavam entre aqueles três encontrados na primeira observação. A terceira fêmea desapareceu no dia 02 de fevereiro de 2014. Desde o início do acompanhamento de JP2, a fêmea **A**

permaneceu como a dominante e poedeira, enquanto **B** tornou-se forrageira, visto que no início do ciclo nenhum indivíduo havia emergido ainda.

As fêmeas **C**, **D** e **F** emergiram todas no mesmo dia, enquanto **G** era a mais nova dos membros, com quatro dias de idade. Esta última não entrou na análise hierárquica, pois no período de observação não foi observado nenhum comportamento agonístico relacionado a ela (i.e. não atacou nem recebeu ataques). A mesma permaneceu imóvel no favo a maior parte do tempo, sem esboçar interações. A razão disso pode estar associada ao fato dela ser bem jovem, embora ela tenha executado diversas viagens nos horários quentes do dia, retornando principalmente com água, sendo a principal responsável pela manutenção do controle da temperatura no ninho.

Análise da hierarquia

As observações objetivando a construção da matriz hierárquica de JP2 (Tabela 14) ocorreram nos dias 17 e 19 de fevereiro de 2014, das 8:00 às 19:00 horas, totalizando 22 horas de coleta de dados.

Tabela 14. Número de interações de dominância/subordinação exibidos pelos indivíduos de JP2 durante o período de observação. Valores horizontais compreendem condutas de dominância; valores verticais compreendem condutas de subordinação. Fêmea **G** não teve valores contabilizados.

Dom. / Sub.	A	B	C	D	E	F	**Total**
A	******	1	5	0	0	0	**6**
B	0	*******	3	1	1	2	**7**
C	0	0	*******	3	1	4	**8**
D	0	0	0	*******	1	1	**2**
E	0	0	0	0	*******	2	**2**
F	0	0	0	0	0	*******	**0**
Total	**0**	**1**	**8**	**4**	**3**	**9**	*********

Na Tabela 14 pode-se notar a inexistência de reversões, fato que mais uma vez corrobora os dados de Pardi (1948) no que se refere à hierarquia de *Polistes* ser linear.

No total, foram observados 25 comportamentos agressivos entre as fêmeas de JP2. Esse número foi menor se comparado aos dados de J8 por duas razões. A primeira, pelo número inferior de vespas no ninho; a segunda, pela fase na qual a colônia se encontrava. Nos dias de observação, a hierarquia de JP2 estava mais estabilizada. A fêmea dominante estava ativa, afugentando os outros membros, desenvolvendo tarefas intranidais e sem exibir sinais de comprometimento fisiológico ou de qualquer outra natureza. Um período totalmente diferente de J8, cujos dados foram coletados em um momento no qual a poedeira estava perdendo sua capacidade de dominância, o que tornou outras fêmeas mais agressivas, competindo entre elas para substituir a primeira na hierarquia.

O indivíduo dominante (**A**) não se subordinou nenhuma vez e portou-se agressivamente apenas contra **B** e **C**, os hierarquicamente superiores na colônia, contabilizando seis ataques (24% do total, Tabela 15). As demais fêmeas dominaram todas as outras abaixo de seus respectivos *ranks*. Como esperado, a vespa que mais se subordinou foi **F**, sofrendo nove ataques (36% do total, Tabela 15).

No caso de JP2, as fêmeas que ocuparam as posições mais superiores na hierarquia (**A** e **B**) eram as mais velhas do ninho. As vespas mais jovens ocuparam posições inferiores no ranqueamento (**C** até **F**). Esse esquema de ranqueamento está de acordo com as bases de um sistema regido pela gerontocracia (ver STRASSMANN; MEYER, 1983; HUGHES; STRASSMANN, 1988). Giannotti; Machado (1997) observaram que fêmeas mais velhas substituíram as dominantes de *Polistes lanio* na maioria dos ninhos estudados. Nesse mesmo trabalho, os autores citam a existência de maior probabilidade de uma poedeira ser substituída por sua filha mais velha em colônias de *P. versicolor*. Zara; Balestieri (2000) também chegaram a conclusões semelhantes, mostrando que o nível de agressividade apresentado pelos indivíduos de *P. versicolor* aumentava conforme a idade. Levando em consideração tais exemplos, parece inapropriado supor que determinado sistema de substituição dos indivíduos dominantes nas espécies de *Polistes* e também de *Mischocyttarus* ocorra exclusivamente em determinadas latitudes, por exemplo, visto que diferenças podem ocorrer até mesmo dentro de uma espécie, em ninhos relativamente muito próximos, como encontrado neste trabalho (comparação entre J8 e JP2).

A Tabela 15 elenca hierarquicamente os membros de JP2 de acordo com seus Índices de Dominância calculados, bem como apresenta as porcentagens de dominação e subordinação exibidas individualmente.

Tabela 15. Hierarquia dos indivíduos de JP2 apresentando o Índice de Dominância e a porcentagem de comportamentos dominantes e subordinados para cada vespa, exceto para **G.**

Ranking	Indivíduo	Índice de Dominância (D)	Dominações (%)	Subordinações (%)
1	A	37,0	24	0
2	B	28,0	28	4
3	C	1,91	32	32
4	D	0,304	8	16
5	E	0,07	8	12
6	F	0,013	0	36

A porcentagem de dominações mostrada na Tabela 15 está em conformação em relação aos *ranks* dos membros de JP2. As três primeiras fêmeas da hierarquia exibiram a maior quantidade de ataques, enquanto as três últimas foram menos agressivas. Por outro lado, a análise das subordinações aparece mais desestruturada por conta do elevado número de ataques sofrido por **C**, ao passo que **D** e **E** sofreram menos dominações.

Quanto ao tamanho dos indivíduos, **A** e **B** apresentaram os maiores portes físicos, comparados a olho nu. Como participaram do processo de fundação do ninho, é provável que ambos tenham abandonado suas colônias de origem já inseminados ou se reproduziram no intervalo entre o abandono e fundação de JP2. Já os demais membros da colônia (indivíduos **C, D, E, F** e **G**), todas filhas de **A**, exibiram um porte pequeno, característico das primeiras operárias emergidas. Esse fato é associado a uma deficiência nutricional sofrida por elas, visto que na fase de pré-emergência não existem forrageiras típicas que assumam o papel de trazer alimento em abundância para as larvas (HAGGARD; GAMBOA, 1980).

Comportamento forrageiro: abordagem individual

Os dados relativos ao comportamento forrageiro dos membros de JP2 foram coletados primariamente nos dias 18 e 20 de fevereiro de 2014, das 8:00 às 20:00h, totalizando 24 horas

de observação. As informações sobre as condições climáticas nas duas datas estão apresentadas na Tabela 16.

Tabela 16. Condições climáticas medidas nas duas datas de observação. Dados cedidos pelo CEAPLA-UNESP.

	Temperatura média (°C)	Umidade relativa do ar média (%)	Pluviosidade (mm)	Velocidade média do vento (m/s)
18/02/2014	23,8 (19,3-31,8)	64 (31-82)	0	2,73
20/02/2014	26,5 (16,6-33,5)	44 (20-91)	0	2,10

Nas datas previamente especificadas, todas as viagens realizadas pelos integrantes de JP2 foram contabilizadas e analisadas individualmente. A Tabela 17 traz informações dos materiais coletados, do tempo gasto em campo e os índices de eficiência para cada vespa.

Tabela 17. Caracterização individual do comportamento forrageiro dos membros de JP2. As fêmeas estão alocadas em ordem decrescente da posição na hierarquia.

Indivíduo	**Retornos Água**	**Retornos Fibra veg.**	**Retornos Néctar**	**Retornos Presa**	**Retornos Infrutíferos**	**Total de Viagens**	**Tempo total em campo (min)**	**Índice de Eficiência (%)**
A	0	0	0	0	1	1	1	0
B	0	0	6	1	1	8	707	87,5
C	2	1	25	1	4	33	603	87,9
D	0	5	5	3	1	14	505	92,8
E	2	0	4	1	4	11	201	63,3
F	0	0	5	2	3	10	415	70,0
G	38	0	0	0	4	42	109	90,5

A análise da Tabela 17 apresenta a poedeira de JP2 (**A**) como o indivíduo que menos realizou viagens durante as observações, do mesmo modo que Torres et al. (2009) constataram para *P. canadensis canadensis*. O mesmo deixou o ninho apenas uma vez, retornando um minuto depois sem nenhuma carga. Diferentemente do ninho J8, cujas fêmeas mais superiores na hierarquia comportaram-se como tais e procuraram permanecer o máximo

de tempo junto ao ninho (i.e. quase não forragearam), não foi possível perceber o mesmo para aquelas de JP2. A partir da vespa **B** (segunda no *ranking*), as outras em posições mais inferiores comportaram-se como forrageiras típicas, passando grande parte das observações em campo ou realizando muitas viagens.

Dos membros de JP2, **G** foi o que mais coletou água, apresentando 38 retornos com tal recurso. É possível que sua idade esteja ligada a este fato, visto que o indivíduo em questão era muito jovem (quatro dias, Tabela 13), e a coleta de água não requer um nível grande de experiência em campo. De qualquer forma, esse dado é muito interessante, visto que Zara; Balestieri (2000) observaram que fêmeas de *P. versicolor* com até dez dias de idade quase não saíam dos ninhos. Seus dados mostravam que somente a partir dos 15 dias uma vespa iniciava viagens de coleta de recursos.

Os demais integrantes da colônia apresentaram comportamento mais generalista, forrageando diferentes tipos de recursos, corroborando os dados existentes na literatura (RAVERET-RICHTER, 2000) (vide Tabela 17).

Os Índices de Eficiência de cada vespa não sofreram variação decorrente da idade de cada uma. O indivíduo **B**, por exemplo, apresentou uma eficiência de 87,5% na captura de recursos e sua idade era de 37 dias; a eficiência de **C** atingiu 87,9% e o indivíduo apresentava seis dias de idade; e **G**, com apenas quatro dias, demonstrou uma eficiência de 90,5%. Talvez os retornos infrutíferos observados estejam mais relacionados ao tipo de material que um indivíduo buscava e a algum problema identificado pelo mesmo durante a viagem (e.g. material não encontrado/fonte esgotada, risco de predação) do que à sua idade ou posição na hierarquia.

Dois aspectos diferentes no tocante ao comportamento forrageiro dos membros dessa colônia puderam ser acompanhados e também estão expressos na Tabela 17. Nota-se que o indivíduo **B**, por exemplo, realizou poucas saídas para campo (n=8), como se esperaria de um membro de alta hierarquia. Entretanto, a duração de suas viagens, principalmente daquelas de retorno com néctar, foi excessivamente alta. Como já discutido, embora as fontes de carboidrato possam estar dispersas pelo ambiente, estas são na sua maioria fixas a um local (flores e frutos), fato que possibilita o inseto marcar sua localização e voltar algum tempo depois sem gastar tanto tempo. Além disso, nos dias de observação o Jardim Experimental contava com diversas espécies de plantas, muitas delas com flores abertas ou frutos formados. Dessa forma, a escassez de fontes energéticas não é uma explicação para a duração dos

retornos com néctar. Consequentemente, podemos concluir que a vespa **B** não objetivou exclusivamente a coleta deste material, e pode ter realizado outras atividades durante sua ausência no ninho.

Em contrapartida, o indivíduo **G**, um forrageiro típico, realizou 42 viagens no total. Dessas, foram contabilizados 38 retornos com água e quatro retornos infrutíferos. Mesmo com um alto número de saídas do ninho, o tempo total gasto em campo dessa vespa foi um dos menores da colônia (109 minutos), sendo maior apenas em comparação com a dominante. Essa discrepância entre número de viagens e duração das mesmas está associada ao tipo de recurso buscado pela vespa, no caso a água. O indivíduo **G**, como já apresentado, era muito novo (quatro dias de idade, Tabela 13) e por isso ainda não havia entrado em disputas com os outros membros de JP2. Na maior parte do período de observação, principalmente nas horas da manhã, o mesmo sempre permanecia no ninho, dificilmente realizando alguma tarefa. Entretanto, o local no qual o favo estava situado permitia a incidência dos raios solares no período da tarde, e **G** foi o grande responsável por coletar água e exibir os comportamentos ligados à manutenção da temperatura do ninho (depositar as gotículas sobre as células e realizar o batimento das asas para aumentar a velocidade de resfriamento da estrutura como um todo). O início da atividade forrageira de **G** se deu com apenas quatro dias provavelmente pela pressão imposta a todos os membros de JP2, cujo número era baixo e a carga de atividades necessárias para aumentar o tamanho do ninho grande. Se *P. versicolor* exibe algum tipo de polietismo temporal, este caso constituiu uma exceção à regra pela demanda de trabalho imposta aos seus integrantes. De qualquer maneira, o indivíduo em questão forrageou por um material mais fácil de explorar, que não necessita de grande habilidade, mais condizente com sua idade.

Nesse caso, o fato do ninho estar anexado à porta de uma estufa auxiliou no processo de coleta de água. Ao lado da construção, do lado de fora, encontrava-se uma bomba de pressão que levava água de um pequeno reservatório para o sistema de irrigação dentro da estufa, em torno da qual havia uma grande poça, o que foi detectado pelas vespas de JP2. Assim, o fato dessa fonte de recurso encontrar-se a menos de dez metros do local de nidificação permitiu ao indivíduo **G** realizar um grande número de viagens em pouco tempo (a maioria delas com duração de um ou dois minutos). Essas viagens eram ininterruptas; a vespa pousava no ninho, depositava a água em certos lugares e já saía para coletar mais do material. Depois de alguns retornos ela exibia o comportamento de bater as asas perto das gotículas.

A correlação entre o Índice de Dominância das vespas e a duração total de suas viagens não foi significativa, como calculado pelo Teste de Correlação de Spearman (r= 0,0857; p= 0,8717), demonstrando que o tempo gasto em campo por uma vespa não depende de sua posição na hierarquia da colônia. A Correlação de Spearman também foi utilizada para avaliar a relação entre o Índice de Dominância dos indivíduos com o tipo de material coletado por cada um, porém os valores encontrados também não foram significativos (água: r= -0,2070; p= 0,6939; fibra vegetal: r= -0,0338; p= 0,9493; néctar: r= -0,0290; p= 0,9565; presa: r= -0,6983; p= 0,1228; infrutífero: r= -0,5246; p= 0,2852). Dessa forma, pode-se concluir que a posição dos membros de JP2 no *ranking* hierárquico não exerceu influência no tipo de recurso coletado por eles.

Não foram feitas comparações entre vespas hierarquicamente superiores e forrageiras típicas, como ocorreu para o ninho J8 (Figuras 6 e 7), pois como já foi dito, apenas a dominante (**A**) apresentou comportamentos de um indivíduo posicionado superiormente na hierarquia. Embora **B** e **C** ocupem posições mais privilegiadas nessa hierarquia, os comportamentos exibidos por eles, bem como por todas as outras vespas da colônia faz com que se assemelhem muito mais a uma forrageira típica. Nenhuma delas permaneceu muito tempo no ninho executando tarefas intranidais ou buscaram confrontar a poedeira de alguma forma; em contrapartida, todas elas apresentaram um tempo relativamente grande em viagens, principalmente **B** e **C**, o que está em desacordo com seus *rankings* hierárquicos. É interessante notar que **B**, por exemplo, atacou os demais indivíduos de JP2 sete vezes (exceto a dominante) e se subordinou apenas uma vez para **A** (Tabela 14) e mesmo assim não permaneceu no ninho executando tarefas relativas a um membro da alta hierarquia. Pelo contrário, ela realizou viagens de coleta de recursos e exibiu o maior tempo em campo de todas as fêmeas (707 minutos, Tabela 17). Tal fato pode se constituir novamente em um reflexo do tamanho da colônia e o baixo número de indivíduos. No caso de um ninho pequeno, as fêmeas precisam realizar mais atividades na tentativa de desenvolvê-lo mais rapidamente, podendo então membros da alta hierarquia comportar-se como forrageiros.

Comportamento forrageiro: abordagem geral

A Tabela 18 apresenta o número total de viagens para coleta de diferentes materiais (água, fibra vegetal, néctar, presa) e de viagens infrutíferas ao longo do dia, durante o período de observação de JP2 (18 e 20 de fevereiro de 2015).

Tabela 18. Identificação das cargas trazidas ao ninho JP2, distribuídas ao longo dos dois dias de observação.

Horário	Água	Fibra vegetal	Néctar	Presa	Infrutífero
8:00 - 9:00	0	2	1	0	0
9:00 - 10:00	0	4	3	0	0
10:00 - 11:00	0	0	5	0	2
11:00 - 12:00	0	0	8	0	3
12:00 - 13:00	2	0	6	3	3
13:00 - 14:00	3	0	7	2	4
14:00 - 15:00	18	0	3	2	2
15:00 - 16:00	19	0	4	0	2
16:00 - 17:00	0	0	5	1	0
17:00 - 18:00	0	0	2	0	2
18:00 - 19:00	0	0	1	0	0
19:00 - 20:00	0	0	0	0	0
Total	**42**	**6**	**45**	**8**	**18**
%	**35,3**	**5,0**	**37,9**	**6,7**	**15,1**

A primeira viagem realizada por uma fêmea de JP2 ocorreu às 8:21 e o último retorno foi às 18:17. Dessa forma, a atividade forrageadora das vespas dessa colônia atingiu uma amplitude de aproximadamente dez horas (Figura 10).

A água foi um dos materiais mais coletados pelas forrageiras, com 42 retornos (35,3% do total; Tabela 18). Isso consiste em um fato interessante, pois na colônia J8 os dados apontaram que nenhuma fêmea coletou esse recurso. Essa diferença nos resultados dos dois ninhos trazem à tona o que O'Donnel (1998) encontrou estudando ninhos de *Polistes instabilis*: a coleta de água para refrigeração do favo apenas era realizada naqueles ninhos que ficavam expostos à incidência dos raios solares. Como já especificado, JP2 encontrava-se anexado ao caibro de uma das estufas do Jardim Experimental. Essa localização o protegia do sol na parte da manhã, mas não em algumas horas da tarde. Como esperado, esse período cujos raios solares incidiam sobre o ninho coincidiu com o maior número de fêmeas retornando com água (14:00 às 16:00 horas; Figura 11). Após esse horário, o sol se escondia atrás de algumas árvores e a coleta do líquido cessava.

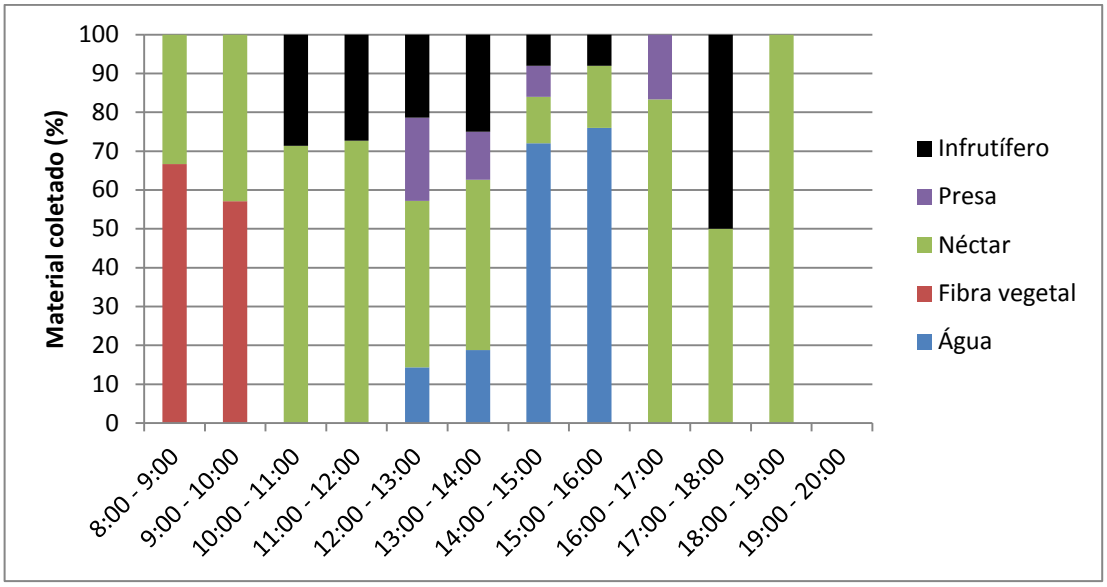


Figura 11. Distribuição percentual dos recursos coletados por *Polistes versicolor* no ninho JP2 nos dias 18 e 20 de fevereiro de 2014.

Com relação à fibra vegetal, todos os seis retornos (5,0% do total; Tabela 18) observados ocorreram no período da manhã, como visto em J8, entre 8:00 e 10:00 horas (Figura 11). Nos dias de estudo, JP2 apresentava 34 células. A fibra trazida ao ninho foi utilizada tanto na reparação como na construção e crescimento do favo, uma vez que o mesmo foi abandonado com 44 células. A Figura 12 ilustra a coleta desse recurso.

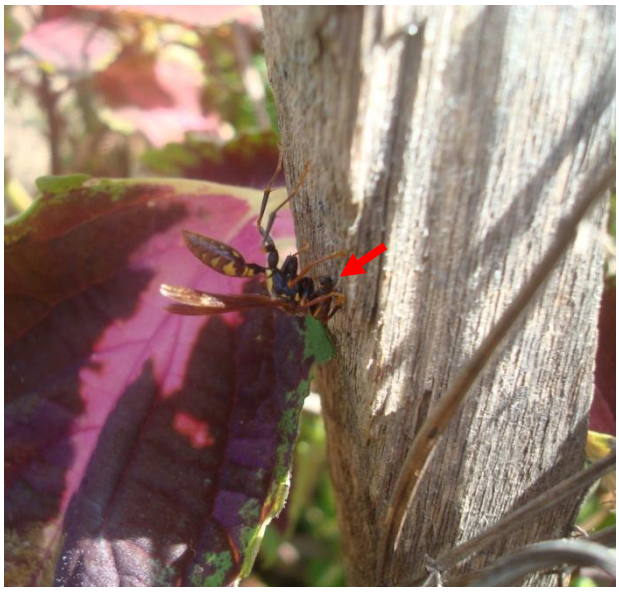


Figura 12. Coleta de fibra vegetal realizada em uma estaca de madeira. Destaque para o material entre as mandíbulas da vespa, já raspado e amolecido, pronto para ser transportado ao ninho.

Assim como observado para o ninho J8, néctar consistiu no material coletado na maior parte das viagens, com 45 retornos (37,9% do total; Tabela 18). Nota-se que em todos os intervalos de horas o forrageio por líquidos açucarados esteve presente, desde o primeiro período de observação até às 19:00 horas (Figura 11).

Foram observadas oito coletas de presas nos dois dias de estudo (6,7% do total; Tabela 18). Assim como visto em J8, todas elas ocorreram nos horários mais quentes do dia, especificamente das 12:00 às 17:00 horas (Figura 11).

Já os retornos infrutíferos não se limitaram a algum período em especial. Foi possível verificar fêmeas voltando ao ninho sem nenhuma carga ao longo de todo o dia (Figura 11). Esse tipo de viagem foi contabilizado 18 vezes (15,1% do total; Tabela 18).

O Índice de Eficiência calculado para JP2 foi de 84,9%. Essa porcentagem se mostrou maior que a encontrada para J8, e indica que existe boa disponibilidade de recursos no ambiente.

A duração média das viagens realizadas pelas fêmeas de JP2 foi calculada e os dados são apresentados na Tabela 19.

Tabela 19. Número e duração média das viagens (separadas por tipo de material coletado) realizadas pelos indivíduos do ninho JP2.

	RETORNOS				
	Água	Fibra vegetal	Néctar	Presa	Infrutífero
Amostras (n)	42	6	45	8	18
Média (min)	3,47	24,66	32,37	34,87	22
Desvio padrão (min)	11,54 (1-75)	25,87 (4-70)	31,98 (2-113)	21,05 (3-60)	21,6 (1-72)

Os dados organizados na Tabela 19 mostram que a média das viagens com água foi a mais rápida entre os materiais. Em seguida, encontram-se os retornos infrutíferos, com fibra vegetal, néctar e por fim, presa. As coletas de água apresentaram duração média relativamente baixa pelo fato já destacado de haver uma grande fonte desse líquido próximo do ninho, que

foi aproveitado ao máximo pelas forrageiras, principalmente o indivíduo **G**, responsável por 90,5% destes retornos.

O tempo médio de coleta de fibra vegetal foi bem maior que aquele encontrado para o ninho J8 (4 minutos; Tabela 10). Esse número maior deveu-se a uma viagem da fêmea **D** com duração de 70 minutos. Pode-se sugerir que essa fêmea tenha desempenhado outras atividades nessa saída, considerando que as demais viagens para coleta de fibra realizadas por ela duraram em média sete minutos.

A média dos retornos com néctar também foi maior para JP2 que para J8. Possivelmente a principal responsável por isso tenha sido a fêmea **B**, cujas seis coletas desse material duraram ao todo 591 minutos. São números relativamente altos se comparados às viagens dos demais indivíduos, e que elevaram a média total da colônia. Também existe a possibilidade de que essa vespa tenha desenvolvido outras tarefas em um único vôo, explicando a longa duração de cada um.

A coleta de presas realizada pelos membros de JP2 foi a única a apresentar duração média menor se comparada com os dados de J8. Um fato que pode explicar isso reflete dois episódios nos quais duas fêmeas (**D** e **F**) trouxeram alimento sólido para o ninho, saíram e retornaram com presas novamente em viagens muito rápidas (três e oito minutos, respectivamente).

Diferenças significativas na comparação das durações das viagens de cada material foram encontradas através do teste de Kruskal-Wallis ($H= 64,7815$; $p= <0,001$). Com o objetivo de reconhecer quais recursos exibiram essa diferença, foram realizadas comparações pareadas (dois a dois) entre todos eles através do teste de Student-Newman-Keuls (SNK). Os resultados estão apresentados na Tabela 20.

Tabela 20. Teste SNK de comparação pareada dos materiais trazidos ao ninho JP2 em relação à duração das viagens.

Amostras pareadas	Valor de p
Água x Fibra Veg.	0,0008*
Água x Néctar	<0,0001*
Água x Presa	<0,0001*
Água x Infrutífero	<0,0001*
Fibra Veg. x Néctar	0,8020
Fibra Veg. x Presa	0,6503
Fibra Veg. x Infrutífero	0,7644
Néctar x Presa	0,7233
Néctar x Infrutífero	0,3695
Presa x Infrutífero	0,3635

*valores significativos de p

De acordo com o teste SNK, apenas os retornos com água diferiram significativamente dos outros materiais com relação à duração das viagens, tendendo a ser mais rápidas. As demais comparações não apresentaram diferenças significativas.

Com relação às presas trazidas ao ninho pelas forrageiras, foram coletadas 21 amostras ao longo das observações de JP2. Desse total, oito não puderam ser identificadas. Das 13 identificações, uma se limitou ao nível de família, três a gênero e as outras nove foram identificadas até espécie. A Tabela 21 apresenta informações sobre as datas de coleta de cada amostra, a vespa que a trouxe para o ninho, a identificação da presa e seu grau de similaridade (porcentagem de certeza de identificação).

Tabela 21. Identidade das presas coletadas das forrageadoras de JP2.

Amostra	Data	Horário	Indivíduo	Identificação	Similaridade (%)
JP2-1	21/01/2014	16:49	*	----------	
JP2-2	23/01/2014	16:54	*	*Anticarsia gemmatalis* (Lep.: Erebidae)	100
JP2-3	28/01/2014	11:20	*	*Rachiplusia nu* (Lep.: Noctuidae)	100
JP2-4	28/01/2014	11:27	*	*Rachiplusia nu* (Lep.: Noctuidae)	100
JP2-5	30/01/2014	11:04	*	----------	
JP2-6	04/02/2014	11:17	*	----------	
JP2-7	13/02/2014	14:51	B	*Dithecodes distracta* (Lep.: Geometridae)	99,85
JP2-8	13/02/2014	16:30	B	----------	
JP2-9	13/02/2014	17:01	B	*Iridopsis* sp. (Lep.: Geometridae)	99,69
JP2-10	13/02/2014	17:11	B	*Iridopsis* sp. (Lep.: Geometridae)	99,54
JP2-11	18/02/2014	12:39	F	*Dione juno* (Lep.: Nymphalidae)	100
JP2-12	18/02/2014	16:33	C	*Synargis calyce* (Lep.: Riodinidae)	100
JP2-13	20/02/2014	13:52	B	Lep.: Geometridae	99,81
JP2-14	20/02/2014	14:20	D	*Iridopsis* sp. (Lep.: Geometridae)	99,83
JP2-15	20/02/2014	14:31	D	----------	
JP2-16	11/03/2014	11:06	**	----------	
JP2-17	11/03/2014	14:40	***	*Spodoptera frugiperda* (Lep: Noctuidae)	100
JP2-18	11/03/2014	14:52	***	*Spodoptera frugiperda* (Lep: Noctuidae)	100
JP2-19	19/03/2014	14:44	***	----------	
JP2-20	19/03/2014	15:09	***	----------	
JP2-21	19/03/2014	15:15	***	*Anida ignicans* (Lep.: Noctuidae)	100

*/**/*** Indivíduos que não estavam presentes nas observações dos dias 18 e 20 de fevereiro de 2014, permanecendo fora das análises. Linhas tracejadas indicam amostras não identificadas.

As presas utilizadas na alimentação principalmente das larvas foram amostradas desde janeiro até março. Por conta disso, algumas fêmeas não entraram nos dados provenientes de 18 e 20 de fevereiro. O indivíduo marcado por um asterisco (*), por exemplo, responsável por coletar seis amostras da Tabela 21, desapareceu no dia 9 de fevereiro. Os outros dois, identificados por dois e três asteriscos (**/***) emergiram após as datas de observação (dias 27 e 29 de fevereiro, respectivamente).

Pode-se observar que todas as presas identificadas nas amostras coletadas pertencem à ordem Lepidoptera. Os altos níveis de similaridade das amostras (todos > 99,5%) garantem a certeza de que o táxon é realmente aquele especificado na Tabela 21. Cinco famílias diferentes de borboletas e mariposas foram encontradas (Erebidae, Noctuidae, Geometridae, Nymphalidae e Riodinidae), atestando que as forrageiras de *Polistes versicolor* exibiram um hábito generalista na hora de coletar proteína animal.

Giannotti et al. (1995) também estudaram o comportamento predatório de *Polistes lanio lanio* e observaram que 100% da fonte protéica animal coletada vinha de lepidópteros. Kasper et al. (2004) trabalharam com *P. humilis* e todas as presas amostradas também limitaram-se a borboletas e mariposas. Da mesma forma, Prezoto et al. (2006) identificaram presas de *P. versicolor*, sendo que 95,4% delas eram lepidópteros, 1,1% coleópteros e o outros 3,4% não foram identificados. Por fim, Ward; Ramón-Laca (2013) chegaram à conclusão que 91% da proteína animal utilizada por *P. chinensis antennalis* era da ordem Lepidoptera. As identificações das presas do presente trabalho assemelham-se aos dados de outros estudos já realizados com diferentes espécies do gênero *Polistes*.

Algumas das espécies aqui identificadas já foram relatadas em outros artigos. *Anticarsia gemmatalis* (Erebidae) foi predada por fêmeas de *P. lanio lanio* (GIANNOTTI et al., 1995) na região de Rio Claro/SP e por *P. simillimus* (PREZOTO et al., 1994; PREZOTO; MACHADO, 1999) em regiões canavieiras em Piracicaba/SP, respectivamente. *Spodoptera frugiperda* (Noctuidae) foi utilizada como fonte de proteína por *P. simillimus* (PREZOTO et al., 1994; PREZOTO, MACHADO, 1999), *P. lanio lanio* (GIANNOTTI et al., 1995), *P. versicolor* (PREZOTO et al., 2006) em Juiz de Fora/MG, por *P. humilis* e *Vespula germanica* (KASPER et al., 2004) na região de Adelaide, Austrália e por *P. metricus*, *P. dorsalis* e *P. exclamans* (HELD et al., 2008) no estado do Mississippi, EUA.

O gênero *Iridopsis* (Geometridae) agrupa 93 espécies descritas, amplamente distribuídas no continente americano (VARGAS, 2007). Mesmo com esse número de táxons, não existem muitos estudos com tais insetos. *Dione juno* (Nymphalidae) é uma borboleta cor de laranja com listras negras ao longo de suas asas. O exemplar coletado veio provavelmente de um pé de maracujá (uma de suas plantas hospedeiras) plantado na cerca do Jardim Experimental, a menos de 15 metros de JP2. Inúmeros adultos da espécie eram avistados todos os dias voando e colocando ovos nas folhas desse vegetal. Muitas lagartas também foram observadas. Era intrigante o fato de haver tantos imaturos presentes a pouca distância dos ninhos de *P. versicolor* e apenas uma amostra ter sido identificada como *D. juno*. Caminhadas esporádicas eram realizadas ao longo do pé de maracujá e *Polistes versicolor* nunca foi avistada voando por entre seus galhos e folhas. Em contrapartida, muitas forrageiras de *Mischocyttarus cerberus styx* foram vistas explorando o local.

Os dados mais surpreendentes contidos na Tabela 21 retratam habilidades de exploração do ambiente das forrageiras de *P. versicolor*, como aspectos ligados a marcações

visuais da paisagem, capacidade de memorizar lugares previamente visitados e as estratégias de economia de energia e tempo. Todas essas habilidades foram comprovadas graças aos resultados das identificações das amostras JP2-3, JP2-4, JP2-17 e JP2-18. As duas primeiras foram identificadas como *Rachiplusia nu* (Noctuidae), sendo que ambas foram predadas no mesmo dia e pela mesma fêmea (nomeada com um * por conta de não ter participado das observações dos dias 18 e 20 de fevereiro de 2014). Ao observarmos os horários em que a vespa em questão trouxe os alimentos mastigados para o ninho, é possível perceber uma otimização da segunda viagem. A primeira saída da fêmea se deu às 10:17 e a volta com a espécie *R. nu* foi às 11:20. Ao pousar no ninho ela entregou a presa a outras vespas e logo saiu novamente, no mesmo horário, retornando pela segunda vez às 11:27 com um outro pedaço do mesmo táxon. A primeira viagem, que durou 63 minutos, provavelmente exigiu dessa forrageira uma busca ativa no entorno do ninho. A segunda viagem teve duração menor, de sete minutos, pois essa busca não precisou ser feita mais. Graças à capacidade de memorizar o local da predação e marcar características da paisagem (RAVERET-RICHTER, 2000; SABRINA et al., 2013), a vespa possivelmente voltou à mesma área e coletou outra porção da lagarta rapidamente.

O mesmo ocorreu com as amostras JP2-17 e JP2-18, identificadas como *Spodoptera frugiperda*, coletadas no mesmo dia pela vespa marcada por **. Sua primeira viagem iniciou às 13:54 e terminou com a lagarta sendo entregue aos outros membros de JP2 às 14:40. Um minuto depois a mesma forrageira levantou vôo novamente e retornou onze minutos depois, às 14:52, com outro pedaço da mesma espécie em suas mandíbulas. Foi suposto nesses casos citados que ambos os pedaços da mesma espécie vieram provavelmente do mesmo indivíduo, que foi cortado em duas partes e carregado em duas viagens. Entretanto, é também viável a idéia de que a vespa tenha encontrado algum agregado de lagartas e predado dois exemplares diferentes.

Além desses dois episódios confirmados, outras situações parecidas ocorreram em JP2 e estão inseridas na Tabela 21. A análise das amostras JP2-9 e JP2-10 não garante certeza de que uma fêmea otimizou sua viagem e coletou o mesmo espécime, embora essa situação mostre-se muito provável de ter realmente acontecido, visto que elas foram coletadas pela fêmea **B** no mesmo dia, num intervalo de dez minutos entre uma e outra e ambas foram identificadas como lepidópteros do gênero *Iridopsis* (Geometridae). O indivíduo **D** também protagonizou uma situação assim, na qual em um espaço de onze minutos, trouxe duas amostras para o ninho (JP2-14 e JP2-15). Infelizmente apenas uma foi identificada, como

Iridopsis sp.. Entretanto existe a possibilidade de que essa última poderia ser uma lagarta da mesma espécie. O responsável pelo outro episódio observado foi o indivíduo marcado com o símbolo ***, que realizou duas coletas de presas em seis minutos (amostras JP2-20 e JP2-21). Novamente, é provável que ambas sejam a mesma presa da mesma espécie, *Anida ignicans* (Noctuidae), mas o fato não pôde ser comprovado, pois a amostra JP2-20 apresentou algum problema no momento das análises laboratoriais, inviabilizando sua identificação.

Situações como as descritas anteriormente são esperadas e consideradas normais na perspectiva da Teoria do Forrageamento Ótimo (EMLEN, 1966; MacARTHUR; PIANKA, 1966). Em se tratando de interações predatórias em uma comunidade, o animal caçador deve analisar os custos e benefícios associados à aquisição de alimento. A partir disso, ele pode decidir por atacar uma presa ou continuar buscando por outra, dependendo da quantidade de tempo e energia necessários para capturá-la. Uma vez que as espécies de *Polistes* são consideradas generalistas, as forrageiras tendem a atacar quaisquer lagartas que encontrem disponíveis. Muitas vezes a vespa corta a presa em alguns pedaços que possam ser carregados para o ninho. Após a viagem com a primeira porção, o inseto acaba retornando ao mesmo local em que deixou a lagarta cortada justamente porque essa prática torna-se mais vantajosa em relação ao tempo e energia gastos do que se ele fosse procurar por outra presa. Insetos em geral buscam maximizar o investimento energético enquanto forrageiam (ASÍS et al., 2011).

De acordo com a mesma teoria e com os resultados indicados no trabalho de Marden (1987), presume-se que indivíduos grandes tendem a capturar e transportar presas maiores que aquelas caçadas por indivíduos pequenos. Dessa forma, espera-se que uma vespa forrageira de *Polistes versicolor* cace lagartas de estágios de desenvolvimento mais avançado e corte-as em pedaços para transportar para o ninho com peso e tamanho próximos do máximo suportado por ela, a fim de maximizar a energia gasta na predação e no deslocamento. A Figura 13 ilustra esse tipo de situação. Ela faz referência à fêmea **D**, no momento em que voltava ao ninho carregando uma porção de um imaturo da ordem Lepidoptera, gênero *Iridopsis* (amostra JP2-14). O tamanho do pedaço transportado era muito grande e percebia-se que a vespa voava em direção ao favo com dificuldade e velocidade bastante reduzida. O fato do ninho estar debaixo de um caibro na estufa e a uma altura de aproximadamente 1,80 metros apenas complicou mais a tarefa da forrageira de pousar sobre ele. Ela não conseguia voar alto devido ao peso da carga, e sempre acabava pousando na parede do prédio, abaixo do caibro, e levantando vôo novamente. As tentativas e conseqüentes falhas de levar o alimento até JP2

duraram por cerca de quase cinco minutos, até que **D** conseguiu pousar próximo ao ninho, e outras duas vespas desceram pela parede e ajudaram-na, carregando a porção para as células.



Figura 13. O transporte de um pedaço de presa pela fêmea forrageira até o ninho JP2. **A.** Indivíduo pousado na parede da estufa, abaixo do favo, sem conseguir chegar até ele. **B.** Outras fêmeas no ninho descem para ajudar a forrageira, e repartem o alimento.

Ninho J12

O terceiro ninho analisado neste trabalho, assim como os demais, foi fundado no Jardim Experimental, no pé de mandacaru. Inicialmente, devido a sua posição, situada entre dois galhos com muito espinhos, o ninho foi desconsiderado. Após algumas semanas, uma tentativa de realocá-lo para uma parte mais baixa do vegetal ocorreu, com sucesso. Na data de sua transferência, em 02/02/2014, J12 estava no estágio de pós-emergência, bem desenvolvido, apresentando 73 células, 15 ovos, 47 larvas, 10 pupas e oito adultos, todas fêmeas. O abandono do ninho aconteceu no dia 26/03/2014, e ele contava com o mesmo número de células da sua primeira observação, permanecendo ativo por 52 dias (refere-se ao tempo em que foi acompanhado).

No início das observações, a julgar pelo número de ovos, larvas e pupas presentes, o ninho parecia estar em seu pico máximo de atividade e desenvolvimento. Após um pequeno período de tempo, essas informações passaram a mostrar uma crescente diminuição do número de larvas, principalmente, até seu abandono por completo.

As observações realizadas para a construção da matriz hierárquica dos indivíduos do ninho ocorreram nos dias 24 e 25 de fevereiro de 2014. As observações referentes ao comportamento forrageiro dos mesmos foram realizadas nos dias 26 e 27 de fevereiro do mesmo ano.

No período dessas atividades, J12 apresentava 73 células, 32 ovos, 15 larvas, oito pupas e oito adultos, todos fêmeas. Os indivíduos adultos estão relacionados na Tabela 22, já ordenados de acordo com sua posição na escala hierárquica. Suas respectivas idades também são apresentadas.

Tabela 22. Idade dos indivíduos presentes no ninho J12 entre os dias 24 e 27 de fevereiro de 2014 quando foram realizados os estudos da estrutura hierárquica e do comportamento forrageiro.

Indivíduo (marcação torácica)	Idade (dias)
A (2 pontos verdes)	*
B (Verde/Violeta)	14
C (2 pontos violeta)	14
D (Verde/Ouro)	7
E (2 pontos azuis)	*
F (2 pontos ouro)	10
G (Prata/Ouro)	11
H (Violeta/Ouro)	*

* idade desconhecida.

As idades dos membros de J12 estão quantificadas com base no primeiro contato tido com o ninho. Dessa forma, os indivíduos **A**, **E** e **H** apresentavam mais de 22 dias de vida, porém não foi possível estabelecer a idade exata de cada um. As demais vespas emergiram após a data de 02/02.

A fêmea dominante, **A**, era uma das mais velhas da colônia. Este fato confirma a predição da gerontocracia, embora apenas em parte. Teoricamente, neste sistema os indivíduos mais velhos tendem a ocupar as posições mais superiores na hierarquia. Entretanto, por mais que a poedeira apresentasse mais dias de vida, as outras duas fêmeas na mesma situação ocuparam posições inferiores no *ranking*. **E** ocupou a quinta colocação e, mais discrepante ainda, **H** foi a última na lista. É possível que antes do início das observações esses insetos já se comportassem como forrageiros típicos, e continuaram a desempenhar tal função mesmo com a emergência de novos membros do ninho.

Considerando as idades de todos os indivíduos emergidos após o dia 02 de fevereiro, a diferença máxima apresentada entre os mais velhos e o mais novo foi de sete dias. Os dois de maior idade ocuparam as segunda e terceira posições na hierarquia (**B** e **C**), enquanto o mais novo foi o quarto (**D**). **F** e **G**, com dez e onze dias, respectivamente, ocuparam as antepenúltimas e penúltimas posições no *ranking*.

Análise da hierarquia

As observações realizadas com o objetivo de construir a matriz de dominância/subordinação dos integrantes de J12 ocorreram das 8:00 às 19:00 horas, em dois dias consecutivos, totalizando 22 horas de acompanhamento. Os dados estão inseridos na Tabela 23.

Tabela 23. Número de interações de dominância/subordinação exibidos pelos indivíduos de J12 durante o período de observação. Valores horizontais compreendem condutas de dominância; valores verticais compreendem condutas de subordinação.

Dom. / Sub.	A	B	C	D	E	F	G	H	**Total**
A	******	0	0	0	1	1	3	8	**13**
B	0	******	0	0	0	1	0	0	**1**
C	0	0	*******	0	0	0	0	0	**0**
D	0	0	0	*****	0	0	0	0	**0**
E	0	0	0	0	*******	0	0	0	**0**
F	0	0	0	0	0	*******	0	0	**0**
G	0	0	0	0	0	0	*******	0	**0**
H	0	0	0	0	0	0	0	*****	**0**
Total	**0**	**0**	**0**	**0**	**1**	**2**	**3**	**8**	*********

Assim como ocorrido nas análises dos comportamentos de dominância/subordinação de J8 e JP2, a matriz da Tabela 23 indica que a hierarquia dos membros de J12 também segue uma sequência linear, sem reversões. Todos os ataques e investidas foram realizados sempre contra um indivíduo posicionado em um posto inferior ao do atacante.

O número total de comportamentos dominantes e de subordinações nos faz crer que a colônia, durante as datas de observação, apresentava uma hierarquia relativamente estabilizada, assim como visto para JP2 e diferente do observado para J8. Ocorreram poucos contatos agressivos, sendo a dominante responsável pela grande maioria deles. As outras vespas, com exceção de **B**, não atacaram outros membros da colônia.

A fêmea que mais apresentou comportamentos agressivos foi a dominante **A**, como esperado e também assemelhando-se aos dados de Giannotti; Machado (1999); Torres et al. (2009) que trabalharam com *P. lanio* e *P. canadensis canadensis*, respectivamente. Ela exibiu 13 dos 14 ataques quantificados (92,9% do total). O que mais chama a atenção sobre isso refere-se a quem sofreu essas dominações. A dominante exibiu comportamentos agressivos apenas contra os indivíduos hierarquicamente inferiores (**F**, **G** e **H**), agindo imparcialmente com os outros. Aquele que mais sofreu ataques da poedeira foi **H** (n= 8). É interessante notar que essa forrageira, juntamente com **A** e **E**, era uma das mais velhas do ninho, com idade superior a 22 dias. É possível que a dominante tenha percebido que **H** era o integrante de J12

que poderia oferecer maior risco de tomar seu lugar na hierarquia e por isso apresentou essa quantidade de ataques contra ele.

As fêmeas que ocuparam as segunda e terceira posições no *ranking* eram as mais velhas entre aqueles que emergiram após o início das observações em 02/02. Além da dominante, apenas **B** exibiu comportamentos agressivos, sendo responsável por 7,1% deles (n= 1). As fêmeas **C** e **D** não apresentaram comportamentos agressivos contra nenhuma vespa, bem como não sofreram ataques também. Dessa forma, ambas obtiveram valores iguais em seus respectivos Índices de Dominância (Tabela 24), não existindo diferença entre suas posições na hierarquia.

Dentre os indivíduos hierarquicamente inferiores, **H** sofreu oito dominações (57,2% do total), enquanto **G** sofreu três (21,4% do total), **F** sofreu duas (14,3% do total) e **E** sofreu uma (7,1% do total).

A Tabela 24 elenca as fêmeas de J12 em suas respectivas posições no ranqueamento de acordo com o Índice de Dominância calculado para cada uma. São também mostradas as porcentagens relativas ao número de ataques executados e sofridos por elas.

Tabela 24. Hierarquia dos indivíduos de J12 apresentando o Índice de Dominância e a porcentagem de comportamentos dominantes e subordinados para cada vespa.

Ranking	Indivíduo	Índice de Dominância (D)	Dominações (%)	Subordinações (%)
1	A	14	92,9	0
2	B	2	7,1	0
3	C	1	0	0
4	D	1	0	0
5	E	0,5	0	7,1
6	F	0,33	0	14,3
7	G	0,25	0	21,4
8	H	0,11	0	57,2

Os valores individuais em porcentagem de dominância e subordinação estão distribuídos da maneira esperada de acordo com a hierarquia da colônia. Os números de ataques encontram-se em ordem decrescente, enquanto o total de subordinações assume uma sequência crescente, sempre da fêmea melhor posicionada no *ranking* para a de colocação mais baixa.

No período de coleta de dados, J12 já estava bem desenvolvida, com várias células, ovos e larvas. Acredita-se que a necessidade de alimento das larvas foi bem suprida pelas forrageiras, visto que as fêmeas emergidas após o dia 02/02 não pareciam apresentar tamanho muito menor em comparação ao da dominante, por exemplo. Essa situação não ocorreu para a colônia JP2, uma vez que muitos de seus integrantes exibiam porte muito pequeno se comparado ao de outros membros do ninho.

Comportamento forrageiro: abordagem individual

Os dados relativos ao comportamento forrageiro dos membros de J12 foram coletados primariamente nos dias 26 e 27 de fevereiro de 2014, das 8:00 às 20:00h, totalizando 24 horas de observação. As informações sobre as condições climáticas nas duas datas estão listadas a seguir, na Tabela 25.

Tabela 25. Condições climáticas medidas nas duas datas de observação. Dados cedidos pelo CEAPLA-UNESP.

	Temperatura média (°C)	Umidade relativa do ar média (%)	Pluviosidade (mm)	Velocidade média do vento (m/s)
26/02/2014	23,8 (19,3-31,8)	64 (31-82)	0	2,73
27/02/2014	26,5 (16,6-33,5)	44 (20-91)	0	2,10

Todas as viagens realizadas pelos integrantes de J12 foram contabilizadas e analisadas individualmente. A Tabela 26 traz informações dos materiais coletados, do tempo gasto em campo e os índices de eficiência para cada vespa.

Tabela 26. Caracterização individual do comportamento forrageiro dos membros de J12. As fêmeas estão alocadas em ordem decrescente da posição na hierarquia.

Indivíduo	Retornos Água	Retornos Fibra veg.	Retornos Néctar	Retornos Presa	Retornos Infrutíferos	Total de Viagens	Tempo total em campo (min)	Índice de Eficiência (%)
A	0	0	0	0	0	0	0	-
B	0	1	2	1	2	6	125	66,7
C	0	0	1	0	1	2	111	50
D	0	0	0	0	0	0	0	-
E	0	0	0	6	0	6	217	100
F	0	0	2	0	0	2	80	100
G	21	0	4	0	0	25	106	100
H	0	4	7	2	0	13	169	100

A fêmea dominante (**A**) permaneceu no ninho ao longo de todo o período de observação. Além dela, **D** também não exibiu nenhuma atividade forrageadora. Assim como ocorrido em J8, este parece ser um claro exemplo de uma "*lazy worker"*, operária que permanece sempre no ninho na tentativa de melhorar seu status reprodutivo e tornar-se uma dominante no futuro (REEVE, 1991). Além disso, a mesma não entrou em conflitos no estudo da hierarquia dos membros de J12.

O tempo total em campo das vespas apresentou valores bem menores que os encontrados para as outras duas colônias avaliadas. Aquela que alocou mais tempo em forrageamento foi o indivíduo **E**, com 217 minutos fora do ninho. Analisando a Tabela 26, este fato é explicado de acordo com o material coletado nas viagens por ela, o qual constituiu-se de presas em todas as seis ocasiões.

As fêmeas que mais realizaram viagens foram as duas últimas colocadas no *ranking*, **G** e **H**, com 25 e 13 saídas, respectivamente. A primeira exibiu certa preferência na coleta de água e poucas vezes retornou com néctar. A última apresentou hábitos de coleta mais generalistas, trazendo ao ninho fibra vegetal, néctar e presa.

Embora exibindo o maior número de saídas, **G** permaneceu em campo por apenas 106 minutos, um dos menores tempos medidos. Assim como ocorreu um caso em JP2, a explicação pode ser o fato de que a vespa em questão tenha coletado principalmente água, um recurso fixo e de fácil obtenção nas condições da área de ocorrência dos ninhos estudados.

Essa fêmea coletou água de uma poça bem próxima ao ninho, em viagens com duração média de um minuto. Pequenos depósitos de água armazenados entre as bases das folhas de bromeliáceas também serviram como fonte de coleta para as vespas (Figura 14).

Os Índices de Eficiência das quatro últimas fêmeas de J12 foram calculados, sendo que todas exibiram 100% de aproveitamento de suas viagens, ou seja, não apresentaram retornos infrutíferos. Esse índice parece não estar associado com as idades dos indivíduos, visto que dois deles são mais velhos (**E** e **H**, mais de 22 dias cada) que os outros (**F** e **G**, 10 e 11 dias respectivamente). Os membros da colônia que apresentaram eficiência menor foram **B** e **C** (66,7% e 50%, respectivamente), ambos com idade de 14 dias.



Figura 14. Coleta de água realizada por uma forrageira de *Polistes versicolor*. Bromélias podem armazenar boa quantidade desse líquido.

A aplicação do teste de Correlação de Spearman não mostrou resultados significativos quando avaliada a relação entre os Índices de Dominância das fêmeas de J12 com o tempo que cada uma permaneceu em campo (r= -0,3916; p= 0,3374). O mesmo teste foi aplicado novamente, dessa vez para testar a relação dos mesmos Índices de Dominância com a quantidade de cada material trazido ao ninho pelos indivíduos. Todos os resultados também não mostraram ser significativos (água: r= -0,4149; p= 0,3067; fibra vegetal: r= -0,2195; p=

0,6014; néctar: r= -0,6916; p= 0,0574; presa: r= -0,2470; p= 0,5554; infrutífero: r= 0,4626; p= 0,2484). Dessa forma, conclui-se que a posição na hierarquia de cada membro da colônia não interfere nem nas durações de suas viagens, nem no tipo de material que cada um traz ao ninho.

A análise do comportamento forrageiro e das relações de dominância/subordinação de cada fêmea de J12 permitiu dividi-las em dois grupos, assim como em J8: aquelas de alta hierarquia, cujo comportamento foi condizente com sua posição no *ranking* (**A**, **B**, **C** e **D**; nenhuma ou poucas saídas realizadas e/ou exibiram comportamento agressivo perante outros membros da colônia) e aquelas consideradas forrageiras típicas, que realizaram poucas ou muitas viagens de coleta e sofreram ataques de outros indivíduos (**E**, **F**, **G** e **H**). Dessa forma, comparações entre os grupos foram feitas no tocante ao tempo gasto em campo e os tipos de materiais explorados nas saídas (Figuras 15 e 16).

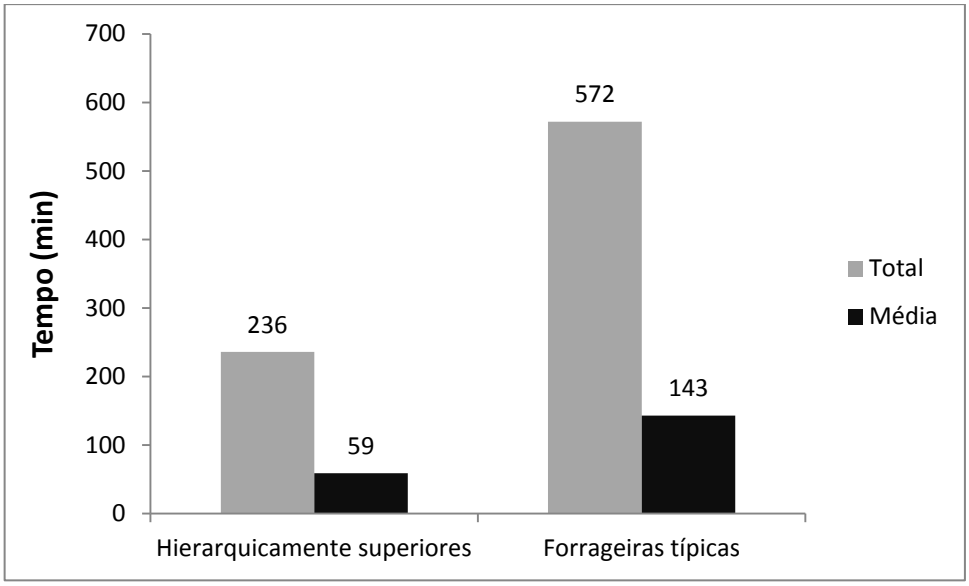


Figura 15. Tempo total e médio gasto em campo pelas fêmeas hierarquicamente superiores (**A, B, C, D**) e forrageiras típicas (**E, F, G, H**) da colônia J12.

Percebe-se uma nítida diferença entre as duas categorias quanto aos parâmetros analisados. O grupo das forrageiras típicas permaneceu mais que o dobro de tempo em campo que as vespas da alta hierarquia. Em contrapartida, essas últimas foram responsáveis por executar mais tarefas dentro do ninho, menos desgastantes do ponto de vista energético e que

possibilitam aos indivíduos o desenvolvimento de seus ovários, conferindo-lhes chances de atingir uma posição de dominância no futuro.

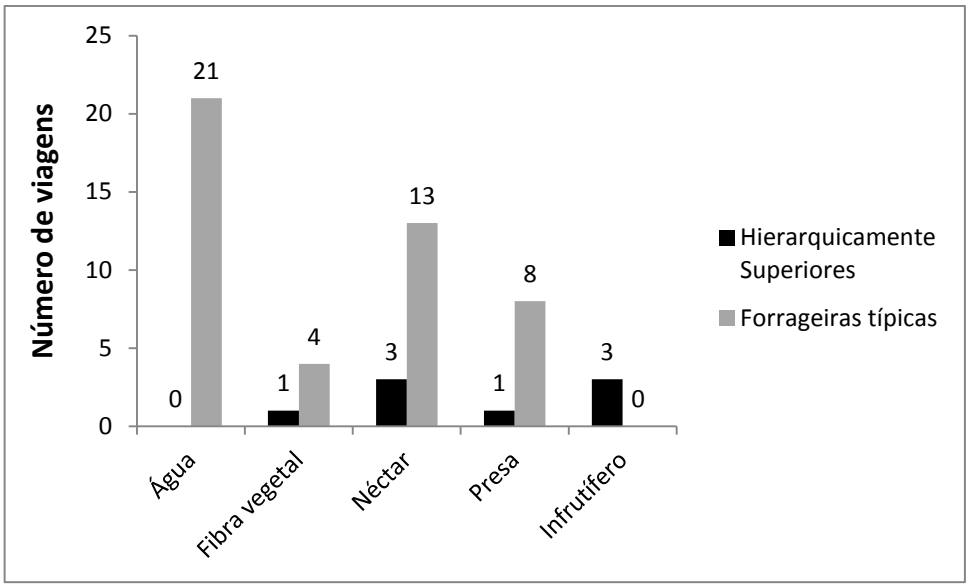


Figura 16. Número de retornos com diferentes materiais considerando os grupos de fêmeas hierarquicamente superiores e de forrageiras típicas.

Novamente, houve clara diferença na comparação entre ambos os grupos quanto à quantidade de recursos trazidos ao ninho no período de observação da colônia (Figura 16). As forrageiras típicas exploraram mais água, fibra vegetal, néctar e presa que as vespas da alta hierarquia. Apenas os retornos infrutíferos foram maiores para essas últimas, lembrando que a volta ao ninho sem carga nenhuma pode estar associado a vôos de outra natureza (como observado para J8).

Comportamento forrageiro: abordagem geral

A Tabela 27 apresenta a freqüência de viagens para coleta de diferentes materiais (água, fibra vegetal, néctar, presa) e de viagens infrutíferas ao longo do dia, durante o período de observação de J12.

Tabela 27. Identificação das cargas trazidas ao ninho J12, distribuídas ao longo dos dois dias de observação.

Horário	Água	Fibra vegetal	Néctar	Presa	Infrutífero
8:00 - 9:00	0	0	0	0	0
9:00 - 10:00	7	1	3	0	0
10:00 - 11:00	3	2	1	3	1
11:00 - 12:00	8	2	4	2	0
12:00 - 13:00	3	0	1	0	0
13:00 - 14:00	0	0	1	0	0
14:00 - 15:00	0	0	0	0	0
15:00 - 16:00	0	0	0	2	0
16:00 - 17:00	0	0	2	2	2
17:00 - 18:00	0	0	3	0	0
18:00 - 19:00	0	0	1	0	0
19:00 - 20:00	0	0	0	0	0
Total	**21**	**5**	**16**	**9**	**3**
%	**38,9**	**9,3**	**29,6**	**16,7**	**5,5**

A primeira atividade de forrageamento em J12 iniciou às 9:01, enquanto o último retorno ocorreu às 18:07. Dessa forma, a amplitude da atividade de campo para essa colônia compreendeu um intervalo de aproximadamente nove horas.

As coletas de água foram as mais frequentes nos dois dias de observação (n= 21; Tabela 27), assim como na colônia JP2. A única diferença entre ambas residiu na localização espacial do ninho, fato que estimulou a exploração de água por parte de suas forrageiras em horários distintos. No caso de J12, o mesmo estava anexado ao mandacaru, em uma região na qual os raios solares incidiam apenas no período da manhã até o meio-dia, aproximadamente (Figura 17). A única responsável por essa coleta foi a fêmea **G**, que também realizava o comportamento de bater as asas rapidamente perto das gotas de água depositadas na parede do ninho e entre suas células.

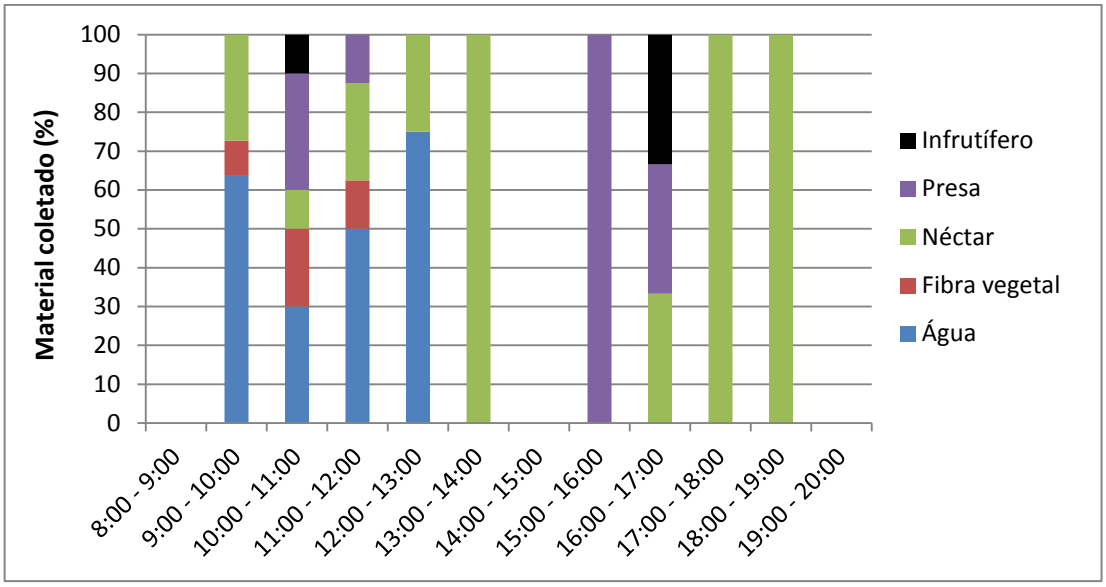


Figura 17. Distribuição percentual dos recursos coletados por *Polistes versicolor* no ninho J12 ao longo do período de observação.

Fibra vegetal foi um recurso explorado na parte da manhã até o meio-dia (Tabela 27; Figura 17). Nas datas em que ocorreram os acompanhamentos do comportamento forrageiro dos membros de J12, o ninho contava com o mesmo número de células de quando foi abandonado, o que significa que essas fibras foram utilizadas apenas para repará-las ou alongá-las, mas não em seu crescimento.

Néctar foi um material coletado ao longo de todo o dia (Tabela 27; Figura 17). As fêmeas não limitaram sua exploração a determinado período. Alguns frutos do mandacaru, quando muito maduros, abriam-se no próprio pé e também foram utilizados como fonte de carboidratos para os membros de J12 (Figura 18).



Figura 18. Coleta de polpa do fruto do mandacaru pela fêmea **F**.

As coletas de presas foram observadas no final da manhã e também no meio da tarde (Tabela 27; Figura 17), coincidindo com períodos quentes do dia.

Os retornos sem carga contabilizados para essa colônia ocorreram apenas em dois intervalos do dia (Tabela 27; Figura 17), um na parte da manhã e os outros dois à tarde.

Poucas viagens foram realizadas entre 12:00 e 15:00 horas (Tabela 27; Figura 17). Exceto pelas coletas de água, indispensáveis para manter o ninho resfriado no calor, os outros materiais foram pobremente explorados. Isso pode estar relacionado às altas temperaturas neste intervalo de tempo que fazia com que as fêmeas permanecessem sobre o ninho, distantes umas das outras e executando poucos movimentos.

O Índice de eficiência de J12 foi de 94,4%, o maior valor entre os três ninhos analisados neste trabalho. Essa porcentagem pode ser considerada alta, atestando que os recursos no ambiente encontram-se disponíveis e acessíveis para as vespas.

De posse de todas as informações sobre as viagens realizadas nos dois dias de acompanhamento de J12, o tempo médio gasto pelas vespas para coletar os diferentes tipos de materiais foi calculado e encontra-se resumido na Tabela 28.

Tabela 28. Número e duração média das viagens (separadas por tipo de material coletado) realizadas pelos indivíduos do ninho J12.

	RETORNOS				
	Água	Fibra vegetal	Néctar	Presa	Infrutífero
Amostras (n)	21	5	16	9	3
Média (min)	1,14	5,80	19,87	40,77	23,33
Desvio padrão (min)	0,35 (1-2)	2,28 (3-9)	20,68 (3-74)	25,84 (6-81)	16,50 (5-37)

A Tabela 28 mostra que as viagens para coleta de água foram as mais rápidas entre todos os materiais, durando em média pouco mais de um minuto. Essa curta duração explica-se pela principal fonte desse recurso estar localizada a poucos metros do ninho, sendo que a fêmea **G** foi a única responsável por seu transporte até o favo. Em seguida vieram as coletas de fibra vegetal, néctar, retornos infrutíferos e com presas.

A duração média das viagens com fibra vegetal se assemelhou bastante com a média do ninho J8, porém foi bem menor que a de JP2. Nenhuma delas durou mais que dez minutos. Muitas fontes desse recurso encontravam-se fixas no local (e.g. estacas de madeira; Figura 12), e uma vez descobertas pelas vespas, eram exploradas com bastante freqüência.

As coletas de néctar obtiveram a menor média entre os ninhos. O que chama a atenção nesse caso é a amplitude de duração das viagens. Muitas delas duraram pouco tempo, de três a seis minutos, enquanto outras demoraram mais, até 74 minutos (Tabela 28).

A amplitude de duração das coletas de presa também foi relativamente grande. Como este recurso está mais esparsamente distribuído no ambiente, a vespa precisa explorar o local com grande perícia, deslocando-se por toda área, e por isso é plausível que viagens assim demorem mais que as outras. Entretanto, um retorno com uma presa foi relativamente rápido (seis minutos), o que nos leva a supor que este seja um caso no qual a forrageira (i) encontrou um agregado de indivíduos ou (ii) repartiu um alimento consideravelmente grande em porções menores que possibilitem seu transporte. Em qualquer das situações, a fêmea marcou o local visitado previamente e retornou para lá rapidamente, diminuindo a duração de sua permanência em campo.

Os retornos infrutíferos exibiram duração média semelhante ao observado para os outros ninhos.

Diferenças significativas na comparação das durações das viagens de cada material foram encontradas através do teste de Kruskal-Wallis ($H= 43,16$; $p<0,001$). Nesse caso, foi executado o teste de Student-Newman-Keuls (SNK) para avaliar qual(is) recurso(s) exibiu(am) essa(s) diferença(s). As comparações pareadas, bem como a indicação de significância ou não entre elas encontram-se na Tabela 29.

Tabela 29. Teste SNK de comparação pareada dos materiais trazidos ao ninho J12 em relação à duração das viagens.

Amostras pareadas	Valor de p
Água x Fibra Veg.	0,0175*
Água x Néctar	<0,001*
Água x Presa	<0,001*
Água x Infrutífero	0,0046*
Fibra Veg. x Néctar	0,4072
Fibra Veg. x Presa	0,0690
Fibra Veg. x Infrutífero	0,4385
Néctar x Presa	0,1571
Néctar x Infrutífero	0,8226
Presa x Infrutífero	0,5011

*valores significativos de p

Apenas a duração das viagens para coleta de água mostrou-se significativamente menor que a duração das viagens para coleta de outros materiais. Os resultados encontrados foram iguais para o ninho JP2.

Com relação à coleta de proteína animal executada pelas forrageiras de J12, 25 amostras de presas foram submetidas a análise genética ao longo do período de observação da colônia. Desse total, em 22 obtivemos sucesso para identificá-las até certo nível taxonômico, das quais: uma até família, nove até gênero e 12 até espécie. Comparando-se os três ninhos analisados neste trabalho, J12 foi aquele cujas presas obtiveram o melhor aproveitamento na

identificação. Todas as informações relativas a cada amostra estudada estão contidas na Tabela 30, como a data e horário das coletas, identificação da presa e da fêmea que a trouxe à colônia e grau de similaridade do táxon identificado (porcentagem de certeza).

Tabela 30. Identidade das presas coletadas das forrageadoras de J12.

Amostra	Data	Horário	Indivíduo	Identificação	Similaridade (%)
J12-1	10/02/2014	11:38	*	*Paracles fusca* (Lep.: Erebidae)	96,64
J12-2	10/02/2014	13:12	*	*Spodoptera dolichos* (Lep.: Noctuidae)	100
J12-3	10/02/2014	14:16	*	*Pseudaletia sequax* (Lep.: Noctuidae)	100
J12-4	10/02/2014	15:23	**	*Iridopsis* sp. (Lep.: Geometridae)	99,69
J12-5	10/02/2014	15:08	*	*Chrysodeixis includens* (Lep.: Noctuidae)	100
J12-6	13/02/2014	15:00	**	*Iridopsis* sp. (Lep.: Geometridae)	99,69
J12-7	23/02/2014	15:13	E	Araneae: Salticidae	97,68
J12-8	26/02/2014	10:15	E	*Lophocampa* sp. (Lep.: Erebidae)	100
J12-9	26/02/2014	11:40	E	*Michaelus jebus* (Lep.: Lycaenidae)	100
J12-10	26/02/2014	13:19	C	*Michaelus jebus* (Lep.: Lycaenidae)	100
J12-11	27/02/2014	10:16	E	----------	
J12-12	27/02/2014	10:53	E	*Lophocampa* sp. (Lep.: Erebidae)	99,83
J12-13	27/02/2014	11:01	E	*Michaelus jebus* (Lep.: Lycaenidae)	100
J12-14	28/02/2014	16:23	H	Hyphilaria thasus (Lep.: Riodinidae)	99,22
J12-15	11/03/2014	09:44	***	----------	
J12-16	11/03/2014	15:14	E	----------	
J12-17	13/03/2014	15:23	E	*Palthis* sp. (Lep.: Erebidae)	99,24
J12-18	13/03/2014	15:50	***	*Polistes versicolor* (Hym.: Vespidae)	98,01
J12-19	14/03/2014	11:52	E	*Lagria* sp. (Col.: Tenebrionidae)	99,54
J12-20	14/03/2014	12:10	***	*Magusa divaricata* (Lep.: Noctuidae)	99,83
J12-21	14/03/2014	14:03	E	*Spodoptera dolichos* (Lep.: Noctuidae)	100
J12-22	14/03/2014	15:17	***	*Paracles fusca* (Lep.: Erebidae)	96,64
J12-23	14/03/2014	15:39	E	*Lagria* sp. (Col.: Tenebrionidae)	99,54
J12-24	14/03/2014	15:49	E	*Lagria* sp. (Col.: Tenebrionidae)	99,54
J12-25	14/03/2014	16:01	E	*Lagria* sp. (Col.: Tenebrionidae)	99,54

Linhas tracejadas indicam amostras não identificadas.

Os indivíduos marcados com */**/*** compreenderam fêmeas que não faziam parte da colônia nas datas de estudo do comportamento forrageiro e análise da hierarquia. As vespas * e ** desapareceram nos dias 16/02 e 21/02, respectivamente; a vespa *** emergiu após esse acompanhamento, no dia 01/03.

Quanto à análise da diversidade de presas utilizadas pelas vespas, os resultados mostrados acima assemelham-se muito mais ao encontrado em J8 que em JP2. A dieta

protéica dos indivíduos de J8 foi composta por insetos pertencentes a sete famílias de quatro ordens diferentes (Lepidoptera, Ephemeroptera, Hymenoptera e Coleoptera). Em contrapartida, todas as presas amostradas em JP2 limitaram-se à ordem Lepidoptera, divididas em cinco famílias distintas. Por fim, os resultados desta última colônia expressam a maior diversidade taxonômica encontrada, cuja dieta baseou-se em artrópodos de oito famílias pertencentes a quatro ordens (Lepidoptera, Araneae, Hymenoptera e Coleoptera).

Dos 22 táxons identificados, a maioria pertence à ordem Lepidoptera (n= 16; 72,7% do total). Em seguida, encontra-se a ordem Coleoptera (n= 4; 18,2% do total), e no final, as ordens Araneae e Hymenoptera, com apenas um indivíduo (4,55% do total cada). Essa preferência por lepidópteros foi observada nas três colônias estudadas neste trabalho.

Entre as presas identificadas nas amostras coletadas de fêmeas do ninho J12, algumas foram também citadas por outros autores que estudaram a dieta de vespas do gênero *Polistes*. *Pseudaletia sequax* (Noctuidae) é citada por Giannotti et al., 1995 (para *P. lanio*) e *Chrysodeixis* (= *Pseudoplusia*) *includens* (Noctuidae) por Giannotti et al., 1995; Prezoto et al., 2006 (para *P. lanio* e *P. versicolor*, respectivamente).

Iridopsis sp. (Geometridae) foi utilizada na alimentação dos imaturos de JP2 e J12. *Lagria* sp. (Tenebrionidae) foi amostrada em J8 e J12, assim como *Magusa divaricata* (Noctuidae). *Paracles fusca* (Erebidae) e *Spodoptera dolichos* (Noctuidae) foram identificadas duas vezes em datas diferentes, em um intervalo de 34 dias. *Michaelus jebus* (Lycaenidae) e besouros do gênero *Lagria* foram os táxons mais frequentes na Tabela 30 (três e quatro vezes, respectivamente).

A fêmea **E** foi a que mais participou na captura e coleta de presas ao longo de todo o período ativo da colônia. O mesmo fato foi observado durante os dois dias de acompanhamento das atividades de campo, no qual a mesma trouxe seis cargas para J12 (Tabela 26). Em nenhuma ocasião notou-se **E** transportando outro tipo de recurso.

Um fato interessante observado durante as identificações foi quantificar uma aranha da família Salticidae associada aos hábitos forrageiros e à alimentação de *Polistes versicolor*. A ordem Araneae já foi amostrada em outros trabalhos que estudaram as presas de algumas espécies de vespas sociais, porém de outros gêneros, excluindo *Polistes* (e.g. KASPER et al., 2004 para *Vespula germanica*; LÓPEZ et al., 2013 para *Polybia emaciata*). Não foi possível chegar até o nível específico deste aracnídeo por falta de dados existentes no banco do

BoldSystem. Após inserir a sequência de pares de bases da amostra na plataforma da internet, os resultados mostrados limitaram-se até família.

A presença de *Polistes versicolor* observada na Tabela 30 poderia levar-nos a crer numa situação parecida com aquela descrita para a mesma espécie na colônia J8, cuja forrageira capturou uma larva oriunda de um ninho diferente. Entretanto, o episódio ocorrido em J12 foi diferente do primeiro. No caso de J12, ocorreu um canibalismo intranidal, ou seja, um indivíduo retirou uma larva de seu próprio ninho e a usou para alimentar outras larvas (Figura 19). Situações como essas podem ser desencadeadas pela falta de alimento disponível no ambiente ou pelo baixo número de forrageiras no ninho para realizar a captura das presas (KUDÔ; SHIRAI, 2012). Nessas ocasiões, a tendência é que os adultos prefiram canibalizar as menores larvas e alimentar as maiores, visto que dessa forma o tempo de emergência de novas fêmeas diminui e consequentemente podem existir mais forrageiras em campo à procura de fontes protéicas (MEAD et al., 1994). O episódio de canibalismo relatado aqui ocorreu no dia 13/03/2014, duas semanas antes do ninho ser abandonado.



Figura 19. Episódio de canibalismo observado em J12, no qual uma fêmea retirou uma larva da célula, mastigou-a e entregou-a às demais larvas. A maior parte das células está vazia, fato relacionado à fase de declínio em que a colônia se encontrava.

Assim como na colônia JP2, foi possível traçar relações entre algumas amostras de J12 com os horários e a fêmea forrageira que as trouxe para o ninho. O caso que mais chama a

atenção na Tabela 30 está associado às três últimas amostras (J12-23, J12-24 e J12-25). Todas foram capturadas no mesmo dia, pela mesma vespa e em um intervalo de dez minutos entre a primeira e segunda viagens, e de doze minutos entre a segunda e terceira viagens. Claramente essa situação reflete uma otimização do tempo de forrageio por parte do polistíneo, que pode ter repartido o indivíduo de *Lagria* em várias porções, ou então ter encontrado um agregado desses besouros. De qualquer forma, a vespa marcou o local da captura e retornou a ele com êxito, possibilitando aproveitar melhor seu tempo em campo e economizando energia ao não precisar localizar outra presa.

Durante todo período no qual a colônia foi observada (02/02 até 26/03) foi possível notar uma contínua diminuição do número de larvas presentes nas células nos sensos realizados, fato que poderia significar mais casos de canibalismo ocorrendo. Talvez com o fim do verão e chegada do outono a disponibilidade de alimento no ambiente tenha diminuído, levando a este tipo de comportamento exibido pelos adultos do ninho.

Dessa forma, com a colônia em declínio e um ninho sem ovos, com poucas larvas e pupas, três fêmeas abandonaram o grupo na data de 15/03 e fundaram outro ninho no próprio mandacaru (J15). Esses indivíduos foram: **A**, **B** e **C**, os três que ocupavam as mais altas posições na hierarquia construída nos dias 24 e 25 de fevereiro. Quatro dias depois, outra vespa de J12 deixou o ninho e juntou-se ao novo. Essa colônia permaneceu ativa até 17/04, sendo abandonada provavelmente devido às baixas temperaturas registradas. J15 foi a última a ser abandonada. Após tal data, não foi observado mais nenhum sinal de atividade de *Polistes versicolor* na área, cuja volta à ativa se daria após o inverno, com o aumento gradativo da temperatura.

5. CONCLUSÕES

A partir da realização deste trabalho, foi possível coletar e analisar diversos dados referentes à biologia e comportamentos exibidos por *Polistes versicolor*. Muitos deles assemelham-se a resultados de outros trabalhos, sejam eles utilizando a mesma espécie ou outras do mesmo gênero. Algumas descobertas descritas aqui foram interessantes, e espera-se que o presente estudo ajude a melhorar o entendimento sobre a biologia dos polistíneos, principalmente à luz de seu comportamento forrageiro. Dito isso, são apresentadas a seguir as principais conclusões retiradas deste trabalho.

Não foram encontradas relações significativas entre os Índices de Dominância das vespas com o tempo gasto em campo por cada uma delas. Além disso, esses mesmos índices foram avaliados quanto ao tipo de material que cada fêmea transportou para o ninho, e novamente nenhuma relação foi encontrada. Através de tais dados, podemos concluir que a posição que um indivíduo ocupa na hierarquia não interfere no tipo de material que será explorado pelo mesmo. De certa forma, o recurso que deve ser coletado em determinado momento parece estar muito mais associado com as necessidades momentâneas da colônia (como os episódios de uso da água, descritos no trabalho), como mostrado por Andrade; Prezoto, (2001).

Não foi identificada uma relação entre a idade das fêmeas na colônia e sua posição no *ranking*. O que se observou, como esperado, foi que a vespa dominante sempre exibiu um dos maiores números de comportamentos agressivos contra outras, sem nunca sofrer ataques, como predito pelo sistema de hierarquia linear.

Sobre o comportamento forrageiro de *P. versicolor*, muitos resultados foram alcançados. No tocante aos recursos utilizados pela espécie, foi possível observar uma preferência pelas fêmeas em coletar fibra vegetal nas primeiras horas da manhã, enquanto presas eram capturadas durante os horários mais quentes do dia. Néctar foi um material explorado ao longo de todo o dia, sem se limitar a determinado período. Os retornos com água mostraram variação entre as três colônias.

As durações das viagens com diferentes cargas mostraram, a partir da análise estatística, que apenas presas levaram significativamente mais tempo para serem exploradas na colônia

J8. Para JP2 e J12, os retornos com água foram os únicos a diferir estatisticamente dos outros materiais, sendo coletados em menor tempo que os demais.

As identificações através de análise genética de algumas presas capturadas das fêmeas quando retornavam aos seus ninhos consistiu em um método relativamente novo, pouco usado ainda nos estudos com vespas sociais. No presente trabalho, as identificações das presas de *Polistes versicolor* apontaram que essa espécie exibe grande preferência por lagartas de Lepidoptera, embora outras ordens tenham sido amostradas em menores freqüências.

Encontramos indícios de que as forrageiras procuram otimizar suas viagens quando possível. Foram identificadas presas carregadas para o ninho em espaços muito curtos de tempo como sendo da mesma espécie, atestando que a fêmea é capaz de marcar um local de captura e retornar a ele novamente em situações em que ela se depara com um agregado ou volta para pegar outro pedaço do mesmo indivíduo, cujo tamanho era grande o bastante para inviabilizar seu transporte por inteiro.

A análise das datas de fundação das colônias de *P. versicolor* atesta que a espécie não exibe sincronia nestes episódios, e que a espécie estudada apresentou ambos os padrões de fundação: tanto por haplometrose quanto por pleometrose. Usurpação de ninhos não foi observada.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABBOT, P.; ABE, J.; ALCOCK, J.; ALIZON, S.; ALPEDRINHA, J. A. C.; ANDERSSON, M.; ANDRE, J. B.; VAN BAALEN, M.; BALLOUX, F.; BALSHINE, S.; BARTON, N.; BEUKEBOOM, L. W.; BIERNASKIE, J. M.; BILDE, T.; BORGIA, G.; BREED, M.; BROWN, S.; BSHARY, R.; BUCKLING, A.; BURLEY, N. T.; BURTON-CHELLEW, M. N.; CANT, M. A.; CHAPUISAT, M.; CHARNOV, E. L.; CLUTTON-BROCK, T.; COCKBURN, A.; COLE, B. J.; COLEGRAVE, N.; COSMIDES, L.; COUZIN, I. D.; COYNE, J. A.; CREEL, S.; CRESPI, B.; CURRY, R. L.; DALL, S. R. X.; DAY, T.; DICKINSON, J. L.; DUGATKIN, L. A.; MOUDEN, C. E.; EMLEN, S. T.; EVANS, J.; FERRIERE, R.; FIELD, J.; FOITZIK, S.; FOSTER, K.; FOSTER, W. A.; FOX, C. W.; GADAU, J.; GANDON, S.; GARDNER, A.; GARDNER, M. G.; GETTY, T.; GOODISMAN, M. A. D.; GRAFEN, A.; GROSBERG, R.; GROZINGER, C. M.; GOUYON, P. H.; GWINNE, D.; HARVEY, P. H.; HATCHWELL, B. J.; HEINZE, J.; HELANTERA, H.; HELMS, K. R.; HILL, K.; JIRICNY, N.; JOHNSTONE, R. A.; KACELNIK, A.; KIERS, E. T.; KOKKO, H.; KOMDEUR, J.; KORB, J.; KRONAUER, D.; KUMMERLI, R.; LEHMANN, L.; LINKSVAYER, T. A.; LION, S.; LYON, B.; MARSHALL, J. A. R.; MCELREATH, R.; MICHALAKIS, Y.; MICHOD, R. E.; MOCK, D.; MONNIN, T.; MONTGOMERIE, R.; MOORE, A. J.; MUELLER, U. G. NOE, R.; OKASHA, S.; PAMILO, P.; PARKER, G. A.; PEDERSEN, J. S.; PEN, I.; PFENNING, D.; QUELLER, D. C.; RANKIN, D. J.; REECE, S. E.; REEVE, H. K.; REUTER, M.; ROBERTS, G.; ROBSON, S. K. A.; ROZE, D.; ROUSSET, F.; RUEPPELL, O.; SACHS, J. L.; SANTORELLI, L.; SCHMID-HEMPEL, P.; SCHWARZ, M. P.; SCOTT-PHILLIPS, T.; SHELLMANN-SHERMAN, J.; SHERMAN, P. W.; SHUKER, D. M.; SMITH, J.; SPAGNA, J. C.; STRASSMANN, B.; SUAREZ, A. V.; SUNDSTROM, L.; TABORSKY, M.; TAYLOR, P.; THOMPSON, G.; TOOBY, J.; TSUTSUI, N. D.; TSUJI, K.; TURILLAZZI, S.; ÚBEDA, F.; VARGO, E. L.; VOELKL, B.; WENSELEERS, T.; WEST, S. A.; WEST-EBERHARD, M. J.; WESTNEAT, D. F.; WIERNASZ, D. C.; WILD, G.; WRANGHAM, R.; YOUNG, A. J.; ZEH, D. W.; ZEH, J. A.; ZINK, A.; Inclusive fitness theory and eusociality. **Nature**, v. 471, n. 7339, E1-E4. 2011.

ANDRADE, F. R.; PREZOTO, F. Horários de atividade forrageadora e material coletado por *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae), nas diferentes fases de seu ciclo biológico. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 3, n. 1, p. 117-128. 2001.

ARAÚJO, V. A.; MOREIRA, J.; LINO-NETO, J. Morphology of the male reproductive system of the social wasp, *Polistes versicolor versicolor*, with phylogenetic implications. **Journal of Insect Sciences**, v. 10, p. 1-10. 2010.

ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**, v. 77, p. 991-1004. 2009.

ASÍS, J. D.; BAÑOS-PICÓN, L.; TORMOS, J.; BALLESTEROS, Y.; ALONSO, M.; GAYUBO, S. F. Are solitary progressive-provisioning wasps optimal foragers? A study with the digger wasp *Bembix merceti* (Hymenoptera: Crabronidae). **Behaviour**, v. 148, p. 191-214. 2011.

BANG, A.; DESHPANDE, S.; SUMANA, A.; GADAGKAR, R. Choosing an appropriate index to construct dominance hierarchies in animal societies: a comparison of three indices. **Animal Behaviour**, v. 79, p. 631-636. 2010.

BARTH, R. H.; LESTER, L. J.; SROKA, P.; KESSLER, T.; HEARN, R. Juvenile hormone promotes dominance behavior and ovarian development in social wasps (*Polistes annularis*). **Experientia**, v. 31, n. 6, p. 691-692. 1975.

BONAVITA-COUGOURDAN, A.; THERAULAZ, G.; BAGNÈRES, A. G.; ROUX, M.; PRATTE, M.; PROVÓST, E.; CLEMENT, J. L. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistinae wasp: *Polistes dominulus*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v.100, p. 667-680. 1991.

BOOMSMA, J. J; BEEKMAN, M.; CORNWALLIS, C. K.; GRIFFIN, A. S.; HOLMAN, L.; HUGHES, W. O. H.; KELLER, L.; OLDROYD, B. P.; RATNIEKS, F. L. W. Only full-sibling families evolved eusociality. **Nature**, v. 471, n. 7339, E4-E5. 2011.

BROWN, R.; PAYNE, A.; GRAHAM, K. K.; STARKS, P. T. Prey capture and caste-specific payload capacities in the European paper wasp *Polistes dominulus*. **Insectes Sociaux**, v. 59, n. 4, p. 519-525. 2012.

BRUYNDONCKX, N.; KARDILE, S. P.; GADAGKAR, R. Dominance behaviour and regulation of foraging in the primitively eusocial wasp *Ropalidia marginata* (Lep.)(Hymenoptera: Vespidae). **Behavioural Processes**, v. 72, n. 1, p. 100-103. 2006.

BUTIGNOL, C. A. Observações sobre a bionomia da vespa predadora *Polistes versicolor* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae) em Florianópolis/SC. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 19, p. 201-206. 1992.

CARPENTER, J. M. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. In: ROSS. K. G.; MATTHEWS, R. W. (edit.) **The social biology of wasps**, p. 7-32. Cornell University Press, Ithaca, New York. 1991.

CARPENTER, J. M. Biogeograph patterns in the Vespidae (Hymenoptera): two views of Africa and South America. In: GOLDBLATT, P. **Biological relationships between Africa and South America**, p. 139-155. Yale University Press, New Haven. 1993.

CARPENTER, J. M. Distributional checklist of species of the genus *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae, Polistini). **American Museum Novitates**, v. 3188, p. 1-39. 1996.

CARPENTER, J. M. On "Molecular phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the evolution of sociality in wasps". **American Museum Novitates**, n. 3389, p. 1-20. 2003.

CLAPPERTON, B. K. Abundance of wasps and prey consumption of paper wasps (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) in Northland, New Zeland. **New Zeland Journal of Ecology**, v. 23, n. 8, p. 11-19. 1999.

CLARE, E. L.; BARBER, B. R.; SWEENEY, B. W.; HEBERT, P. D. N.; FENTON, M. B. Eating local: influence of habitat on the diet of little brown bats (*Myotis lucifugus*). **Molecular Ecology**, v. 20, p. 1772-1780. 2011.

CLOUSE, R. M. Nest usurpation and intercolonial cannibalism in *Mischocyttarus mexicanus* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 68, n. 1, p. 67-73. 1995.

COWAN, D. P. The solitary and presocial Vespidae. In: ROSS. K. G.; MATTHEWS, R. W. (edit.) **The social biology of wasps**, pp. 33-73. Cornell University Press, Ithaca, New York. 1991.

DEW, H. E.; MICHENER, C. D. Division of labor among workers of *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae): laboratory foraging activities. **Insectes Sociaux**, v. 28, p. 87-101. 1981.

DODD, L. E.; CHAPMAN, E. G.; HARWOOD, J. D.; LACKI, M. J.; RIESKE, L. K. Identification of prey of *Myotis septentrionalis* using DNA-based techniques. **Journal of Mammalogy**, v. 93, n. 4, p. 1119-1128. 2012.

ELISEI, T.; NUNES, J. V.; RIBEIRO Jr., C.; FERNANDES Jr., A. J.; PREZOTO, F. Uso da vespa social *Polistes versicolor* no controle de desfolhadores de eucalipto. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 9, p. 958-964. 2010.

ELISEI, T.; NUNES, J.; RIBEIRO Jr., C.; FERNANDES Jr., A. J.; PREZOTO, F. What is the ideal weather for social wasp *Polistes versicolor* (Olivier) go to forage? **EntomoBrasilis**, v. 6, n. 3, p. 214-216. 2013.

ELISEI, T.; RIBEIRO Jr., C.; FERNANDES Jr., A. J.; NUNES, J. V.; SOUZA, A. R.; PREZOTO, F. Management of the social wasp colonies in Eucalyptus plantations (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, v. 59, n. 4, p. 1167-1174. 2012.

ELISEI, T.; GUIMARÃES, D. L.; RIBEIRO Jr., C.; MELO, A. C.; GRAZINOLI, D. J.; LOPES, J. F. S.; PREZOTO, F. Influence of environmental factors on the foraging activity of the paper wasp *Polistes simillimus* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 51, n. 1, p. 219-230. 2008.

EMLEN, J. M. The role of time and energy in food preference. **The American Naturalist**, v. 100, p. 611-617. 1966.

EVANS, H. E. The evolution of social life in wasps. **International Congress on Entomology**, v. 2. p. 449-457. 1958.

FERMINO, F.; NANYA, S.; CONTE, H. Ocurrence of parasitism in *Lagria villosa* F. (1783) (Coleptera; Polyphaga; Tenebrionidae) in the Northwestern Parana State, Brazil. **Scholars Academic Journal of Biosciences**, v. 2, n. 1, p. 19-21. 2014.

FERRIERE, R.; MICHOD, R. E. Inclusive fitness in evolution. Nature, v. 471, n. 7339, E6-E8. 2011.

FLETCHER, D. J. C.; ROSS, K. G. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 30, p. 319-343. 1985.

GAMBOA, G. J. Intraspecific defense: advantage of social cooperation among paper wasp foundresses. **Science**, v. 199, p. 1463-1465. 1978.

GAMBOA, G. J.; HEACOCK, B. D.; WILTJER, S. L. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 51, n. 3, p. 343-352. 1978.

GAMBOA, G. J.; WACKER, T. L.; SCOPE, J. A.; CORNELL, T. J.; SHELLMAN-REEVE, J. S. The mechanism of queen regulation of foraging by workers in paper wasps (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera, Vespidae). **Ethology**, v. 85, p. 335-343. 1990.

GERVET, J. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux**, v. 11, p. 769-798. 1964.

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

GIANNOTTI, E. Biology of the wasp *Polistes (Epicnemius) cinerascens* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 26, n. 1, p. 61-67. 1997.

GIANNOTTI, E. Arquitetura de ninhos de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 1, n. 1, p. 7-18. 1999.

GIANNOTTI, E. Notes on the biology of *Polistes simillimus* Zikán (Hymenoptera, Vespidae). **Bioikos**, v. 8, p. 41-49. 2012.

GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Longevity, life table and age polyethism in *Polistes lanio lanio* (Hymenoptera, Vespidae), a primitive eusocial wasp. **Journal of advanced Zoology**, v. 15, n. 2, p. 95-101. 1994a.

GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Colonial phenology of *Polistes lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 38, p. 639-643. 1994b.

GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Queen replacement in post-emergent colonies of the social wasp, *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 41, n. 1, p. 9-11. 1997.

GIANNOTTI, E.; MACHADO, V. L. L. Behavioral castes in the primitively eussocial wasp *Polistes lanio* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 43, p. 185-190. 1999.

GIANNOTTI, E.; MANSUR, C. B. Dispersion and foundation of new colonies in *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 22, n. 2, p. 307-316. 1993.

GIANNOTTI, E.; PREZOTO, F.; MACHADO, V. L. L. Foraging activity of *Polistes lanio lanio* (Fabr.) (Hymenoptera: Vespidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 24, p. 455-463. 1995.

GIRAY, T.; GIOVANETTI, M.; WEST-EBERHARD, M. J. Juvenile hormone, reproduction, and worker behavior in the neotropical social wasp *Polistes canadensis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 9, p. 3330-3335. 2005.

GOBBI, N. Ecologia **de *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae).** UFRB. Tese de Doutorado, 1977.

GOBBI, N.; ZUCCHI, R. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in southern Brazil. (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). I – Phenological account. **Naturalia**, v. 5, p. 97-104. 1980.

GOBBI, N.; ZUCCHI, R. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in southern Brazil. (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). II – Colonial productivity. **Naturalia**, v. 10, p. 21-25. 1985.

GOBBI, N.; NOLL, F.; PENNA, M. A. "Winter" aggregations, colony cycle, and seasonal phenotypic change in the paper wasp *Polistes versicolor* in subtropical Brazil. **Naturwissenschaften**, v.93, p.487-497. 2006.

GOBBI, N.; FOWLER, H. G.; CHAUD-NETTO, J.; NAZARETH, S. L. Comparative colony productivity of *Polistes simillimus* and *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae) and the evolution of paragyny in the Polistinae. Zoologische Jahrbücher. **Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere**, v. 97, n. 3, p. 239-243. 1993.

GOBBI, N.; GOVONE, J. S.; PINTO, N. P. O.; PREZOTO, F. Colonies productivity of *Polistes (Aphanilopterus) versicolor* Olivier, 1791 (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 11, n. 3, p. 191-199. 2009.

GOLDSMITH, L.; HENSHAW, M. Don't spray the wasps! Using *Polistes* paper wasps for pest management in the home garden. **Student Summer Scholars**, artigo 92. 2011. Acessível em: http://scholarworks.gvsu.edu/sss/92 em 19/07/2014.

GRUTER, C.; MENEZES, C.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; RATNIEKS, F. L. W. A morphologically specialized soldier caste improves colony defense in a neotropical eusocial bee. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 4, p. 1182-1186. 2012.

HAGGARD, C. M.; GAMBOA, G. J. Seasonal variation in body size and reproductive condition of a paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae). **The Canadian Entomologist**, v. 112, n. 3, p. 239-248. 1980.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. I–II. **Jounal of Theoretical Biology**, v. 7, p. 1–52. 1964.

HARRIS, A. C. Sphecidae (Insecta: Hymenoptera). **Fauna of New Zealand**, v. 32, p. 1-112. 1994.

HELD, D. W.; WHEELER, C.; ABRAHAM, C. M.; PICKETT, K. M. Paper wasps (*Polistes* spp.) attacking Fall Armyworm larvae (*Spodoptera frugiperda*) in turfgrass. **Applied Turfgrass Science**, v. 5, n. 1. 2008. Artigo online.

HERRE, E. A.; WCISLO, W. T. In defence of inclusive fitness theory. **Nature**, v. 471, n. 7339, E8-E9. 2011.

HOLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: Harvard University Press. 1990.

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**, v. 107, p.1–15. 1988.

HUGHES, W.; OLDROYD, B.; BEEKMAN, M; RATNIEKS, F. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. **Science**, v. 320, p. 1213–1216. 2008.

HUNT, J. H. **The evolution of social wasps**. Oxford University Press, New York. 2007. 259 p.

HUNT, J. H.; BRODIE, R. J.; CARITHERS, T. P.; GOLDSTEIN, P. Z.; JANZEN, D. H. Dry season migration by Costa Rican lowland paper wasps to high elevation cold dormancy sites. **Biotropica**, v. 31, p. 192-196. 1999.

I.A.F.S. (lnstitute of Agricultural and Forestrial Sciences). A preliminary study on the bionomics of hunting wasps and their utilization in cotton insect control. **Acta EntomoIogica Sinica**, v. 19, n. 3, p. 303-308. 1976.

ISHIKAWA, Y.; YAMADA, Y. Y.; MATSUURA, M.; TSUKADA, M.; TSUCHIDA, K. Dominance hierarchy among workers changes with colony development in *Polistes japonicus* (Hymenoptera, Vespidae) paper wasp colonies with a small number of workers. **Insectes Sociaux**, v. 57, p. 465-475. 2010.

IZZO, A. S.; TIBBETTS, E. A. Spotting the top male: sexually selected signals in male *Polistes dominulus* wasps. **Animal Behaviour**, v. 83, p. 839-845. 2012.

JANDT, J. M.; TIBBETTS, E. A.; TOTH, A. L. *Polistes* paper wasps: a model genus for the study of social dominance hierarchies. **Insectes Sociaux**, v. 61, p. 11-27. 2014.

JEANNE, R. L. Social biology of the Neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 144, p. 63-150. 1972.

JEANNE, R. L. Polyethism. In: ROSS. K. G.; MATTHEWS, R. W. (edit.) **The social biology of wasps**, pp. 33-73. Cornell University Press, Ithaca, New York. 1991.

JHA, S.; CASEY-FORD, R. G.; PEDERSEN, J. S.; PLATT, T. G.; CERVO, R.; QUELLER, D.; STRASSMANN, J. E. The queen is not a peacemaker in the small-colony wasps *Polistes instabilis* and *P. dominulus*. **Animal Behaviour**, v. 71, n. 5, p. 1197-1203. 2006.

KAMITA, S. G.; YAMAMOTO, K.; DADALA, M. M.; PHA, K.; MORISSEAU, C.; ESCAICH, A.; HAMMOCK, B. D. Cloning and characterization of a microsomal epoxide hydrolase from *Heliothis virescens*. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 43, n. 3, p. 219-228. 2013.

KASPER, M. L.; REESON, A. F.; COOPER, S. J. B; PERRY, K. D.; AUSTIN, A. D. Assessment of prey overlap between a native (*Polistes humilis*) and an introduced (*Vespula germanica*) social wasp using morphology and phylogenetic analyses of 16S rDNA. **Molecular Ecology**, v. 13, p. 2037-2048. 2004.

KASUYA, E.; HIBINO, Y.; ITÔ, Y. On “intercolonial” cannibalism in Japanese paper wasps, *Polistes chinensis antennalis* Pérez and *P. jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera: Vespidae). **Researches on Population Ecology**, v. 22, n. 2, p. 255-262. 1980.

KÖHLER, A. Floral preferences of the polistine wasp *Polistes versicolor versicolor* Olivier, 1792 (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae, Polistini) in Santa Cruz do Sul, Southern Brazil. **Biociências**, v. 16, n. 2, p. 162-165. 2008.

KUDÔ, K.; SHIRAI, A. Effect of food availability on larval cannibalism by foundresses of the paper wasp *Polistes chinensis antennalis*. **Insectes Sociaux**, v. 59, p. 279-284. 2012.

LONG, B. L.; KURTA, A.; CLEMANS, D. L. Analysis of DNA from feces to identify prey of big brown bats (*Eptesicus fuscus*) caught in Apple Orchards. **The American Midland Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 287-297. 2013.

LÓPEZ, Y. G.; HERNÁNDEZ, J. D.; CARABALLO, P. Actividad de forrajeo de La avispa social *Polybia emaciata* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae). **Revista Colombiana de Entomología**, v. 39, n. 2, p. 250-255. 2013.

MacARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. An optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, p. 603-609. 1966.

MARDEN, J. H. Maximum lift production during takeoff in flying animals. **Journal of Experimental Biology**, v. 130, p. 235-248. 1987.

MARQUES, O. M. Vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae): características e importância em agrossistemas. **Insecta**, v. 5, n. 2, p. 18-39. 1996.

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. **Journal of Ethology**, v. 12, p. 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, p. 96-100.

MIYANO, S. Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*, in central Japan (Hymenoptera: Vespidae). **Researches on Population Ecology**, v. 22, p. 69-88. 1980.

MURAKAMI, A. S. N.; SHIMA, S. N. Regulation of social hierarchy over time in colonies of the primitive eusocial wasp *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga*. Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 83, n. 2, p. 163-171. 2010.

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**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2005.

NOWAK, M. A.; TARNITA, C. E.; WILSON, E. O. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, p. 1057–1062. 2010.

O'DONNEL, S. Effects of experimental forager removals on division of labour in the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* (Hymenoptera: Vespidae). **Behaviour**, v. 135, n. 2, p. 173-193. 1998.

OLIVEIRA, S. A.; CASTRO, M. M.; PREZOTO, F. Foundation pattern, productivity and colony success of the paper wasp, *Polistes versicolor*. **Journal of Insect Science**, v. 10, artigo 125. 2010. Disponível online em: insectscience.org/10.125.

PARDI, L. Dominance order in *Polistes* wasps. **Physiological Zoology**, v. 21, n. 1, p. 1-13. 1948.

POINAR, H. N.; HOFREITER, M.; SPAULDING, W. G.; MARTIN, P. S.; STANKIEWICS, B. A.; BLAND, H.; EVERSHED, R. P.; POSSNERT, G.; PAABO, S. Molecular coproscopy: dung and diet of the extinct ground sloth *Nothrotheriops shastensis*. **Science**, v. 281, p. 402-406. 1998.

PRATE, M. Foundress association in the paper wasp *Polistes dominulus* Christ. (Hymen. Vesp.). Effects of dominance hierarchy on the division of labour. **Behaviour**, v. 111, n. 1, p. 208-219. 1989.

PREMNATH, S.; CHANDRASHEKARA, K.; CHANDRAN, S.; GADAGKAR, R. Constructing dominance hierarchies in a primitively eusocial wasp. In: VEERESH, G. K.; MALLIK, B.; VIRAKTAMATH, C. A. (eds). **Social Insects and the Environment**. Proceedings of the 11th International Congress, IUSSI, Bangalore, India. 80 p. 1990.

PREZOTO, F. A importância das vespas como agentes no controle biológico de pragas. **Revista de Biotecnologia, Ciência & Desenvolvimento**, v. 2, n. 9, p. 24-26. 1999.

PREZOTO, F. **Estudos biológicos e etológicos de *Polistes (Aphanilopterus) simillimus* Zikán, 1951**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2001.

PREZOTO, F.; MACHADO, V. L. L. Ação de *Polistes (Aphanilopterus) simiIlimus* Zikán (Hymenoptera, Vespidae) no controle de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, n. 3, p. 841-850. 1999.

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, p. 11-19. 1994.

PREZOTO, F.; LIMA, M. A. P.; MACHADO, V. L. L. Survey of preys captured and used by *Polybia platycephala* (Richards) (Hymenoptera: Vespidae, Epiponini). **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 5, p. 849-851. 2005.

PREZOTO, F.; SANTOS-PREZOTO, H. H.; MACHADO, V. L. L.; ZANUNCIO, J. C. Prey captured and used in *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera: Vespidae) nourishment. **Neotropical Entomology**, v. 35, n. 5, p. 707-709. 2006.

QUELLER, D. C.; STRASSMANN, J. E. Kin selection and social insects. **Bioscience**, v. 48, n. 3, p. 165-175. 1998.

RABB, R. L.; LAWSON, F. R. Some factors influencing the predation of *Polistes* wasps on tobacco hornworm. **Journal of Economic Entomology**, v. 50, p. 778-784. 1957.

RAVERET-RICHTER, M. Hunting wasp interactions: influence of prey size, arrival order, and wasp species. **Ecology**, v. 71, p. 1018–1030. 1990.

RAVERET-RICHTER, M. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. **Annual Review of Entomology**, v. 45, p. 121-150. 2000.

RAVERET-RICHTER, M.; JEANNE, R. L. Hunting behavior, prey capture and ant avoidance in the tropical social wasp *Polybia sericea* (Hymenoptera: Vespidae). **Insectes Sociaux**, v. 38, p. 139-147. 1991.

REEVE, H. K. *Polistes*. In: ROSS. K. G.; MATTHEWS, R. W. (edit.) **The social biology of wasps**, pp. 99-148. Cornell University Press, Ithaca, New York. 1991.

REEVE, H. K.; GAMBOA, G. J. Colony activity integration in primitively eusocial wasps: the role of the queen (*Polistes fuscatus*, Hymenoptera: Vespidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 13, p. 63-74. 1983.

RICHARDS, O. W. **The social wasps of the Americas, excluding the Vespinae**. British Museum (Natural History), London. 1978.

ROCHA, A. A.; GIANNOTTI, E. Foraging activity of *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in different phases of the colony cycle, at an area of the region of the Médio São Francisco River, Bahia, Brazil. **Sociobiology**, v. 50, n. 3, p. 813-831. 2007.

SABRINA, M.; D'ADAMO, P.; LOZADA, M. The influence of past experience on wasp choice related to foraging behavior. **Insect Science**, v. 00, p. 1-6. 2013.

SEELEY, T. D. **The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies.** Cambridge: Harvard University Press. 1995.

SHEEHAN, M. J.; STRAUB, M. A.; TIBBETTS, E. A. How does individual recognition evolve? Comparing responses to identity information in *Polistes* species with and without individual recognition. **Ethology**, v. 120, p. 169-179. 2014.

SILVA, R.; SOUZA, D. M.; ANDRADE, F. R.; PREZOTO, F. Atividade forrageadora de colônias da vespa *Polistes versicolor* (Oliver, 1971) (Hymenoptera: Vespidae), em diferentes fases do ciclo biológico. **Anais de Etologia**, n. 18, p. 76. 2000.

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. **Revista Chilena de Historia Natural,** v. 84, p. 357-363. 2011.

SLEDGE, M. F.; BOSCARO, F.; TURILLAZZI, S. Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 49, p. 401-409. 2001.

SOUZA, A. R.; PREZOTO, F. Regulation of worker activity in the social wasp *Polistes versicolor*. **Insectes Sociaux**, v. 59, p. 193-199. 2012.

SOUZA, A. R.; FIGUEIREDO, B. B. M.; RIBEIRO, B.; PINHEIRO, R.; JUSTINO, L.; CASTRO, M. M.; PREZOTO, F. The performance of dominance indices for constructing

dominance hierarchies in *Mischocyttarus* and *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae). **Florida Entomologist**, v. 94, n. 4, p. 869-873. 2011.

STRASSMANN, J.E.; MEYER, D. C. Gerontocracy in the social wasp, *Polistes exclamans*. **Animal Behavior**, v. 31, p. 431-438. 1983.

STRASSMANN, J. E.; PAGE, R. E. JR; ROBINSON, G. E.; SEELEY, T. D. Kin selection and eusociality. **Nature**, v. 471, n. 7339, E5-E6. 2011.

SUNDQVIST, A. K.; ELLEGREN, H.; VILÀ, C. Wolf or dog? Genetic identification of predators from saliva collected around bite wounds on prey. **Conservation Genetics**, v. 9, p. 1275-1279. 2008.

TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S.; ZUCCHI, R. The look of royalty: visual and odour signals of reproductive status in a paper wasp. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 275, p. 2555-2561. 2008.

TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; NASCIMENTO, F. S.; TURATTI, I. C.; LOPES, N. P.; TRIGO, J. R.; ZUCCHI, R. Colony membership is reflected by variations in cuticular hydrocarbon profile in a Neotropical paper wasp, *Polistes satan* (Hymenoptera, Vespidae). **Genetics and Molecular Research**, v. 6, n. 2, p. 390-396. 2007.

TIBBETTS, E. A.; DALE, J. A socially enforced signal of quality in a paper wasp. **Nature**, v. 432, n. 7014, p. 218-222. 2004.

TIBBETTS, E. A.; DALE, J. Individual recognition: it is good to be different. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, p. 529-537. 2007.

TIBBETTS, E. A.; REEVE, H. K. Benefits of foundress associations in the paper wasp *Polistes dominulus*: increased productivity and survival, but no assurance of fitness returns. **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 4, p. 510-514. 2003.

TIBBETTS, E. A.; SHEEHAN, M. J. Facial patterns are a conventional signal of agonistic ability in *Polistes exclamans* paper wasps. **Ethology**, v. 117, p. 1138-1146. 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, p. 100-106. 2014.

TORRES, V. O.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Divisão de trabalho em colônias da vespa social neotropical *Polistes canadensis canadensis* Linnaeus (Hymenoptera, Vespidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, n. 4, p. 593-599. 2009.

TORRES, V. O.; GIANNOTTI, E.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Temporal polyethism and life expectancy of workers in the eusocial wasp *Polistes canadensis canadensis* Linnaeus (Hymenoptera: Vespidae). **Sociobiology**, v. 60, n. 1, p. 107-113. 2013.

TORRES, V. O.; SGUARIZI-ANTONIO, D.; LIMA, S. M.; ANDRADE, L. H. C.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Reproductive status of the social wasp *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Sociobiology**, v. 61, n. 2, p. 218-224. 2014.

TSUCHIDA, K. Temporal behavioral variation and division of labor among workers in the primitively eusocial wasp, *Polistes jadwigae* Dalla Torre. **Journal of Ethology**, v. 9, p. 129-134. 1991.

TSUJI, K; TSUJI, N. Why is dominance hierarchy age-related in social insects? The relative longevity hypothesis. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 58, n. 5, p. 517-526. 2005.

TURILLAZZI, S.; PICCIOLI, M. T. M.; HERVATIN, L.; PARDI, L. Reproductive capacity of single foundresses and associated foundresses females of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera: Vespidae). **Monitore Zoologico Italiano**, v. 13, p. 129-141. 1982.

VARGAS, H. A. Dos nuevas especies de *Iridopsis* Warren (Lepidoptera, Geometridae) del norte del Chile. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 51, n. 2, p. 138-141. 2007.

VARGAS, H. A.; VARGAS-ORTIZ, M.; HUANCA-MAMANI, W.; HAUSMANN, A. Prey identification in the nests of of the potter wasp *Hypodynerus andeus* (Packard) (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) using DNA barcodes. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 58, n. 2, p. 157-160. 2014.

WARD, D. F.; RAMÓN-LACA, A. Molecular identification of the prey range of the invasive Asian paper wasp. **Ecology and Evolution**, v. 3, n. 13, p. 4408-4414. 2013.

WEINER, S. A.; NOBLE, K.; UPTON, C. T.; WOODS JR, W. A.; STARKS, P. T. A role for thermoregulation in the *Polistes dominulus* invasion: a comparison of the thermoregulatory abilities of the invasive wasp *P. dominulus* and the native wasp *P. fuscatus*. **Insectes sociaux**, v. 58, n. 2, p. 185-190. 2011.

WEST-EBERHARD, M. J. **The social biology of Polistinae wasps.** Miscelaneous publications – Museum of Zoology, University of Michigan. 101 p. 1969.

WEST-EBERHARD, M. J. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 51, n. 4, p. 832-856. 1978.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London, England. 548 p. 1971.

WILSON, E. O. **Sociobiology**: The New Synthesis. Harvard University Press, Cambridge. 697 p. 1975.

WILSON, E. E.; MULLEN, L. M.; HOLWAY, D. A. Life history plasticity magnifies the ecological effects of a social wasp invasion. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 106, p. 12809-12813. 2009.

YOSHIKAWA, K. Introductory studies on the life economy of polistine wasps II. Super individual stage 2. Division of labor among workers. **Japanese Journal of Ecology**, v. 13, p. 53-57. 1963.

ZANETTE, L. R. S.; FIELD, J. Cues, concessions, and inheritance: dominance hierarchies in the paper wasp *Polistes dominulus*. **Behavioral Ecology**, v. 20, n. 4, p. 773-780. 2009.

ZANETTE, L. R. S.; FIELD, J. Founders versus joiners: group formation in the paper wasp *Polistes dominulus*. **Animal Behaviour**, v. 82, p. 699-705. 2011.

ZARA, F. J.; BALESTIERI, J. B. P. Behavioural catalogue of *Polistes versicolor* Olivier (Vespidae: Polistinae) post-emergence colonies. **Naturalia**, v. 25, p. 301-319. 2000.